

54623

ი. ელიაშვილი  
გ. ნახუცრიშვილი  
გ. ჭავჭავაძე



# ეკოლოგიის საფუძვლები



WWF

ნამრომში ასახულია თანამედროვე ეკოლოგიის მიხედვით, ამოცანები, ძირითადი მიმართულებები. ვრცელდება დახასიათებული ეკოლოგიური ფაქტორები, აგრეთვე პოპულაციური ეკოლოგიისა და თანახსოვადობათა ეკოლოგიის აქტუალური პრობლემები.

წიგნი შედგება სამი ძირითადი ნაწილისაგან, რომლებიც შეესაბამება კლასიკური ეკოლოგიის თანამედროვე მიმართულებებს. იგი განკუთვნილია სახელმძღვანელოდ ბიოლოგიის ფაკულტეტის სტუდენტებისათვის. გამოადგებათ ასპირანტებს, მეცნიერ მუშაკებსა და ეკოლოგიის საკითხებით დაინტერესებულ სხვა მკითხველებს.

რედაქტორები: გ. მ ქ ე დ ლ ი ძ ე,  
ირ. ქ ი რ ქ ი ა

რეცენზენტები: ირ. მ ი ქ ე ლ ა ძ ე,  
თ. მ უ ს ხ ე ლ ი შ ვ ი ლ ი



ბუნების დაცვის მსოფლიო ფონდი

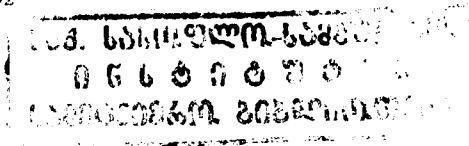
საქართველოში ეკოლოგიური განათლების განვითარების პროგრამა

© თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა, 1992

1903040000

○ \_\_\_\_\_

608(06)92



## წ ი ნ ა ს ი ტ ყ ვ ა ო ბ ა

სიტყვა „ეკოლოგია“ პირველად 1866 წელს გამოიყენა გამოჩენილმა გერმანელმა მეცნიერმა ე. ჰეკელმა. ბოლო დრომდე ეს ტერმინი გამოხატავდა ბიოლოგიის დარგს, რომელიც შეისწავლის ორგანიზმებისა და გარემოს ურთიერთდამოკიდებულებას. ვერავინ წარმოიდგენდა, რომ გავიდოდა წლები და ეს სიტყვა დროის თავისებურ სიმბოლოდ იქცეოდა. მართლაც, ეკოლოგიის შესახებ დღეს თითქმის ყველა ლაპარაკობს და წერს. ფართოდ გავრცელდა აზრი, რომ ეკოლოგია ნებისმიერი ურთიერთდამოკიდებულება ადამიანისა ბუნებასთან და იგი გამოხატავს გარემოს მდგომარეობას ადამიანის სამეურნეო საქმიანობის შედეგად.

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

ფუნდამენტური, ანუ თეორიული ეკოლოგიისაგან განსხვავებით, ხსენებულ მიმართულებებს გამოყენებითი მნიშვნელობა აქვთ. ისინი ითვალისწინებენ გარემოს დაცვასა და მისი ნორმალური მდგომარეობის შენარჩუნებას რეგიონალური და გლობალური (პლანეტარული) მოვლენების ფონზე. გამოყენებითი ეკოლოგიის ყველა დარგის აღსანიშნავად შემოთავაზებული იყო ტერმინი „ინვაირონმენტოლოგია“ (სწავლება საარსებო გარემოს შესახებ), თუმცა ფართო აღიარება ამ ტერმინმა ჯერჯერობით ვერ მოიპოვა.

როგორი შინაარსითაც არ უნდა იხმარებოდეს ტერმინი „ეკოლოგია“ ჩვენს ყოველდღიურ ცხოვრებაში, პრინციპული მნიშვნელობა ამას არ უნდა ჰქონდეს, რადგან ფართოდ გაშლილი ეკოლოგიური მოძრაობა, რომელშიც ჩართულია სხვადასხვა სპეციალობის ადამიანები, უაღრესად კეთილშობილურ მიზნებს ემსახურება. ესაა ბუნებისა და კულტურის შენარჩუნება და, საბოლოო ჯამში, ადამიანისა და ბიოსფეროს ჰარმონიული განვითარება.

ამავე დროს არ შეიძლება არ დავინახოთ, რომ ტერმინის მრავალსახიერებასთან ერთად, არსებობს და ვითარდება ფუნდამენ-

ტური ბიოლოგიური დისციპლინა, რომელსაც დიდი ხანია ჩამოუყალიბდა საკუთარი პრინციპები, კვლევის მეთოდები და ამდენად იგი იკავებს კუთვნილ ადგილს ჩვენი უმაღლესი სასწავლებლების სამუშაო პროგრამებში.

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტში ეკოლოგიის კურსი მრავალი წელია იკითხება. 1984 წლიდან ბიოლოგიის ფაკულტეტზე შემოდებულ იქნა სპეციალიზაცია „ეკოლოგია და გარემოს დაცვა“. სამწუხაროდ, ეკოლოგიური საგნების ათვისება, შესაბამისი სახელმძღვანელოების უქონლობის გამო, გაძნელებულია. ამიტომ სტუდენტები იძულებული არიან ისარგებლონ რუსულენოვანი შრომებით, რომელთა დიდი ნაწილი არაა გათვალისწინებული უმაღლესი სასწავლებლებისათვის. ეკოლოგიის წინამდებარე კურსის შედგენისას ავტორები, პირველ რიგში, ამ სერიოზული ხარვეზების შევსებას ისახავდნენ მიზნად. ვფიქრობთ, წიგნი დაეხმარება სტუდენტ ბიოლოგებს საგნის ათვისებაში და გარკვეულ დახმარებას გაუწევს სხვა სპეციალობის პირებსაც, რომელთა საქმიანობა ეკოლოგიურ პრობლემებთანაა დაკავშირებული.

წიგნში არაა განხილული გარემოს დაცვის საკითხები, რასაც ალბათ მოელის ზოგიერთი მკითხველი. მაგრამ დაკვირვებული თვალი უთუოდ დაინახავს, რომ მოტანილი მასალა ის თეორიული საფუძველია, რომელზე დაყრდნობითაც უნდა ხორციელდებოდეს მრავალი გარემოსდაცვითი ღონისძიება.

წიგნი შედგება 3 ძირითადი ნაწილისაგან, რომლებიც შეესაბამებიან ეკოლოგიის თანამედროვე მიმართულებებს. როგორც ჰეკელი აღნიშნავდა, ნებისმიერ ორგანიზმზე ერთდროულად მრავალი ფაქტორი მოქმედებს. იმისდა მიხედვით, თუ როგორ გარემოში ბინადრობს იგი, ამ ფაქტორთა მოქმედების სპეციფიკა განსხვავებულია. შესაბამისად ეკოლოგია, პირველ რიგში, ცოცხალ ორგანიზმებზე გარემო ფაქტორთა მოქმედების ზოგად პრინციპებს შეისწავლის. ეკოლოგიის ამ მიმართულებას ხშირად აუტეკოლოგიას უწოდებენ.

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

სწავლება პოპულაციების შესახებ მიუთითებს, რომ ბიოსფეროს ნებისმიერი მონაკვეთი უნდა განვიხილოთ, როგორც სხვადასხვა სახეობის მცენარის, ცხოველისა და მიკროორგანიზმის პოპულაციებისა და არაცოცხალი ფაქტორების რთული სისტემა, რომელშიც ხორციელდება ბიოგენური ნივთიერებებისა და ელემენტების ცვლა.

ასეთ სისტემებს ბიოგეოცენოზებს უწოდებენ, ხოლო ეკოლოგიის დარგს, რომელიც ამ სისტემებს შეისწავლის, თანასახოგადობათა ეკოლოგიას, ანუ სინეკოლოგიას.

ზემოთ ჩამოთვლილი მიმართულებები ჩვენს სახელმძღვანელოში ლოგიკური თანმიმდევრობითაა განხილული. შესავალი და წიგნის I ნაწილი — ორგანიზმთა ეკოლოგია (აუტეკოლოგია) — პროფ. ი. ე ლ ი ა ვ ა ს მიერაა შედგენილი, II ნაწილი — პოპულაციების ეკოლოგია — პროფ. გ. ქ ა ჯ ა ი ა ს მიერ, ხოლო III ნაწილი — თანასახოგადობათა ეკოლოგია (სინეკოლოგია) — პროფ. გ. ნ ა ხ უ ც რ ი შ ვ ი ლ ს ეკუთვნის.

წიგნზე მუშაობისას საგულისხმო დახმარებას ვიღებდით კოლეგებისაგან. ესენია, პირველ რიგში: პროფ. გ. თუშანიშვილი, პროფ. რ. გაგნიძე, პროფ. არნ. გეგეჭკორი, პროფ. რ. ყორღანია და სხვ. მეტად საქმიანი რჩევა-დარიგება მივიღეთ წიგნის რედაქტორებისაგან: პროფ. გ. მჭედლიძისაგან და საქ. მეცნ. აკად. ზოოლოგიის ინსტიტუტის წამყვან მეცნიერ მუშაკ ირ. ქორქიასაგან, რომლებმაც გულდასმით დაამუშავეს წიგნის ხელნაწერი. ვსარგებლობთ შემთხვევით და გულითად მადლობას ვუხდით ყველა მათგანს.

როგორც პირველი ცდა ასეთი ხასიათის ნაშრომის ქართულ ენაზე გამოცემისა, შემოთავაზებული სახელმძღვანელო არ იქნება დაზღვეული ხარვეზებისაგან. ამიტომ ყოველგვარ საქმიან მითითებას მადლობის გრძნობით მივიღებთ და გავითვალისწინებთ მისი შემდგომი სრულყოფისას.

## შ ე ს ა ვ ა ლ ი

### 1. რა არის ეკოლოგია? მისი ობიექტი და ძირითადი პრინციპები.

სიტყვა „ეკოლოგია“ წარმოქმნილია ბერძნული სიტყვიდან „ოიკოს“, რაც ნიშნავს საცხოვრებელ ადგილს. როგორც აღინიშნა, ეს ტერმინი შეიმუშავა ჰეკელმა (1866) მეცნიერების იმ დარგის განსასაზღვრავად, რომელიც შეისწავლის ორგანიზმებისა და გარემოს ურთიერთდამოკიდებულებას. სხვაგვარად, ეკოლოგია არის მეცნიერება ორგანიზმების შესახებ მათ „საკუთარ სახლში“. ინგლისელი ეკოლოგის ტენსლის (1935) მიხედვით, ეკოლოგია, ფართო გაგებით, არის მცენარეთა და ცხოველთა ცხოვრების შესწავლა მათ ბუნებრივ ადგილსამყოფელში. ვინაიდან ეკოლოგია ძირითადად სწავლობს ორგანიზმთა ბიოლოგიას და აგრეთვე ხმელეთსა, ზღვებსა თუ მტკნარ წყლებში მიმდინარე ფუნქციურ პროცესებს, ამერიკელი ეკოლოგის ოდუმის (1975) აზრით, უფრო სწორი იქნება ამ დარგის განმარტება, როგორც მეცნიერებისა ბუნების სტრუქტურისა და ფუნქციის შესახებ. ხშირად ეკოლოგიას განმარტავენ, როგორც გარემოს ბიოლოგიას.

ამავე დროს შეიმჩნევა ეკოლოგიისადმი განსხვავებული მიდგომაც. რუსი ეკოლოგების ერთი ნაწილი (შვარცი, 1969) თვლის, რომ ეკოლოგია შეისწავლის ცოცხალ ორგანიზმთა პოპულაციებს. მეორეთა აზრით (ფიოდოროვი, გილმანოვი, 1980), იგი სწავლობს ცოცხალ ორგანიზმთა მთლიან კომპლექსებს, როგორც ჩამოყალიბებულ სისტემებს.

ეკოლოგი სწავლობს არა მარტო ორგანიზმების ურთიერთობას გარემოსთან, არამედ თითოეული სახეობისათვის ისტორიულად ჩამოყალიბებულ სპეციფიკურ შეგუებებს, სპეციფიკურ სტრუქტურებსა და შიგასახეობრივ ურთიერთობებს, აგრეთვე სხვადასხვა პირობებში ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად შექმნილ თანასახოგადობებს. შესაბამისად, როგორც ამერიკელი ეკოლოგი პიანკა (1981) აღნიშნავს, მიზანშეწონილია ეკოლოგიური პრობლემები განვიხილოთ ევოლუციურ ასპექტში, ხოლო ევოლუციური პრობლემები კი ეკოლოგიის თვალსაზრისით.

აღამიანის მოღვაწეობის სპეციალიზაციის ეპოქაში, ცალკეულ დისციპლინებში არსებული ინფორმაციის სიუხვის გამო, ხშირად უზღუდვებელყოფთ კავშირებს მათ შორის. ამავე დროს ეს კავშირები

თავისი ბუნებით ძალიან მჭიდროა და ზოგ შემთხვევაში ცალკეულ დისციპლინათა საზღვრების დადგენა ძნელდება. ბიოლოგიურ მეცნიერებათა სისტემაში ეკოლოგიის ადგილის დადგენის მიზნით ოდუმი (1975) მახვილგონივრულ სქემას გვთავაზობს. თუ ბიოლოგიურ მეცნიერებათა სტრუქტურას „ფენოვანი ნამცხვრის“ სახით წარმოვიდგენთ, მაშინ იგი შეიძლება დაიჭრას ორი წესით: ერთი – განივად, მაშინ ჩვენ მივიღებთ „ფუნდამენტურ“ მეცნიერებებს, რომლებიც სიცოცხლის ფუნდამენტურ თვისებებს შეისწავლიან (მორფოლოგია, ფიზიოლოგია, გენეტიკა, ევოლუციური თეორია, მოლეკულური ბიოლოგია, განვითარების ბიოლოგია და ა.შ.). მეორე მხრივ, „ნამცხვარი“ შეიძლება დაიჭრას გასწვრივად და მაშინ ჩვენ მივიღებთ ე.წ. „ტაქსონომიურ“ მეცნიერებებს, რომლებიც შეისწავლიან განსაზღვრული ორგანიზმების მორფოლოგიას, ფიზიოლოგიას და ა.შ. ამ დაყოფის მსხვილი ერთეულებია: ზოოლოგია, ბოტანიკა, მიკრობიოლოგია და ა.შ., ხოლო მათი ქვედანაყოფებია ფიკოლოგია, პროტოზოოლოგია, ორნითოლოგია და ა.შ. ეკოლოგია მიეკუთვნება ფუნდამენტურ მეცნიერებებს და, როგორც ასეთი, წარმოადგენს ყველა ტაქსონომიური ქვედანაყოფის შემადგენელ ნაწილს.

ბიოლოგიაში დიდი ხანია ჩამოყალიბდა ორგანიზაციის დონეების კონცეფცია, რომლის თანახმად თითოეულ სისტემას (იქნება ეს უჯრედი, თუ თანასაზოგადოება) შეისწავლის რომელიმე დისციპლინა და ზოგჯერ არაერთი. ეკოლოგია სწავლობს სისტემებს ორგანიზმებიდან თანასაზოგადოებამდე. ორგანიზმები წარმოქმნიან სახეობათა პოპულაციებს, ხოლო სხვადასხვა სახეობის პოპულაციათა ერთობლიობა ქმნის თანასაზოგადოებას. მაგრამ ნებისმიერი თანასაზოგადოება (ბიოცენოზი) მჭიდრო კავშირშია არაცოცხალ გარემოსთან და მასთან ერთად ქმნის ფუნქციურ მთლიანობას – ეკოსისტემას.

უნდა აღინიშნოს, რომ ეკოლოგთა დიდი ნაწილის თვალსაზრისით ტერმინი „ეკოსისტემა“ გულისხმობს ფუნქციურ სისტემას, რომელიც შედგება სხვადასხვა ტროფიკული დონის ორგანიზმებისაგან და მათი საარსებო არაცოცხალი გარემოსაგან. ამ გაგებით ეს ტერმინი ერთნაირად მიესადაგება როგორც ოკეანეს, ისე ტბორსა და აქვარიუმს.

დიდი ხნის განმავლობაში ეკოლოგიას ყოფდნენ მხოლოდ ორ ნაწილად: აუტეკოლოგიად ანუ ცალკეულ სახეობათა ეკოლოგიად და სინეკოლოგიად, ანუ თანასაზოგადოებათა ეკოლოგიად. ის, რაც იგულისხმებოდა აუტეკოლოგიაში დღეს გაყოფილია ორ ნაწილად – ორგანიზმებისა და პოპულაციების ეკოლოგიად (დემეკოლოგიად). პირველი შეისწავლის ცალკეულ ორგანიზმებზე სხვადასხვა ფაქტორის მოქმედებას. პოპულაციური ეკოლოგიის ობიექტია ერთი სახეობის

ორგანიზმების ბუნებრივი დაჯგუფებები — პოპულაციები. მათი რეაქცია გარემო პირობების ცვლილებებზე მნიშვნელოვნად განსხვავდება ცალკეული ინდივიდების რეაქციისაგან; პოპულაციებს ახასიათებთ თვითრეგულაციის უნიკალური უნარი და შესატყვისი მექანიზმები. ამიტომ ეკოლოგების დიდი ნაწილი (ელტონი, ბოდენ-ჰეიმერი, მაკვედიენი, შვარცი და სხვ.) თვლის, რომ ეკოლოგიის ამოცანა სწორედ პოპულაციების შესწავლაა. ამასთანავე დაკავშირებული ეკოლოგიის ასეთი განსაზღვრაც: „ეკოლოგია არის მეცნიერება ორგანიზმებისა და გარემოს ურთიერთობის შესახებ პოპულაციურ დონეზე“ (შვარცი, 1970). |

განასხვავებენ მცენარეთა და ცხოველთა ეკოლოგიას, ზოგჯერ გამოყოფენ მიკროორგანიზმების ეკოლოგიასაც. XX საუკუნის მეორე ნახევარში დამოუკიდებელი დისციპლინის სტატუსს იღებს ადამიანის ეკოლოგია, რომელიც ძირითადად განიხილავს გარემოს დაცვის პრობლემებს.

ცხოველთა ეკოლოგიისაგან განსხვავებით, მცენარეთა ეკოლოგიური პრობლემებისადმი მიდგომა სხვაგვარია. მცენარეთა ეკოლოგიაში ყურადღება ტრადიციულად გამახვილებულია გარემოსთან ცალკეული ინდივიდების დამოკიდებულებაზე. რაც შეეხება მცენარეთა პოპულაციების, მცენარეთა თანასაზოგადოებების, თუ მცენარეული ცენოზების დამოკიდებულებას გარემოსთან, მათ სწავლობს ფიტოცენოლოგია. თუმცა მკვლევართა ნაწილი (პირველ რიგში, ინგლის-ამერიკული სკოლა) მცენარეთა ეკოლოგიაში ფიტოცენოლოგიასაც გულისხმობს.

მცენარეთა, ცხოველთა და მიკროორგანიზმთა ეკოლოგიას აერთიანებს ბიოცენოლოგია, ანუ მეცნიერება ცოცხალ ორგანიზმთა თანასაზოგადოებების შესახებ. როგორც ითქვა, დღეს თანასაზოგადოებას, ანუ ბიოცენოზს არ აშორებენ მის არაკოცხალ გარემოს — ეკოტოპს და შეისწავლიან ერთობლივად, როგორც ბიოგეოცენოზს. რუსი მეცნიერის სუკაჩოვის მიერ შემოთავაზებული ეს ტერმინი კარგა ხანია დამკვიდრდა მეცნიერებაში, თუმცა წარმოდგენა ბიოგეოცენოზის შესახებ უფრო ადრეც არსებობდა. ასე მაგალითად, ჯერ კიდევ 1877 წელს გერმანელი მეცნიერი მებიუსი წერდა: „ბიოცენოზი წარმოადგენს გარემოსთან შეგუებული ცოცხალი ორგანიზმების თანასაზოგადოებას, რომელიც იცვლება გარემოს ცვლილებასთან, ან ცალკეულ სახეობათა რიცხოვნობის ცვლასთან ერთად“. გერმანელმა მეცნიერმა ტინემანმა (1935) თავის მხრივ ხაზი გაუსვა ბიოცენოზის უცილობელ კავშირს იმ გარემოსთან, რომელშიც იგი ვითარდება.

ზემოთქმულიდან გამომდინარე, შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ თანამედროვე გაგებით ეკოლოგია არის მეცნიერება, რომელიც ინდივიდების, პოპულაციების და თანასაზოგადოებების დონეზე

შეისწავლის ორგანიზმების ერთმანეთთან და არაცოცხალ გარემოსთან ურთიერთობას, ორგანიზმების ბუნებრივ დაჯგუფებათა სტრუქტურასა და ფუნქციონირებას, ენერჯის ნაკადის გამოყენებას ცოცხალ ბუნებაში, ელემენტებისა და ნივთიერებათა წრებრუნვას.

ეკოლოგი რთული ამოცანის წინაშე დგას. კვლევისას იგი ეყრდნობა სხვა მეცნიერებათა მონაცემებს, ზოგჯერ ეკოლოგიურ კანონ-ზომიერებათა შესასწავლად იჭრება კიდევ ამ მეცნიერებათა სფეროში. ინგლისელი ეკოლოგის მაკფედიენის (1965) მახვილგონივრულ გამოთქმას თუ მივმართავთ, ეკოლოგი დიპლომირებული თავისუფლად მოაზროვნეა, რომელიც „უნებართვოდ დახეტილებს ბოტანიკოსისა და ზოოლოგის, სისტემატიკოსის, ფიზიოლოგის, ზოოფსიქოლოგის, მეტეოროლოგის, გეოლოგის, ფიზიკოსის და, ასე განსაჯეთ, თვით სოციოლოგის სამფლობელოშიც კი. იგი ბრაკონიერობს ყველა ჩამოთვლილ და სხვა მრავალ უკვე ჩამოყალიბებულ დისციპლინებში“.

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

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

ისეთი ეკოლოგიური სიტუაციის წარმოქმნამ, რომელიც თვით კაცობრიობას და მის შემდგომ განვითარებას აგდებს საფრთხეში, განაპირობა ე.წ. „დიდი ეკოლოგიის“ ანუ მეგაეკოლოგიის ფორმირება. სამოციან წლებში ამერიკელი ეკოლოგის კომონორის მიერ ჩამოყალიბდა მეგაეკოლოგიის ოთხი კანონი: „ყველაფერი დაკავშირებულია ყველაფერთან,“ „ყველაფერი სადღაც უნდა წავიდეს“,

„არაფერი არ მიიღება უსასყიდლოდ“, „ბუნებამ უკეთ იცის“. ეს მიდგომა საფუძვლად ედება მეგაეკოლოგიის ამოცანებს, რომლებიც თავისი არსით გლობალური ხასიათისაა.

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

თანამედროვე ეკოლოგიის მნიშვნელობის შესახებ რუსი მეცნიერები რეიმერსი და იაბლოკოვი (1987) წერენ: როგორც არ უნდა გაითიშოს მსოფლიო სოციალური, რელიგიური და სხვა ბარიერებით, დედამიწა მხოლოდ ერთია. ასევე ერთიანია მისი შესწავლის ეკოლოგიური ასპექტები მთელი მათი მრავალფეროვნებით. ეკოლოგია ამჟამად წარმოადგენს ბუნების მომჭირნე ექსპლואატაციის, ბუნებრივი რესურსების შენარჩუნებისა და აღდგენის, ადამიანის საარსებო გარემოს დაცვისა და თვით კაცობრიობის გადარჩენის უზრუნველყოფის მეცნიერულ საფუძველს.

## 2. ეკოლოგიის მოკლე ისტორია

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

ცხოველების შესახებ მრავალი საინტერესო ცნობაა შემონახული უძველეს მწერლობაში. მაგალითად, ინდოეთის ეპიურ პოემაში „რამაიანა“ და უძველეს თქმულებებში „მახამხარატა“, რომლებიც ჩვენ წელთაღრიცხვამდე VII-VI საუკუნეებს მიეკუთვნებიან, არის ცნობები დაახლოებით 50 სახეობის ცხოველის ცხოვრების ნირისა და ქცევის შესახებ. საყურადღებოა, რომ ჯერ კიდევ მაშინ არსებობდა დედალ ცხოველებზე ნადირობის აკრძალვის წესი (ნიკოლსკი, 1956).

საკმაოდ გულუბრყვილო, მაგრამ პრინციპულად სწორი იყო ანტიკურ ფილოსოფოსთა წარმოდგენა განვითარებადი ბუნების შესახებ. „მედიცინის მამა“ ჰიპოკრატე ადამიანის დაავადებებს უკავშირებდა ბუნების ფაქტორებს. დიდი არისტოტელე ცხოველებს განიხილავდა მათი ადგილსამყოფელის და ცხოვრების ნირის მიხედვით; იგი არჩევდა ხმელეთის, წყლისა და წყალხმელეთა ცხოველების

ჯგუფებს. მის კლასიფიკაციაში ისიც არის გათვალისწინებული, მარტოხელა ცხოველი თუ ჯგუფურად მცხოვრები, დღის ცხოველია თუ ღამის. არისტოტელე ცხოველებს ყოფდა კვების ხასიათის მიხედვითაც (მტაცებლები, მცენარეებით მკვებავები, ნაირმჭამელები, სპეციალიზებული). არისტოტელეს მოწაფე, „ბოტანიკის მამა“ თეოფრასტე მცენარეებს განიხილავდა ნიადაგთან და კლიმატთან კავშირში. მრავალი ეკოლოგიური დაკვირვებაა აგრეთვე პლინიუს უფროსის ნაშრომებში.

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

მრავალი ეკოლოგიური მონაცემია რუსი მეცნიერების პალასის, ლეპიოხინის და სხვათა ნაშრომებში. პირველი ევოლუციური თეორიის ავტორი ლამარკი ორგანიზმების შეგუების მთავარ მამოძრავებელ ძალად გარემო პირობებს მიიჩნევდა. ჰუმბოლდტი თვლიდა, რომ სხვადასხვა ჯგუფის მცენარეებს მსგავს პირობებში მსგავსი მორფოლოგიური ნიშნები უვითარდებათ. ეს აზრი შეესატყვისება თანამედროვე წარმოდგენას სასიცოცხლო ფორმების შესახებ. გერმანელი მეცნიერის აზრით აუცილებელია ბუნებრივი კომპლექსების შესწავლა საბუნებისმეტყველო მეცნიერების სხვადასხვა დარგის ერთობლივი მონაწილეობით. იგი ცდილობდა ბუნება განეხილა, როგორც მთლიანი და დაედგინა ცოცხალი და არაცოცხალი ფაქტორების მჭიდრო კავშირი. ასეთივე პოზიცია ეკავა რუს მეცნიერს რულიეს, რომელიც სწავლობდა ბუნებრივი თანასახოგადობების კომპონენტთა ურთიერთდამოკიდებულებას. რულიეს შეხედულებები საფუძვლად დაედო თანამედროვე ბიოგეოცენოლოგიის ძირითად პრინციპებს.

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

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

XIX საუკუნის ბოლოსათვის უკვე ჩამოყალიბდა წარმოდგენა ორგანიზმთა თანასახოგადობების შესახებ. მებოუსმა (1877) შეისწავლა ხამანწყების გამრავლების ადგილები და შემოიტანა

ტერმინი „ბიოცენოზი“. ბიოცენოზს იგი განსაზღვრავდა, როგორც მცენარეთა და ცხოველთა ბუნებრივ ერთიანობას, რომელიც ისტორიულად ჩამოყალიბდა გარკვეულ ტერიტორიაზე ადგილობრივ ლანდშაფტურ-გეოგრაფიული პირობების ზეგავლენით. მებიუსი დიდ მნიშვნელობას ანიჭებდა გარემოს აბიოტურ პირობებს, რომელთაც შემდგომში დალმა (1903) ბიოტოპი უწოდა, მაგრამ სისტემად მებიუსი მიიხსენებდა მხოლოდ ბიოცენოზს, როგორც ორგანიზმთა თანასახოვადობას. პირველი, ვინც ერთიან სისტემად განიხილავდა ორგანიზმების ბუნებრივ კომპლექსებსა და აბიოტურ გარემოს, იყო ამერიკელი მეცნიერი ფორბსტი (1887), რომელმაც შემოიტანა ტერმინი „მიკრო-კოსმი“.

XX საუკუნის დასაწყისისათვის უკვე სწავლობდნენ ორგანიზმების რიცხოვრივ დინამიკას. ცხოველური მოსახლეობის დინამიკას განიხილავდნენ, როგორც სახეობათა ურთიერთკავშირებზე დაფუძნებულ კანონზომიერებას (სეტინი, 1911; გოვარდი და ფისკე, 1911). ეკოლოგიური გამოკვლევები თანდათან იპყრობენ ბუნებისმეტყველთა ყურადღებას. ამას ხელი შეუწყო სხვადასხვა ეკოლოგიური საზოგადოების ჩამოყალიბებამ, სპეციალური ჟურნალების გამოცემამ და სხვ.

ამ პერიოდში ეკოლოგებს შორის დიდი პოპულარობით სარგებლობდა ბუნებრივი „წონასწორობის“, „ბიოტური პოტენციალის“, „გარემოს წინააღმდეგობის“ და სხვათა იდეა. თანდათან დამკვიდრდა წარმოდგენა რიცხოვნობის რეგულირების შესწავლაში მათემატიკური მეთოდების გამოყენების შესახებ (ელტონი, 1924, 1925, 1927; ლოტკა, 1925; ვოლტერა, 1926; ნიკოლსონი, 1933 და სხვ.).

20-40-იან წლებში დაიწყო პოპულაციური ეკოლოგიის განვითარება. ტერმინი „პოპულაცია“ ბიოლოგიაში სოციოლოგიიდან, კერძოდ დემოგრაფიიდან, შემოვიდა. მას შემდეგ, რაც სისტემატიკაში დამკვიდრდა სახეობის პოლიტიპურობის იდეა და ე.წ. ახალი სისტემატიკა, ხოლო გენეტიკაში ჩამოყალიბდა ახლებური წარმოდგენა პოპულაციების შესახებ, მათემატიკური მეთოდების დამუშავება ეკოლოგიაშიც დაიწყო (ჩეკვერიკოვი, 1926, 1928; რაიტი, 1931; ფორდი, 1940 და სხვ.). ამ მეთოდების გამოყენებით მრავალი საგულისხმო ფაქტი დადგინდა პოპულაციების დინამიკაში (ელტონი, 1924; ნიკოლსკი, 1934; ფორმოხოვი, 1935; სევერცოვი, 1941). დამკვიდრდა პოპულაციის რიცხოვნობის ბალანსის ცნება (ნიკოლსონი, 1933). რუსმა მეცნიერმა გაუზემ ინფუზორიების მაგალითზე არსებობისათვის ბრძოლის ეკოლოგიური მექანიზმები გამოავლინა.

30-40-იან წლებიდან დაწყებული ცხოველთა ეკოლოგიის განვითარებაში დიდი წვლილი შეიტანეს რუსი მეცნიერების-კაშკაროვის, ფორმოხოვის და ნაუმოვის ნაშრომებმა. 1949 წელს ამერიკის შეერთებულ შტატებში გამოიცა კოლექტიური შრომა

„ცხოველთა ეკოლოგიის პრობლემები“, რომელსაც დღესაც არ დაუკარგავს მეცნიერული მნიშვნელობა.

პოპულაციური ეკოლოგიის საფუძველზე განვითარდა ექსპერიმენტული ეკოლოგია (ლეკი, 1954; ელტონი, 1958 და სხვ.), რომელიც მიზნად ისახავს პოპულაციის არსებობისა და განვითარების კანონზომიერებების შესწავლას თანამედროვე მეთოდებით. ასე, შვარცის ინიციატივით ეკოლოგიაში დამკვიდრდა მორფო-ფიზიოლოგიური ინდიკატორების მეთოდი, რომელიც საშუალებას იძლევა შესწავლილ იქნეს პოპულაციების სტრუქტურა, შიგაპოპულაციური კავშირების მექანიზმები, პოპულაციის მდგომარეობა გარკვეულ ტერიტორიაზე და მისი რიცხოვნობის მოსალოდნელი ცვლილებები.

ხმელეთის ბუნებრივი კომპლექსების შესწავლისას აბიოტურ კომპონენტებს დიდი ხნის მანძილზე მხოლოდ გარე ფაქტორად მიიჩნევდნენ. სწორი პოზიცია შედარებით გვიან ჩამოყალიბდა. მაგალითად, დოკუჩაევი, ცნობილი ნიადაგმცოდნე, აღნიშნავდა, რომ ბუნების ყველა – როგორც ცოცხალი, ისე არაცოცხალი – კომპონენტი ერთობლივად უნდა შეისწავლებოდეს. დაახლოებით იგივე იდეაა გატარებული რუსი მეცნიერის მოროხოვის წიგნში „სწავლება ტყის შესახებ“ (1912), აბოლინის ნაშრომებში ჭაობების კლასიფიკაციის შესახებ და ა.შ. ტენსლიმ 30-იან წლებში ჩამოაყალიბა ორი ძირითადი დებულება ბუნებრივი კომპლექსების შესახებ: 1 – ორგანიზმები არ შეიძლება განვიხილოთ იმ გარემოს გარეშე, სადაც ისინი ცხოვრობენ, რადგან მათთან ერთად ქმნიან ერთიან სისტემებს; 2 – ასეთი სისტემები წარმოადგენენ ძირითად ბუნებრივ ერთეულებს დედამიწაზე.

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

ეკოლოგიის განვითარების თანამედროვე ეტაპზე განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება მის მჭიდრო კავშირს ადამიანის პრაქტიკულ საქმიანობასთან. როგორც ბუდიკო (1977) აღნიშნავს, ეკოლოგიის უმთავრეს ამოცანებს შორის, ერთ-ერთი უპირველესია ისეთი მეთოდების შემუშავება, რომლებიც საშუალებას მოგვცემენ შევინარჩუნოთ და გავაუმჯობესოთ გარემო კაცობრიობის ინტერესების შესაბამისად. ამიტომ თანამედროვე ეკოლოგია ლოკალური პრობლემებიდან გადადის გლობალურ პრობლემათა შესწავლასა და გადაწყვეტაზე. გლობალური ეკოლოგია კი ბიოსფერული პრობლემების გადაჭრას ისახავს მიზნად.

ცნობილი რუსი მეცნიერი ვერნადსკი ცოცხალ ნივთიერებას

უდიდეს გეოლოგიურ ფაქტორად თვლიდა და დედამიწაზე მცენარეთა და ცხოველთა შენარჩუნებას ადამიანის ყოველდღიურ საქმიანობასთან აკავშირებდა. იგი აღნიშნავდა, რომ ბიოსფეროს განვითარების კულმინაციას წარმოადგენს ახალი – „გონიერი“ გარსის წარმოქმნა, რომელსაც მან „ნოსფერო“ უწოდა. სწორედ „ნოსფეროს“ ფაზაში განსაკუთრებით საგანგაშო გახდა ბიოსფეროს მდგომარეობა ამიტომაც შეიქმნა სხვადასხვა საზოგადოება, კლუბი თუ პარტია, რომელთა უპირველესი საზრუნავი სწორედ ბიოსფეროს გადარჩენაა. ეკოლოგები კრიზისულ მდგომარეობას გამოეხმაურნენ გამოკვლევათა დიდი სერიით, რომელიც, ერთი მხრივ, მსოფლიოს აუწყებს ეკოლოგიური კრიზისების მოახლოებას და, მეორე მხრივ, სახავს გზას ამ კრიზისების დასაძლევად. უკვე პრაქტიკული გამოყენება პოვა მრავალმა ნაშრომმა ეკოლოგიაში, ეკოლოგიურმა სახელმძღვანელოებმა, პროგრამებმა და სხვა. მეცნიერულ ნაშრომებთან ერთად გამოიცემა პოპულარული და სამეცნიერო-პოპულარული შრომები. ასეთია, მაგალითად, დორსტის „მანამ, სანამ მოკვდება ბუნება“ (1968), ალენის „როგორ გადავარჩინოთ დედამიწა“ (1983), კიტანოვიჩის „პლანეტა და ცივილიზაცია საფრთხეშია“ (1985) და მრავალი სხვა. გამოყენებითი ეკოლოგიის მრავალი საკითხია განხილული ოდუმის (1975), რამადის (1981) და სხვათა სახელმძღვანელოებში.

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

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

უნდა დავეთანხმოთ რეიმერსის და იაბლოკოვის (1982) სიტყვებს – ნათელია, რომ არა თუ მრავალი, არამედ ყველა თანამედროვე პრობლემა, თავისი არსით, ეკოლოგიურია და მათი გადაწყვეტა ეკოლოგიური მეთოდოლოგიის გამოყენების გარეშე შეუძლებელია. აქედან სავსებით გასაგებია, რომ თანამედროვე ეკოლოგია არის არა მარტო მეცნიერება, არამედ იგი, ადამიანის ყოველდღიურ საქმიანობასთან კავშირში, იქცა კაცობრიობის არსებობისა და გადარჩენის წამყვან მეთოდოლოგიად.

### 3. ეკოლოგიის კავშირი მაცნობარების სხვა ღარბებთან

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

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

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

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

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

ცხოველთა გავრცელება ბევრადაა დამოკიდებული ამა თუ იმ რეგიონის კლიმატზე, ლანდშაფტზე, მცენარეულ საფარზე და სხვა.

ეკოლოგიისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმების ადაპტაციების შესწავლას, რადგან ისინი განაპირობებენ ორგანიზმთა შორის ურთიერთდამოკიდებულებას და მათი გავრცელების კანონზომიერებებს.

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

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

ცხოველთა შეგუების ერთ-ერთ მნიშვნელოვან საშუალებას წარმოადგენს ქცევა. ეთოლოგია, მეცნიერება ქცევების შესახებ, მნიშვნელოვნადაა დაკავშირებული ეკოლოგიასთან. იგი, შეიძლება ითქვას, ეკოლოგიის უახლოესი „თანამშრომელია“, რადგან მრავალი ეკოლოგიური პრობლემის გადაწყვეტა ეთოლოგიის დახმარებით ხდება. ასე, მაგალითად, ტროპიზმებისა და ტაქსისების, ცხოველთა მიგრაციის მექანიზმების, ცირკადული და სეზონური რითმების შესწავლა შეუძლებელია ცხოველთა ქცევის გათვალისწინების გარეშე. ასევე შეუძლებელია ცხოველთა კოლონიების, ჯოგების და სხვა ტიპის დაჯგუფებათა არსებობისა და ფუნქციონირების შესწავ-

ლა, თუ არ შევისწავლით ურთიერთობებს, რომლებიც ყალიბდება ამ დაჯგუფებებში შემავალ ინდივიდებს შორის. ეს ურთიერთობანი ხშირ შემთხვევაში განპირობებულია მემკვიდრულობით, რაც კარგად ჩანს საზოგადოებრივი მწერების და ჯგუფებად მცხოვრებ სხვა ცხოველთა მაგალითზე.

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

თანამედროვე ეკოლოგიას მჭიდრო კავშირი აქვს აგრეთვე გეოლოგიასთან, სოფლის მეურნეობასთან და მეცნიერების სხვა დარგებთან. ამის დადასტურებაა ეკოლოგიის ისეთი მიმართულებანი, როგორცაა სასოფლო-სამეურნეო ეკოლოგია, ისტორიული ეკოლოგია, საინჟინრო, ლანდშაფტური, კოსმოსური ეკოლოგია და სხვა.

#### 4. გარემო და საარსებო პირობები

მატერიალური სხეულების ერთობლიობას, ენერგიასა და მოვლენებს, რომლებიც ცოცხალ ორგანიზმზე მოქმედებენ, ფართო გაგებით, გარემოს უწოდებენ. გარემო არის ყოველივე ის, რაც გარს არტყია ორგანიზმებს, უშუალოდ ან არაპირდაპირ მოქმედებს მათ ცხოველმყოფელობაზე, განვითარებასა და გამრავლებაზე. გარემო არის ის არენა, სადაც მიმდინარეობს ორგანიზმების ევოლუცია, მათი შეგუება და გადაშენება. თავის მხრივ ორგანიზმები ზემოქმედებენ გარემოზე.

მაგრამ ყოველი გარემო როდია სიცოცხლისათვის გამოსადეგი! ზოგან დედამიწაზე ისეთი პირობებია, რომ ორგანიზმები ვერ არსებობენ. სიცოცხლისათვის ვარგის გარემოს აღსანიშნავად გამოიყენებენ ცნებას „საარსებო გარემო“. იგი ხასიათდება დიდი მრავალფეროვნებით, პერიოდული ცვალებადობით და ორგანიზმზე მუდმივი ზემოქმედებით. ორგანიზმები ეგუებიან საარსებო გარემოს და თავისი ცხოველმოქმედებით მნიშვნელოვნად ცვლიან მას. ასე შეცვალეს მწვანე მცენარეებმა ფოტოსინთეზის გზით დედამიწის

საბ. სახელმწიფო უნივერსიტეტი  
მ. ნ. ს. ბ. გ. უნივერსიტეტი

ატმოსფეროს შედგენილობა, რითაც ხელი შეუწყვეს აერობების განენას და მათ ევოლუციას.

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

არჩევნ სამ ძირითად ფიზიკურ გარემოს, ესენია: წყალი, ხმელეთი (ანუ აერობიონტების გარემო) და წყალ-ხმელეთი ანუ ინტერსტიციალური გარემო. გარემოს კლასიფიცირება სხვა, არაფიზიკური მანვენებლებითაც შეიძლება. ასეთი კლასიფიკაციით განასხვავებენ ინტრალურ, ექზალურ და ბიოცენოტურ გარემოს. პირველი წარმოადგენს ორგანიზმებში მცხოვრები სხვა ორგანიზმების გარემოს (მაგ. პარაზიტებისათვის მასპინძლის სხეული); მეორე — ექზალური ანუ ცენეკულარული არის სხვა ორგანიზმების სხეულზე მცხოვრებ ორგანიზმთა გარემო; მესამეა ცენობიონტების გარემო, ანუ ბიოცენოზის მოული ცოცხალი კომპონენტების მიერ შექმნილ გარემო. სწორედ ცენობიონტების გარემო არის სიცოცხლის ის არენა, რომელსაც შეისწავლის ეკოლოგია, რადგან პირველი ორი ტიპის გარემო, ფაქტურად, ბიოცენოზის ცალკეული ელემენტებით — ორგანიზმებითაა წარმოდგენილი.

ყოველ ორგანიზმს თავისი საარსებო გარემო აქვს, რომელიც სხვა ორგანიზმისათვის შეიძლება სრულიად გამოსუხადგარი იყოს ასე, მაგალითად, ხმელეთზე მცხოვრებ ორგანიზმთა გარემო მკვეთრად განსხვავდება ჰიდრობიონტების გარემოსაგან. მაგრამ თვით ხმელეთზე არსებული ორგანიზმები სხვადასხვა გარემოს არიან შეგუებული. ამიტომ როდესაც ლაპარაკია საარსებო გარემოზე ყოველ კონკრეტულ შემთხვევაში მხედველობაში გვაქვს კონკრეტული ორგანიზმი.

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

საარსებო პირობებს უწოდებენ იმ ფაქტორების ერთობლიობას, რომლებიც აუცილებელია ორგანიზმის ცხოველქმედებისათვის. ან ფაქტორთა გარდა არის სხვა ეკოლოგიური ფაქტორებიც, რომლებიც მოქმედებენ ორგანიზმზე, მაგრამ მისთვის აუცილებელი არ არიან.

თუ ჩვენ ვიტყვი, რომ თეთრი დათვი არქტიკაში ცხოვრობს ამით მივუთითებთ მხოლოდ მის კავშირზე არქტიკასთან. ეკოლოგისა-

თვის კი პირველ რიგში არსებითია არა ის თუ სად ცხოვრობს სახეობა, არამედ ის, თუ რა სჭირდება მას და გარემოს რა ფაქტორებია მისთვის აუცილებელი. ამიტომ „საარსებო პირობები“ გაცილებით უფრო კონკრეტული ცნებაა, ვიდრე „საარსებო გარემო“. საარსებო პირობები, როგორც ამას რუსი ეკოლოგი კაშკაროვი (1938) აღნიშნავდა, ყოველთვის ხანგრძლივი გადარჩევის შედეგია და შეესაბამება სახეობის ეკოლოგიურ მოთხოვნილებებს, რომლებიც გამოუმუშავდა მას ევოლუციის პროცესში. ამრიგად, საარსებო პირობები დაკავშირებულია ამა თუ იმ ეკოლოგიურ ფაქტორთა ინტენსივობასთან და იმ პირობებს გულისხმობს, რომელსაც „მორგებულია“ ესა თუ ის სახეობა.

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

ორგანიზმები სასიცოცხლო პირობებს პოულობენ სხვა ორგანიზმებშიც და მკვდარ ორგანიზმ ნივთიერებებშიც. ზოგ შემთხვევაში ორგანიზმები ისეთ პირობებში ბინადრობენ, რომელიც, ერთი შეხედვით, სრულიად უვარგისია სიცოცხლისათვის. მაგალითად, ზოგიერთი ნემატოდა ძმარში ცხოვრობს, ზოგი ბუზის მატლი — ნავთობში და ა.შ. ვინაიდან სხვადასხვა ტიპის გარემო თავისი მახასიათებლებით ერთმანეთისაგან მნიშვნელოვნად განსხვავდება, ამიტომ ორგანიზმები გარემოსადმი შეგუების სპეციფიკური მორფოლოგიური ნიშნებით ხასიათდებიან.

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

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

აღსანიშნავია, რომ ზოგჯერ ტერმინ ადგილსამყოფელის სინონიმად იხმარება ტერმინი **ბიოტოპი**. ეს უკანასკნელი (bios — სიცოცხლე, topos — ადგილი) აღნიშნავს ეკოლოგიურად ერთგვაროვანი ტერიტორიის მონაკვეთს, რომელიც წარმოადგენს 'ამა თუ იმ სახეობის მცენარისა თუ ცხოველის არსებობის ადგილს. სხვაგვარად ბიოტოპი არის ბიოგეოცენოზის არაცოცხალი ნაწილი, რომელიც განაპი-

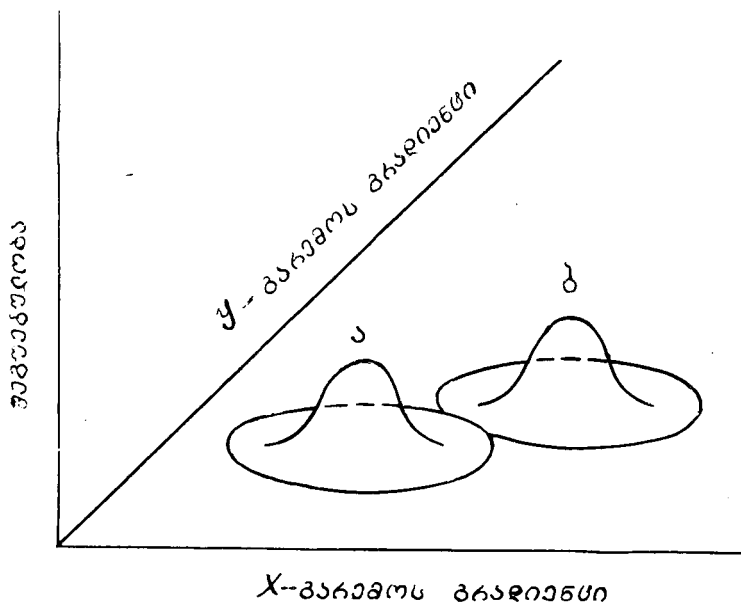
რობებს ორგანიზმების არსებობას მოცემულ ტერიტორიაზე.

ამერიკელი და ინგლისელი ეკოლოგები ტერმინ „ბიოტოპის“ ნაცვლად ხმარობენ ტერმინს „ადგილსამყოფელი“ (habitat). კაშკა-როვი (1938) თვლის, რომ ტერმინი „ადგილსამყოფელი“ სახეობის ეკოლოგიურ მახასიათებელს გამოხატავს და არა სასიცოცხლო არენას, რომელსაც ბიოტოპი წარმოადგენს. უნდა ვიგულისხმოთ, რომ ადგილსამყოფელად ითვლება ბიოტოპის ის ნაწილი, რომელიც სახეობას აძლევს ყველა რესურსს და ქმნის მისთვის აუცილებელ სასიცოცხლო პირობებს. მაგალითად, წიწვოვან ტყეში ამა თუ იმ სახეობის ადგილსამყოფელი შეიძლება იყოს წყლის ნაპირი. ზოგჯერ ადგილსამყოფელი მოცემული ბიოტოპის საზღვრებს სცილდება და სხვა ბიოტოპის რაღაც მონაკვეთს იკავებს.

სახეობის მიერ ეკოსისტემაში (ბიოგეოცენოზში) ფუნქციურად დაკავებული ადგილის აღსანიშნავად ეკოლოგიაში შემოღებულია ცნება „ნიში“. პირველად ეს ტერმინი იხმარა ამერიკელმა მეცნიერმა გრინელმა (1917), რომელიც ამ ცნებაში გულისხმობდა ორგანიზმის ფუნქციურ როლს და მის ადგილს თანასახოგადობაში. ამერიკელმა მეცნიერმა ელტონმა იგივე ტერმინი გამოიყენა თანასახოგადობაში ორგანიზმის ფუნქციური სტატუსის გამოსახატავად. აქედან ჩანს, რომ ეკოლოგიური ნიშის ცნება მოიცავს არა იმდენად ფიზიკურ სივრცეს, რომელსაც ორგანიზმები იკავებენ, არამედ იმ ფუნქციურ როლს აღნიშნავს, რომელსაც ესა თუ ის ორგანიზმი ასრულებს თანასახოგადობაში. არსებობს ეკოლოგიური ნიშის რამდენიმე ასპექტი: სივრცობრივი, ტროფიკული, ჰიპერ-სივრცობრივი. ზოგ მკვლევარს მოაქვს ასეთი ანალოგია: ადგილსამყოფელი არის ორგანიზმის „მისამართი“, ხოლო ეკოლოგიური ნიში ბიოლოგის ენაზე, მისი „პროფესიაა“. გერმანელი მეცნიერი კარგი (1954) განასხვავებდა „ფუნქციურ ნიშს“ და „ადგილის ნიშს“. ამერიკელმა ეკოლოგმა ჰატჩინსონმა (1957) სიმრავლეების თეორიაზე დაყრდნობით მოახდინა „ნიშის“ პრობლემის ფორმალიზაცია და განსაზღვრა იგი, როგორც იმ პირობების მთელი დიაპაზონი, სადაც ცხოვრობს და მრავლდება ორგანიზმი (ან პოპულაცია). ჰატჩინსონის ნიში არ ეხება ქცევით რეაქციებს.

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

ოპტიმალური პირობების ერთობლიობას, რომლის დროს მოცემულ ორგანიზმს შეუძლია არსებობა და აღწარმოება, ჰატჩინსონმა



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

„ფუნდამენტური ნიში“ უწოდა. ეს უკანასკნელი არის ჰიპოთეზური, წარმოდგენითი ნიში, რომელშიც ორგანიზმი არ აწყდება „მტრებს“, მაგალითად კონკურენტებსა და მტაცებლებს და რომელშიც ფიზიკური გარემო ოპტიმალურია. ორგანიზმის არსებობისათვის საჭირო პირობების ფაქტიურ დიაპაზონს, რომელიც ყოველთვის ნაკლებია ფუნდამენტურ ნიშზე ან მისი ტოლია, რეალიზებული ნიში ეწოდება. ფუნდამენტურ ნიშს ზოგჯერ პოტენციურ ნიშსაც უწოდებენ, ხოლო რეალიზებულს — ფაქტობრივს.

ჰატჩინსონი აღნიშნავდა ეკოლოგიური ნიშების გადაფარვის შესაძლებლობას. აქ განიხილება რამდენიმე შემთხვევა: 1) ორი ფუნდამენტური ნიში შეიძლება იყოს იდენტური (ნაკლებად შესაძლებელი ვარიანტი), მაშინ ერთი სახეობა განდევნის მეორეს; 2) ერთი ფუნდამენტური ნიში მთლიანადაა მოთავსებული მეორეში და მაშინ კონკურენციის შედეგები დამოკიდებულია კონკურენტების შესაძლებლობებზე; 3) ორი ფუნდამენტური ნიში მხოლოდ ნაწილობრივ ფარავს ერთმანეთს, მაშინ სივრცის ნაწილს იყენებს ორივე სახეობა, ხოლო ნაწილს მხოლოდ ერთი; 4) ფუნდამენტური ნიშები

მხოლოდ ეხებიან ერთმანეთს, მეზობლობენ; 5) თუ ორი ფუნდამენტური ნიში სავსებით გათიშულია და არ გადაიფარება, მაშინ კონკურენცია არ ხდება. ერთ გარემოში მცხოვრები ორგანიზმებისათვის ასეთი მოვლენა ძალიან იშვიათია.

# I ნაწილი – ორგანიზმთა ეკოლოგია

## (აუტეკოლოგია)

ორგანიზმებზე გარემო მოქმედებს კლიმატური, ედაფური და ბიოტური ფაქტორების სახით. ასეთ ფაქტორებს ეკოლოგიურს უწოდებენ.

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

## თავი 1. ეკოლოგიური ფაქტორები და მათი

### მოქმედება ორგანიზმებზე

#### 1.1 ეკოლოგიურ ფაქტორთა ზოგადი დახასიათება

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

ცნობილი გერმანელი ქიმიკოსის ლიბიხის მიერ შემოთავაზებული იყო ე.წ. „მინიმუმის კანონი“, რომლის მიხედვით ორგანიზმთა

ზრდა იმ ელემენტებით ლიმიტირდება, რომელთა კონცენტრაცია მინიმალურია. მაგალითად, ბორი აუცილებელი ელემენტია, მაგრამ ნიადაგში ყოველთვის მცირე რაოდენობითაა. თუ მრავალი წლის მანძილზე ერთ ადგილზე ერთი და იგივე კულტურა მოყავთ, ბორის მარაგი გამოილევა, მცენარეთა ზრდა დაბრკოლდება და, მიუხედავად სხვა ელემენტების სიუხვისა, შეიძლება სრულიადც შეწყდეს.

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

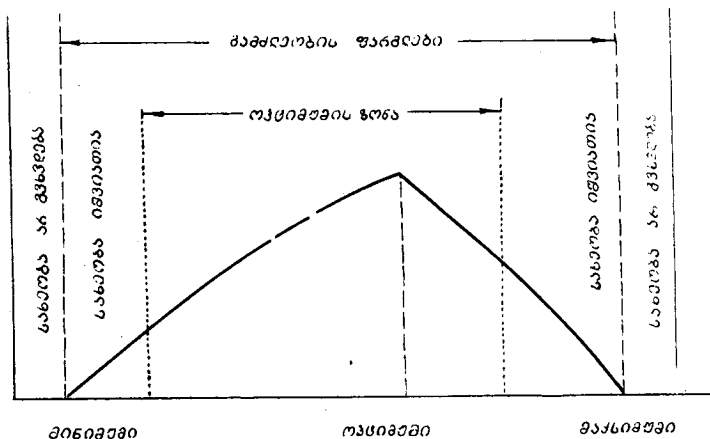
ქიმიის ანალოგიურად, ეკოლოგიაში დამკვიდრდა ვალენტოვნების ცნება. სახეობის ეკოლოგიური ვალენტოვნება არის მისი უნარი, დაიკავოს ესა თუ ის გარემო, რომელიც ეკოლოგიური ფაქტორების ინტენსივობის გარკვეული მერყეობით ხასიათდება. სახეობა, რომელსაც დაბალი ეკოლოგიური ვალენტოვნება აქვს, ეკოლოგიური ფაქტორების მხოლოდ უმნიშვნელო ვარიაციებს იტანს და მას **სტენოტოპუს** უწოდებენ, ხოლო ფართო ეკოლოგიური ვალენტოვნების სახეობას—**ეკრიტოპუს**.

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

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

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

მაკუფედიენის მოხდენილი გამოთქმით, პრეფერენდუმი არის ის პირობები, რომელსაც ორგანიზმი ამოირჩევდა, მას რომ ამის



სურ.2 ფაქტორთა ზოგადი მოქმედება ორგანიზმზე; დაჟოს (1975) მიხედვით

შესაძლებლობა ჰქონდეს.

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

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

## 1.2. ეკოლოგიაში ფაქტორთა კლასიფიკაცია

თანამედროვე ეკოლოგიაში კლასიკურად ითვლება ეკოლოგიურ

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

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

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

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

ფაქტორების საკმაოდ ორიგინალური კლასიფიკაცია მოგვცა რუსმა მეცნიერმა მონჩადსკიმ (1958, 1961, 1962). მისი აზრით, ეკოლოგიური ფაქტორების რაციონალური კლასიფიკაცია უნდა ითვალისწინებდეს ფაქტორთა ზემოქმედებაზე ორგანიზმების რეაქციის თვისებებებს და ადაპტაციის ხარისხს, რომელიც მით უფრო მაღალია, რაც უფრო ძველია ფაქტორი. თანამედროვე ეკოლოგების უმრავლესობა ფაქტორთა მოქმედებას ორგანიზმების ადაპტაციის ფონზე განიხილავს, რადგან ნებისმიერი ორგანიზმის ევოლუცია ადაპტურია და ყოველი ორგანიზმი გარემოსთან შეგუების ხანგრძლი-

ეკოლოგიური ფაქტორების კლასიფიკაცია  
 ლაჟოს (1975) და მონჩადსკის (1961) მიხედვით

ლაჟოს მიხედვით	მონჩადსკის მიხედვით		
ა. კლიმატური ფაქტორები სინათლე, ტემპერატურა	პირველადი პერიოდული ფაქტორები	აბიოტური ფაქტორები	ფაქტორები, რომლებიც არაა დამოკიდებული სიმჭიდროვეზე.
შეფარდებითი ტენიანობა, ნალექები, სხვა ფაქტორები	მეორადი პერიოდული ფაქტორები		
ბ. ფიზიკური, არაკლიმა- ტური ფაქტორები წყლის გარემო	მეორადი პერიოდული ან არაპერიოდული ფაქტორები		
ელაფური ფაქტორები	არაპერიოდული ფაქტორები	ბიოტური ფაქტორები	სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები
გ. კვებითი ფაქტორები	ძირითადად მეორადი პერიოდული ფაქტორები		
დ. ბიოტური ფაქტორები შიგასახეობრივი ურთიერთობანი			
სახეობათა შორის ურთიერთობანი	არაპერიოდული ფაქტორები		

ვი პროცესის შედეგია.

მონჩადსკის მიხედვით, ადაპტაცია პირველ რიგში ხორციელდება იმ ფაქტორების მიმართ, რომელთაც მკაცრი პერიოდულობა ახასიათებთ; მხედველობაშია დღე-ღამური, სეზონური და წლიური პერიოდულობა. ეს უძველესი ადაპტაციებია, რომელთა გამომწვევ ფაქტორებს მონჩადსკიმ პირველადი უწოდა. ამ ფაქტორთა რიცხვს ეკუთვნის ტემპერატურა, განათებულობა, ზღვის მოქცევა და უწყვეტა. განათებულობის სეზონურ ცვლასთანაა დაკავშირებული ფოტოპერიოდული რეაქციები. პირველად პერიოდულ ფაქტორებთანაა დაკავშირებული კლიმატური ზონების არსებობა; ამავე ფაქტორების

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

პირველად პერიოდულ ფაქტორებს წამყვანი მნიშვნელობა აქვთ ყველა ორგანიზმისათვის, გარდა ისეთი საარსებო ზონების ბინადრებისა, როგორცაა აბსოლუტური ან მიწისქვეშა საარსებო გარემო, სადაც ამ ფაქტორების ცვალებადობა უმნიშვნელოა ან სრულიად არაა გამოხატული.

ექსპერიმენტულ-ეკოლოგიური კვლევების ნაწარებისას აუცილებელია ამ ფაქტორთა გათვალისწინება. თუ ცხოველზე ექსპერიმენტს ხელოვნურ (სტაბილურ) პირობებში ვატარებთ, შედეგი მნიშვნელოვნად იქნება განსხვავებული ბუნებრივ პირობებთან შედარებით. შელფორდისა და სხვა ეკოლოგების მიერ ნახვენიებია ფუნდამენტური ეკოლოგიური კანონზომიერება, რომელიც იმაში გამოხატება, რომ ტემპერატურის მერყეობას მასტიმულირებელი მნიშვნელობა აქვს.

მეორადი პერიოდული ფაქტორები პირველადი ფაქტორების შედეგს წარმოადგენენ. რაც უფრო მჭიდროა ფაქტორთა კავშირი, მით უფრო რეგულარულია მეორადი ფაქტორების გამოვლენა. ასე, მაგალითად, ჰაერის ტენიანობა მეორად პერიოდულ ფაქტორებს მიეკუთვნება და იგი მჭიდრო კავშირშია ტემპერატურასთან. ცნობილია, რომ ტროპიკებში და მუსონური კლიმატის ოლქებში ნალექები დღეღამური და სეზონური პერიოდულობით ხასიათდება. მეორად პერიოდულ ფაქტორებს მიეკუთვნება მცენარეული საკვები, რომლის პერიოდულობა დაკავშირებულია კლიმატურ ციკლთან. ამ ჯგუფის ფაქტორებს შეიძლება მივაკუთვნოთ აგრეთვე წყლის გარემოში უანგბადის შემცველობა, მარილიანობა, სიმღვრიე, ჰორიზონტალური და ვერტიკალური ცირკულაცია, წყლის დონის მერყეობა და სხვა. დაბოლოს შიგასახეობრივი დამოკიდებულებაც მეორად პერიოდულ ფაქტორებს მიეკუთვნება, რადგან ორგანიზმებს შორის ურთიერთობა წლიურ ციკლებთანაა დაკავშირებული.

მეორადი პერიოდული ფაქტორები თავისი წარმოშობით პირველადზე უფრო ახალგაზრდაა. ცოცხალი ორგანიზმების შეგუება ამ ფაქტორების მიმართ არ მოიცავს ხანგრძლივ პერიოდს, ამიტომ მათდამი ადაპტაცია არაა ისეთი მკვეთრი და დახვეწილი, როგორც პირველადი ფაქტორების მიმართ. ასე მაგალითად, შეფარდებითი ტენიანობის ეკოლოგიური მნიშვნელობა დაკავშირებულია ორგანიზმების ხმელეთზე ამოსვლასთან. საკვებისადმი ადაპტაციაც მეტად მრავალფეროვანია, ზოგჯერ — საკმაოდ ვიწრო, როგორც ეს ახასიათებთ ოლიგოფაგებსა და მონოფაგებს, რაც საკვები ბაზის თავისებურებებთანაა დაკავშირებული.

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

## თავი 2. აბიოტური ფაქტორები

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

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

მიკროკლიმატის თვისებების დადგენა ხდება სპეციალური აპარატურით, რომლის მეშვეობით შეისწავლება ტემპერატურა, ტენიანობა და სხვა ფაქტორები.

ვიდრე ცალკეული ფაქტორის როლს შევცხებოდეთ, ზოგადად განვიხილოთ ამ ფაქტორთა ძირითადი მაჩვენებლები. დედამიწის მიერ მიღებული სხივური ენერგია მზიდან მოდის. მზისგან დედამიწაზე მოემართება სხივთა კონა, რომლის ტალღების სიგრძე მიკრომეტრის მეთაფებიდან ( $\mu\text{მ}=10^{-6}\text{მ}$ ), რამდენიმე ათას მეტრს აღწევს. მზის ენერგიის ამ ნაკადის ნაწილები არათანაბრად გაივლიან ატმოსფეროს. დედამიწის ზედაპირამდე ძირითადად მხოლოდ ხილული სინათლე აღწევს (მას მოაქვს ჯამური რადიაციის დაახლოებით 50%). გარდა ამისა, დედამიწის ზედაპირზე მცირე რაოდენობით აღწევს ულტრაიისფერი სხივები (ოზონის შრე შთანთქავს იმ სხივებს, რომელთა ტალღის სიგრძე 2950 ნანომეტრზე (ნმ) ნაკლებია), ინფრაწითელი სხივები (დაახლოებით  $24,10^4$  ნმ) და აგრეთვე ის რადიოტალღები, რომელთა სიგრძე  $10^6$ ნმ-ზე მეტია. აქედან მხოლოდ ინფრაწითელ და ულტრაიისფერ სხივებს აქვს ბიოლოგიური მნიშვნელობა. რადიაციის ნაწილი ღრუბლებით აირეკლება და დედამიწის ზედაპირს ვერ აღწევს. ინფრაწითელი სხივების დაახლოებით 20% წყლის ორთქლის მიერ შთაინთქმება და მონაწილეობს ჰაერის გათბობაში. დედამიწის ზედაპირამდე მოღწეული რადიაციის სიდიდე დამოკიდებულია დღის ხანგრძლივობაზე, სხივების დაცემის კუთხეზე და ატმოსფეროს გამჭვირვალობაზე. მიღებული სითბოს რაოდენობა დედამიწის სხვადასხვა განედზე სხვადასხვაგვარია (იხ. ცხრილი 2).

**ტემპერატურა.** ტემპერატურის წლიური იზოთერმები თითქმის ეკვატორის პარალელურია. ჩრდილოეთი ნახევარსფერო სამხრეთზე უფრო თბილია. თერმული ეკვატორი თითქმის მთლიანად ჩრდილოეთ ნახევარსფეროშია.

ტროპიკულ რაიონებში ტემპერატურის დღეღამური მერყეობა უფრო ძლიერია, ვიდრე წლიური. ეს ბიოლოგიური თვალსაზრისით მეტად მნიშვნელოვანი მოვლენაა. არატროპიკულ რაიონებში თერმული რეჟიმი კარგადაა გამოხატული: ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში იანვარი ყველაზე ცივი თვეა, ხოლო ივლისი — ყველაზე ცხელი; სამხრეთ ნახევარსფეროში კი პირიქით. ეკოლოგიური კვლევისათვის ამ უკიდურესი ტემპერატურების აღრიცხვას დიდი მნიშვნელობა აქვს.

ეკოლოგიური თვალსაზრისით **განათებულობის მნიშვნელობა** სამი მახასიათებლით გამოიხატება: ხანგრძლივობით, ინტენსივობით და სხივთა ნაკადის ტალღების სიგრძით.

დღე-ღამის ხანგრძლივობა დედამიწის სხვადასხვა ნაწილში სხვადასხვაგვარია, შესაბამისად სხვადასხვაგვარია განათებული პერიოდის ხანგრძლივობაც. მაგალითად, პოლარული წრეების იქით

## რადიაციის სიდიდე სხვადასხვა ზონაში ღაქოს (1975) მიხედვით

ზონები	ზაფხულის 4 თვე-ში, კაღ/სმ <sup>2</sup>	მთელი წლის განმავლობაში კაღ/სმ <sup>2</sup>
არქტიკული ზონა (80° ჩ. გ.)	13600	16800
ბორეალური ზონა (60° ჩ. გ.)	30600	43600
ზომიერად ცივი ზონა (48-52° ჩ. გ.)	36500	57700
ზომიერად თბილი ზონა (39-45° ჩ. გ.)	41000	82000

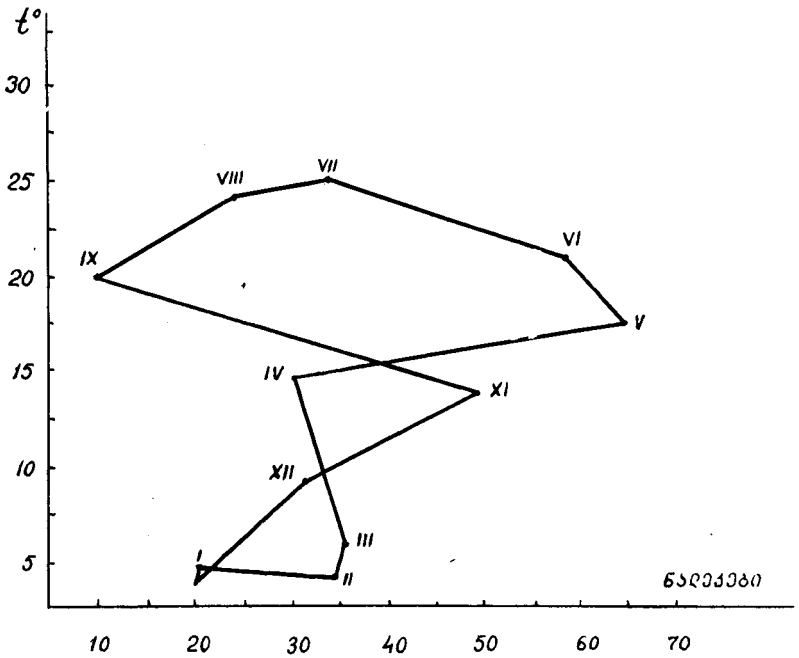
პოლუსებამდე არის ისეთი ზონები, სადაც წელიწადი ოთხ პერიოდად იყოფა. აქედან ორ პერიოდში (შუა მონაკვეთი) მუდმივი ზაფხული ან მუდმივი ზამთარია (იმის შესაბამისად, თუ რომელ ნახევარსფეროსთან გვაქვს საქმე); დანარჩენ ორ პერიოდში მზე ყოველდღიურად ნორმალურად ამოდის და ჩადის, როგორც დედამიწის სხვა ადგილებში. პოლუსთან მიახლოვებასთან ერთად კი უწყვიტი დღისა და ღამის ხანგრძლივობა იზრდება და პოლუსებთან უკვე წელიწადი ზუსტად ორ ნაწილად იყოფა.

**შეფარდებითი ტენიანობა.** მაქსიმალურ პარციალურ წნევას, რომელსაც წყლის ორთქლი ჰაერში აღწევს, ნაჯერი ორთქლის (F) წნევას უწოდებენ. იგი იზრდება ტემპერატურის ზრდასთან ერთად. შეფარდებითი ტენიანობა (e) არის წყლის ორთქლის ფაქტიური წნევის (f) შეფარდება ნაჯერი ორთქლის წნევასთან იმავე ტემპერატურაზე და გამოიხატება პროცენტებში:

$$e = \frac{f}{F}$$

ეს დამოკიდებულება სამართლიანია უარყოფითი ტემპერატურებისათვისაც.

**ნალექები.** ნალექები — წვიმის, თოვლისა და სეტყვის სახით, არათანაბრად ნაწილდება დედამიწაზე. ყველაზე მეტი ნალექი მოდის ტროპიკულ სარტყელში. ინდონეზიაში, ამაზონის აუზში და აფრიკის ზოგ ნაწილში წელიწადში 2000 მმ-ზე მეტი ნალექი მოდის, თუმცა ტროპიკულ ზონაში გვხვდება ძალიან მშრალი რაიონებიც, მაგალითად საჰარა, ჩილეს ჩრდილოეთი ნაწილი. ცნობილია აფრიკის ზოგიერთი



სურ.3 გარდაბნის კლიმაგრამა 1984-1988 წლებისათვის  
(გა საშუალოებული)

რაიონი, სადაც 10 წლის განმავლობაში სულ 1,8 მმ ნალექი მოდის. ტროპიკებს გარდა დიდი რაოდენობის ნალექები აღინიშნება მთის მასივებში — ალპებში, პირინეებში, სკანდინავიის მთებში, ჰიმალაისა და ანდების მთებში. ხშირად, ბევრი ნალექია სუბტროპიკულ ზონაშიც, განსაკუთრებით სანაპირო ზოლში (მაგალითად, ბათუმში ნალექების წლიური რაოდენობა 2500 მმ-ია).

სხვადასხვა რეგიონში კლიმატი (ჰავა) სხვადასხვაგვარია. ხშირად, ამბობენ, რომ კლიმატი არის გარკვეული ადგილისათვის დამახასიათებელი ამინდის რეჟიმი. იგი განპირობებულია მზის რადიაციით, რელიეფის თავისებურებებით, ატმოსფეროს ცირკულაციით და სხვა.

კლიმატის ეკოლოგიური კლასიფიკაცია ეყრდნობა ორ კარგად შესწავლილ ფაქტორს — ტემპერატურასა და ნალექების რაოდენობას. კლიმატური ინდექსები შემუშავებულ იქნა იმ მიზნით, რომ

გასაგები გამხდარიყო მცენარეულობის განაწილება. ამ ინდექსებიდან მთავარია არიდულობის (სიმშრალის) ინდექსი, რომელიც ასეთი შეფარდებით გამოიხატება:

$$i = P / (T + 10), \text{ სადა } C$$

P-ნალექების წლიური რაოდენობაა,

T-წლიური საშუალო ტემპერატურა.

ეს ინდექსი მით უფრო დაბალია, რაც უფრო მშრალია კლიმატი. კლიმატის კლასიფიკაციის დროს გამოყოფენ უდაბნოს, არაუდაბნოს, ტროპიკულ კლიმატს, კლიმატს ტროპიკებს გარეთ (ოკეანური, კონტინენტური, ხმელთაშუაზღვისეული, სუბპოლარული და პოლარული კლიმატი). კლიმატის ყოველი ტიპი განისაზღვრება ტენიანობით, ადგილის სიმაღლით ზღვის დონიდან და ყველაზე ცივი თვის საშუალო ტემპერატურით.

ამა თუ იმ ტერიტორიაზე კლიმატის განსაზღვრის მიღებული საშუალებაა სპეციალური კლიმაგრამების აგება. ასეთი კლიმაგრამების შეფასება საშუალებას იძლევა სწრაფად დადგინდეს კლიმატური მსგავსება-განსხვავება. ორდინატის ღერძზე აღნიშნავენ ტემპერატურას, ხოლო აბსცისის ღერძზე - ნალექებს. მაგალითისათვის მე-3 სურათზე მოტანილია საქართველოს ერთ-ერთი რაიონის კლიმაგრამა.

## 2.1. შხის სხივური ენერგია

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

ხილული სინათლის, ულტრაიისფერი სხივების მოქმედება ორგანიზმებში მნიშვნელოვნად განსხვავებულია. მცენარეთათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს სინათლის სპექტრის ნარინჯისფერ-წითელ (0,65 - 0,68 მკმ) და ლურჯ-იისფერ (0,40 - 0,50 მკმ) ნაწილებს.

შხის ენერგიას, რომელსაც მცენარეები იყენებენ ფოტოსინთეზის პროცესში, ფოტოსინთეზის აქტიურ რადიაციას (ფარ) უწოდებენ. მისი ტალღის სიგრძეა 0,38 - 0,71 მკმ. მცენარეთა მიერ სხივები ამ დიაპაზონშიც კი არათანაბრად შთაინთქმება. ფარ-ის ფარგლებში შეიძლება გამოიყოს სპექტრის ნაწილები, რომლებიც ფოტოსინთეზის მაღალ და დაბალ აქტივობას განაპირობებენ. ხშირად ეს ნაწილები დამოკიდებულია თვით მცენარეებზე და განპირობებულია მათი

პიგმენტების ხასიათით. ფარ-ის სპექტრში შერჩევითად ფუნქციონირებენ ისეთი პიგმენტები, როგორცაა ქლოროფილი, კაროტინოიდები, ფიტოტრიანინი და სხვ. მწვანე პიგმენტები (ქლოროფილები a, b, c, d) ხასიათდებიან შთანთქმის ორი ძირითადი მაქსიმუმით სპექტრის წითელ და ლურჯ-იისფერ ნაწილებში. ამიტომ სხვადასხვა მცენარე ფარ-ის შთანთქმის განსხვავებული სპექტრალური მაჩვენებლით ხასიათდება. აღმოჩნდა, რომ ფარ-ის მაჩვენებლები ძლიერ ცვალებადია. მაგალითად, პირდაპირ სხივებში, რომლებიც პერპენდიკულარულად ეცემა ფოთლების ზედაპირს, ფოტოსინთეზისათვის აქტიურია მხოლოდ 35%, ხოლო გაფანტულ სხივებში — 70%-მდე. მცენარეებისათვის სხივების თვისობრივი შედგენილობის გარდა დიდი მნიშვნელობა აქვს მათ რაოდენობას, განათების ინტენსივობას. იგი ძლიერ ცვალებადია წლის სხვადასხვა დროს და დამოკიდებულია ადგილის განედზე. რუსეთის ტერიტორიაზე განათებულობა, როგორც წესი, იზრდება ჩრდილო-დასავლეთიდან სამხრეთ-აღმოსავლეთისაკენ. ქალაქებში, ქაერის დაბინძურებასთან დაკავშირებით, განათებულობა 5-15%-ით დაბალია, ვიდრე ქალაქგარეთ.

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

პირველნი ნორმალურად ვითარდებიან მხოლოდ საკმაოდ განათებულ ადგილებში; ასეთებია მთის, მდელოს, სტეპისა და უდაბნოს მცენარეები. ტყის მცენარეებიდან მათ მიეკუთვნება მაღალტანიანი ხეები, რომლებიც წარმოქმნიან ზედა იარუსს და ტყის ეფემერული ტიპის ბალახოვანი მცენარეები. ჩრდილის მოყვარული მცენარეები ვითარდებიან დაბალი განათების პირობებში, ძლიერ განათებას ისინი ვერ იტანენ. ამ ჯგუფს მიეკუთვნებიან ტყის ქვედა იარუსის მცენარეები. განსაკუთრებით ბევრია ჩრდილის მოყვარულები ფართოფოთლიანი ტყისა და მუქწიწვიანი ტყეების დაბალ იარუსში. ესენია მაკალო, მაისურა, მახრჩობელა, ხარისთვალა და სხვა.

სინათლის და ჩრდილის მოყვარულ მკენარეთა შორის მნიშვნელოვანი ანატომიური, მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური განსხვავება შეიმჩნევა, რაც განსაკუთრებით მკვეთრადაა გამოხატული ფოთლების აგებულებაში.

ჩრდილის ამქანი მკენარეები, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, სინათლის მოყვარულთა ჯგუფს მიეკუთვნებიან. ამ ჯგუფის მკენარეებია: მდელის თივაქასრა, წითელი წივანა, სათიურა, მარწყვი, შოთხვი, ნაძვი და სხვა.

მკენარეებს ახასიათებთ ხილული სინათლისადმი შეგუების ნაირგვარი თავისებურებანი, რომლებიც განაპირობებენ არსებით განსხვავებებს სინათლისა და ჩრდილის მოყვარულ მკენარეთა აგებულებაში. პირველ რიგში უნდა აღინიშნოს ხილული სინათლისადმი ადაპტაციით გამოწვეული თავისებურებანი ფოთლის არქიტექტონიკაში.

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

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

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

გარდა მორფო-ანატომიური ადაპტაციებისა, ცნობილია ფიზიო-

ლოგიური ადაპტაციებიც, ასე, განათების ნაკლებობის დროს ზრდა-განვითარების პროცესების შეწყობა პელიოვიტებში უფრო მკვეთრადაა გამოხატული, ვიდრე ჩრდილის მოყვარულებში; ასევე მეტია ქლოროფილის რაოდენობა ჩრდილის მოყვარულ მცენარეთა ფოთლებში. ხშირად ამ მოვლენას კომპენსაციურ მექანიზმს უკავშირებენ.

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

მცენარეები ადაპტირებული არიან აგრეთვე სინათლის რეჟიმისადმი. ამის ნათელ მაგალითს წარმოადგენენ ტყის ბალახოვანი მცენარეები. გაზაფხულზე, როდესაც ხეებზე კვირტები ჯერ კიდევ არ არის გაშლილი, განათება საკმარისია, ხოლო შემდეგ, ფოთლების გაშლასთან ერთად განათება მცირდება; დაბოლოს კვლავ იზრდება, როდესაც ფოთლოვან ტყეებში დამთავრდება ფოთოლცვენა. გაზაფხულზე ხელსაყრელი პირობებია ე.წ. ყვემერთიდებისათვის, რომლებიც მრავალწლიან ბალახოვან მცენარეებს წარმოადგენენ. ხულ რამდენიმე კვირიანი ვეგეტაციის შემდეგ ისინი ხანგრძლივი სვენების მდგომარეობაში გადადიან, როგორც კი ტყეში თოვლი დადნება, ისინი იწყებენ აქტიურ ცხოველყოფელობას და ხეებზე ფოთლების განვითარების პერიოდისათვის უკვე კარგავენ მიწისზედა ნაწილებს.

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

მცენარეებს ახასიათებთ ფოტოპერიოდული რეაქციები (ფპრ), რისი არსიც იმაში მდგომარეობს, რომ მცენარეები დღის ხანგრძლივობის ცვლილებებს ზრდა-განვითარებისა და ცხოველყოფელობის ინტენსივობის ცვლით პასუხობენ. მოვლენები, რომლებიც დღის ხანგრძლივობის ცვლილებათა ხაპახუხო რეაქციებს წარმოადგენენ ფოტოპერიოდისმის სახელითაა ცნობილი. ფოტოპერიოდისმის მოვლენა აღმოჩენილი იყო 1920 წელს გარნერისა და ალარედოს მიერ. ისინი

მუშაობდნენ თამბაქოს სელექციის დარგში და წააწყდნენ უცნაურ ფაქტს: თამბაქოს ერთ-ერთი ჯიში ხაობურში გაზაფხულსა და შემოდგომაზე ყვავილობდა, ხოლო დია გრენცის პირობებში — მხოლოდ შემოდგომაზე.

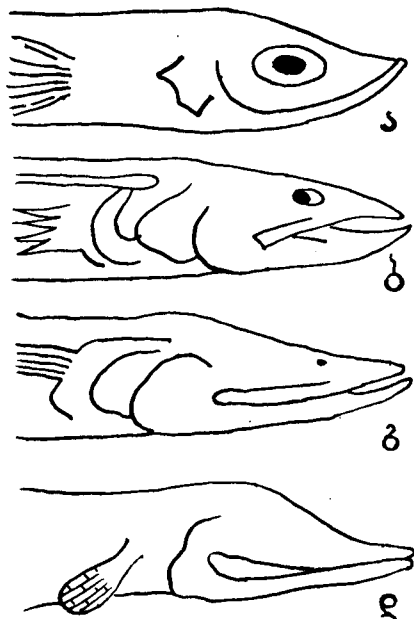
შემდგომში ფოტოპერიოდიზმის შესწავლას დიდი ეურადღება დაეთმო. აღმოჩნდა, რომ ყოველი სახეობისა და ჯიშისათვის დამახასიათებელია თავისი კრიტიკული ფოტოპერიოდი. მცენარეებს აღმოაჩნდათ უნარი „გაზომონ“ დღის ხანგრძლივობა. ამასთან მცენარეებისათვის მნიშვნელობა აქვს არა მარტო დღის ხანგრძლივობას, არამედ მის სეზონურ ცვალებადობასაც.

ფოტოპერიოდიზმი გეოგრაფიული მოკლენაა, რადგან განათებული პერიოდის ხანგრძლივობა განპირობებულია ადგილის განედით. რუსი მეცნიერი მაქსიმოვი (1929) და სხვა ავტორები თვლიდნენ, რომ გრძელდღიანი მცენარეები ჩრდილოეთის წარმოშობისაა, ხოლო მოკლედღიანი — სამხრეთისა. თვლიან აგრეთვე, რომ მცენარეში მიმდინარე ყველა პროცესი (არა მარტო ზრდა, ყვავილობა და ნაყოფის ჩამოყალიბება) განათების დღელამურ რიტმიანაა დაკავშირებული.

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

მცენარეებს, რომელთა განვითარებისათვის გრძელი დღეა საჭირო, გრძელდღიანებს უწოდებენ. მათ მიეკუთვნებიან ჭვავი, ხორბალი, მრავალი სამყურა, ვარდკაჭაჭა, ზამბახი, კესანე და მრავალი სხვა. მცენარეებს, რომელთა განვითარება მოკლე დღის პირობებში მიმდინარეობს, მოკლედღიანს უწოდებენ (მატიკელა, ასტინა, ფეტვი, მზესუმზირა, ხალბო და სხვა).

ზზის ენერჯიას დიდი მნიშვნელობა აქვს ცხოველებისათვისაც. ერთი მხრივ, იგი განაპირობებს ენერგეტიკულ პროცესებს ორგა-



სურ.4. თევზების მხედველობის ორგანოების რედუქცია ალგილ-სამყოფელის სიღრმესთან კორელაციაში; გ,დ-ღიდ სიღრმეებზე მცხოვრები თევზები.

ნიზმში, მეორე მხრივ კი დიდი როლი აქვს ცხოველების ცხოველქმედების, ორიენტაციის, ქვევისა და სხეულის აგებულებისათვის.

ვინაიდან ინფრაწითელი სხივები გარემოსა და მასში არსებულ ორგანიზმების ტემპერატურას განაპირობებენ, მათი მოქმედება შემდეგ თავში განიხილება. აქ ჩვენ ვეხებით ცხოველებისათვის ხილული და ულტრაიისფერი სხივების მნიშვნელობას.

ხილული სინათლე (ტალღის სიგრძე 0,39-0,77 მკმ) აუცილებელია ყველა ცხოველისათვის, გარდა ტროგლობიონტებისა, ნიადაგისა და ზღვის დიდ სიღრმეებში (1500 მ-ზე მეტი) მობინადრე ცხოველებისა. ამ უკანასკნელებს ახასიათებთ შეუფერილობის შესუსტება ან სრული დაკარგვა. მათ მხედველობა ან სულ არა აქვთ, ან მხედველობის ორგანოები ძლიერ რედუქციას განიცდიან (მაგ. თხუნელა). ღრმა წყლების თევზებში შეიმჩნევა კორელაცია მხედველობის ორგანოების რედუქციის ხარისხსა და ადგილსამყოფელის სიღრმეს შორის (სურ.4).

განათებისადმი დამოკიდებულების მიხედვით ცხოველებს ყოფენ

ფოტოფილებად — სინათლის „მოყვარულებად“ და ფოტოფობებად — სინათლის „მოძულეებად“ (ნაკლებად განათებული ადგილსამყოფელის ბინადრებად). ცხოველები, რომლებიც განათების ფართო სპექტრს არიან შეგუებული, თითქმის ნებისმიერი განათების პირობებში ცხოვრობენ და მათ ვერიფიკაციებს უწოდებენ. მაგრამ არიან ისეთებიც, რომლებიც განათების ძლიერ ვიწრო დიაპაზონს არიან შეგუებული; მათ სტენოფოტურები ეწოდებათ. ე.წ. „ბინდის“ ცხოველები (თაგვები, მემინდვრები) პირდაპირ განათებას მხოლოდ 5-30 წუთს უძლებენ, მაგრამ თვით სინათლის მოყვარულებიც კი ნაკლებად უძლებენ მზის პირდაპირი სხივების ხანგრძლივ მოქმედებას, რადგან მათი სხეულის ტემპერატურა სწრაფად მატულობს 50-55°-მდე და ცხოველები შეიძლება დაიღუპოს (მაგ. ზოგიერთი ხელიკი).

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

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

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

განათება მოქმედებს ცხოველთა ქცევებზეც. ცნობილია, რომ

ცხოველები ზედმეტ დასხვიებას გაურბიან. ისინი იმალებიან სოროებში, თავს აფარებენ დანრდილულ ადგილებში და ა.შ. განათებულიობის დღედამური და სეზონური ცვლა განაპირობებს არა მარტო აქტივობის მონაცვლეობას (აქტივობისა და სვენების პერიოდი), არამედ მიგრაციებს, განგურს და სხვა. განათების ინტენსივობისადმი მოთხოვნა, რომელიც ცხოველთა აქტივობას განაპირობებს, სხვადასხვა ცხოველში მნიშვნელოვნადაა განსხვავებული. მაგალითად, კოლოები (Culicidae) და მოსკიტები გვარი *Phlebotomus*-იდან აქტიური არიან საღამოსა და დამის საათებში, მისიმალური განათების დროს. მაისის დრაჟა ურენას იწყებს საღამოს 9-10 საათზე, ხოლო მარტის დრაჟა ნახევარი საათის განმავლობაში მზის ჩასვლის შემდეგ; კავკასიური მარმარილოს დრაჟა ურენას იწყებს მზის ჩასვლიდან 5-6 წუთის შემდეგ.

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

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

მხედველობა და გარემოს განათება განაპირობებენ ცხოველების მიერ საკვების მოპოვებას, თავისი ადგილსამყოფელის შეცნობას, გზის პოვნას და ა.შ. სხვადასხვა განათების პირობებში ერთი და იგივე ცხოველი შეიძლება საკვებს სხვადასხვა ადგილებში მოულობდეს. მაგალითად, მკირე ზომის ფრინველები დღისით საკვებს ტყის სიდრემში ეძებენ, ხოლო დღისა და საღამოს საათებში—ღია ადგილებში. ასევე იქცევიან კოდალები, წიგწივები და სხვა.

სინათლის რეჟიმი განაპირობებს ზოგიერთი ცხოველის გეოგრაფიულ გავრცელებასაც. ზაფხულის თვეებში მაღალი განედების

ხანგრძლივი განათება ფრინველია მრავალფეროვან მოსახლეობას იზიდავს. ისინი ძირითადად შემოდგომაზე გადაინაცვლებენ სამხრეთით, რადგან ჩრდილოეთის განედების მოკლე დღე ვერ უზრუნველყოფს მათ საკვებით.

ზოგიერთი ცხოველსათვის დამახასიათებელია დიაპაუზა. მისი მთავარი ფაქტორია ფოტოპერიოდულობა. დიაპაუზა ისეთი მოვლენაა, რომელიც განვითარების ხანგრძლივ შეწყვეტაში, ან სრულ შეწყვეტაში გამოიხატება. იგი იწვება არახელსაყრელი პირობების დადგომამდე. ფოტოპერიოდულობა ამ შემთხვევაში სიგნალურ როლს ასრულებს. მაგალითად, დადგინდა, რომ პეპლის *Acronicta rumicis* დიაპაუზის შეწყვეტისათვის აფხაზეთის ( $43^{\circ}$  ჩრდ. გან.), ბელგოროდის ( $50^{\circ}$  ჩრდ. გან.), ვიტებსკის ( $55^{\circ}$  ჩრდ. გან.) და პეტერბურგის ( $60^{\circ}$  ჩრდ. გან.) პირობებში საჭიროა დღის სხვადასხვა ხანგრძლივობა — შესაბამისად 14ს.30წ., 16ს.30წ., 18ს. და 19ს. ჩრდილო განედის თითოეულ  $5^{\circ}$ -ზე დიაპაუზიდან გამოსვლისათვის საჭირო დღის ხანგრძლივობა საშუალოდ 1ს.30 წუთით იზრდება. დიაპაუზის ხანგრძლივობისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს განათებული და ბნელი პერიოდების კანონზომიერ მონაცვლეობას.

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

## 2.2. ტემპერატურა

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

ტემპერატურა განსაზღვრავს ქიმიური რეაქციების სინქარეს და ამიტომ მკვეთრად მოქმედებს ფიზიოლოგიურ პროცესებზე. მისი გავლენით ნივთიერებათა ცვლის ხასიათი, ცხოველქმედება და განვითარების ტემპი მნიშვნელოვნად იცვლება. ტემპერატურის  $10^{\circ}\text{C}$ -ით მომატებისას ყველა ქიმიური რეაქციის სინქარე 2-3-ჯერ იზრდება. ბიოლოგიური ობიექტებისათვის ანქარების კოეფიციენტი ( $Q_{10}$ ) მოქმედებს მხოლოდ იმ ხდურებში, რომლებშიც შესაძლებელია აქტიური ცხოველქმედება. განვითარების და ცხოველქმედების ზღვრულ ფარგლებს გარეთ ეს მოქმედება წყდება. თუ რეაქციის სინქარე იზრდება ორჯერ, მაშინ  $Q_{10}=2$ , თუ სამჯერ  $Q_{10}=3$  და ა.შ. თუ ორგანიზმს შეუძლია გააუმჯობესოს ტემპერატურის ცვლის ფართო

დიაპაზონს, მაშინ მნიშვნელოვნად იზრდება მის მიერ ჟანგბადის შთანთქმა (იხ. ცხრილი 3).

ორგანიზმის ნორმალური ფუნქციონირება შესაძლებელია მისი სხეულის მხოლოდ იმ ტემპერატურაზე, რომელზეც ცილები ინარჩუნებენ თავის ფუნქციას და სტრუქტურას. ორგანიზმების ცხოველქმედება, მცირე გამონაკლისის გარდა, შესაძლებელია მხოლოდ მაშინ, თუ სხეულის ტემპერატურა  $0^{\circ}\text{C}$ -დან  $50^{\circ}\text{C}$ -მდეა. მაგრამ გარემოს ტემპერატურა, რომლის დროს ორგანიზმებს შეუძლიათ ცხოვრება, მნიშვნელოვნად უფრო დაბალია, ვიდრე ის ფარგლები, რომლებიც ზემოთაა მითითებული. მრავალი მცენარე, უხერხემლო ცხოველი, თუ თევზი ცხოვრობს არქტიკულ წყლებში. გარემოს ტემპერატურა ხმელეთზე მნიშვნელოვნად მერყეობს. ზოგჯერ მაქსიმალურ და მინიმალურ ტემპერატურებს შორის განსხვავება  $80^{\circ}\text{C}$ -საც კი აღწევს. ცნობილია ისეთი ორგანიზმები, რომლებიც ცხოვრობენ თბილ წყლებში, რომელთა ტემპერატურა  $50^{\circ}\text{C}$ -ს აღწევს. თუ გარემოს ტემპერატურა გაცდა აქტიური ცხოველქმედების ტემპერატურულ ფარგლებს, ორგანიზმები ამ მოვლენას სხვადასხვაგვარად პასუხობენ: ნაწილი იღუპება, ნიწილმა კი შეიძლება გაუძლოს ტემპერატურის მერყეობას. ამ უკანასკნელთ ტემპერატურის ცვლილებებისადმი ტოლერანტულ ფორმებს უწოდებენ.

ც ხ რ ი ლ ი 3

კოლორადოს ზოჭოს მიერ ჟანგბადის მოხმარების ინტენსივობის ცეცხა 7-30  $^{\circ}\text{C}$ -ზე; მარცხის მიხედვით შმიდტ-ნიელსენიდან (1982).

ტემპერატურა, $^{\circ}\text{C}$	$\text{O}_2$ -ის მოხმარება მკლ/(გ. ს)	ტემპერატურული ინტერვალი	$Q_{10}$
7	61	-	-
10	81	7-10	2.57
15	126	10-15	2.41
20	200	15-25	2.52
25	290	20-25	2.10
30	362	25-30	1.56

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

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

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

ვინაიდან ტემპერატურულ პირობებს დიდი მნიშვნელობა აქვს მცენარეებისა და ცხოველების არსებობისათვის, ეკოლოგიაში დიდი ყურადღება ექცევა ამა თუ იმ ტერიტორიის სითბოთი უზრუნველყოფას, რაზეც ზოგად წარმოდგენას იძლევა ისეთი კლიმატური მანვენებლები, როგორიცაა: საშუალო წლიური ტემპერატურა, ტემპერატურის აბსოლუტური მაქსიმუმი და მინიმუმი, ყველაზე თბილი და ყველაზე ცივი თვის საშუალო ტემპერატურა. დიდი მნიშვნელობა აქვს არა მარტო სითბოს ჯამურ სიდიდეს, არამედ მის განაწილებას დროში, რადგან მასზეა დამოკიდებული მცენარეთა ვეგეტაციის პერიოდისა და ცხოველთა აქტიური ცხოველქმედების ვადები.

კლიმატოლოგიაში არჩევენ ოთხ თერმულ სარტყელს:

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

2. **სუბტროპიკული სარტყელი.** ყველაზე ცივი თვის საშუალო ტემპერატურა  $+4^{\circ}$ -ზე მაღალია, ხოლო ყველაზე თბილისა  $+20^{\circ}$ -ზე მეტი. მინიმალური ტემპერატურა ეცემა  $0^{\circ}\text{C}$ -ზე დაბლა, მაგრამ არა ყოველწლიურად. შეიძლება იყოს ხანმოკლე ყინვები, მაგრამ ისინი იშვიათად აღწევენ  $-15^{\circ}\text{C}$ . თოვლის საფარი მდგრადი არ არის.

მცენარეთათვის არსებობს ორი სავეგეტაციო სეზონი—ზაფხულისა და ზამთრისა. ცხოველები წლის უმეტეს დროს აქტიურნი არიან.

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

4. **ცივი სარტყელი.** მთელ სავეგეტაციო პერიოდში, რომელიც სულ 1.5–2 თვეს გრძელდება, შესაძლებელია სუსხი. მცენარეული საფარი ღარიბია და ძირითადად ჯუჯა მცენარეებითაა წარმოდგენილი. ცხოველთა სამყარო სპეციფიკურია – ძირითადად გვხვდება დაბალი ტემპერატურებისადმი ადაპტირებული სახეობები.

**ატემპერატურის გავლენა მცენარეთა და ცხოველთა ცხოველქმელებასა და განვითარებაზე.** მცენარეთა და ცხოველთა განვითარებისათვის საჭიროა სითბოს გარკვეული რაოდენობა, რასაც ეფექტურ ტემპერატურათა ვაშს უწოდებენ. ეს სამართლიანია ე.წ. პოიკილოთერმული ორგანიზმებისათვის, ე.ი. იმ ორგანიზმებისათვის, რომელთაც არა აქვთ სხეულს მუდმივი ტემპერატურა და იგი დამოკიდებულია გარემოს ტემპერატურაზე. ორგანიზმების ამ ჯგუფს მიეკუთვნებიან ზოგიერთი სპოროვანი მცენარე (ლიქენი, წყალმცენარე) და ცხოველთა უმრავლესობა – უხერხემლოები და ხერხემლიანებიდან თევზები, ამფიბიები და ქვეწარმავლები. მათგან განსხვავებით, ფრინველები და ძუძუმწოვრები მიეკუთვნებიან ე.წ. პოიოთერმულ ორგანიზმებს; თბილსისხლიან ცხოველებს აქვთ სხეულის მუდმივი ტემპერატურა და სითბოს რეგულაციის კარგად განვითარებული მექანიზმი.

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

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

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

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

ტემპერატურული პირობების გავლენა თაობათა რაოდენობაზე, ზამთრისა და ზაფხულის სეზონებზე კარგადაა ილუსტრირებული ჭიამაიას (*Coccinella septempunctata*) მაგალითზე, რომელიც შესწავლილი იყო გერმანელი მეცნიერის ბოდენჰეიმერის მიერ სხვადასხვა გეოგრაფიულ წერტილში. (იხ. ცხრილი 4).

ეფექტურ ტემპერატურათა ჯამს (X) შემდეგი ფორმულით ადგენენ:

$$X = (T - C)t, \text{ სადა } C$$

T-გარემოს ტემპერატურაა,

C-განვითარების ზღვრული ტემპერატურა ანუ ბიოლოგიური ნული,

t-იმ საათების ან დღეების რაოდენობა, როდესაც გარემოს

ტემპერატურა ზღვრულზე მაღალია.

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

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

ჭიათურის განვითარება სხვადასხვა გეოგრაფიულ  
წერტილში; დაჯიშ (1975) მიხედვით

დაკვირვების ადგილი	თვეები											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ღონღონი	--	--	--	--	--	1	---	---	---	--	--	--
ბერლინი	--	---	---	---	---	---	1	---	---	--	--	--
პარიზი	--	---	---	---	---	---	1	---	---	--	--	--
ნიცა	--	---	---	---	---	1	---	2	---	---	--	--
ნეაპოლი	--	---	---	---	1	2	---	---	2	---	---	--
ათენი	--	---	---	1	---	..	..	..	1	---	---	---
ანკარა	--	---	1	---	2	---	..	..	---	2	3	--
თელ-აკივი	---	---	---	1	2	---	..	..	..	2	---	---
ქაირო	1	2	---	---	---	..	..	..	..	---	---	2
ხარტუმი	---	---	..	..	..	..	..	..	..	..	..	---
ს. პეტერბურგი	--	---	---	---	---	1	---	---	---	---	---	---
თბილისი	--	---	---	---	1	---	---	---	---	---	---	---
მოსკოვი	--	---	---	---	1	..	---	---	---	---	---	---
ტაივანი	---	1	---	2	---	---	---	---	---	---	2	---

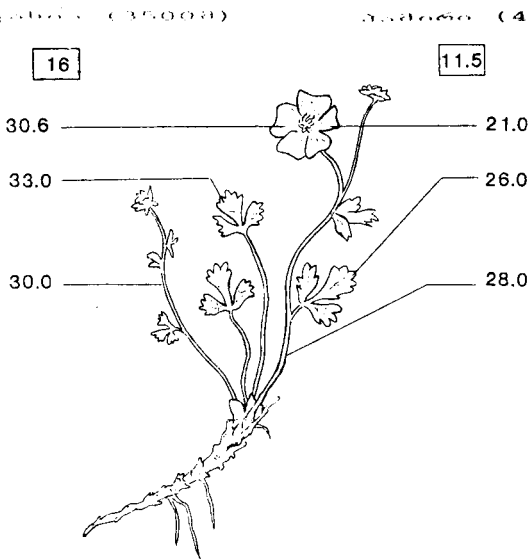
- განვითარება,
- ... ზაფხულის დიაპაუზა,
- ზამთრის დიაპაუზა.

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

აღმოჩნდა, რომ მცენარეებს გარემოზე უფრო მაღალი ტემპერატურა აქვთ ცივ ადგილსამყოფელოებშიც, მაგალითად მთაში. ამას ხელს უწყობს მუქი შეფერილობა ან მცენარეთა სხვა ოპტიკური თვისებები. უარყოფითი ტემპერატურის პირობებში ეს მოვლენა ხელს უწყობს ფოტოსინთეზს. (სურ. 5).

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

ღია ადგილსამყოფელოებში, სადაც ძლიერია ინსოლაცია და



სურ.5. მაღალმთის მცენარის მარწყვაბალახს (*Potentilla gelida*) ტემპერატურა °C (ოთხკუთხედში კაერის ტემპერატურა 200 სმ-ზე ნიადაგიდან; ნახუცრიშვილის (1991) მიხედვით.

მაღალი ტემპერატურაა, მცენარეთა მიწისზედა ნაწილები შეიძლება  $45-60^{\circ}\text{C}$ -მდე გაცხელდეს (სურ. 5). მაგალითად, კლდეზე მობინადრე ლიქენები ზოგჯერ  $60-65^{\circ}\text{C}$ -მდე ცხელდება. თერმულ წყლებში მცხოვრები ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები და ბაქტერიები  $85-88^{\circ}\text{C}$  ტემპერატურას უძლებს. ექსტრემულად მაღალი ტემპერატურა, როგორც წესი, მცენარეებს იწვევს წყლის დაკარგვას, გამოშრობას, დამწვრობას, ქლოროფილის დაშლას, სუნთქვის ფუნქციის მოშლას და სხვა. თუ ნიადაგი გადახურდა, ზიანდება ან იღუპება ფესვები.

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

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

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

მცენარეებს უხდებათ ცხოვრება ძლიერ დაბალი ტემპერატურის პირობებშიც. ანტარქტიდაში, სადაც აღნიშნული იყო ტემპერატურა  $-90^{\circ}\text{C}$  მცენარეულობა არ არის, მაგრამ იაკუტიაში, სადაც ტემპერატურა  $-68^{\circ}\text{C}$ -მდეა, მცენარეული საფარი არსებობს. ზომიერი და არქტიკული კლიმატის, მაღალმთიანი რაიონების პირობებში მცენარეებს რამდენიმე თვის განმავლობაში ძლიერ მკაცრ ტემპერატურულ პირობებში უხდებათ ცხოვრება. უარყოფითი ტემპერატურის პირობებში წყალი იყინება ჯერ უჯრედშორისებში, შემდეგ კი უჯრედებში; ხდება უჯრედის გაუწყლობა და მექანიკური დაზიანება. ამას

მოსდევს ცილების კოაგულაცია და ციტოპლაზმის დაშლა. მაშინ, როდესაც ასეთ კატასტროფულ მოვლენებს არა აქვთ ადგილი, სიცივე არ ღუპავს მცენარეს, მაგრამ აფერხებს მასში მიმდინარე ფიზიოლოგიურ პროცესებს (ზრდაგანვითარებას, ფოტოსინთეზს, წყლის ცვლას და ა.შ.), ამცირებს სუნთქვის ენერგეტიკულ ეფექტურობას; უარყოფითად მოქმედებს მცენარეებზე აგრეთვე ნიადაგის გადაცივებაც, რის გამოც ფესვები კარგავენ წყლის შეწოვის უნარს.

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

გაცივებით უფრო სრულყოფილია სიცივისაგან მცენარეთა დაცვის ფიზიოლოგიური მექანიზმები. სიცივეგამძლე მცენარეებისათვის დამახასიათებელია უჯრედის წვენის კონცენტრაციის ზრდა (ძირითადად ხსნადი ნახშირწყლების ხარჯზე) გარემოს ტემპერატურის თანდათანობითი დაცემის დროს. სახამებლის ხსნად შაქრად გადაქცევის გზით ამ მცენარეებს შეუძლიათ გაუძლონ გაცივებას იმ ტემპერატურამდე, რომელიც უჯრედის წვენის გაყინვის წერტილზე დაბალია (ყინულის წარმოქმნის გარეშე). ზოგი მცენარე სიცოცხლისუნარიანობას გაყინულ მდგომარეობაშიც კი ინარჩუნებს. მაგალითად ჟუნჟრუკი, არქტიკული პირშუშხა შემოდგომაზე ყვავილობის ფაზაში იყინებიან და გაღობის შემდეგ გაზაფხულზე კვლავ აგრძელებენ ყვავილობას. ცდით დადასტურდა, რომ ლიქენი კლადონია ორ წელზე მეტი ხნით გაყინვის შემდეგ ( $-15^{\circ}\text{C}$ -ზე) მაინც სიცოცხლისუნარიანი აღმოჩნდა.

არახელსაყრელი დაბალი ტემპერატურების პირობებში ფოტოსინთეზის ტემპერატურული ზღვარი დაბალი აქვთ ისეთ მცენარეებს, როგორცაა წიწვიანები, ალპური და ანტარქტული ლიქენები. არახელსაყრელ ტემპერატურულ პირობებში არსებობისას დიდი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე სუნთქვის დონის შენარჩუნებას.

პამირის მცენარეებს საკმაოდ მაღალი დონის სუნთქვა აქვთ  $-6^{\circ}\text{C}$ -დან  $-10^{\circ}\text{C}$ -მდე. ასეთი პირობებისადმი ერთ-ერთ ადაპტაციას წარმოადგენს მოკლე სავეგეტაციო პერიოდი, რაზეც ზემოთ ითქვა.

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

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

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

ზამთრის პერიოდში მრავალი მცენარისათვის დამახასიათებელია ღრმა სვენება, რისგანაც მცენარის გამოყვანა ძალიან ძნელი ან სრულიად შეუძლებელია. მაგრამ ასეთი ღრმა სვენების ფაზა ყველას არ ახასიათებს.

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

სვენებისათვის მცენარეები წინასწარ ემზადებიან, რაც გამოიხატება იმ ადაპტაციებში, რომელთა შესახებ ზემოთ ითქვა. სიგნალური მნიშვნელობა ამ შემთხვევაში, როგორც ვიცით, აქვს შემოდგომაზე განათებული პერიოდის შემცირებას. მაგრამ სვენების პერიოდისათვის განსაკუთრებით დამახასიათებელია გარემოს ტემპერატურის დაცემა, რაც ასეთსავე დიდ როლს ასრულებს ციკლის ნორმალურ მსვლელობაში. აღმოჩნდა, რომ სვენებიდან გამოსვლისათვის საჭიროა ცივი და თბილი პერიოდების მონაცვლეობა. ასეთ მოვლენას, ფოტოპერიოდიზმის ანალოგიურად, სეზონურ თერმოპერიოდიზმს უწოდებენ.

გ) ცხოველთა ტემპერატურული ადაპტაციები. როგორც ითქვა, ცხოველთა აქტიური ცხოვრება შესაძლებელია ტემპერატურის მხოლოდ ვიწრო დიაპაზონში —  $0^{\circ}\text{C}$ -დან დაახლოებით  $+50^{\circ}\text{C}$ -მდე. ცხოველთა ზრდა-განვითარებისათვის ხელსაყრელი ტემპერატურაა ოკეანეებსა

და ზღვებში და ხმელეთის უდიდეს ნაწილზე (თუნდაც წლის რომელიმე მონაკვეთში მაინც). მრავალი თევზი და უხერხემლოთა დიდი ნაწილი ცხოვრობს არქტიკულ წყლებში, სადაც მთელი წლის მანძილზე ტემპერატურა უცვლელია და დაახლოებით უდრის  $-1,8^{\circ}\text{C}$ . მეორე უკიდურესობას წარმოადგენს ცხოველები, რომლებიც ცხელ წყლებში, დაახლოებით  $50^{\circ}\text{C}$  პირობებში ბინადრობენ. მაგრამ გადარჩენა და სიცოცხლის უნარის შენარჩუნება ხდება აღნიშნული დიაპაზონის გარეთაც. ექსპერიმენტის პირობებში ცხოველებს შეუძლიათ გაუძლონ თხიერი ჰაერის ტემპერატურას (დაახლოებით  $-190^{\circ}\text{C}$ ) და თხიერი ჰელიუმის ტემპერატურასაც კი ( $-269^{\circ}\text{C}$ ). მაღალი ტემპერატურისადმი გამძლეობა კი ნაკლებადაა გამომუშავებული.

### პოიკილოთერმული ცხოველები.

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

როგორც მაღალი, ისე დაბალი ტემპერატურებისადმი ტოლერანტობის განხილვის დროს უნდა გავარჩიოთ ტემპერატურა, რომელსაც ცხოველი გაუძლებს და გადარჩება და ტემპერატურა, რომელზეც მას შეუძლია გაიაროს მთელი სასიცოცხლო ციკლი. ბუზი *Polypedium*-ისმატლები გაუწყლოებულ, მშრალ მდგომარეობაში 1 წუთის განმავლობაში უძლებენ  $+102^{\circ}\text{C}$ -ს და არ კარგავენ ნორმალური მეტაბოლიზმის უნარს. ნებისმიერი ცხოველისათვის დამახასიათებელია ლეტალური ტემპერატურა, რომლის დროსაც ინდივიდების 50% იღუპება (მას ხშირად ასე აღნიშნავენ —  $LT_{50}$ ).

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

ამრიგად, ცალკეულ ცხოველთა თერმული მაქსიმუმები განსაზღ-

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

არანაკლებ მნიშვნელოვანია ცხოველებისათვის დაბალი ტემპერატურა. მართალია, ზოგი ცხოველი გაყინვასაც კი უძლებს, მაგრამ უმრავლესობისათვის გაყინვა მომაკვდინებელია. არიან ისეთი ცხოველები, მაგალითად, აქვარსუმის თევზები, რომლებიც შეიძლება პირველსავე გრილ დამკვ დაიღუპონ: თევზი გუპია ვერ უძლებს ტემპერატურის დაკეპას  $10^{\circ}\text{C}$ -დეც კი.

სიცოცხვე გამძლეობა მნიშვნელოვნადაა დამოკიდებული სახეობის საარსებო პირობებზე და ცხოვრების ნირზე. უმარტივესების უმრავლესობა უძლებს გაცივებას  $-15^{\circ}\text{C}$ -დე. *Paramecium caudatum*-ისათვის შემსწული იყო წამწამების მოძრაობა  $-12^{\circ}\text{C}$ -ზე. ციბრუტელები მშრალ მდგომარეობაში უძლებენ  $-60^{\circ}\text{C}$ , ხმელეთის მოლუსკები კი  $-8^{\circ}\text{C}$ . ეს უნარი მათ ეცვლებათ სეზონის მიხედვით და გამძლეობის მაქსიმუმი ზამთარზე მოდის.

როგორ ხდება გადაცივება? თუ წყალს ან რაიმე ხსნარს გავაცივებთ გაყინვის წერტილზე დაბლა, ეს არ გამოიწვევს აუცილებლად ყინულის კრისტალების წარმოქმნას; სუფთა წყალი შეიძლება გავაცივოთ  $0^{\circ}\text{C}$ -ზე დაბლა ყინულის წარმოქმნის გარეშე. დიდი მნიშვნელობა აქვს ყინულის წარმოქმნის ცენტრების არსებობას. თუ არ არის უცხო სხეულაკები, სუფთა წყალი შეიძლება გავაცივოთ  $-20^{\circ}\text{C}$ -მდე, განსაკუთრებული სიფრთხილით კი  $-40^{\circ}\text{C}$ -მდეც კი. როგორც კი წარმოიქმნება ყინულის პირველი კრისტალი, მთელი სითხის გაყინვა ძალიან სწრაფად მიდის.

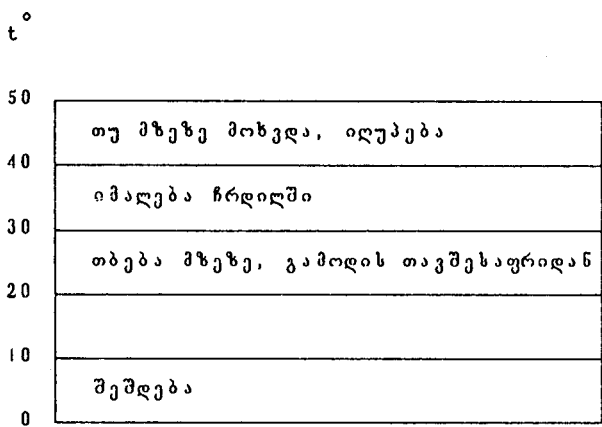
დაკვირვებებმა ცხადყო, რომ ქვეწარმავლები და ზოგი სხვა ხერხემლიანი ცხოველი, რომელთა სითხის გაყინვის ტემპერატურა უდრის  $-0,6^{\circ}\text{C}$ , უძლებენ გადაცივებას  $-8^{\circ}\text{C}$ -მდე და არ იყინებიან. ზოგიერთი მწერი, მაგალითად კოლო *Chironomus*-ის მატლები, ყოველგვარი ზიანის გარეშე იტანენ მრავალჯერად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

მწერების სხეულში ზამთრის პირას ხშირად მნიშვნელოვნად იზრდება გლიცერინის კონცენტრაცია. მაგალითად, პარაზიტულ კრაზანას (*Bracon cepi*) სხეულში ზამთრისათვის გლიცერინის კონცენტრაცია აღწევს 5 მოლს 1 კგ წყალზე (დაახლოებით 30%). ამიტომ მისი ჰემოლიმფის გაყინვის ტემპერატურა ეცემა  $-17,5^{\circ}\text{C}$ -მდე. გაცივების წერტილი კიდევ უფრო ეცემა და შეიძლება გადაცივებულ იქნეს ყინულის წარმოქმნის გარეშე  $-47,2^{\circ}\text{C}$ -მდე. ზოგი მკვლევარი თვლის რომ გლიცერინი არაა ერთადერთი ფაქტორი, რომელიც სიცივისადმი ასეთ დიდ ტოლერანტობას განაპირობებს.

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

ც ხ რ ი ლ ი 5

**ზელიკის რეაქცია ტემპერატურის ცვლილებაზე ბეტსონის (1972) მიხედვით.**



პოიკილოთერმულ ცხოველებს ნაწილობრივ მაინც შეუძლიათ სხეულის ტემპერატურის რეგულირება ქცევის ცვლის მეშვეობით. უდაბნოს ქვეწარმავლებს ახასიათებთ აქტივობის მკაცრი დღელამური

რეჟიმი, რომელიც საშუალებას აძლევს მათ გაუძლონ უდაბნოსათვის დამახასიათებელ მკვეთრ ტემპერატურულ ცვლილებებს. უდაბნოს ხვლიკები ღამით თავს აფარებენ ნაპრალებს, ხვრელებს ან ქვის ქვეშ იმალებიან, ხოლო მზის ამოსვლის შემდეგ ისინი თანდათანობით თბებიან და მზეზე გამოსვლას ახერხებენ. ამ დროს მათი სხეულის ტემპერატურა  $+37^{\circ}\text{C}$  აღწევს, ე.ი. ჰომოიოთერმული ცხოველის ტემპერატურას უტოლდება. ხვლიკი იწყებს აქტიურ ცხოვრებას. შუადღისით იგი იმალება, რათა არ გადახურდეს; დღის მეორე ნახევარში კვლავ გამოდის, მაგრამ ცდილობს, რომ მხოლოდ სხეულის ნაწილს ეცემოდეს მზის სხივები. დღის ბოლოს იგი კვლავ ნაპრალებს მიაშურებს (ცხრილი 5).

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

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

ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების ჰომოიოთერმია წარმოადგენს გარემოსთან რთული ურთიერთობის ფორმას. ჰომოთერმიის დროს სხეულის მაღალი ტემპერატურის შენარჩუნების გზით უზრუნველყოფილია ნივთიერებათა ცვლის მაღალი დონე. ეს არ ნიშნავს იმას, რომ სხეულის ტემპერატურა სავსებით უცვლელია. მისი დღეღამური მერყეობა ფრინველებში შეიძლება აღწევდეს  $2-3^{\circ}\text{C}$ , ხოლო ძუძუმწოვრებში  $1-2^{\circ}\text{C}$ . ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების სხვადასხვა სახეობის სხეულის საშუალო ტემპერატურა განსხვავებულია (იხ. ცხრილი 6). ყველაზე მაღალი საშუალო და ლეტალური ტემპერატურა

ახასიათებთ ბელურასნაირთა წარმომადგენლებს.

არქტიკის პირობებში, უძლიერესი ყინვის დროსაც კი (-80°C-მდე), ძუძუმწოვრების ტემპერატურა მათთვის დამახასიათებელ საშუალო ფარგლებში რჩება. ამრიგად, ჰომოთერმიის დროს ორგანიზმი გარემოს ტემპერატურის მერყეობაზე ნაკლებადაა დამოკიდებული. ეს განპირობებულია მოძრაობის ორგანოების, სისხლის მიმოქცევის სისტემის, საფარველის და ცხიმოვანი ქსოვილის კარგი განვითარებით. ჰომოთერმულ ცხოველებს ახასიათებთ მეტაბოლიზმის მაღალი ინტენსივობა. აღმოჩნდა, რომ ჟანგბადის გამოყენება დამოკიდებულია ცხოველის სხეულის სიდიდეზე. დაახლოებით ასი წლის წინ გერმანელი ფიზიოლოგი მაქს რუბნერი სწავლობდა სხვადასხვა სიდიდის ძაღლების მეტაბოლიზმის ინტენსი-

ც ხ რ ი ლ ი 6

სხვადასხვა ძუძუმწოვრისა და ფრინველის სხეულის საშუალო და ლეტალური ტემპერატურა.  
შმიდტ-ნიელსენის (1982) მიხედვით.

ცხოველის დასახელება	სხეულის ნორმალური ტემპერატურა	სხეულის ლეტალური ტემპერატურა
ერთგასაკვლიანები (ექიღნა)	30-31	37
ჩანთოსნები	35-36	40-41
მწერიჭამიები (ზღარბი)	34-36	41
აღამიანი	37	43
უმაღლესი ძუძუმწოვრები	36-38	42-44
ფრინველები (კივი)	38	-
ფრინველები (ბელურასნაირთა გარდა)	39-40	46
ფრინველები (ბელურასნაირნი)	40-41	47

ვობას. მან დაადგინა, რომ სხეულის წონის ერთეულზე ინტენსივობა მცირე ზომის ძაღლებში უფრო მაღალია, ვიდრე დიდ ინდივიდებში. რუბნერმა გამოთქვა აზრი, რომ ეს განპირობებულია მცირე ზომის ცხოველების სხეულის ზედაპირის შეფარდებითი სიდიდით. ეს შეფარდება მათ უფრო მეტი აქვთ, ვიდრე დიდი ზომის ძაღლებს. ეს დასკვნა დღეს ცნობილია რუბნერის წესის სახელით.

არახელსაყრელი ტემპერატურისადმი შეგუება მორფოლოგიურ,

ფიზიოლოგიურ და ეთოლოგიურ ადაპტაციებში გამოიხატება. ეკოლოგიაში ცნობილია რამდენიმე „ეკოგეოგრაფიული წესი“, რომელიც მორფოლოგიურ ადაპტაციებზე მიუთითებს. სახელდობრ, ბერგმანის წესის მიხედვით, ცივ კლიმატურ პირობებში მობინადრე სახეობები სხეულის დიდი ზომებით ხასიათდება თბილ პირობებში მობინადრე მონათესავე სახეობებთან შედარებით. იგივე კანონზომიერება ვლინდება ერთი და იმავე სახეობის პოპულაციებში, რომლებიც განსხვავებულ კლიმატურ პირობებში ცხოვრობენ. მაგალითად, პინგვინების ყველაზე დიდი ზომის სახეობა *Aptenodides forsteri* (სხეულის სიგრძე 1,2 მ., წონა 34 კგ.) ანტარქტიკის კონტინენტის ცენტრში ცხოვრობს და იშვიათად გვხვდება სამხრეთის განედის  $61^{\circ}\text{C}$ -ის ფარგლებს გარეთ. ყველაზე მცირე ზომის სახეობა *Spheniscus mediculus* (სიგრძე 50 სმ) კი ცხოვრობს გალაპაგოსის კუნძულებზე, ეკვატორთან ახლოს.

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

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

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

დიდი მნიშვნელობა აქვთ ფიზიოლოგიურ ადაპტაციებს, რომლებიც ნივთიერებათა ცვლის თავისებურებებში გამოიხატება. ეს ადაპტაციები ჰომოიოთერმულ ცხოველებს კარგად აქვთ განვითარებული. არქტიკულ ძუძუმწოვრებში ძლიერდება ნივთიერებათა ცვლა, როდესაც ტემპერატურა  $-30^{\circ}\text{C}$ -მდე ეცემა; ტემპერატურის აწევის შემთხვევაში კი პირიქით, ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობა მნიშვნელოვნად კლებულობს და იზრდება აორთქლება.  $10^{\circ}\text{C}$ -დან  $25^{\circ}\text{C}$ -მდე ტემპერატურის ცვლილების დროს ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობის შემცირება სუბტროპიკებში გავრცელებული ტურასათვის უდრის დაახლოებით 4% , ძაღლებისათვის კი - 7% (სლონიმი,

1971).

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

წითელი ბაღლინჯო (*Pyrocoris apterus*) სითბოს ძებნაში გაზაფხულზე დიდი რაოდენობით გროვდება შენობების სამხრეთით მიმართული კედლის ძირში. გადამყრენი კალია მზის ჩასვლისას ბალახის ზედა ნაწილში ადის. ქარცი ჭიანჭველა (*Formica rufa*) ღამ-ღამობით თავის ბუდეში შესასვლელ ხვრელებს ხურავს ფიჭვის წიწვებით და ამით ბუდეში ტემპერატურას  $23-29^{\circ}\text{C}$ -ის ფარგლებში ინარჩუნებს.

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

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

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

განსაკუთრებულ მოვლენად ითვლება ჰიბერნაცია (ლათ. hiberna-ზამთარი) ანუ ზამთრის არააქტიური მდგომარეობა (დიაპაუზა), რომელიც ჰომოიოთერმული ცხოველების ძილქუშში, ხოლო პოიკილოთერმული ცხოველების გაშეშებაში ან ანაბიოზში გამოიხატება.

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

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

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

### 2.3. წყალი როგორც აქტიური ორგანიზმის უმნიშვნელოვანი ფაქტორი

წყალი შედის ყოველი ორგანიზმის შემადგენლობაში. აქტიურ

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

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

წყლის მოთხოვნილების მიხედვით ორგანიზმები იყოფიან რამდენიმე ჯგუფად. მცენარეებში არსებენ შემდეგ ჯგუფებს: 1) **ჰიდროფიტები** — წყალმცენარეები და წყლის მცენარეები, მოლიანად ან თითქმის მთლიანად წყალში მცხოვრები სახეობებია (ელოდეა, წყლის ვაზი, ვალისნერია და სხვა). თუ მათ წყლიდან ამოვიღებთ, ისინი შრებიან და იღუპებიან. ამ მცენარეებს რედუცირებული აქვთ ბაგეები და არ გააჩნიათ კუტიკულა. ფესვები ან სულ არა აქვთ, ან ძლიერაა რედუცირებული. 2) **ჰიდროფიტები** — წყალხმელეთა მცენარეები, რომლებიც ნაწილობრივ წყალში არიან, იზრდებიან წყალსატევების ნაპირებზე, ჭაობებში. ისინი გავრცელებული არიან სხვადასხვა კლიმატურ პირობებში. მათი გამტარი და მექანიკური ქსოვილები უკეთ არის განვითარებული, ვიდრე პირველი ჯგუფის წარმომადგენლებში (ლელი, წყლის მრავალძარღვა, წყლის სამყურა და სხვა). 3) **ჰიგროფიტები** — ხმელეთის მცენარეები, რომლებიც მაღალი ტენიანობის პირობებში ცხოვრობენ, ხშირად გვხვდებიან ტენიან ნიადაგებზე. მათ შორის არიან როგორც ჩრდილის, ისე განათებულ ადგილსამყოფელების ბინადარნი. პირველთ მიეკუთვნებიან ტენიანი ტყეების ქვედა იარუსების წარმომადგენლები. ისინი სხვადასხვა კლიმატურ სარტყლებში გვხვდებიან (უკადრისა, ნარი და სხვა) და ვერ უძლებენ გვალვას. განათებული ადგილების ჰიგროფიტებს მიეკუთვნებიან ზომიერი სარტყლის ღია ადგილსამყოფელთა ბინადარნი, რომლებიც მუდმივ ტენიან ნიადაგებზე ჰაერის მაღალი ტენიანობის პირობებში იზრდებიან (პაპირუსი, ბრინჯი, დროზერა, ტყის წიწმატი და სხვა). 4) **მეზოფიტები** — მათ მიეკუთვნებიან ის მცენარეები, რომელთაც შეუძლიათ გადაიტანონ ხანმოკლე ზომიერი გვალვა; ისინი იზრდებიან საშუალო ტენიანობის პირობებში, ზომიერი სითბოს რეჟიმში, მინერალური კვების კარგი უზრუნველყოფით. მეზოფიტებს შეიძლება მივაკუთვნოთ ტროპიკული ტყე-

ების ზედა იარუსების მარადმწვანე ხეები, სავანების ფოთოლმცვენი ხეები, მარადმწვანე სუბტროპიკული ტყეების მერქნიანი ჯიშები, ქვეტყის ბუჩქნარი, მუხნარის ბალახოვანი მცენარეები, უდაბნოს ეფემერები და ეფემეროიდები, მთის და ბარის მდელოს მცენარეები და სხვა. წყლის ბალანსის რეგულირების უნარის მიხედვით ისინი უახლოვდებიან ჰიგროფიტებს, ხოლო ზოგიერთი მათგანი — გვალვაგამძლე ფორმებია. 5) **ქსეროფიტები** — ისეთი მცენარეებია, რომლებიც დაბალი ტენიანობის პირობებში იზრდებიან. ამიტომ მათ აქვთ სპეციალური შეგუებანი წყლის დეფიციტის გადატანისათვის. ეს შეგუებანი ხელს უწყობენ აორთქლების შემცირებას და წყლის დაგროვებას გვალვიანი პერიოდისათვის. მათი ქსოვილები სხვა მცენარეებზე უკეთ ახდენენ წყლის ცვლის რეგულაციას, ამიტომ აქტიური რჩებიან გვალვიან პერიოდშიც. ქსეროფიტები ორ ჯგუფად იყოფა: ა) **სუკულენტები** — ხორციანი მცენარეები, ძლიერ განვითარებული წყლის დამგროვებელი ქსოვილებით ღეროში, ფოთლებში, ფესვებში (კაქტუსები, ალოე, აგავა, ასპარაგუსი და სხვ.); ბ) **სკლეროფიტები** — მცენარეები, რომლებიც გარეგნულად ხმელია, ხშირად ვიწრო, წვრილი ფოთლებით (ზოგჯერ მილისებურად დახვეული), კარგად აქვთ განვითარებული სკლერენქიმა, ამიტომ მათ შეუძლიათ დაკარგონ ტენის 25% და არ დაჰკნენ; ფესვების შემწოვი ძალა რამდენიმე ათეულ ატმოსფეროს უდრის. უწყლობის პირობებში მკვეთრად ეცემა ტრანსპირაცია.

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

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

აღსანიშნავია, რომ წყლის ცვლასთანაა დაკავშირებული ორგანიზმში მარილების ცვლაც. როგორც წესი, მცენარეები და ცხოველები მარილებს იღებენ წყალთან ერთად, თუმცა არიან ისეთი ცხოველებიც, რომლებიც წყალსაც და მარილებსაც საკვებიდან იღებენ. ეს ეხება იმ ცხოველებს, რომლებიც ბუნებრივ პირობებში

თითქმის არასოდეს სვამენ წყალს (მაგ. მღრღნელების უმრავლესობა).

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

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

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

წყლის პირობებში განათების ინტენსივობა ძლიერ შემცირებულია: სიღრმესთან ერთად იცვლება სინათლის სპექტრალური შემადგენლობაც; სუსტდება წითელი სხივების წილი, ე.ი. მცირდება ფარ-ის წილი. ამიტომ ღრმა შრეებში გავრცელებულია უპირატესად მურა წყალმცენარეები, რომლებშიც ქლოროფილის გარდა არის მურა პიგმენტები — ფიკოფეინი, ფუკოქსანტინი და სხვა. ძალიან ღრმა შრეებში ბინადრობენ წითელი წყალმცენარეები, რომელთაც ახასიათებთ პიგმენტი ფიკოერითრინი. ამ მოვლენას ქრომატულ ადაპტაციას უწოდებენ. წყლის ღრმა შრეების მცენარეებში ფოტოსინთეზის პროცესი შემცირებულია; მცენარეები აქ განიცდიან  $\text{CO}_2$ -ის ნაკლებობას, რაც აგრეთვე აძნელებს ფოტოსინთეზს. მნიშვნელოვანია წყალში ჟანგბადის შემცველობაც: ჩვეულებრივ, ზედა შრეებში

მისი შემცველობა უდრის 6-8 მლ/ლ-ს, მდგარ წყლებში ხდება ჟანგბადის მკვეთრი შემცირება. დეფიციტი განსაკუთრებით დიდია ზამთარში ყინულის ქვეშ. თუ O<sub>2</sub>-ის კონცენტრაცია 0.3-3.5 მლ/ლ-მდე დაეცა, წყალში აერობების ცხოვრება შეუძლებელი ხდება. მარილები შთაინთქმება მცენარის მთელი ზედაპირით. წყალში ნაწილობრივად ჩაძირული მცენარეების წყალზედა ფოთლები განსხვავდებიან წყალში ჩაძირულისაგან. ამ მოვლენას ჰეტეროფილიას უწოდებენ. ფოთლების პირველი ჯგუფი ხმელეთის მცენარეთა ფოთლებს ჰგავს, ხოლო მეორე ჯგუფის ფოთოლთა ფირფიტა ბევრად უფრო თხელია. ჰიდროფიტებში ძლიერ რედუცირებულია მექანიკური ქსოვილი: მცენარეებს ახასიათებთ ტივტივი, რის გამოც სხეულის ზედაპირი გაზრდილია.

ზღვის მცენარეებისათვის მნიშვნელოვანი ფაქტორია წყლის მარილიანობა; იგი პრომილებში (%მ) გამოიხატება, რითაც აღინიშნება მარილების შემცველობა გრამებით 1 ლიტრ წყალში. მსოფლიო ოკეანეში მარილიანობა დაახლოებით 35% უდრის, შავ ზღვაში - 19% -ს, ხოლო მეწამულ ზღვაში 41% აღწევს.

ც ხ რ ი ლ ი 7

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

გარემო	სულფატები	ქლორიდები	კარბონატები	მარილიანობა გრ/ლ
მტკნარი წყლები	13.2	6.9	79.9	-
ოკეანე	10.8	88.8	0.4	35
შავი ზღვა	9.69	80.71	1.59	19
კასპიის ზღვა	30.5	63.36	1.24	12.86
არალის ზღვა	38.71	58.59	0.93	11.28

მარილიანობისადმი დამოკიდებულების მხრივ მცენარეებსა და ცხოველებს შორის არჩევენ რამდენიმე ჯგუფს: ორგანიზმები, რომლებიც უძლებენ მარილიანობის მერყეობის ფართო დიაპაზონს - ევრიჰალინური ფორმები; ვიწრო დიაპაზონის ამტანი ორგანიზმები - სტენოჰალინური; ამ უკანასკნელთა შორის არის მარილების მაღალი

კონცენტრაციის გამძლე ორგანიზმები — პოლიჰალინური და მცირე კონცენტრაციისადმი შეგუებულები — ოლიგოჰალინური. გარდამავალ ჯგუფს შეადგენენ მეზოჰალინური ორგანიზმები.

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

პირველი ჯგუფის წარმომადგენლებში ზღვის წყლის იზოტონური მხოლოდ ღრუნაწლავიანები და კანეკლიანები არიან, დანარჩენები კი — ოდნავ ჰიპერტონული ან ჰიპოტონური. პოიკილოსმოსური ცხოველები მარილიანობის ზრდის შემთხვევაში კარგავენ წყალს და მასთან ერთად წონას, ხოლო მარილიანობის შემცირებისას სხეულში წყლის შეღწევა იზრდება და წონაც მატულობს. ცხადია, რომ მარილების ცვლის ასეთი ტიპი შეიძლება იყოს მხოლოდ ისეთ წყალსატევებში, სადაც გარემოს მარილიანობა სხეულის სითხისას უახლოვდება, ე.ი. ზღვებსა და ოკეანეებში. იქ, სადაც წყლის მარილიანობა ძალიან დაბალია ან ძლიერ მერყევი, შეიძლება არსებობდნენ მხოლოდ ისეთი ცხოველები, რომელთაც ოსმორეგულაციის კარგად ჩამოყალიბებული მექანიზმი აქვთ.

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

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

ესტუარიებში, სადაც მარილიანობა დაბალია, სტენოჰალინური ფაუნა ღარიბია; მომლაშო წყლებში კი მხოლოდ ევრიჰალინური სახეობები ცხოვრობენ. არის ტბები, სადაც ერთდროულად ბინადრობენ, როგორც მტკნარი წყლების, ისე ზღვის თევზები. წყალსატევებში, სადაც მარილიანობა მკვეთრად იცვლება ან განსხვავდება ორგანიზმის სითხის მარილიანობისაგან, ცხოვრობენ პოიოიოსმოსურ-

რ. ორგანიზმები. მათგან ჰიპერტონული ორგანიზმები ცხოვრობენ მტკნარ წყლებში, ხოლო ჰიპოტონურები ისეთ წყალსატევებში, რომელთა მარილიანობა სხეულის სითხეზე უფრო დაბალია.

მტკნარი წყლის ბინადართა სხეულში ნორმალური ოსმოსური წნეკის შენარჩუნება ზედმეტი წყლის გამოდევნით ხდება. მაგალითად, ამქაში ასეთი ფუნქცია აკისრია მეფოქავ ვაკუოლს. სითხის გარდა სხეულიდან გამომყოფი სისტემის მეშვეობით მარილების ნაწილის გამოყოფაც ხდება. მაგალითად, მდინარის კიბოს შარდში სისხლთან შედარებით 20-ჯერ ნაკლებია ქლორიდები, 10-ჯერ -- კალიუმი, 4-ჯერ -- კალციუმი და 25-ჯერ ნაკლებია მაგნიუმი. შარდის მარილიანობა 9-ჯერ ნაკლებია სისხლის მარილიანობაზე.

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

ჰიდრობიონტები სხვადასხვა ნივთიერებებს წყლიდან „შერწყნა“ ითვისებენ. ბუნებრივ წყალსატევების წყალი გაწონასწორებულ სსნარს („ბუფერულ“ ხსნარს) წარმოადგენს. ეს დამოკიდებულია ერთვალენტიანი (K, Na) და ორვალენტიანი (Ca, Mg) მეტალების იონების წონასწორობაზე (იონური კოეფიციენტი).

წყლის იონური მახასიათებლები განაპირობებენ გარემოს მუკვე და ტუტე რეაქციას, რაც თავისუფალი იონების კონცენტრაციას (H<sup>+</sup>- და OH<sup>-</sup> - იონები) დამოკიდებული. იგი აღინიშნება pH-ით. მანვენებელი pH7 აღინიშნავს ნეიტრალურ რეაქციას, როდესაც H<sup>+</sup> და OH<sup>-</sup> იონები თანაბარი რაოდენობითაა. ამ მანვენებლის შემცირება (pH 6.9-დან 1-მდე) მიუთითებს მუკვიანობის მომატებაზე, ხოლო მისი ზრდა (7-დან 13-მდე) -- ტუტეანობის ზრდაზე.

პრაგალი ცხოველი მკვეთრად რეაგირებს იონური შემადგენლობის ცვლაზე. მაგალითად, ინფუზორია *Stentor coeruleus* ცხოვრობს pH-ის ცვლის მცირე დიაპაზონში (7.7-8.0). მაგრამ არიან ისეთი სახეობები, რომლებიც მოითხოვენ მუკვე გარემოს, მაგალითად სფაგნუმიანი ჭაობების ზოგი უმარტივესი და ციბრუტელები.

წყალში მობინადრე ორგანიზმებისაგან განსხვავებით, ხმელეთზე მცხოვრები მცენარეებისა და ცხოველებისათვის ყოველთვის დგას წყლითა და მინერალური ნივთიერებებით უზრუნველყოფის პრობლემა. ამ მხრივ დიდი მნიშვნელობა აქვს ნალექების წლიური რაოდენობისა და აორთქლების შეფარდებას. იმ ადგილებს, სადაც აორთქლება ჭარბობს ნალექების ჯამს, არიდეულს უწოდებენ. აქ მცენარეები სავგებტაციო პერიოდის უმეტეს დროს ტენის ნაკლებობას განიცდის. რეგიონებს, სადაც ნალექები ჭარბობს აორთქლებას,

**პუმიდურს** უწოდებენ. ამ ორი ტიპის ადგილსამყოფელთა შორის გარდამავალია **სემიარიული** ადგილსამყოფელი; ისეთ ადგილებს კი სადაც ძლიერი გვალვიანობაა, **ექსტრაარიულს** უწოდებენ.

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

მცენარეში წყალი ძირითადად ნიადაგიდან ხვდება, ფესვების საშუალებით. წყალი ნიადაგში დაგროვილია სხვადასხვა სიდიდისა და ფორმის ფორებში. ამიტომ ნიადაგის ტენი ფიზიკური და ქიმიური თვისებების მიხედვით მრავალფეროვანია. ნიადაგში წყალი სხვადასხვაგვარადაა დამაგრებული; არის გრავიტაციული, კაპილარული და ბშული წყალი. **გრავიტაციული** — მოძრავი წყალია, რომელიც ნიადაგის ნაწილაკებს შორის ავსებს ფართო სივრცეებს და ჟონავს ზემოთის ქალის მოქმედებით, სანამ არ მიადწევს გრუნტის წყლებს. **კაპილარული** წყალი ავსებს უმცირეს სივრცეებს ნიადაგის ნაწილაკებს შორის და კაპილარული შეჭიდულობის ძალებითაა ნიადაგში დამაგრებული; აორთქლების გავლენით კაპილარული წყალი შეიძლება ზემოთკენ მოძრაობდეს და ქმნიდეს აღმავალ ჭავლს; შესაძლებელია, აგრეთვე კაპილარული წყლის პორიზონტალური გადაადგილებაც მენისკური ძალების ზეგავლენით. **ბშული წყალი** დაკავშირებულია ნიადაგის ნაწილაკების ზედაპირთან ადსორბციული ძალებით. მისი რაოდენობა დიდია, რადგან ნიადაგის ნაწილაკებს ძალიან დიდი ზედაპირი აქვთ; ეს წყალი მცენარეთათვის მიუწვდომელია. გარდა ამისა ნიადაგში არის აგრეთვე ორთქლის მდგომარეობაში მყოფი ტენი, რომელიც ავსებს წყლისაგან თავისუფალ ფორებს.

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

ფესვებით შთანთქმის გარდა, ტენის შთანთქმის სხვა გზებიც არსებობს. წყლის წვეთების და ორთქლის შთანთქმა შეიძლება

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

ც ხ რ ი ლ ი 8

ჰაერის შეფარდებითი ტენიანობა სხვადასხვა ადგილსამყოფელში გარიშინას (1979) მიხედვით

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

მცენარეთა და ცხოველთა არსებობაზე მნიშვნელოვნად მოქმედებს თოვლიც. ერთი მხრივ, ძლიერმა თოვლიანობამ შეიძლება მექანიკურად დააზიანოს ხე-მცენარეები, რომელთაც კომპაქტური ვარჯი აქვთ; მეორე მხრივ, მცენარეებისათვის იგი დადებით როლს ასრულებს, რადგან ზამთრის სუსხისაგან იცავს მათ მიწისზედა ნაწილებს, ხოლო ნიადაგს – გაყინვისაგან. გარდა ამისა თოვლი დიდ როლს ასრულებს ტენის დაგროვებაში, რასაც მცენარეთათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს, განსაკუთრებით ვეგეტაციის საწყის ეტაპებზე.

ყინული მცენარეებზე უარყოფით გავლენას ახდენს, რადგან ყინულის ქერქი ხელს უშლის ნიადაგის აერაციას. სეტყვა ზიანის მომტანია და განსაკუთრებით საშიშია სოფლის მეურნეობისათვის. სამაგიეროდ დილის ცვარი არიდულ ადგილსამყოფელებში, მეტადრე უდაბნოს პირობებში – სასარგებლოა.

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

მცენარეთა წყლის რეჟიმში განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ტრანსპირაციას, რომლის ინტენსივობა შეესაბამება 1 საათის განმავლობაში მცენარის მასის ერთეულზე ან ფოთლის ზედაპირის ერთეულზე ( $\text{დმ}^2$ ) აორთქლებული წყლის რაოდენობას. ტრანსპირაცია სეზონურად იცვლება ტენის მარაგის ცვლასთან ერთად. მცენარეთა წყლის რეჟიმი განაპირობებს მათ გავრცელებას დედამიწაზე. მცენარეთა უმრავლესობას აქვს უნარი მოახდინოს წყლის შთანთქმა-გაცემის რეგულაცია. იმ მცენარეებს, რომელთაც ამ რეგულაციის უნარი არ გააჩნიათ, პოიკილოპიდრიდულს უწოდებენ. ამ ჯგუფს მიეკუთვნებიან ხმელეთის წყალმცენარეები, სოკოები, ლიქენები, ზოგიერთი ხავსი და ტყეების ზოგი გვიმრასნაირი; ყვავილოვანი მცენარეებიდან ამ ჯგუფს მიეკუთვნება გვარ Hesper-ის წარმომადგენლები და აგრეთვე შუა აზიის უდაბნოს ისლი.

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

შეხვევა და სხვა. არსებობს ფორმები, რომელთაც ძლიერ აქვთ განვითარებული მექანიკური ქსოვილი — მათ სკლეროფიტებს უწოდებენ.

ხმელეთზე ცხოველთა არსებობის უპირატესობას წარმოადგენს უანგბადით ადვილად დაკმაყოფილების შესაძლებლობა, ხოლო ყველაზე დიდ საშიშროებას — გამოშრობა. მაგრამ ყველა ცხოველი, რომელიც ხმელეთზე ცხოვრობს, არ შეიძლება ჩაითვალოს ნამდვილ ხმელეთის არსებად. მხოლოდ ორი ტიპის წარმომადგენლებში მოხდა ისეთი გარდაქმნები, რომლებიც უფლებას გვაძლევენ ამ ცხოველებს ჭეშმარიტად ხმელეთის ცხოველები დავარქვათ. ესენია ფესხახსრია-ნები და ხერხემლიანები, რომელთა ცალკეული კლასები (ზოგი კიბოსნაირი, მრავალფეხები, თობები, მწერები, ქვეწარმავლები, ფრინველები და ძუძუმწოვრები) სავსებით შეგუებული არიან ხმელეთის პირობებს. დანარჩენ ცხოველებს, რომლებიც ხმელეთზე ბინადრობენ, ესაჭიროებათ საკმარისად ტენიანი ადგილსამყოფელობი და ამიტომ ისინი ხმელეთის ცხოველებად მხოლოდ პირობით შეიძლება ჩაითვალოს. (მაგალითად, ჭიაყელასათვის აუცილებელია ტენიანი გარემო და თუ იგი მოხვდა მიწის ზედაპირზე მშრალ, მზიან ამინდში, სწრაფად იღუპება გაუწყლოების გამო).

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

ცხოველები, რომელთაც სველი ზედაპირი აქვთ, სხეულის ზედაპირიდან ინტენსიურად აორთქლებენ წყალს. აქ კონვექციასთან ერთად ხდება დიფუზიაც. საფარველი ხელს არ უშლის აორთქლებას. ჭიაყელა, რომელიც მოთავსებულია მშრალი ჰაერის პირობებში, სწრაფად კარგავს წონას წყლის ინტენსიური აორთქლების გამო. წყალი ადვილად მოძრაობს ორივე მიმართულებით — ორგანიზმიდან და ორგანიზმისკენ. ამრიგად, ჭიაყელა ფაქტიურად მტკნარი წყლის ბინადარს წააგავს. ნიადაგში, სადაც იგი სასვლელებს აკეთებს, ჰაერი გაჯერებულია ორთქლით და სხეული ეხება ნიადაგის ნაწილაკებს, რომლებიც დაფარულია წყლის თხელი აკვით; სრულიად გამომშრალ ნიადაგში ჭიაყელა ვერ ცხოვრობს. სველი ზედაპირი აქვს ბაყაყსაც. აორთქლების ინტენსივობა აქაც ისეთია, როგორც ჭიაყელებში. ამიტომ, როგორც წესი, ზრდასრული ამფიბიები ან წყლის ნაპირზე, ან ტენიან ადგილებში გვხვდებიან, ე.ი. იქ, სადაც აორთქლება, ჰაერის ტენით გაჯერების გამო, შედარებით მცირეა. წყალში ჩასვლის დროს ოსმოსური მანვენებლებით ისინი მტკნარი წყლის ტიპიური წარმომადგენლების მსგავსნი არიან. მაგრამ არიან ისეთი

ბაყაყებიც, რომლებსაც შეუძლიათ უდაბნოში ცხოვრება, სადაც ისინი ნიადაგის დრმა სოროებში იმალებიან. აქ ისინი არააქტიურ მდგომარეობაში არიან მანამ, სანამ არ დადგება წვიმების პერიოდი. წვიმაში ბაყაყები გარეთ გამოდიან, აღიდგენენ სხეულში წყლის ნორმალურ შემცველობას და დებენ კვირითს. არააქტიურ მდგომარეობაში გადასვლისას ბაყაყის შარდის ბუშტი სითხითაა ავსებული, რაც დიდ როლს თამაშობს წყლის ბალანსში. ზოგჯერ შარდის წონა მთელი სხეულის წონის 30%-ს უდრის. შარდი ძალიან თხიერია და მისი ოსმოსური კონცენტრაცია 0,1% NaCl-ის კონცენტრაციას შეესატყვისება.

საინტერესო მაგალითს წარმოადგენს ხმელეთის ლოკოინა. არააქტიურ მდგომარეობაში იგი კარგად იცავს თავს გამოშრობისაგან — იმალება ნიჟარაში და ხვრელს მემბრანით — **ეპიფრაგმით** ხურავს, რომელიც შედგება გამჭრალი ლორწოსაგან. ასეთ მდგომარეობაში ზოგი ლოკოინა უძლებს უდაბნოს მშრალ პირობებს. **Sphincteronchila**-ს გვარის ლოკოინა ამ მდგომარეობაში დღეში კარგავს 0,5 მგ წყალს და რადგან მის ორგანიზმში დაახლოებით 1,5 გ. წყალია, მას არახელსაყრელ პირობებში შეუძლია სიცოცხლისუნარიანობა შეინარჩუნოს რამდენიმე წლის განმავლობაში.

გაცილებით ნაკლებად არიან დამოკიდებული გარემოს ტენიანობაზე ობობასნაირები და მწერები. კიტინი და მის ზედაპირზე არსებული ცვილის შრე ხელს უშლის აორთქლებას. ქვემოთ მოტანილ ცხრილში ნაჩვენებია, თუ რამდენი მიკროგრამი წყალი ორთქლდება სხვადასხვა ფეხსახსრიანის ზედაპირის 1 სმ<sup>2</sup>-დან 1 საათის განმავლობაში, როდესაც ტენით გაჯერების დეფიციტი სინდიყის სვეტის 1 მმ (0,13 კპა) უდრის.

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

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

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

წყლის შთანთქმის დასახელებული გზებიდან ყველაზე ადვილად დასადგენია წყლის სმა. თავისუფალი წყალი მისაწვდომია ყველა იმ ცხოველისათვის, რომელიც წყლის მახლობლად ბინადრობს. მრავალი მცირე ზომის ცხოველი იყენებს ცვარს და წვიმის წყალს. უმრავ-

ლესობისათვის თავისუფალი წყალი მხოლოდ პერიოდულადაა მისაწვდომი. არის ისეთი ადგილსამყოფელები, სადაც თავისუფალი წყლის დიდი დეფიციტია და ცხოველები იძულებული არიან სხვა გზებით მიიღონ იგი.

ც ხ რ ი ლ ი 9

წყლის აორთქლება სხეულის ზედაპირიდან სხვადასხვა ფეხსახსრიანში.

შმიდტ-ნიელსენის (1982) მიხედვით.

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

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

ტკიპა *Ixodes ricinus*-ის დედლები წყალს შთანთქავენ ჰაერიდან, როდესაც შეფარდებითი ტენიანობა უდრის დაახლოებით 92%. წყლის ორთქლის წნევის გრადიენტის საწინააღმდეგოდ აბსორბცია ხდება განსაკუთრებული სეკრეტორული სისტემის მეშვეობით. ტენის აბსორბციას ახდენენ ლოგინის ბაღლინჯო, ფქვილის ღრატკიკას მატლები, კუტკალიები. აბსორბციის უნარს დიდი მნიშვნელობა აქვს უდაბნოს ხვლიკების კვერცხების განვითარებაშიც. სხვადასხვა ცხოველისათვის აბსორბცია ჰაერიდან შეფარდებითი ტენიანობის

სხვადასხვა დონეზეა შესაძლებელი. ქვემოთ მოტანილ ცხრილში ნაჩვენებია ჰაერის შეფარდებითი ტენიანობის ზღვრული მაჩვენებელი, რომლის დაბლა აბსორბცია აღარ ხდება.

ც ხ რ ი ლ ი 10

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

ცხოველის დასახელება	ზღვრული შეფარდებითი ტენიანობა (%)
ტკიპა Ornithodorus	94
ტკიპა Ixodes	92
ფქვილის ღრაჭიკას Tenebrio-ს მატლები	90
ულაბნოს ტარაკანი Arenivaga	83
სწორფრთიანი Chortophaga	82
ფქვილის ტკიპა Acarus	70
რწყილი Xenopsylla	50

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

ორგანიზმის წყლით უზრუნველყოფის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი წყაროა საკვები. მცენარეებით მკვებავი ცხოველები საკმაო წყალს იღებენ მცენარეთა ცოცხალი ნაწილებიდან: ფოთლებიდან, ღეროებიდან, წვნიანი ნაყოფებიდან და სხვა. ამ საკვებში წყლის რაოდენობა ზოგჯერ 90%-საც კი აღწევს, თუმცა ძალიან მშრალი საკვებიც კი წყლის გარკვეულ რაოდენობას შეიცავს. თუ ჰაერის ტენიანობა ეცემა, მაშინ ცხოველები უფრო ტენიანი საკვების გამოყენებაზე გადადიან და ადვილად უძლებენ დაბალ ტენიანობას. მაგალითად, ასე იქცევა მდელოს ფარვანას მუხლუხო. საკმარისი რაოდენობით იღებენ სითხეს ნექტართა და სისხლით მკვებავი მწერები. სისხლთან ერთად მრავალი მწერი ჭარბ მარილებსაც (კლორიდებს) იღებს, რომლებიც შემდეგ გამოიყოფა სეკრეტორული ორგანოების მიერ. მშრალი ადგილსამყოფელების ცხოველებისათვის ყველაზე მნიშვნელოვანია ის წყალი, რომელიც ორგანულ ნივთიერებათა ჟანგვის დროს წარმოიშობა. მას უწოდებენ ჟანგვის წყალს, ანუ მეტაბოლურ წყალს. მეტაბოლური წყლის ხარჯზე ცხოვრობენ მშრალი საკვებით მკვებავი მწერები. ფქვილის ღრაჭიკას სხეულში წყლის

შემცველობა თითქმის უცვლელია და 75-77,6% აღწევს, ცხიმის რაოდენობა კი მკვეთრად ეცემა. უდაბნოს ძუძუმწოვრებს (მიწის კურდღლები, გაზელები, აქლემები) და ფრინველებს ხელსაყრელ პერიოდში დაგროვილი ცხიმი ხელს უწყობს ხანგრძლივი გვალვა გადაიტანონ მეტაბოლური წყლის ხარჯზე. ეს წყალი ზოგ შემთხვევაში მთლიანად აკმაყოფილებს ორგანიზმის მოთხოვნებს. ქვემოთ მოტანილი ცხრილიდან ჩანს, რამდენი წყალი გამოიყოფა სხვადასხვა ორგანული ნივთიერებების ჟანგვისას.

ც ხ რ ი ლ ი 11

საკვების ღაჯანგვის შედეგად გამოყოფილი წყლის რაოდენობა შმიღტ-ნიელსენის (1982) მიხედვით.

ნივთიერება	წყლის რაოდენობა 1 გ საკვებზე	მეტაბოლური ენერჯია კკალ/გ
სახამებელი	0, 56	4, 2
ცხიმი	1, 07	9, 2
ცილა (შარლოვანას გამოყოფისას)	0, 39	4, 3
ცილა (შარდშუკვას გამოყოფისას)	0, 50	4, 4

წყლის ნაკლებობა უარყოფითად მოქმედებს ცხოველთა გამრავლებაზე. მღრღნელებში იგი იწვევს გონადების ფუნქციონირების შეწყვეტას, ზრდის დაბრკოლებას; მწერების კვერცხების მნიშვნელოვანი ნაწილი იღუპება. ზოგ შემთხვევაში ნორმალური განვითარებისათვის, პირიქით, საჭიროა მშრალი პირობები (უდაბნოს კალია). ამ პერიოდში იწყება დიაპაუზა; შემდეგ კი, ტენიანობის მომატებისას, განვითარება სწრაფად მიდის და ნორმალური კვერცხდებით მთავრდება.

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

ტენის ნაკლებობისადმი შეგუების ფორმაა არააქტიურ მდგომა-

რეობაში (ძილქუშში) გადასვლა. სხვადასხვა სეზონში ეს ახასიათებთ ნემატოდებს, ტარდიგრადებს, ციბრუტელებს და უმარტივესებს. მშრალ ნიადაგში ჭიაყელები ახდენენ ინკაპსულაციას. ტენის ჭიები არააქტიურ მდგომარეობაში იმყოფებიან დაახლოებით 60 დღის განმავლობაში.

რაც შეეხება ძლიერ ნალექებს, ისინი რიგი ცხოველებისათვის სასარგებლოა, რადგან ხელს უწყობს გამრავლებასა და გავრცელებას — უშუალოდ, ან საკვების რაოდენობის გაზრდით. მაგრამ ნალექები შეიძლება იყოს ცხოველთა რიცხოვნობის შემცირების უშუალო მიზეზიც. ასე შეიძლება იმოქმედოს თავსხმა წვიმებმა: წყალდიდობის დროს იტბორება დიდი ტერიტორია, რის შედეგად იღუპება მრავალი წვრილი ძუძუმწოვარი, ზოგიერთი მწერი.

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

გარდა მარილებისა, ზოგ ცხოველს სჭირდება თიხა, რადგან იგი ხელს უწყობს მშრალი ფეკალური მასის წარმოქმნას. ცხოველებს ესაჭიროება მიკროელემენტებიც. მათი ნაკლებობა იწვევს სხვადასხვა ფუნქციის მოშლას, დაავადებებს და დაღუპვას. ისეთი მნიშვნელოვანი ნივთიერების წარმოქმნაში როგორცაა ვიტამინი  $B_{12}$  მონაწილეობს კობალტი, ჰორმონ თიროქსინის წარმოქმნაში — იოდი, ინსულინისა და კარბონჰიდრაზისა — თუთია, ფერმენტ ქსანტინოქსალაზის გამომუშავებაში — მოლიბდენი, ტრიპსინისაში — ქრომი, არგინაზის წარმოქმნაში — მანგანუმი და ა.შ. ამ ნივთიერებათა ნაკლებობა ან სიუხვე განაპირობებს მცენარეებისა და ცხოველების ნორმალურ განვითარებას, ან პირიქით — დაავადებებს. იქ, სადაც კობალტის ნაკლებობაა, მცენარეებში ცხოველთა ნაწლავის მიკროფლორის მიერ ვიტამინ  $B_{12}$ -ის სინთეზი გაძნელებულია. როდესაც მცენარეებში სპილენძის ნაკლებობაა, ახალგაზრდა სასოფლო-სამეურნეო ცხოველები ჩამორჩებიან ზრდაში, მათი ძვლები მსუბუქი და მტვრევადია. იქ, სადაც ბორის რაოდენობა დიდია (მაგ. ჩრდილო-დასავლეთი ყაზახეთი) ცხოველების 3-5% ავადდება „ბორის ენტერიტით“. მთიან რაიონებში იოდის ნაკლებობა თიროქსინის სინთეზის დარღვევას იწვევს. სომხეთის მთებში ბევრი მოლიბდენია. აქ ცხვარი დღე-ღამეში საშუალოდ 1 კგ ცოცხალ წონაზე იღებს 8 მგ მოლიბდენს. თუ სისხლში მოლიბდენმა 1.5-2-ჯერ მოიმატა, მაშინ ძლიერდება ქსანტინოქსიდაზის სინთეზი, რაც თავის მხრივ აჩქა-

რებს ქსანტინისა და ჰიპოქსანტინის გარდაქმნას შარდის მჟავად. შედეგად, ამ პროვინციის მოსახლეობაში ხშირია ნიკრისი. იქ, სადაც ჭარბადაა ნიკელი (ჩრდილო კავკასია), ცხვარში ხშირია „ნიკელის სიბრმავე“, რაც რქოვანაში ნიკელის დაგროვებითაა გამოწვეული.

ამრიგად, წყალთან და საკვებთან ერთად მარილებისა და მიკროელემენტების შეთვისებას დიდი მნიშვნელობა აქვს ცხოველებსათვის, რადგან ისინი გარკვეულ როლს ასრულებენ მათ ცხოველქმედებაში.

## 2.4. კაარი, როგორც პეოლოგიური ფაქტორი

როგორც მცენარისთვის, ისე ცხოველისთვის ჰაერს უდიდესი მნიშვნელობა აქვს. მცენარის მიერ ორგანული ნაერთების სინთეზი დაკავშირებულია ჰაერში არსებული  $\text{CO}_2$ -ის გამოყენებასთან. ამავე დროს, როგორც მცენარეთა, ისე ცხოველთა სუნთქვა დაკავშირებულია ჟანგბადის შეთვისებასთან.

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

ატმოსფეროს ჰაერის შედგენილობა ძირითადად სტაბილურია. ქვემოთ მოტანილი ცხრილიდან ჩანს, რომ როგორც მოცულობით, ისე მასით ჰაერში ყველაზე დიდი რაოდენობით აზოტია.

დასახელებული გაზების გარდა ატმოსფეროში არის ძლიერ მცირე რაოდენობით ნეონი (Ne), კრიპტონი (Kr), ქსენონი (Xe); მინარევების სახით გოგირდის დიოქსიდი ( $\text{SO}_2$ ), ამონიაკი ( $\text{NH}_3$ ). ჟანგბადი და ნახშირბადის დიოქსიდი ( $\text{CO}_2$ ) ატმოსფეროს გარდა არის მტკნარ წყლებში, თოვლში, ყინულში, ზღვებსა და ოკეანეებში.

ჟანგბადისა და ნახშირბადის დიოქსიდის შემცველობა წყალში დამოკიდებულია ატმოსფეროს მოძრაობაზე, ტემპერატურაზე, ცოცხალი ორგანიზმების ცხოველქმედებაზე. ჟანგბადით წყლის გაჯერების ხარისხი წყლის ტემპერატურის უკუპროპორციულია. მაგალითად, მტკნარ 1 ლ წყალში  $0^\circ\text{C}$  ტემპერატურაზე გახსნილია  $10,244 \text{ სმ}^3$  ჟანგბადი, მაშინ როდესაც  $15^\circ\text{C}$ -ზე –  $7,15 \text{ სმ}^3$ , ხოლო  $30^\circ\text{C}$ -ზე –  $5,48 \text{ სმ}^3$ .

დღე-ღამის განმავლობაში  $\text{CO}_2$  -ის შემცველობა მკვეთრად იცვლება, რაც დაკავშირებულია ფოტოსინთეზის დროს გაზის გამოყენებასთან. დღისით  $\text{CO}_2$  -ის რაოდენობა მცირდება იქ, სადაც

მრავლადაა მცენარეული ორგანიზმები. ატმოსფეროში CO<sub>2</sub>-ის მომატების დროს ფოტოსინთეზი ნორმასთან შედარებით ზოგჯერ 2-3-ჯერ იზრდება. მაგრამ თუ ნახშირბადის დიოქსიდის რაოდენობამ ჰაერში რამდენიმე პროცენტს მიაღწია, მაშინ მცენარე ინაგრება, მისი ზრდა ფერხდება.

ც ხ რ ი ლ ი 12

ჰაერის შემადგენლობაში შემაკალი ძირითადი გაზები.

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

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

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

ღარიბადაა წარმოდგენილი (დაჭაობებული წყლები), თევზები აქ ვერ ბინადრობენ.

ჰიდრობიონტი ცხოველების გამძლეობა ჟანგბადის ნაკლებობისადმი სხვადასხვაგვარია. ამ მხრივ, თევზებს შორის არჩევენ ოთხ ჯგუფს: პირველი — სახეობები, რომელთაც ჟანგბადისადმი დიდი მოთხოვნილება აქვთ; მათთვის ოპტიმალურია 7-11 სმ<sup>3</sup> ერთ ლ. წყალზე; ძირითადად ეს არის ცივი და სწრაფმდინარე წყლების თევზები, როგორცაა მაგალითად: კალმახი (*Salmo trutta*), კვირჩხლა (*Phoxinus phoxinus*). ასეთ ცხოველებს ოქსიფილ-სტენოქსიბიონტებს უწოდებენ. ისინი ე.წ. რეოფილური ფაუნის წარმომადგენლებია. მათ სასუნთქი სისტემა შედარებით სუსტად აქვთ განვითარებული (ლაყუჩები შესამჩნევადაა რედუცირებული). მეორე ჯგუფს ქმნიან თევზები, რომელთაც ყოფნის 5-7 სმ<sup>3</sup> ჟანგბადი 1 ლ. წყალში. ასეთებია: ხარიუსი (*Thymallus thymallus*), ჩვეულებრივი ციმორი (*Gobio gobio*), ქაშაპი (*Leuciscus cephalus*). მესამე ჯგუფის თევზები უფრო ნაკლებად არიან მომთხოვნი ჟანგბადისადმი; მათთვის საკმარისია 4 სმ<sup>3</sup> O<sub>2</sub> 1 ლ წყალზე; ასეთია, მაგალითად, ნაფოტა (*Rutilus rutilus*). მეოთხე ჯგუფის თევზებისათვის საკმარისია ჟანგბადის უმნიშვნელო რაოდენობა, სულ 0,5 სმ<sup>3</sup> ერთ ლ-ზე; ამ ჯგუფის წარმომადგენელია კობრი (*Cyprinus carpio*).

ჟანგბადი ცხოველთა ორგანიზმში ხვდება სხეულის ზედაპირით ან სპეციალური ორგანოების საშუალებით. ჰაერი ორგანიზმში შედის წყლის აქის საშუალებით, ე.ი. დიფუზიის გზით. როგორც წესი, ჟანგბადის გადატანა ხდება სისხლის საშუალებით. სისხლში (ერთორციტებში, ან გახსნილი სახით) არის პიგმენტები, რომელთაც გააჩნიათ ჟანგბადის მიერთების უნარი; წარმოიქმნება არამდგრადი ნაერთი (ოქსიჰემოგლობინი), რომელიც ადვილად იშლება და ათავისუფლებს ჟანგბადს. სისხლის პიგმენტი სხვადასხვა ცხოველში სხვადასხვაა. მსხვილ ცხოველებში არის რკინის შემცველი ჰემოგლობინი, ფეხსახსრიანებსა და მოლუსკებში — სპილენძის შემცველი და ა.შ. წყალსატევების ფსკერზე მობინადრე რგოლოვან ჭიებში სუნთქვის პიგმენტების როლს ასრულებენ ერთორკრუორინი ან ქლოროკრუორინი.

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

შთანთქმული ჟანგბადისა და გამოყოფილი CO<sub>2</sub>-ის შეფარდება სუნთქვის კოეფიციენტის სახელითაა ცნობილი. ნახშირწყლების

ქანგვისას ეს შეფარდება ნორმაში უდრის 1-ს. თუ საკვებად გამოიყენება ცილები და ცხიმები, სუნთქვის კოეფიციენტი ქვეთდება 0,8 - 0,7 -მდე, მაგრამ თუ იგი იზრდება 1-ზე მეტად, ეს იმას მოწმობს, რომ ნივთიერებათა ცვლაში ანაერობული პროცესებიც მონაწილეობენ.

ჰიდრობიონტებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს წყლის ვერტიკალურ ცირკულაციას, რომლის დროსაც ხდება წყლის გამდიდრება ქანგბადით. თუ ეს ცირკულაცია სუსტია, ფსკერთან ჩნდება ორგანული ნივთიერებები, რომლებიც ანაერობულ პირობებში განიცდიან გოგირდწყალბადოვან დუღილს. შავ ზღვაში ეს დუღილი ხდება სულფატმარედუცირებელი ბაქტერიის *Microspira*-ს და ცილის დამშლელი ბაქტერიების მეშვეობით. მათი მოქმედების შედეგად შავი ზღვა 100-200 მეტრის ქვემოთ მოწამლულია გოგირდწყალბადით და ცხოველებისათვის გამოუსადეგარია.

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

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

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

სუნთქვაში ფილტვებისა და სხვა ორგანოების გარდა, ცალკეულ შემთხვევაში მონაწილეობას იღებს კანიც. ეს განსაკუთრებით დამახასიათებელია ამფიბიებისათვის. ცხოველთა უმრავლესობა ატმოსფეროს ჰაერით სუნთქვისათვის იყენებს მხოლოდ ფილტვებს და სხვა სპეციალურ ორგანოებს (მაგ. გრაქებს), მაგრამ ატმოსფეროს ჰაერით სუნთქვა შეუძლიათ არა მარტო ხმელეთის ცხოველებს, არამედ წყლის ცხოველებსაც. ასეთებს ეკუთვნიან ორგვარად მსუნთქავი თევზები, ზოგიერთი სხვა თევზი, ზღვის ძუძუმწოვართა ნაირგვარი ჯგუფები. აღმოჩნდა, რომ ჰაერით მსუნთქავ ძვლოვან

თევზების სუნთქვაში მონაწილეობენ პირის და ოპერკულარული ღრუ, კუჭი, ნაწლავი, საცურავი ბუშტი. ცნობილია, რომ ჩვეულებრივ გველთევზას (*Anguilla vulgaris*) შეუძლია მნიშვნელოვანი მანძილი დაფაროს ხმელეთზე ცოცვით. მეთევზეებს ხშირად ცოცხალი გველთევზები რამდენიმე დღე ყუთებში ყოლიათ მოთავსებული. როგორ ძლებს ეს თევზი წყლის გარეშე, როგორ სუნთქავს? როცა გველთევზა წყლის გარეშეა, მის სალახუჩე ღრუში ჰაერია, რომელსაც იგი ანახლებს წუთში ერთხელ. მაგრამ ასე სუნთქვა მას, ცხადია, დიდხანს არ შეუძლია. ასევე ჰაერით სუნთქავს ელექტრული გველთევზაც (*Electrophorus electricus*).

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

დიდ სიმაღლეებზე ცხოვრებისადმი შეგუებას ემსახურება აგრეთვე ქსოვილების მიერ ჟანგბადის მოხმარების შემცირება. ეს მოვლენა აღმოაჩნდათ მაღალმთიანეთის შინაურ ცხოველებს (მაგ. ცხვრებს).

ისეთ ცხოველებში, როგორიცაა ვეშაპები, სისხლში მომატებულია ჰემოგლობინი, ფილტვების ალვეოლები იკეტება სპეციალური კუნთებით; კაშალოტის მარჯვენა ნესტო გადაქცეულია ჰაერის სამარაგო რეზერვუარად. გარდა ამისა ამ ცხოველებისათვის დამახასიათებელია სისხლის მაღალი ბუფერულობა  $\text{CO}_2$ -ის მიმართ.

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

ჰაერის მოძრაობას, კერძოდ კი ქარს, სხვა მნიშვნელობაც აქვს. ქარის მოქმედება მცენარეებზე მრავალმხრივია. პირველ რიგში ის მოქმედებს მექანიკურად. ძლიერმა ქარმა, განსაკუთრებით ქარიშხალმა ხეები შეიძლება ამოგლიჯოს ფესვიანად, მნიშვნელოვნად დაახიანოს მათი ვარჯი და ა.შ. არის ცნობები იმის შესახებ, რომ ქარიშხალის დროს 1-2 საათის განმავლობაში დაიღუპა მთელი ტყე.

მუდმივად ერთ მხარეს მიმართული ქარი იწვევს ხეების დეფორმაციას: მერქნის ექსცენტრულ ზრდას, ხის ტანის გადახრას, ვარჯის ცალმხრივ განვითარებას („დროშის“ ფორმის ვარჯი). ქარის

მუდმივი დაწოლისაგან თავის გადარჩენა შეუძლიათ არქტიკულ და მაღალი მთის მცენარეებს. ისინი ხშირად გართხმული არიან მიწაზე. მაგრამ ქარს მცენარეთა ცხოვრებაში დადებითი როლიც აქვს. მის გარეშე ვერ მოხერხდება ანემოფილური მცენარეების დამტვერვა ( ასეთებია დაახლოებით ფარულთესლიანთა 10%). გარდა ამისა, ქარი მონაწილეობს ანემოქორული მცენარეების თესლებისა და ნაყოფების გავრცელებაში. ამას ხელს უწყობს თესლისა და ნაყოფების მცირე ზომა, ან „აეროდინამიური“ შეგუებანი, რომლებიც იალქნის როლს ასრულებენ. ეს არის ბუსუსები, საფრენი გამონახარდები და სხვა (მაგ. ალვის ხის და სხვათა ნაყოფები). ზოგჯერ ქარს 40 კილომეტრის მანძილზეც კი გადააქვს ანემოქორების თესლები. ანემოქორებს მიეკუთვნებიან აგრეთვე სპოროვანი მცენარეები.

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

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

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

არიან ცხოველები, რომლებიც ქარს გადაადგილებისათვის იყენებენ. მაგალითად, ფრეგატები, ალბატროსები და ქარიშხალა იყენებენ ჰაერის აღმავალ ჭავლებს. მრავალი მცირე ზომის ცხოველი პასიურად ვრცელდება ქარის საშუალებით. როდესაც წყალსატევები შრება, ფსკერზე დარჩენილი არააქტიურ მდგომარეობაში მყოფი ცხოველები სხვა წყალსაცავებში ქარის მეშვეობით გადაიტანებიან. ამიტომ ერთმანეთისაგან საკმაოდ დაშორებული წყალსატევების მიკროფაუნა ხშირად ძლიერ მსგავსია. ქარით გადატანა შეიძლება მოხდეს ცოცხალი ორგანიზმების განვითარების ყველა სტადიაზე. არის შემთხვევები, როდესაც ქარს გადააქვს

მსხვილი ცხოველებიც კი. ძლიერი ქარიშხალის დროს ქარბორბალას შეუძლია აიტაცოს მოლუსკები, ბაყაყები და თევზები, რომლებიც შემდეგ „წვიმის“ სახით ეცემა 20-30 კმ მოშორებით. ასეთი „თევზის წვიმის“ მოწმენი გახდნენ ადამიანები 1947 წელს ქ. მარქსვილში.

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

ძუძუმწოვრებისათვის ქარი ხშირად საორიენტაციო საშუალებას წარმოადგენს; ქარს მოაქვს სხვადასხვა ცხოველის სუნი, რასაც დიდი მნიშვნელობა აქვს როგორც მტაცებლისათვის ნადირობისას, ისე ჩლიქოსნისათვის, რომელიც ამ მტაცებელს გაურბის.

### თ ა ვ ი 3. ბიოტური ზაპტორები

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

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

### 3.1. საკვები, როგორც პოლოზიური ფაქტორი

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

კვების ხასიათის მიხედვით გამოყოფენ ორგანიზმების ორ ძირითად ჯგუფს: ავტოტროფებსა და ჰეტეროტროფებს. ავტოტროფები თავით ქმნიან აუცილებელ ორგანულ ნივთიერებებს გარემოდან შეთვისებული არაორგანული ნივთიერებების ხარჯზე. იმ შემთხვევაში, თუ სინთეზური რეაქციებისათვის ენერჯის წყაროს მზის სინათლე წარმოადგენს, მაშინ მცენარეები ფოტოავტოტროფებად (ფოტოსინთეტიკოსებად) იწოდებიან, ხოლო თუ ენერჯიას სხვადასხვა არაორგანული ნივთიერებების დაჟანგვის გზით (მაგ.  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ) იღებენ, მაშინ იწოდებიან ქემოავტოტროფებად (ქემოსინთეტიკოსებად). ფოტოავტოტროფებს მიეკუთვნებიან მწვანე მცენარეები და ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ბაქტერიები, ხოლო ქემოავტოტროფებს — სხვადასხვა ქემოსინთეტიკოსი ბაქტერიები.

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

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

თუ ავტოტროფებს მიეკუთვნებიან მწვანე მცენარეები, ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ბაქტერიები, ქემოსინთეზის მწარმოებელი ბაქტერიები, ჰეტეროტროფები აერთიანებენ ცხოველებს, სოკოებს და ბაქტერიების მნიშვნელოვან ნაწილს. ფოტოავტოტროფები კვებისათვის იყენებენ ნახშირბადის დიოქსიდს, წყალსა და მინერალურ მარილებს; ჰეტეროტროფები საკვები რესურსების მიხედვით გაცილებით უფრო ფართო სპექტრით ხასიათდებიან.

მცენარეებს, რომლებიც არაორგანული ნივთიერებებიდან ორგანულს ქმნიან, პროდუცენტებს უწოდებენ, ხოლო მათ მიერ

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

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

მტაცებელი ზოოფაგები იკვებებიან სხვა სახეობის წარმომადგენლებით, მაგრამ მათ შორის ხშირია კანიბალიზმიც, ანუ თავისი მსგავსით კვება. მაგალითად, ბალხაშის ქორჭილას ზრდასრული ინდივიდები საკვებად თავისი სახეობის მოზარდებს იყენებენ. კანიბალიზმი ახასიათებს მტაცებელ ფრინველებსაც — შიმშილის დროს ისინი საკვებად იყენებენ თავისსავე ბარტყებს. ასეთი შემთხვევები ცნობილია მტაცებელ ძუძუმწოვრებშიც.

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

კვების ხასიათთანაა დაკავშირებული ფერმენტიული შედგენილობაც. ფიტოფაგებისათვის დამახასიათებელია უპირატესად ამილაზა, ხოლო ტიპური ზოოფაგებისათვის - პროტეაზები. ზოგ უხერხემლოში (ვახის ლოკოინა, ზღვის მოლუსკი გვარიდან *Aplisia*, ზოგი კიბოსნაირი, უმარტივესთა დიდი ნაწილი) აღმოჩნდა უჯრედისის დამშლელი ცელულაზა, ჰემიცელულაზა და ლიქენაზა. მოზრდილ კალიებში, რომლებიც მხოლოდ ნახშირწყლებით იკვებებიან, ფერმენტები მხოლოდ კარბოჰიდრატებითაა წარმოდგენილი (ცელულაზა, ამილაზა, ანულინაზა, საქარაზა, მალტაზა), ხოლო ნექტარის მწოველ პეალებში არის მხოლოდ ინვერტაზა. მონოვგ მწერებში, რომლებიც ბეწვით და ბუმბულით იკვებებიან, არის ფერმენტი კერატინაზა, რომელიც შლის სკლეროპროტეინებს. პარაზიტებს ახასიათებს პროტეოლიზური ფერმენტები.

ძნელად მოსანელებელი საკვებისათვის მომწელებელი სისტემა უფრო გრძელია და მას დამატებითი განყოფილებები აქვს. მაგალითად, ძალიან რთულადაა აგებული მცოხნელთა მომწელებელი ტრაქტი, რომელშიც მონელებისათვის დიდ როლს ასრულებს სიმბიონტები.

**I. საკვების მოპოვების ხერხები.** ცხოველებში საკვების მოპოვების მრავალი ხერხი არსებობს. ცხოველის კვებაში უმნიშვნელოვანესია საკვების პოვნა. ამისათვის მწერები იყენებენ ყველა გრძნობათა ორგანოს, მაგრამ მათთვის განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ყნოსვას. ჰიდრობიონტებისათვის, გარდა ყნოსვისა, დიდი მნიშვნელობა აქვს მექანიკური რხევების აღქმას (თევზებში გვერდითი ხაზის საშუალებით). გარკვეული მნიშვნელობა აქვს სმენასაც. ამფიბიების, ქვეწარმავლებისა და ფრინველებისათვის ძირითადი მნიშვნელობა აქვს მხედველობას. განსაკუთრებით კარგი მხედველობა აქვთ ფრინველებს. ღამის ფრინველებისათვის სმენა უფრო მნიშვნელოვანია მხედველობაზე, ხოლო იმ ფრინველებისათვის, რომლებიც საკვებს მოიპოვებენ ნიადაგში, ღამში ან მსგავს სუბსტრატში, გადამწყვეტი მნიშვნელობა ენიჭება შეხების ორგანოებს.

საკვების მოპოვების ხერხები შეიძლება დაყვანილ იქნეს სამ ძირითად ტიპამდე.

**1. პასიური კვება,** რომელიც დამახასიათებელია მჯდომარე ან ნაკლებად მოძრავი სახეობებისათვის; იგი გავრცელებულია ჰიდრობიონტებში (ღრუბელები, ნაწლავლრუიანები, მჯდომარე ან ნაკლებ

მოძრავი კიბოსნაირები, ზოგიერთი ჭია, ეკალკანიანები, ტუნიკატები, ლანცეტა და სხვა). ამ ცხოველებს ახასიათებთ ნივთიერებათა ცვლის დაბალი დონე. მათ მიეკუთვნებიან ე.წ. ფილტრატორებიც, რომლებიც დიდ როლს ასრულებენ წყლის ბიოლოგიურ გაწმენდაში. მაგალითად, კოლო *Anopheles*-ის ლარვები ახდენენ წყლის ისეთი რაოდენობით ფილტრაციას, რომელიც ასიათასობით ჭარბობს მათი სხეულის მოცულობას. 30-40 მმ სიგრძის ორსაგდულიანი მოლუსკი მიდია ერთ საათში ახდენს 1000 სმ<sup>3</sup> წყლის ფილტრაციას.

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

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

ა) **ძოვება** (შეგროვება). იგი დამახასიათებელია ფიტოფაგებისა და „მწვიდობიანი“ ზოოფაგებისათვის, რომლებიც ცხოვრობენ უმოძრაო ან ნაკლებადმოძრავი, ადვილადმისაწვდომი საკვების ხარჯზე (ხმელეთის სხვადასხვა მცენარეულობა, პლანქტონი და ბენტოსი, მწერები და ხმელეთის სხვა უხერხემლოები). ძოვის დროს ნადგურდება საკვების მხოლოდ ნაწილი, რაც განაპირობებს მის სწრაფ აღდგენას. თუ ცხოველები მომთაბარეობენ, მათზე ამბობენ, რომ ისინი ნომადურ ცხოვრებას ეწევიან.

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

გ) **დადარჯება** (ჩასაფრება). იგი დამახასიათებელია ისეთი მტაცებლებისათვის, რომლებიც მსხვერპლს მოულოდნელად, საფარიდან ესხმიან თავს; მაგალითად, თევზებიდან – ქარიყლაპია, ლოქო; ფრინველებიდან – ქორი, ზოგი ბუ; ძუძუმწოვრებიდან – კატისნაირები. ეს უკანასკნელნი ნადირობის დროს ძირითადად მხედველობასა

და სმენას იყენებენ, ხოლო ძაღლისნაირები - ყნოსვას და სმენას.

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

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

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

მონოფაგია გავრცელებულია ძირითადად უხერხემლოებში, განსაკუთრებით მწერების კლასში და პარაზიტულ ორგანიზმებს შორის. მაგალითად, მიწის რწყილების სახეობათა დაახლოებით 30% ტიპიური მონოფაგია; ხახვისა და ნივრთხ ღეროს ნემატოდა, როგორც წესი, სხვა მცენარეებზე არა გვხვდება (ელიავა, 1966). ხშირია მონოფაგები ენდოპარაზიტებში (დოგელი, 1954); ექტოპარაზიტებში მონოფაგები შედარებით იშვიათია. მათ მიეკუთვნებიან სახეობები ბუმბულჭამიებიდან, რწყილებიდან, რომლებიც ფრინველთა ბუდეებში ცხოვრობენ. ხერხემლიანიებიდან შეიძლება დავასახელოთ პალმის სვავი (*Gypohierax angolensis*), რომელიც აფრიკაშია გავრცელებული და მხოლოდ იქ ბინადრობს, სადაც არის პალმა *Elalis guineensis*, რომლის ნაყოფებითაც იგი იკვებება (ნაუმოვი, 1963).

ოლიგოფაგია მონოფაგიაზე უფრო ხშირი მოვლენაა. მწოველი და თავეკლიანი ჭიები, ცესტოდები და ნემატოდების ნაწილი, მრავალი ტიპა განვითარების დროს იცვლიან მასპინძელს. კოლოები (*Culicidae*) იკვებებიან შინაურ ცხოველებზე. მრავალი ბაღლინჯო, სიფრიფანაფრთიანი და ქერცლფრთიანი იკვებება სხვადასხვა მცენარის ხარჯზე.

ზღვის თევზებს შორის მრავალია ჭიებით, მოლუსკებით, კიბოსნაირებით მკვებავი სახეობები. ოლიგოფაგია ხშირია ქვეწარმავლებში: გველებს შორის ცნობილია ისეთი გვარის წარმომადგენ-

ლები, რომლებიც წვრილი ძუძუმწოვრებით, ფრინველებით, ქვეწარმავლებითა და ამფიბიებით იკვებებიან (გველეხლები). ბელურასნაირ ფრინველებში არიან ისეთი სახეობები, რომლებიც იკვებებიან წიწვიანთა თესლით; მათი ნისკარტი მორგებულია გირჩებიდან თესლის ამოსაღებად. ძუძუმწოვრებში ოლიგოფაგია შედარებით იშვიათია. იგი ახასიათებს ღამურებს, რომლებიც ზაფხულობით ღამის მწერებს იჭერენ.

**ევრიფაგია** (პოლიფაგია და პანტოფაგია). მისი არსი მდგომარეობს შესაძლებელი საკვების მაქსიმუმის გამოყენებაში. იგი უფრო ხშირად გვხვდება საშუალო განედების ცხოველებში. მაგალითად, სიმინდის ფარვანა იკვებება 160 დასახელების მცენარით. ასციდიების ნაწლავში ნაპოვნია 40 სახეობის ცხოველისა და მცენარის ნაწილაკები. მრავალი სახეობის მწერით იკვებება ზოგი ბაყაყი, მტაცებელი ფრინველები და სხვა. ევრიფაგებს მიეკუთვნება ჩვეულებრივი ყვავი; ძუძუმწოვრებში ევრიფაგია ახასიათებთ ძაღლისნაირებს, დათვებს. ცნობილია, რომ დათვის რაციონში ხშირად მცენარეული საკვები ჭარბობს ცხოველურს.

ვინაიდან ზოგ ადგილებში საკვები ბაზა ძლიერ ცვალებადია, ცხოველებს უვითარდებათ ე.წ. **ვიკარული** (შემცვლელი) საკვების გამოყენების უნარი. ამ პირობებში საკვების სპეციფიურობა არაა გამოხატული. ასე მაგალითად, ჩვეულებრივი მემინდვრია ტყესტუმსა და ჭალებში იკვებება 80-100 სახეობის მცენარით, საზოგადოებრივი მემინდვრია ნახევრადუდაბნოში 155 სახეობის მცენარით (ნაუმოვი, 1955). ამრიგად ევრიფაგია არის ცვალებადი საკვები ბაზისადმი შეგუების ფორმა, ხოლო სტენოფაგია იმაზე მიუთითებს, რომ ცხოველები საკმაოდ მდიდარი და ნაკლებად ცვალებადი საკვები ბაზის პირობებში ცხოვრობენ.

### 3.2. საკვები ბაზა და ცხოველთა ნორმალური ცხოველყოფილება

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

მათზეა დამოკიდებული ნორმალური ცხოველქმედება.

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

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

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

მრავალი ცხოველის საკვებში დიდი რაოდენობით შედის ცელულოზა. ზოგ შემთხვევაში მის გადამუშავებაში გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვთ უმარტივესებს შოლტოსნების ჯგუფიდან. ცნობილია, რომ ტერმიტები იკვებებიან ცელულოზით. მათ ნაწლავებში მყოფი შოლტოსნები მკაცრი ანაერობები არიან. თუ მოხდება ტერმიტების „დეფაუნირება“, ე.ი. შოლტოსნებისაგან მათი გამოთავისუფლება, ისინი ცელულოზით კვებისას იღუპებიან, მაგრამ თუ მომწელებელ ტრაქტში ისევ შევიტანთ შესატყვის შოლტოსნებს, ტერმიტები კვლავ შეიძენენ ცელულოზის მონელების უნარს (ხუნგეიტი, 1955).

დიდი რაოდენობითაა უმარტივესები (რამდენიმე ათასი ინფუზორია შიგთავსის 1 მმ<sup>3</sup>-ზე) და ბაქტერიები მცოხნელების ფაშეში. ისინი მხოლოდ საკვების მონელებას კი არ განაპირობებენ, არამედ თავისი წვლილი შეაქვთ ცილების და ზოგიერთი ვიტამინის სინთეზშიც; ვიტამინ B<sub>12</sub>-ს მცოხნელები მხოლოდ ამ მიკროორგანიზმებიდან იღებენ (შმიდტ-ნიელსენი, 1982).

ქვემოთ მოტანილ ცხრილში ნაჩვენებია სხვადასხვა უხერხემლო ცხოველში სიმბიოზური წყალმცენარეების არსებობა და მათ მიერ

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

წყალმცენარეები	ცხოველთა ჯგუფები	ცხოველთა სახეობები	გამოყოფილი ნივთიერებები
ზოოქლორელები	უმარტივესები	Paramecium bursaria	მალტოზა
	ღრუბელები	Spongilla lacustris	გლუკოზა
	ნაწლავ- ღრუიანები	Chlorohydra viridisima	მალტოზა
ზოოქსანტელეები	ნაწლავ- ღრუიანები	Pocillophora domicornis Anthopleura elegantissima Zoanthus confersus	გლიცერინი
	მოლუსკები	Tridacna cocea	- "-

გამოყოფილი ნივთიერებები.

ამრიგად, სიმბიოზური ურთიერთობანი ხელს უწყობენ ცხოველებს კვებას და განაპირობებენ მათ უზრუნველყოფას ისეთი ნივთიერებებით, რომელთა სინთეზის უნარი არ გააჩნიათ.

3.3. საკუთრივ ბიოტური შაქტორები

როდესაც განვიხილეთ ორგანიზმთა კვება, ჩვენ აღვნიშნეთ, რომ საკვები წარმოადგენს ეკოლოგიურ ფაქტორს. დაჟოს (1975) მიხედვით, ის ბიოტურ ფაქტორთა რიცხვს მიეკუთვნება. მაგრამ მცენარეთა „საკვები“ წყლის, მარილებისა და ნახშირჟანგის დიოქსიდის სახით ძნელია ჩაითვალოს ბიოტურ ფაქტორად, ამიტომაც გამოვყავით კვება ცალკე ფაქტორის სახით.

თანამედროვე ეკოლოგიაში ჩამოყალიბდა წარმოდგენა რესურსების შესახებ. ტილმანის (1982) მიხედვით, ყველაფერი, რასაც ორგანიზმი მოიხმარს, არის მისი რესურსი. მაგრამ სიტყვა „მოიხმარს“ არ ნიშნავს სიტყვებს „შეჭამს“ ან „ჩართავს თავის სხეულში“. ცოცხალი ორგანიზმის რესურსებს ძირითადად ის ნივთიერებები წარმოადგენენ, რომელთაგანაც აგებულია მათი სხეული და ის ადგილები, სადაც მიმდინარეობს მათი სასიცოცხლო ციკლის ესა თუ ის ფაზა.

ამ გაგებით რესურსებად უნდა ჩაითვალოს მზის სინათლე, არაორგანული მოლეკულები, მინერალური კვების ელემენტები, ჟანგბადი, სხვა ორგანიზმები (მაგ. საკვები), სივრცე და სხვა. სავსებით ნათელია, რომ სხვადასხვა რესურსით ორგანიზმის დაკმაყოფილება მის ნორმალურ ცხოველქმედებას განაპირობებს. ამიტომ რესურსის ესა თუ ის რაოდენობა, თუ ინტენსივობა, ამ ორგანიზმის არსებობის ფაქტორს წარმოადგენს. ამიტომ, არსებული ტრადიციის შესაბამისად, რესურსები განიხილება, როგორც ეკოლოგიური ფაქტორები ან მათი შემადგენელი ნაწილები. რესურსებად იწოდება ყველა ის ფაქტორი, რომელთა მოქმედებაც ადიტურია (ჯამურია) და წარმოადგენს ორგანიზმთა პოპულაციების რიცხოვნობის, ბიომასისა და სიმჭიდროვის მახასიათებელს და სხვადასხვა ნივთიერებათა და ენერჯის მარაგს.

ამ ფაქტორთა რიცხვს მიეკუთვნება საკუთრივ ბიოტური ფაქტორები, რომლებიც წარმოადგენენ გარემოში დასახლებული ორგანიზმების ნებისმიერ ურთიერთქმედებას, ნებისმიერ კავშირებს. ეს ურთიერთქმედებანი ცნობილია კოაქციების სახელით (კლემენტსი და შელფორდი, 1934). არჩევენ კოაქციების ორ ძირითად ტიპს: 1) ჰომოტიპური რეაქციები, ანუ ერთი და იმავე სახეობის ინდივიდთა ურთიერთქმედება და 2) ჰეტეროტიპური რეაქციები, ანუ სხვადასხვა სახეობის ინდივიდთა ურთიერთქმედება. ამ რეაქციებს ჩვენ მოკლედ შევვებით, რადგან სახელმძღვანელოს მომდევნო თავებში ისინი დაწვრილებით იქნება განხილული.

### 3.3.1. კომპოტიპური რეაქციები

ამ რეაქციებში გაერთიანებულია ისეთი მოვლენები, როგორიცაა ჯგუფის და მასობრივი ეფექტი, შიგასახეობრივი კონკურენცია და ა.შ. რადგან ეს რეაქციები სახეობრივ პოპულაციებს ეხება, ისინი უფრო დაწვრილებით წიგნის II ნაწილშია განხილული. აქ აღვნიშნავთ მხოლოდ, რომ ჯგუფის ეფექტი გამოხატავს ორგანიზმთა სიცოცხლისუნარიანობის საერთო დონის ამაღლებას ჯგუფური ცხოვრების დროს. სახეობის ნებისმიერი პოპულაციისათვის დამახასიათ-

ბელია სპეციფიური რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე, რომლის დროს იგი ნორმალურად ფუნქციონირებს. მაგრამ საკმარისია რიცხოვნობამ გადააჭარბოს ოპტიუმის ზღვარს, პოპულაციაში თავს იჩენს ე.წ. მასობრივი ეფექტი, რომელიც, როგორც წესი, პოპულაციის სიმჭიდროვის მნიშვნელოვან ცვლილებას იწვევს. საბოლოო ჯამში პოპულაცია უბრუნდება ოპტიმალურ რიცხოვნობას.

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

### 3.3.2. კატაროტიკური რაქციონი

ორი ან რამდენიმე სახეობის ურთიერთქმედება დამოკიდებულია მრავალ პირობაზე. მათგან აღსანიშნავია ტროფიკული და სივრცობრივი კავშირები, კონკურენცია და კოოპერაციული დამოკიდებულებანი. არსებობს სახეობათა ურთიერთქმედების რამდენიმე კომბინაცია. სახეობათა ურთიერთობის კლასიფიკაციაში სრული ერთსულოვნება ეკოლოგებს შორის არ არის. მაგალითად, ეკოლოგების ნაწილი (უიტკერი, 1980 და სხვა) მუტუალიზმს, კომენსალიზმს და პარაზიტიზმს სიმბიოზურ დამოკიდებულებათა ჯგუფში აერთიანებს. პიანკას (1981) მიხედვით, სიმბიოზში გაერთიანებულია ისეთი მოვლენები, როგორცაა ნეიტრალიზმი, პროტოკოოპერაცია, მუტუალიზმი და კომენსალიზმი, ხოლო პარაზიტიზმს და ამენსალიზმს იგი სიმბიოზურ კავშირების რიცხვს არ აკუთვნებს.

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

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

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

ასეთ სახეობებს კონკურენტებს უწოდებენ.

3) **თანამშრომლობა** — ორი სახეობა ქმნის თანასაზოგადოებას, თუმცა ეს მათთვის არაა აუცილებელი, რადგან ამ სახეობებს შეუძლიათ დამოუკიდებელი არსებობაც. ამავე დროს, თანასაზოგადოებაში ყოფნისას ისინი გარკვეულ უპირატესობას იძენენ. ზოგი ავტორი სიტყვა „თანამშრომლობის“ ნაცვლად, რომელიც შეგნების

ელემენტს გულისხმობს, ხმარობს ტერმინს „პროტოკოლოპერაცია“, ანუ პირველადი კოოპერაცია. რამდენიმე სახეობის ფრინველის ერთობლივი ბუდობა (ყანჩა, თევზიყლაპიები) ასეთი თანამშრომლობის ერთ-ერთი ფორმაა. იგი ხელს უწყობს მტაცებლისაგან თავდაცვას.

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

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

6) **ამენსალიზმი** — ამ ტიპის კოაქციებში ერთი სახეობა, რომელსაც ამენსალს უწოდებენ, ზრდისა და გამრავლების შეფერხებას განიცდის მეორე სახეობის ზეგავლენით, ხოლო ეს უკანასკნელი, ინჰიბიტორად წოდებული, ნორმალურად ვითარდება. ამ შემთხვევაში ადგილი აქვს ასიმეტრულ კონკურენციას.

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

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

კოაქციების სხვადასხვა ტიპის აღსანიშნავად ეკოლოგიაში შემოდებულია აღნიშვნები, რომელიც ორი სახეობის ურთიერთობას გვიჩვენებს. თუ ურთიერთობა ნეიტრალურია, მას აღნიშნავენ „0“-ით, უარყოფითს „-“-ით, ხოლო დადებითს „+“-ით.

ქვემოთ მოტანილ ცხრილში მოცემულია ჩამოთვლილი ურთიერთობის აღნიშვნა დასახელებული ნიშნით.

სხვადასხვა სახეობებს შორის არსებული კოაქციები  
დაუს (1975) მიხედვით

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

## II ნაწილი. პოპულაციების ეკოლოგია

### თ ა ვ ი 1. პოპულაციების ზოგადი ღახასიათება

#### 1.1. — პოპულაციის როლის სახეობის არსებობის შორის

გამოხეილ შვედ მეცნიერ კლინემდე დიდი ხნით ადრე ცნობილი იყო, რომ სახეობები თავისი არეალის ფარგლებში არათანაბრად არიან განაწილებული და, ხვეულებრივ, მათი წევრები ცოტად თუ ბევრად გამოიჯნულ დაჯგუფებებს ქმნიან. მაშინაც კი, როცა სახეობა უწყვეტი გავრცელებით ხასიათდება, ინდივიდთა დასახლების სიმჭიდროვე მაინც არაა ერთგვაროვანი მჭიდროდ დასახლებული ტერიტორიები შედარებით სუსტად დასახლებულ ტერიტორიებს ცვლიან. <sup>1</sup> პოპულაციები ეწოდება ერთი სახეობის ინდივიდთა მეტნაკლებად იზოლირებულ ერთობლიობებს.

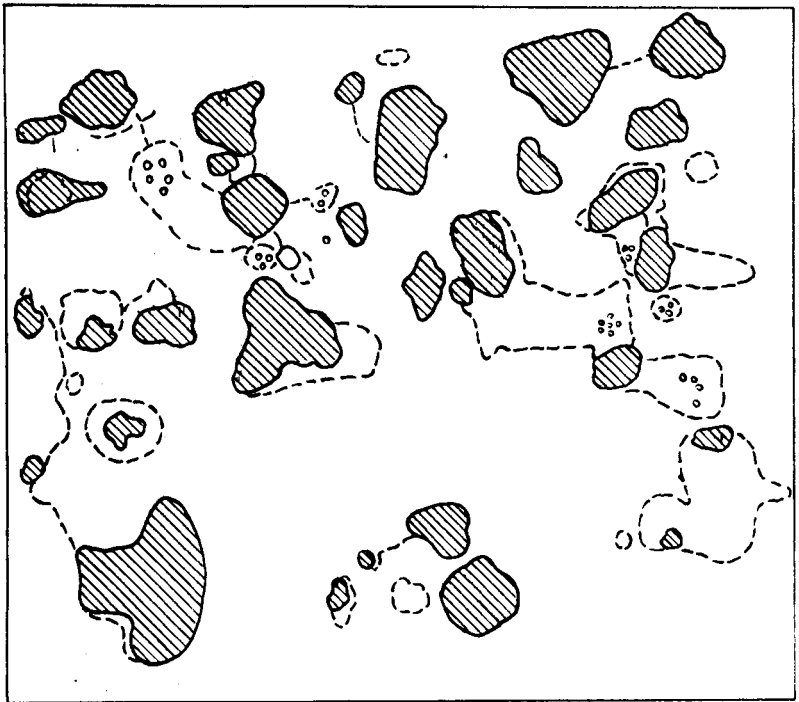
როგორი ერთგვაროვანიც არ უნდა იყოს სახეობის არეალი, მასში არ მოიძებნება თუნდაც ორი წერტილი, რომელიც აბსოლუტურად იდენტური საარსებო პირობებით ხასიათდება. ეს იმას ნიშნავს, რომ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება სახეობის არეალის სხვადასხვა ნაწილში ყოველოვის განსხვავებულია. რადგან პოპულაციები წარმოადგენენ ბუნებრივი გადარჩევის ხანგრძლივი მოქმედების შედეგს, თითოეული მათგანი რიგი ნიშნებით მეტნაკლებად განსხვავდება დანარჩენებისაგან. <sup>2</sup> თანამედროვე შეხედულებით, სახეობის არსებობის ძირითადი ფორმაა პოპულაცია, ანუ ინდივიდთა ერთობლიობა, რომელსაც გარკვეულ ტერიტორია უკავია და აქვს უნარი იარსებოს განუსახლვრელად ხანგრძლივი დროის მანძილზე. მისი წევრები მეტ-ნაკლები პანმიქსიით ხასიათდებიან და, როგორც წესი, სივრცობრივად იზოლირებული არიან იმავე სახეობის სხვა პოპულაციებისაგან.

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

ბა. ასეთ შეხედულებას პოპულაციების შესახებ, პირველ რიგში, ფიტოცენოლოგები იზიარებენ. „პოპულაციის“ მაგივრად, ისინი, როგორც წესი, ხმარობენ ტერმინს „კენოპოპულაცია“, რითაც ხაზს უსვამენ იმას, რომ პოპულაცია - არა უბრალო ერთობლიობაა ამა თუ იმ სახეობის მცენარეებისა, არამედ კონკრეტულ ფიტოცენოზში შემავალი ინდივიდების ერთობლიობაა.

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

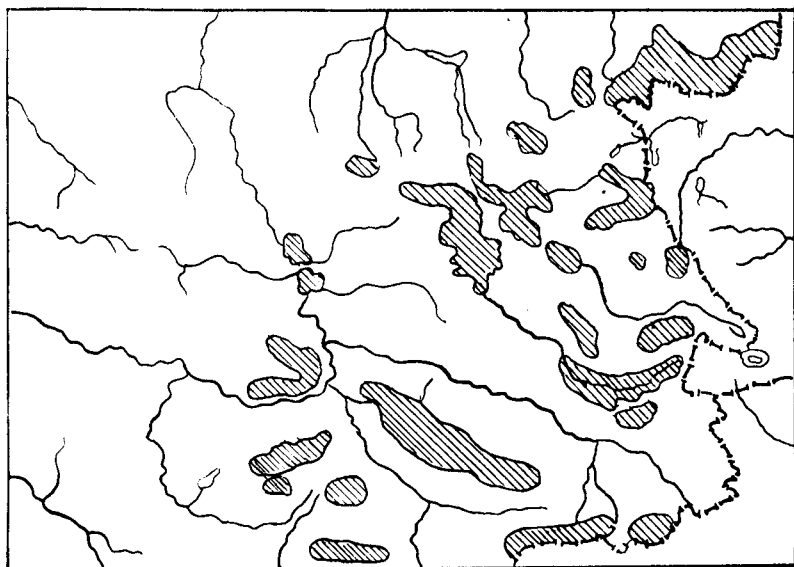
სახეობების პოპულაციური სტრუქტურა განსხვავებულია. ზოგი სახეობა მხოლოდ ერთი ან რამდენიმე პოპულაციითაა წარმოდგენილი



სურ 6. ვიწროქალაქი მემინდვრის პოპულაციები აღმოსავლეთ ტიან-შანზე; ზოიინას (1964) მიხედვით.

(ვიწრო ენდემები, ან რელიქტები), სხვები — მრავალ ასეულ პოპულაციას მოიცავენ (ფართოდ გავრცელებული ევრიბიონტული ფორმები). მაგალითად, მოლუსკი *Achatinella mustelina* ჰავაის კუნძულზე მრავალ იზოლირებულ პოპულაციას ქმნის (შმაღლაუზენი, 1969). იგივე ითქმის ტყის თაგვის შესახებ კავკასიაში (შიდ-ლოვსკი, 1962). ვიწროქალა მემინდგრია (*Stenocranius gregalis*) აღმოსავლეთ ტიან-შანის ერთ-ერთ მდებლოზე 30-მდე პოპულაციითაა წარმოდგენილი (ზიმინა, 1964; სურ. 6). ციმბირული თხის (*Capra sibirica*) პოპულაციათა რაოდენობა მთელ ალთაიზე ორ ათეულს არ აღემატება (გეპტნერი და სხვ., 1961; სურ.7). რუსი ზოოლოგის ოგნევის (1931) მიხედვით, 30-იან წლებში რუსეთის ტერიტორიაზე ყარსადის (*Martes zibellina*) 15-20 პოპულაცია იყო ცნობილი (სურ.8), ჭიაყელა (*Dendrobaena octaedra*) კი შუა რუსეთის ფიჭვნარ ტყეებში თითქმის ერთიანი გავრცელებით ხასიათდება და ფაქტობრივად ერთ დიდ პოპულაციას ქმნის.

მცენარეთა და ცხოველთა სისტემატიკური კუთვნილებისა და ტერიტორიის სპეციფიკის მიხედვით, პოპულაციები ერთმანეთისაგან

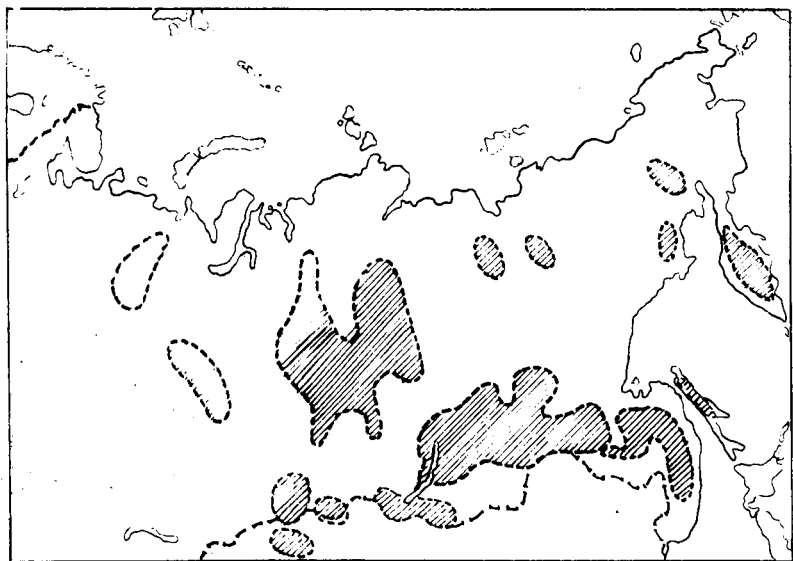


სურ 7. ციმბირული თხის პოპულაციები ალთაიზე; გეპტნერის და სხვ. (1961) მიხედვით.

სხვადასხვაგვარად არიან გამოიჯნული. მცენარეების, ისევე როგორც ნაკლებად აქტიური ცხოველების პოპულაციათა საზღვრები უმეტეს შემთხვევაში მკაფიოა. მაგალითად, მოლუსკ *Achatinella mustelina*-ს პოპულაციები კუნძულ ოახუს მთებში მკვეთრად არიან ერთმანეთისაგან გამოიჯნული (შმაღლაშენი, 1969). რაც შეეხება შედარებით აქტიურ ცხოველებს და ისეთ ორგანიზმებს, რომლებიც რიცხოვნობის შესაბამისად არეალის მკვეთრი მერყეობით ხასიათდებიან (კალიასებრნი, ზოგიერთი მღრღნელი), მათ პოპულაციების საზღვრები შესაძლოა მკვეთრად არ ჰქონდეთ გამოხატული. ;

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

პოპულაციების დახასიათებისას არ შეიძლება ხაზი არ გაეკვას მათ როლს ევოლუციის პროცესში. როგორი ერთგვაროვანიც



სურ. 8 ყარსლის არეალი რუსეთში 30-იანი წლებისათვის; ოგნევის (1931) მიხედვით.

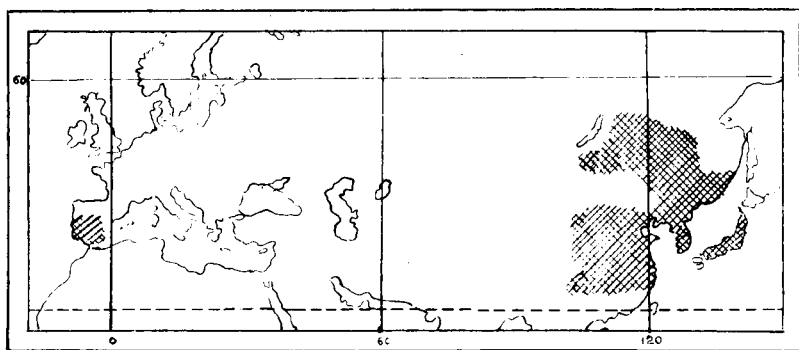
არ უნდა იყოს პოპულაცია ფენოტიპურად, მუტაციების გამო გენეტიკური თვალსაზრისით იგი ეოვლუციის კეტეროგენულია. ეს განაპირობებს პოპულაციის ეკოლოგიურ პლასტიკურობას, ქმნის მემკვიდრული ცვალებადობის რეზერვს და იცავს მის მემკვიდრულ საფუძველს გაღარიბებისაგან.

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

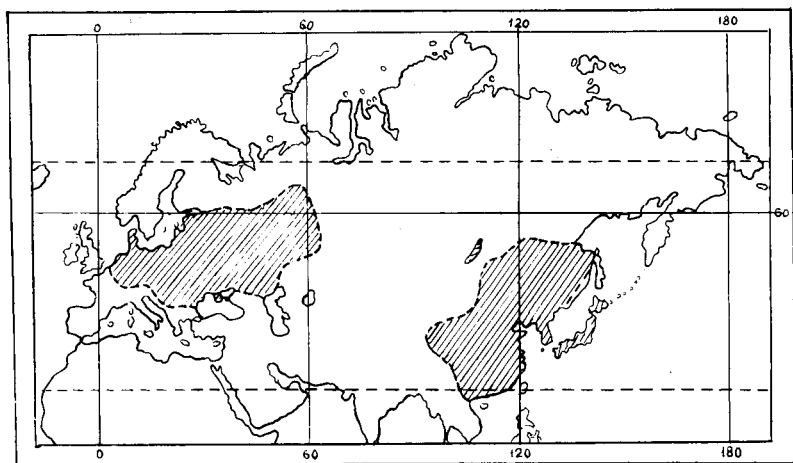
## 1.2 - სახეობის არეალი და პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება

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

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



სურ.9. ცისფერი კაჭკაჭის გავრცელება ევრაზიაში; გეპტნერის (1935) მიხედვით.



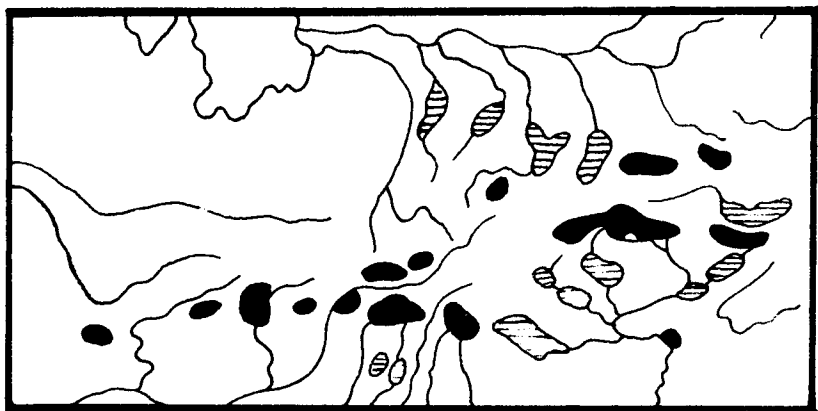
სურ.10. ხლაკუნას გავრცელება პალეარქტიკაში; გეპტნერის (1936) მიხედვით.

შედარებით რამდენჯერმე მეტია.

უახლოეს წარსულში ცისფერი კაჭკაჭი (*Cyanopica cyana*) ევრაზიაში სამი გეოგრაფიული იზოლატით იყო წარმოდგენილი

(სურ.9), ხოლო ხლაკუნა (*Misgurnus fossilis*) იმავე ტერიტორიაზე — ორი იზოლირებული პოპულაციით (გეპტნერი, 1936; სურ. 10). 30-იან წლებში ალპებში თოვლის მემინდვრია (*Chionomus nivalis*) რამოდენიმე იზოლირებული პოპულაციით იყო ცნობილი (მორი, 1930; სურ. 11).

პრომეთესეული მემინდვრია (*Promethomus schaposhnikovi*) ამიერკავკასიაში ოთხი იზოლირებული პოპულაციითაა წარმოდგენილი; მათგან ერთი დიდი კავკასიონის დასავლეთ ნაწილში ბინადრობს, მეორე — მდინარე არაგვის სათავეებთან, დანარჩენი კი — მცირე კავკასიონზე — მესხეთის და არსიანის ქედებზე. შელკოვნიკოვისეული მემინდვრიის (*Pitymys schelcovnikovi*) ერთადერთი პოპულაცია — იზოლატი ჯერ-ჯერობით მხოლოდ თალიშის მთებშია აღმოჩენილი (შიდლოვსკი, 1970; სურ.12).



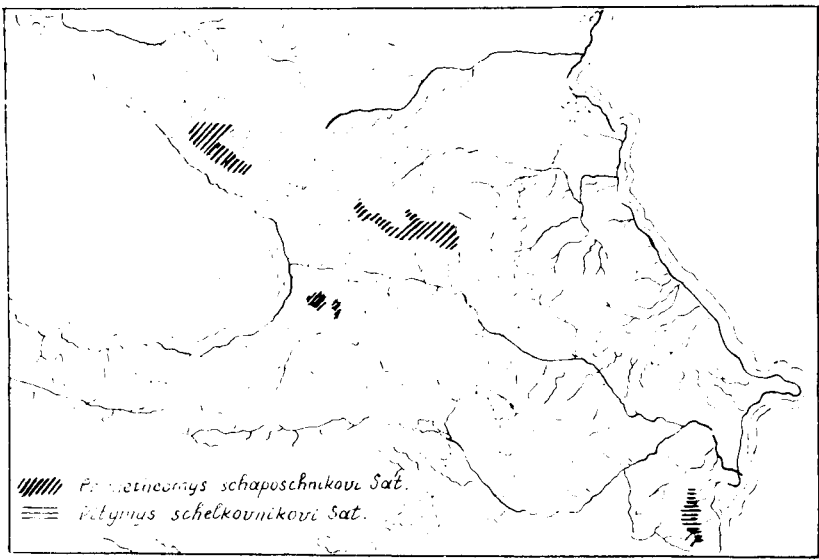
სურ.11. თოვლის მემინდვრიის არეალი ალპებში; მორის (1930) მიხედვით.

სახეობა ვრცელ და შედარებით ერთგვაროვან ტერიტორიაზე თუ ბინადრობს, იგი შესაძლოა პოპულაციების მეტნაკლებად უწყვეტ რიგს ქმნიდეს. ასეთ რიგებში პოპულაციებს შორის იზოლაცია არაა სრული, ამიტომ ისინი შედარებით უმტკივნეულოდ უკავშირდებიან მეზობელ პოპულაციებს. პოპულაციურ რიგს, ანუ კონტინუუმს ხშირად ერთსა და იმავე ბუნებრივ ზონაში ვხვდებით, მაგრამ მსგავსი რიგები ვერიზონალურ სახეობებშიც შეიძლება იყოს.

ლიტერატურაში მცენარეთა და ცხოველთა არაერთი პოპულაციური რიგია დახასიათებული. ჯერ კიდევ ციმმერმანი (1938) ამ მოვლენას დიდი მედგარას (*Pulsatilla grandis*), გრეგორი (1944)

მრავალძარღვას რამდენიმე სახეობის (*Plantago maritima*, *P.lanceolata* და სხვ.) მაგალითზე იხილავდნენ. საინტერესოა რუსი ბოტანიკოსის სინსკაიას (1948) მონაცემები ველური იონჯის (*Medicago glutinosa*, *M.falcata*) პოპულაციური რიგების შესახებ კავკასიის პირობებში. ალპატოვმა (1934) შინაური ფუტკრის პოპულაციური კონტინუმი აღწერა, არნოლდი (1948) მსგავს მოვლენას *Discoptera comarovi*-ს მაგალითზე იხილავს. მელას (*Vulpes vulpes*) პოპულაციების უწყვეტი რიგები რუსეთის ევროპულ ნაწილში აღწერილი აქვს ტერენტიევს (1965), თეთრი (*Motacilla alba*) და ყვითელი (*M.flava*) ბოლოქანქალების პოპულაციების რიგები პალეარქტიკაში – ბერეგოვის (1967) და ა.შ.

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



სურ.12. პრომეთესული და შელკონიკოვისული მემინდვრების არეალი კავკასიაში; შილოვსკის (1970) მიხედვით.

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

• პოპულაციების სივრცობრივ მდგომარეობასთან მჭიდროდაა დაკავშირებული მათი მორფოლოგიური და ბიო-ეკოლოგიური თავისებურებები. • სახელობრ, გეოგრაფიული იზოლაქები სხვადასხვაგვარად განსხვავდებიან სახეობის დანარჩენი პოპულაციებისაგან, რაც იზოლაციის ხანგრძლივობასა და ხარისხზე და აგრეთვე ზოგიერთ სხვა ფაქტორზეა დამოკიდებული. ზოგი იზოლაქი მორფოლოგიურად სუსტადაა გამიჯნული სახეობის დანარჩენი პოპულაციებისაგან, მაშინ როდესაც სხვები იმდენად ღრმა მორფოლოგიური ცვლილებებით ხასიათდებიან, რომ გეოგრაფიულ რასებად გამოყოფას იმსახურებენ.

მორფოლოგიური არაერთგვაროვნება დამოკიდებულია, ერთი მხრივ, თვით სახეობის, ხოლო მეორე მხრივ, მისი არეალის სპეციფიკაზე. რუსი ეკოლოგის იშინკოს (1978) მონაცემებით, კავკასიური მურა ბაყაყის (*Rana macrocnemis*) ფენოტიპური მრავალფეროვნება ბევრად უფრო მაღალია, ვიდრე ევროპული მურა ბაყაყებისა (*R. temporaria*, *R. arvalis*), თუმცა ამ უკანასკნელთა არეალი გაცილებით უფრო ფართოა.

პოპულაციების უწყვეტ რიგებში ცალკეული სახეობრივი ნიშნები თანდათან, ხშირ შემთხვევაში შეუმჩნეველად, იცვლებიან, მაგრამ ისე, რომ კიდურა პოპულაციები ამ ნიშნების მიხედვით უკვე მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. ნიშანთვისებების ამგვარი ცვალებადობა აღწერილია დიდი მედგარასათვის ევროპაში, მრავალძარღვას რამდენიმე სახეობისათვის ინგლისში, მოლუსკ *Cerion glans*-ის პოპულაციებში კუნძულ ნიუ-პროვიდანსზე, ტბის ბაყაყზე და ჩრდილოეთის მეღაზე რსფსრ-ს ტერიტორიაზე, ყურება მრგვალთავაზე რსფსრ-ს ევროპულ ნაწილში, კლდის ხვლიკზე საქართველოში და ა.შ..

კავკასიაში თავისუფლად მცხოვრები ტკიპების (*Acaroidca*) სახეობრივი პოპულაციები ბუნებრივი ზონების მიხედვით ჩვეულებრივ სხვადასხვა მოცულობის უწყვეტ რიგებს ქმნიან. ამ რიგების კიდურა წევრებს შორის მორფოლოგიური განსხვავება ხშირად იმდენად დიდია, რომ ფორმალური მიდგომით ისინი ქვესახეობების რანგსაც კი იმსახურებენ. მაგრამ გარდამავალი ფორმების არსებობა არ იძლევა საზღვრის გავლების შესაძლებლობას ცალკეულ პოპულაციებსა თუ მათ ჯგუფებს შორის. ერთსა და იმავე ბუნებრივ ზონაში მცხოვრები პოპულაციები, მათი გეოგრაფიული მდგომარეობის მიუხედავად, როგორც წესი, იდენტურია. სხვადასხვა ზონის პოპულაციათა წარმომადგენლების მორფოლოგიური თავისებურებებიც

ასევე იდენტურად იცვლება (ქაჯაია, 1975).

ამგვარად, ნებისმიერი სახეობა კანონზომიერ სივრცობრივ ცვალებადობას განიცდის, რაც მისი შემადგენელი პოპულაციების თავისებურებებში ვლინდება. სივრცობრივად განცალკევებულ სახეობრივ პოპულაციებს შორის გარემო ფაქტორებით განპირობებული განსხვავება გეოგრაფიული ცვალებადობის სახელწოდებითაა ცნობილი. დღეს სახეობის გეოგრაფიული ცვალებადობა განიხილება, როგორც უნივერსალური მოვლენა, რომელიც ორგანიზმთა სხვადასხვა ჯგუფში სპეციფიკურად ვლინდება. ნიშან-თვისებათა უწყვეტი ცვლილება პოპულაციურ კონტინუუმში სხვა არაფერია, თუ არა სახეობის გეოგრაფიული ცვალებადობის ერთ-ერთი კერძო ფორმა.

### 1.3. პოპულაციების არაპროტოპლასტიულობა

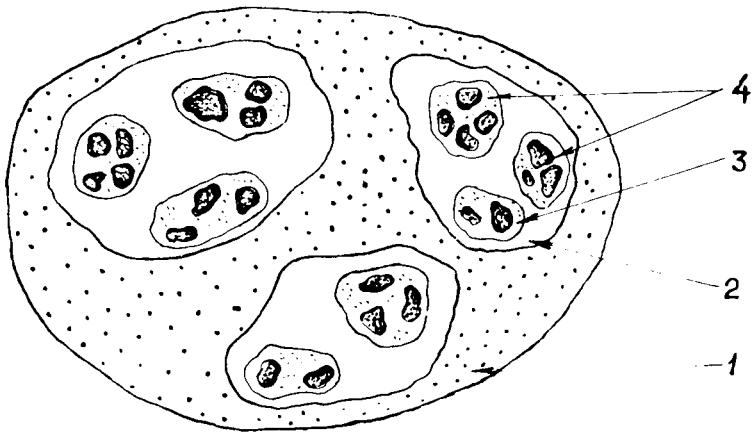
მიუხედავად იმისა, რომ პოპულაციების რეალობას თითქმის არავინ უარყოფს, თანამედროვე ეკოლოგთა შორის არაა ერთიანი აზრი მათი ტოლფასოვნების შესახებ. ზოგი თვლის, რომ ფართოდ გავრცელებული სახეობები რიგი იერარქიულად დაქვემდებარებული დაჯგუფებებისაგან, ანუ სხვადასხვა რანგის — ადგილობრივი, ეკოლოგიური, გეოგრაფიული და სხვ. — პოპულაციებისაგან შედგებიან (სურ.13). ეს პოპულაციები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან არეალით, რიცხოვნობით, დამოუკიდებლად არსებობის უნარით და ა.შ. დროებით დასახლებებს, რომელთაც არ შეუძლიათ არსებობა მეტნაკლებად ხანგრძლივი დროის მანძილზე, ეს მკვლევარები პოპულაციურ სუბსისტემებს, ანუ „პარცელარულ დაჯგუფებებს“ უწოდებენ.

ცნობილი ეკოლოგის ნაუმიოვის განმარტებით, ადგილობრივი (ანუ ელემენტარული) პოპულაცია წარმოადგენს ინდივიდთა ისეთ ერთობლიობას, რომელსაც უკავია ბიოცენოზის ნაწილი და შეგუებულია მაქსიმალურად ერთგვაროვან პირობებში ცხოვრებას. ადგილობრივი პოპულაციების რაოდენობა დამოკიდებულია ბიოცენოზის სპეციფიკაზე; რაც უფრო ერთგვაროვანია ბიოცენოზი, მით ნაკლებია მასში ადგილობრივი პოპულაციები და პირიქით. ადგილობრივი პოპულაციები შედარებით სუსტად არიან ერთმანეთისაგან იზოლირებული, ზოგჯერ კი საზღვრები მათ შორის ირღვევა და პოპულაციები ერთმანეთს ერევიან.

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

ადგილობრივი პოპულაციების ერთობლიობა ქმნის ეკოლოგიურ პოპულაციას, ამ უკანასკნელთა ერთობლიობა კი გეოგრაფიულს. ეკოლოგიური პოპულაცია დაკავშირებულია კონკრეტულ ბიოცენოზთან,

რომლის თვისებები განსაზღვრავენ პოპულაციის სპეციფიკას. მაგალითად, ციყვი (*Sciurus vulgaris*) სხვადასხვა ტიპის ტყეში ბინადრობს – ფიჭვნარში, სოჭნარში და ა.შ. შესაბამისად, ამ ბიოცენოზების დასახლებები განიხილება, როგორც ეკოლოგიური პოპულაციები. <sup>1</sup>



სურ. 13. სახეობის პოპულაციური სტრუქტურა; ნაუმივის და სხვ. (1975) მიხედვით: 1-სახეობის არეალი, 2-გეოგრაფიული პოპულაცია, 3-ეკოლოგიური პოპულაცია, 4-ელემენტარული პოპულაცია

ეკოლოგიური პოპულაციების მაგალითებია წყლის მემინდვრის დასახლებანი დასავლეთ ციმბირის ტყე-ველში, დიდი მექვიშიას დასახლებანი არალისწინა ველებზე (ნოვიკოვი, 1975). ეკოლოგიური პოპულაციები აღწერილია ხეშეშფრთიანებში, თევზებში, სხვადასხვა სახეობის მღრღნელში და ა.შ.

ეკოლოგიური პოპულაციები ხშირ შემთხვევაში საკმაოდ კარგად გამოხატული მორფოლოგიური თავისებურებებით ხასიათდებიან. მაგალითად, დასავლეთ საქართველოს ჭალებში მობინადრე მურა ბაყაყი ხასიათდება გრძელი უკანა კიდურებით და მუქწინწკლოვანი კანით. მთაში მობინადრე პოპულაციებს ეს თავისებურებები არ გააჩნიათ.

საქართველოში ტყის თავგი ფართოდაა გავრცელებული და გვხვდება ყველა ვერტიკალურ ზონაში, გარდა სუბნივალურისა და ნივალურისა. ვერტიკალური ზონების დასახლებები შეიძლება განვიხილოთ, როგორც ეკოლოგიური პოპულაციები. თვითოეულ მათგან-

ში მრავალ (2-დან 20-მდე) შედარებით მცირე დაჯგუფებას ვხვდებით, რომლებიც მორფო-ფიზიოლოგიურად მეტ-ნაკლებად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან და ადგილობრივი პოპულაციების რანგს იმსახურებენ. მაგალითად, დასავლეთ საქართველოს ვაკესა და მთისწინეთში შედარებით მკვეთრად გამოირჩევიან გაგრის, სოხუმი-სა და აჭარის ზღვისპირეთის პოპულაციები; აღმოსავლეთ საქართველოს ბარსა და მთისწინეთში - ქართლისა და კახეთის პოპულაციები, სამხრეთ საქართველოში - ახალქალაქის, ბოგდანოვკის, წალკის პოპულაციები და ა.შ. აღნიშნული პოპულაციები ხასიათდებიან ინდივიდთა სპეციფიური შეყვრვით, მათი სხეულისა და ცალკეულ ორგანოთა გარკვეული ზომებით, კრანოლოგიური ნიშნებით, ტიპობრივი ადგილსამყოფელობით და ა.შ. (მორგილევსკაია, ცქიფურიშვილი, 1989).

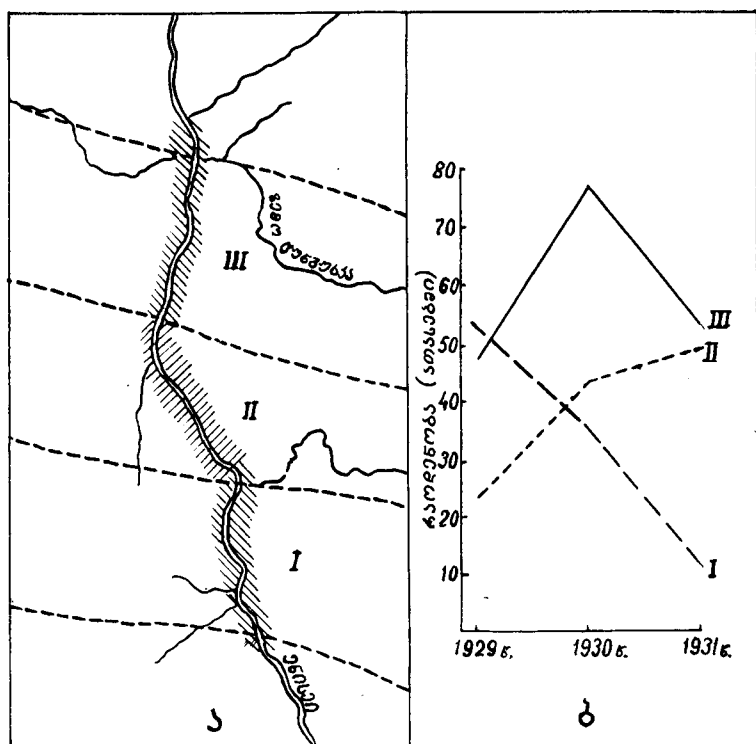
გეოგრაფიულ პოპულაციას შედარებით ვრცელი ტერიტორია უკავია, ერთგვაროვანი გეოგრაფიული პირობებით. გეოგრაფიული პოპულაციები, განსხვავებით ეკოლოგიური, მეტადრე კი ადგილობრივი პოპულაციებისაგან, კარგად არიან ერთმანეთისაგან იზოლირებული, როგორც წესი, მათი შემადგენელი ინდივიდები განსხვავდებიან სხეულის ზომებით, ნაყოფიერებით, ქცევის თავისებურებებით და ა.შ. გეოგრაფიული პოპულაციების მაგალითებია ვიწროქალიანი მემინდვრიის (*Microtus gregalis*) ველისა და ტუნდრის დასახლებანი რუსეთის პირობებში, ციყვის (*S. vulgaris*). დასახლებები მდ. ენისეის აუზში (სურ. 14) და ა.შ.

მე-15 სურათზე ნაჩვენებია დიდი წიგწივას (*Parus major*) გავრცელება ევრაზიაში. ეს სახეობა აქ ხუთი გეოგრაფიული პოპულაციითაა წარმოდგენილი, რომელთაგან პირველი და მეხუთე სიმპათრიული ფორმებია, მაგრამ მათი შეჯვარება არაა აღნიშნული.

ნაუმოვისა და მის თანამოაზრეთა შეხედულებისაგან განსხვავებით, შვარცი (1969, 1973) და ზოგიერთი სხვა ეკოლოგი თვლიან, რომ ინდივიდთა სივრცობრივ დაჯგუფებათა იერარქიაში სახელწოდებას „პოპულაცია“ მხოლოდ ის რგოლი იმსახურებს, რომელსაც განუსაზღვრელად ხანგრძლივი დროის მანიძილზე არსებობისა და განვითარების ყველა აუცილებელი პირობა გააჩნია. ხშირია, როდესაც ცალკეული ინდივიდები ან მათი ჯგუფები ტოვებენ პოპულაციის საზღვრებს და მიგრირებენ სხვა ტერიტორიაზე. აღწერილია ყარსალის (*Alopecx lagopus*) მასობრივი მიგრაცია რსფსრ-ს უკიდურეს ჩრდილოეთ საზღვრებიდან ქ.იაკუტსკამდე, უდაბნოს კალიისა (*Schistocerca gregaris*) - ინდოეთის ჩრდილოეთის რაიონებიდან ქ. აშხაბადამდე და სხვ. ასეთ შემთხვევით დასახლებებს არაფერი აქვთ საერთო დამოუკიდებელ პოპულაციებთან. ჩამოთვლილი სახეობების განსახლებული ინდივიდები, როგორც წესი, ახალ პირობებს ვერ ეგუებიან და იღუპებიან, უკეთეს შემთხვევაში ისინი ძველ

ადგილსამყოფლებს უბრუნდებიან.

საქართველოს და აზერბაიჯანის ველეებზე, უდაბნოებში და ნახევრად უდაბნოებში თავისუფლად მცხოვრები ტკიპების (Acaroidea) მრავალ დასახლებას ვხვდებით, მაგრამ დამოუკიდებელ პოპულაციებს მხოლოდ ტიპური ბიოტოპების ბინადარნი წარმოადგენენ. ჭალის ტყეების დასახლებანი არ შეიძლება ასეთად ჩაითვალოს, რადგან ისინი აქ მხოლოდ შედარებით თბილ თვეებში ცხოვრობენ, ზამთრის მოახლოებისთანავე კი მიგრირებენ ახლომდებარე

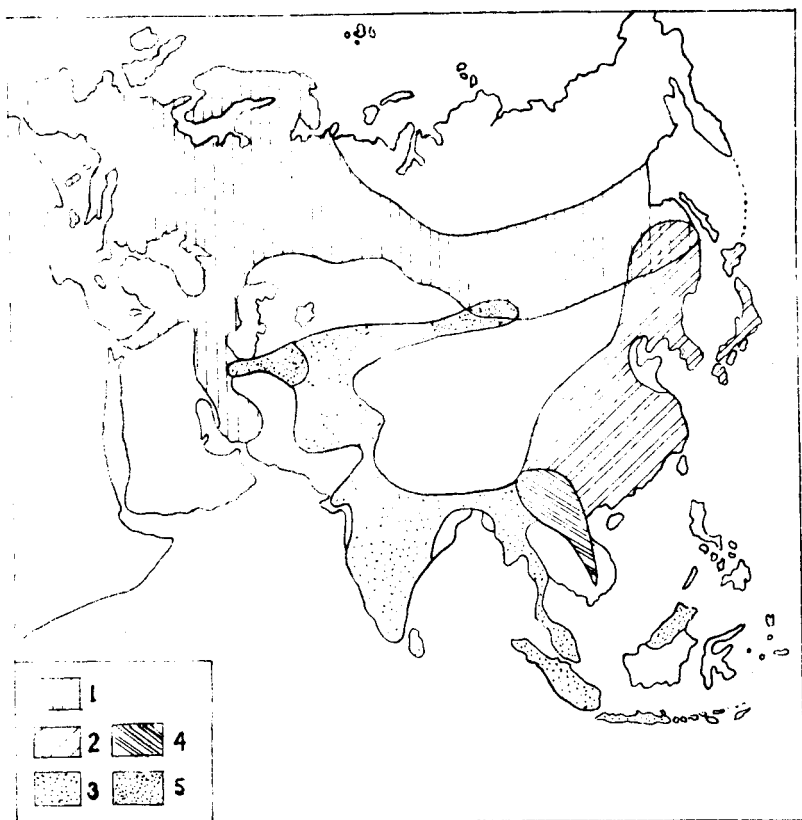


სურ. 14 ციყვის პოპულაციების განაწილება მდ. ენისის ხეობაში (ა) და მათი რიცხოვნობის ცვლილება (ბ); ნაუმოვის (1954) მიხედვით

- I - კედროვან-ღარიქსიან-ნაძკნარი ტაიგის პოპულაცია,
- II - ღარიქსიან-ფიჭვნარი ტაიგის პოპულაცია,
- III - ჩრდილოეთის ტაიგის შერეული ტყის პოპულაცია

ბიოტოპებში (ქავჯაია, 1975)

უნდა აღინიშნოს, რომ ზოგი მეცნიერი პოპულაციების როულ სისტემას გვთავაზობს. ასე, მაგალითად, ბეკლემიშევი (1960) აღნიშნავდა, რომ პოპულაციები, დამოუკიდებლად არსებობის უნარის მიხედვით შეიძლება გაიყოს ექვს ჯგუფად: 1. დამოუკიდებელი



სურ.15. დიდი წივწივას გავრცელება ევრაზიაში; დაჟოს (1975) მიხედვით: 1-5 გეოგრაფიული პოპულაციები

პოპულაციები, რომელთათვის მეზობელი პოპულაციებიდან გენების ნაკადს პრაქტიკულად არა აქვს მნიშვნელობა; 2. ნახევრადდამოკიდებული პოპულაციები, რომლებსაც შეუძლიათ არსებობა სხვა პოპულაციებისაგან იზოლირებულად, თუმცა შემოსული გენების ნაკადი

მნიშვნელოვნად ამადლებს მათ რიცხოვნობას; 3. დამოკიდებული პოპულაციები, რომლებიც გენების ნაკადის გარეშე დიდხანს ვერ ძლებენ და იღუპებიან (მაგალითად, პრიმიტიული კიბოსნაირთა დაჯგუფებები); 4. ფსევდოპოპულაციები, რომელთა არსებობა მხოლოდ სხვა პოპულაციებზეა დამოკიდებული; 5. დროებითი პოპულაციები, რომლებიც პერიოდულად წარმოიქმნებიან დამოუკიდებელი პოპულაციებისაგან მიგრირებული ინდივიდების ხარჯზე; 6. ჰემიპოპულაციები, ანუ ჰეტეროტოპული ორგანიზმების ცალკეული ფაზების დასახლებანი (მაგალითად, ამფიბიების, ან მწერების წყალში მობინადრე ლარვების დაჯგუფებები).

ჩვენ განზრახ ვამახვილებთ ყურადღებას აზრთა სხვადასხვაობაზე პოპულაციების არატოლფასოვნების შესახებ, რადგან ამ გზით ვლინდება ცოცხალი ორგანიზმების თავისებურებათა მრავალფეროვნება და იმ ბუნებრივი პირობების ნაირგვარობა, რომელშიც ისინი ბინადრობენ. ძნელია იმის წარმოდგენა, რომ მცენარეთა თუ ცხოველთა ერთი და იმავე სახეობის პოპულაციების თავისებურებები განსხვავებულ პირობებში იდენტური იყოს. ცხადია, რომ სახეობების პოპულაციური სტრუქტურისა და თვით პოპულაციების მრავალფეროვნების ამსახველი ზოგადი სქემის შემოთავაზება ობიექტურ სიძნელებთანაცაა დაკავშირებული. ზემოთ მოტანილი მოსაზრებები მხოლოდ მიახლოებით ასახავენ რეალურ სურათს.

ცხადია, ეს უნდა გაითვალისწინონ მკვლევარმა-ეკოლოგებმა, მეტადრე იმათ, ვინც სახეობებს პოპულაციურ დონეზე შეისწავლის. საყოველთაოდ აღიარებული ზოგადი დებულება — ნებისმიერი პოპულაცია მორფო-ფიზიოლოგიურად სპეციფიკურია — უთუოდ უნდა იყოს გათვალისწინებული ყველა კონკრეტულ შემთხვევაში; მცენარეთა და ცხოველთა ნებისმიერი ჯგუფის შესწავლისას უნდა ვეცადოთ, რომ ეს დებულება ფაქტობრივი მონაცემებით დავადასტუროთ, მრავალფეროვან პოპულაციურ მოვლენებს კი შესაბამისი დასაბუთება მივცეთ.

როგორც დავინახავთ, პოპულაცია ფუნქციონირებს როგორც ერთიანი სისტემა, რომლის თავისებურებები არსებითად განსხვავდებიან მისი თითოეული წევრის თავისებურებებისაგან. ინდივიდი იბადება, იზრდება, დროის ნებისმიერ მომენტში ხასიათდება გარკვეული ასაკით და კვდება. მაგრამ შობადობა, ასაკობრივი სტრუქტურა და სიკვდილიანობა მხოლოდ ინდივიდთა ერთობლიობისთვისაა დამახასიათებელი.

პოპულაციების მორფო-ფიზიოლოგიური სპეციფიკურობა მრავალ თავისებურებაში ვლინდება. ლაბორატორიული პოპულაციების შემთხვევაში ამ თავისებურებების შესწავლა დიდ სიძნელეს არ წარმოადგენს, ბუნებრივ პირობებში კი ეს რთულია. სიძნელების მიზეზი ხშირ შემთხვევაში კვლევის არაზუსტი მეთოდებია. ამიტომ მეთოდოლოგიური საკითხების დამუშავებას ეკოლოგიაში უაღრესად დიდი

მნიშვნელობა აქვს.

მაგრამ როგორი დახვეწილიც არ უნდა იყოს კვლევის მეთოდები, ყველა პოპულაციური მაჩვენებლის შესწავლა ერთნაირი სიზუსტით მაინც შეუძლებელია. როგორც წესი, ეს არც არის აუცილებელი, რადგან ესა თუ ის მაჩვენებელი ხშირ შემთხვევაში პოპულაციის მრავალ სხვა თავისებურებას განსაზღვრავს. მაგალითად, ასაკობრივი სტრუქტურის დადგენით შეგვიძლია ვივარაუდოთ პოპულაციის მომავალი რიცხოვნობა; სიმჭიდროვე და რიცხოვნობა განაპირობებენ სპეციფიკურ შობადობას, დემოგრაფიულ სტრუქტურას და ა.შ. ამგვარად, ცალკეული მაჩვენებლების ზუსტი დადგენა ხშირ შემთხვევაში უფრო მეტის მომცემია, ვიდრე მრავალი მაჩვენებლის არაზუსტი განსაზღვრა.

როგორი მდგრადიც არ უნდა იყოს პოპულაცია, მისი თავისებურებები მეტ-ნაკლებად ცვალებადობენ. მაგალითად, პოპულაციის სივრცობრივი სტრუქტურა სეზონების ან წლების მიხედვით, როგორც წესი, იცვლება. შესაბამისად, თუ ორგანიზმებს ახასიათებთ ჯგუფური ცხოვრება, იცვლება მათი რიცხოვნობა ჯგუფებში, თვით ჯგუფების რაოდენობა, მათი განაწილება პოპულაციის არეალის ფარგლებში, აგრეგაციის ხარისხი და სხვა. იგივე შეიძლება ითქვას დემოგრაფიული სტრუქტურის შესახებ, პოპულაციის დინამიკის თავისებურებებზე და ა.შ. ცნობილია, მაგალითად, რომ მოლუსკების და მწერების ზოგიერთი სახეობის პოპულაციებში სქესთა შეფარდება წლების მანძილზე იცვლება 25-30%-ით დედლების ან მამლების სასარგებლოდ. ცალკეულ წლებში რიცხოვნობის მკვეთრმა გაზრდამ შესაძლოა განაპირობოს პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურის შესამჩნევი ცვლილება მომდევნო წლებში და ა.შ.

მაგრამ პოპულაციური მაჩვენებლების ცვლილებები, ცალკეული გამონაკლისების მიუხედავად, მაინც შეზღუდულია. მცენარეების, ცხოველების თუ მიკროორგანიზმების ნებისმიერ პოპულაციას რიცხოვნობის, სიმჭიდროვის, დემოგრაფიული სტრუქტურის რეგულირების საკუთარი მექანიზმები გააჩნია. პოპულაციის ამ უნარს პომეოსტაზი ეწოდება.

## თ ა ვ ი 2. პოპულაციების სივრცობრივი სტრუქტურა

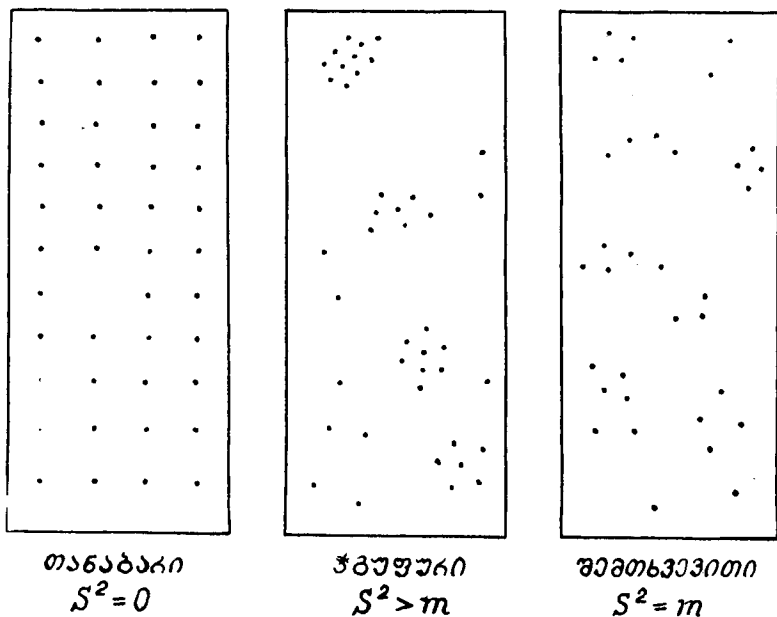
### 2.1. ორგანიზმთა განაწილების ხასიათი პოპულაციაში

პოპულაციას, როგორც ინდივიდთა ერთობლიობას, სახეობის არეალის მხოლოდ ნაწილი უკავია (ცხადია, ეს არ ეხება ზოგიერთ ენდემურ სახეობას, რომლებიც მხოლოდ ერთი პოპულაციით არიან

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

სახეობის სპეციფიკისა და ტერიტორიის ფიზიკურ-გეოგრაფიული თავისებურებების შესაბამისად, არჩევენ ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების, ანუ შიგაპოპულაციური დისპერსიის 3 ძირითად ტიპს — შემთხვევითს, თანაბარს და ჯგუფურს. განაწილების ეს ტიპები სქემატურად წარმოდგენილია მე-16 სურათზე, სადაც თითოეულ ოთხკუთხედში „ინდივიდების“ დაახლოებით თანაბარი რაოდენობაა ჩასმული.

შემთხვევითი განაწილება შედარებით იშვიათი მოვლენაა და



სურ.16. ინდივიდთა განაწილების ძირითადი ტიპები პოპულაციებში; ლაქოს (1975) მიხედვით

ვლინდება მეტნაკლებად ერთგვაროვან პირობებში, როდესაც ორგანიზმები არ მიისწრაფიან დაჯგუფებისაკენ (განაწილების ეს ტიპი იდენტურია იმისა, რასაც მათემატიკოსები პუასონის განაწილებას უწოდებენ). [თანაბარ განაწილებას ვხვდებით იმ შემთხვევაში, როდესაც ორგანიზმებს შორის კონკურენცია ძლიერია, ან მათ შორის ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულებაა. შედარებით ხშირი მოვლენაა პოპულაციის შიგნით სხვადასხვა ტიპის დაჯგუფებებს წარმოქმნა.

ჯგუფური, ანუ კონგრეგაციული განაწილების დროს მოსალოდნელია დაჯგუფებათა სივრცობრივი განლაგების 3 ვარიანტი — თანაბარი, შემთხვევითი და ჯგუფური. შესაბამისად, არსებენ „თანაბარ ჯგუფურს“, „შემთხვევით ჯგუფურს“ და „ჯგუფურ განაწილებას მეორე რიგის დაჯგუფებების“ წარმოქმნით.

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

შიგაპოპულაციური დისპერსია გამოიხატება ფორმულით:

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

- n — სინჯების საერთო რაოდენობაა,
- y — ინდივიდების რაოდენობაა თითოეულ სინჯში,
- m — ინდივიდთა საშუალო რაოდენობაა სინჯებში.

თანაბარი განაწილების დროს  $S^2 = 0$ , რადგან ინდივიდთა რაოდენობა სინჯებში თითქმის ერთნაირია და უახლოვდება m-ს\*.

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

შემთხვევითი განაწილებისას  $S^2$  დაახლოებით  $m$ -ის ტოლია, ხოლო ჯგუფური განაწილებისას  $S^2 > m$ , თანაც განსხვავება მათ შორის მით უფრო მეტია, რაც უფრო ძლიერადაა გამოხატული ორგანიზმთა აგრეგაცია.

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

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

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

$$m = 9,8$$

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

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

$$m = 19,4$$

$$S^2 = 18,3$$

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

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

$$m = 18,3$$

$$S^2 = 98,7$$

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

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

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

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

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

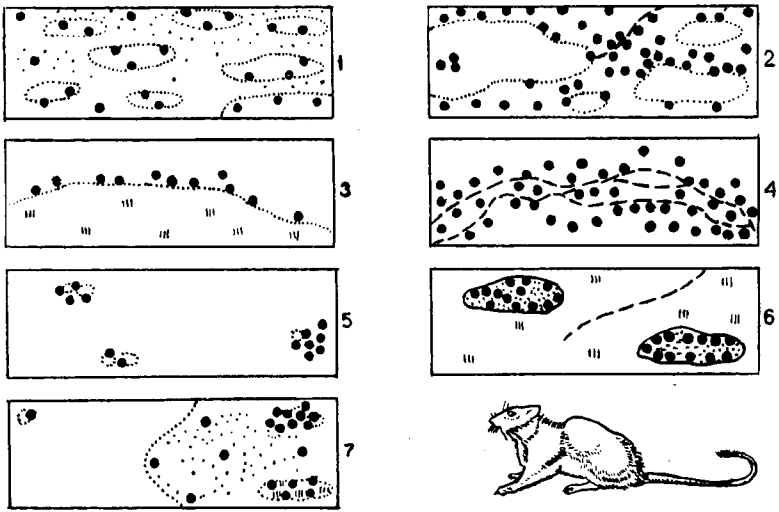
თუ გამოვიყენებთ ზემოთ მოცემულ მაგალითებს, დავრწმუნდებით რომ თანაბარი განაწილებისას  $m^* = m$ , ხოლო  $K_a = 0$ . ჯგუფური განაწილების შემთხვევაში  $m^* = 23,7$ , ხოლო  $K_a = 0,2$ . ეს იმას ნიშნავს, რომ პოპულაციის მიერ დაკავებული მთელი ტერიტორიის 20% (0,2) არათანაბარი განაწილების გამო თითქმის თავისუფალია,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

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

კოულის (1946) მონაცემებით, ტყის საფენში მობინადრე უხერხემლოთა შორის შემთხვევითი განაწილებით, პირველ რიგში, ობობები ხასიათდებიან; სხვა ფეხსახსრიანთა განაწილება, როგორც წესი, ჯგუფურია. პარკმა 1934 წელს დაადგინა, რომ ფქვილში მცირე ღრაჭიკას ლარვების განაწილება, როგორც წესი, შემთხვევითია; იგივე შეიძლება ითქვას ბუგრების შესახებ ინვაზიის დაწყებით ფაზაში, როდესაც პოპულაციის სიმჭიდროვე შედარებით დაბალია. მაგრამ შემდეგ, მავნებლის რიცხოვნობის გაზრდასთან ერთად, ისინი ცალკე მჭიდრო ჯგუფებად ნაწილდებიან.

ამერიკელი ეკოლოგის რიკლეფსის (1979) მიხედვით, ამერიკა-სა და კანადაში ფართოდ გავრცელებული შაქრის ნეკერჩხალი სუსტ მჟავე ნიადაგებზე მსხვილ კორომებს ქმნის; ნეკერჩხლის ტყეებში ანალოგიურად ნაწილდებიან სალამანდრებიც, რომლებიც თავს იყრიან წაქცეული ხეების ქვეშ, სადაც ტენიანობა შედარებით უფრო მაღალია.

საინტერესოა, რომ ერთი და იმავე სახეობის წარმომადგენლები, გარემო პირობების შესაბამისად, ხშირად სრულიად განსხვავებული განაწილებით ხასიათდებიან. როტშილდს (1966) აღწერილი აქვს დიდი მექვიშიას შიგაპოპულაციური დისპერსიის რამოდენიმე ძირითადი ტიპი (სურ.17).



სურ.17. დიდი მექვიშიას სივრცობრივი განაწილება; როტშილდის (1966) მიხედვით

მე-15 ცხრილში მოტანილია მოლუსკების ორი სახეობის განაწილების ხასიათი მათთვის ტიპიურ ადგილსამყოფელში – შლამის გროვებში. როგორც ჩანს, მოლუსკი *M.lateralis*, ისევე როგორც *G.gemma*-ს 2-წლიანი ინდივიდები შემთხვევითი განაწილებით ხასიათდებიან, მაშინ როდესაც ამ უკანასკნელის ზრდასრული და ერთწლიანი ორგანიზმების განაწილება ჯგუფურია.

ზოგჯერ ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების ხასიათი იცვლება პოპულაციის რიცხოვნობის ზრდასთან ან შემცირებასთან დაკავშირებით. მე-18 სურათზე ნახვენებია ბალახოვანი მცენარის – *Corynephorus canescens*-ის შიგაპოპულაციური დისპერსიის ცვლილება დროში. როგორც ვხედავთ, 1968 წელს მცენარეთა განაწილება შემთხვევითი იყო. შემდგომ წლებში, თესლის გავრცელების შედეგად, ცალკეული მცენარეების ირგვლივ ჩნდებიან ახლად აღმოცენებული ინდივიდები. საბოლოო ჯამში, 1973 წლისათვის მცენარეთა განაწილება აშკარად ჯგუფურ ხასიათს ღებულობს.

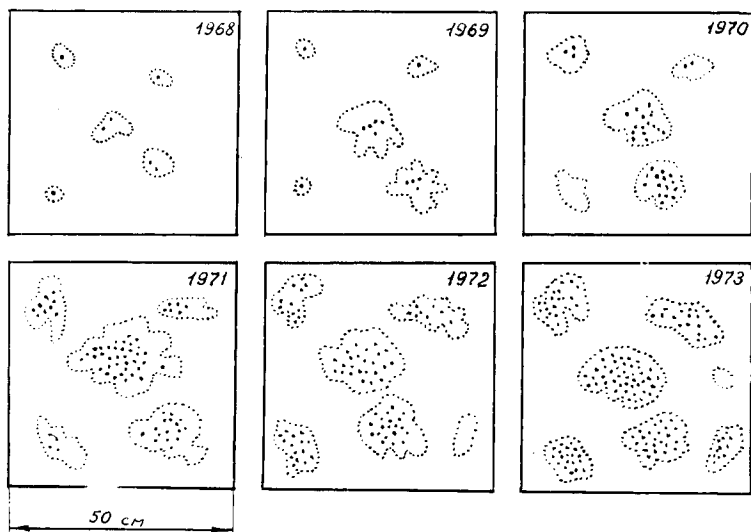
მონუსკების ორი სახეობის განაწილების ხასიათი შლამის გროვებში  
(კონნექტიკუტის შტატი, აშშ)  
ოლუმის (1979) მიხედვით, მცირე ცვლილებებით

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

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

ანალოგიური სურათი შეიმჩნევა დიდი მექვიშიას სივრცობრივ განაწილებაში არალისწინა უდაბნოს ტერიტორიაზე, სადაც ეს ცხოველი წარმოადგენს შავი ჭირის გადამტანს. ცალკეულ ადგილებში მექვიშიები ხასიათდებიან უწყვეტი განაწილებით, ამიტომ შავი ჭირის ეპიზოოტიის შემთხვევაში, ისინი სწრაფად იღუპებიან. არალის ზღვის ნაპირებზე, ხევების გასწვრივ, მექვიშიები ქმნიან მსხვილ და მეტნაკლებად იზოლირებულ დაჯგუფებებს. ამიტომ ეპიზოოტიის წლებში იღუპებიან მხოლოდ ცალკეული კოლონიები, ხოლო გადარჩენილი ცხოველები ხელს უწყობენ პოპულაციის ნორმალური რიცხოვნობის აღდგენას.

საინტერესო შიგაპოპულაციური დისპერსიით ხასიათდება ზოგიერთი ჰიდრობიონტი. თარხნიშვილის და პიასტოლოვას (1985) მონაცემებით, საქართველოს ზოგიერთ ტბორში ტრიტონების ახლადდაბადებული ლარვები მსხვილ დაჯგუფებებს ქმნიან. მაგრამ მოძრაო-



სურ. 18. მცენარე *Corynephorus canescens*-ის შიგაპოპულაციური დისპერსიის ცვლილება 1968-73 წლებში; ა.გილიაროვის (1990) მიხედვით

ბის საშუალებების განვითარებასთან ერთად, ლარგები იფანტებიან, რის გამოც აგრეგაციის კოეფიციენტი მნიშვნელოვნად კლებულობს.

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

იმის მიხედვით, თუ როგორია დისპერსია, ორგანიზმთა ბიოლოგიური თავისებურებებიც განსხვავებულია. ეს, პირველ რიგში, ეხება ჯგუფურ განაწილებას. განაწილების ამ ტიპმა შესაძლოა განსაზღვროს ორგანიზმთა გაძლიერებული კონკურენცია საკვებისათვის, სასიცოცხლო სივრცისათვის და ა.შ. მაგრამ ეს გარემოება გაწონასწორებულია მრავალი უპირატესობით, რომელიც

განაპირობებს ჯგუფის, როგორც მთლიანის, არსებობას.

## 2.2. აბრაჰამისა და ჯგუფის უწყობი

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

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

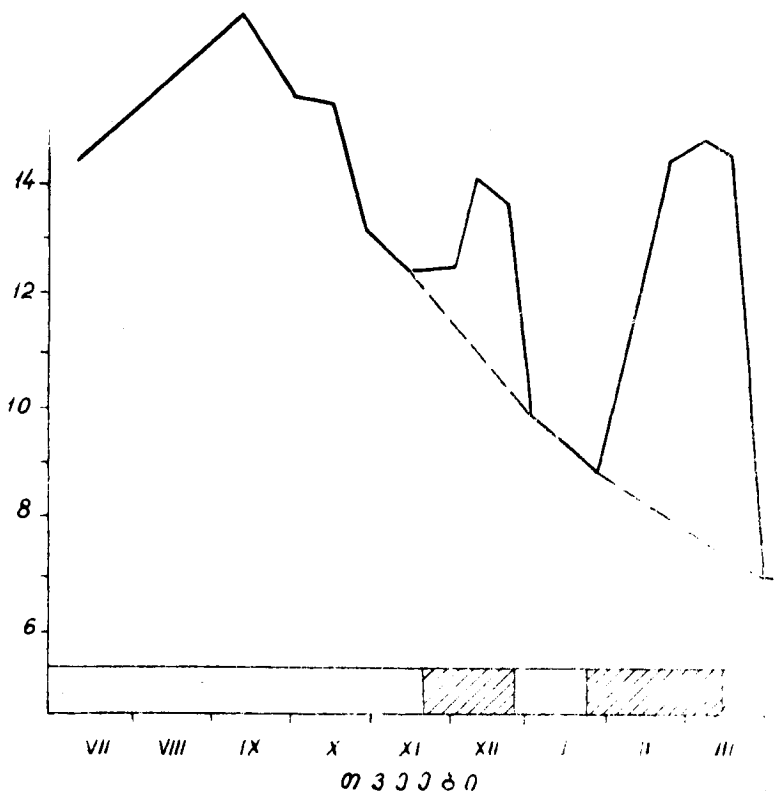
აგრეგირებულ მცენარეებსა და ცხოველებს მრავალი უპირატესობა გააჩნიათ იზოლირებულ ორგანიზმებთან შედარებით. მცენარეთა ჯგუფები უფრო ამტანია ძლიერი ქარების მიმართ და უფრო ეფექტურად ამცირებენ წყლის დანაკარგს, ვიდრე ერთეული ორგანიზმები. ძლიერ დაბალი ტემპერატურა პრაქტიკულად უვნებელია ფუტკრის ოჯახისათვის, მაშინ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

მე-19 სურათზე მდრღნელების მაგალითზე ნაჩვენებია ჯგუფური ცხოვრების დადებითი ეფექტი. როგორც ჩანს, მექვიშიას (*Pallasiomys meridianus*) სოროში ზამთრის (ნოემბერ-დეკემბრის და თებერვალ-მარტის) ტემპერატურა საკმაოდ მაღალია და თითქმის უტოლდება ზაფხულის მაჩვენებლებს. როგორც ნაუმოვი (1955) აღნიშნავს, სეზონური, ან დღეღამური ტემპერატურის მიუხედავად, ეს ცხოველები ჯგუფურად ყოფნისას შესამჩნევად ნაკლებ ქანგბადს ხარჯავენ.

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

არსებული მონაცემებით, ფარის გარეშე დარჩენილ ცხვარს პულსი და სუნთქვა უჩქარდება; ეულად დარჩენილი დამურები გამოზამთრებისას ნივთიერებათა ცვლის ინტენსიობის უჩვეულო მატებით ხასიათდებიან, რაც განაპირობებს ენერგიის გაძლიერებულ

ხარჯვას და ორგანიზმის დაკნინებას. მრავალი ცხოველი ჯგუფის გარეშე საერთოდ ვერ მრავლდება. მაგალითად, ზოგიერთი მტრედი კვერცხს ვერ დებს, თუ არ ხედავს თავისივე ჯიშის სხვა ფრინველს (საკმარისია ასეთ დედალს წინ დაეუდგათ სარკე, რომ მან დაიწყოს კვერცხის დება).



სურ.19. ტემპერატურის სეზონური ცვლილება მექვიშიას სოროს კამერაში; ნაუმოვის (1955) მიხედვით. კამერაში ცხოველთა ყოფნის პერიოდი დაშტრიხულია; ტემპერატურის მოსალოდნელი ცვლილება ცარიელ კამერაში აღნიშნულია პუნქტურით

1929 წელს უივერმა და კლემენსმა გამოთქვეს მოსაზრება, რომ მცენარეებში აგრეგაციის ხარისხი მათი თესლებისა და სპორების გავრცელების უნარის უკუპროპორციულია. თუ მცენარეთა თესლებს გავრცელების სპეციალური საშუალებები არ გააჩნიათ,

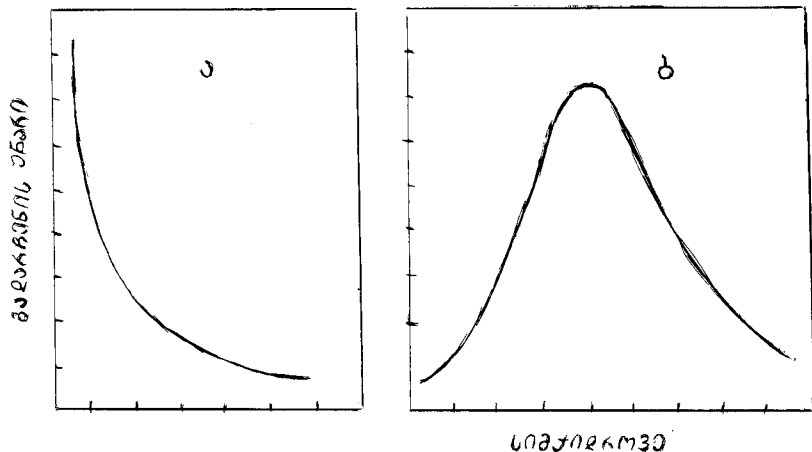
მათი აღმონაცენი დედა-ორგანიზმის სიახლოვეს კონცენტრირდება. საწინააღმდეგო შემთხვევაში კი აღმონაცენი მეტ-ნაკლებად თანაბრად ნაწილდება სივრცეში.

აგრეგაცია ცხოველთა სამყაროს თითქმის ყველა მსხვილი ტაქსონისთვისაა დამახასიათებელი. თევზების კლასიდან ზუთხისებრნი, კობრისებრნი და სხვანი ზამთრის მოახლოებისათვის რამდენიმე ათასი ინდივიდისაგან შემდგარ გუნდებად ერთიანდებიან და გაზაფხულამდე პრაქტიკულად არ იკვებებიან. ამფიბიების მოზამთრე ჯგუფები უფრო მცირერიცხოვანია. მაგალითად, ჭაობის ბაყაყის თითოეული ჯგუფი რამდენიმე ათეულ ინდივიდს არ აღემატება. კიდევ უფრო მცირეა ქვეწარმავლების ჯგუფები, მაგრამ ამ შემთხვევაშიც ეფექტი უაღრესად მნიშვნელოვანია. მაგალითად, გველების ზოგიერთ წარმომადგენლებში სარეზერვო ნივთიერებების ხარჯვა საგრძნობლად მცირდება, ხოლო გადარჩენის უნარი მატულობს. როგორც დაკვირვებები ცხადყოფენ, ჯგუფებად მყოფი თევზები იზოლირებულ ორგანიზმებთან შედარებით შხამების მეტ დოზებს იტანენ (თუ თევზი მოხვდა წყალში, სადაც მანამდე ჯგუფი ცხოვრობდა, მისი ამტანობა შხამის მიმართ საგრძნობლად იზრდება).

ენტომოპათოგენური ნემატოდებიდან ნეოპლექტანას გვარის წარმომადგენლები ხელოვნურ საკვებ არეზე გამრავლებისას სხვადასხვა სიმჭიდროვის დაჯგუფებებს („მიკროპოპულაციებს“) ქმნიან თითოეულ ასეთ დაჯგუფებაში განვითარების სტადიის მიხედვით 1 სმ<sup>2</sup>-ზე ინდივიდთა რაოდენობა 4-6-დან 10-15-მდე მერყეობს. როდესაც სიმჭიდროვე გარკვეულ ზღვარს მიაღწევს, ჯგუფის რიცხოვნობის შემდგომი ზრდა წყდება; სქესმწიფე მდედრები მამრებთან ერთად გადიან მისი შემადგენლობიდან და საკვები არის სხვა მონაკვეთზე ახალ დასახლებას აძლევენ დასაბამს (ყურაშვილი, კაკულია, 1973).

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

ოლის პრინციპი სქემატურად გამოხატულია მე-20 სურათზე, საიდანაც ჩანს, რომ ზოგიერთი სახეობის პოპულაციებში მაქსიმალური გადარჩენა უზრუნველყოფილია დაბალი სიმჭიდროვის პირობებში (ა); სხვა შემთხვევაში ხელსაყრელია შუალედური სიმჭიდროვე და მისგან გადახრა იწვევს პოპულაციის გადარჩენის შესაძლებლობის



სურ. 20. ოლის პრინციპის სქემა; ოლის და სხვ. (1949)  
მიხედვით

დაქვეითებას (ბ).

ოლის პრინციპის მოდიფიკაციაა პოპულაციის მინიმალური რიცხოვნობის წესი, რომელიც იმაში მდგომარეობს, რომ თუ პოპულაციის სიმჭიდროვე მინიმალურზე დაბალია, მან შესაძლოა შეწყვიტოს არსებობა.

ოლის პრინციპი დადასტურდა ცხოველების მრავალ წარმომადგენელზე. გაირკვა, მაგალითად, რომ ჩვამას ნორმალური ცხოველმოქმედება მაშინაა შესაძლებელი, თუ კოლონიაში ინდივიდების რიცხვი 10000-ზე ნაკლები არაა და 1 მ<sup>2</sup>-ზე სულ ცოტა სამი ბუდე მოდის; აფრიკული სპილოსათვის აუცილებელია, რომ ჯოგში იყოს არანაკლებ 25 ცხოველისა, ხოლო ჩრდილოეთის ირმისათვის ოპტიმალურია 300-400 ინდივიდი თითოეულ ჯოგში.

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

ფიზიოლოგიური პროცესების ოპტიმიზაცია, რომელიც განაპი-

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

ჯგუფის ეფექტის სახესხვაობაა მასობრივი ეფექტი, რომელიც თავს იჩენს პოპულაციის სიმჭიდროვის უზომო გაზრდისას. მასობრივი ეფექტის მაგალითია ფაზური ცვალებადობა მწერებში, რომელიც რუსმა ენტომოლოგმა უვაროვმა აღმოაჩინა 1921 წელს კალიასებრთა შესწავლისას (მოგვიანებით ეს ფაქტი გამოვლინდა სხვა მწერებშიც — ხეშემფრთიანებში, ქერცლფრთიანებში და ა.შ.).

მწერთა ამ ჯგუფისათვის დამახასიათებელია ორი ფაზა — ერთეული და გუნდური, რომელთა წარმომადგენლები განსხვავდებიან აგებულებით, ქცევით, განვითარების ტემპით და სხვა. გუნდური ფაზის ფორმირება ერთეული ფაზიდან ხდება პოპულაციის რიცხოვნობის და სიმჭიდროვის მკვეთრი მომატების დროს. ეს პროცესი განაპირობებს მნიშვნელოვან ცვლილებებს მწერთა ბიოლოგიაში; სახელდობრ, მათი აქტიობა და მისწრაფება მიგრაციისაკენ იზრდება, რაც, საბოლოო ჯამში, სიმჭიდროვის მეტ-ნაკლებ სტაბილიზებას იწვევს.

გუნდურ ფაზაში მდებარებისათვის დამახასიათებელია მცირე ზომის საკვერცხე მილაკები; რაც უფრო მაღალია პოპულაციის სიმჭიდროვე, მით უფრო დაბალია ნაყოფიერება (მაგალითად, აზიური კალიის ერთეული ფაზის დედლები 1000-1200 კვერცხს დებენ, მაშინ როდესაც გუნდური ფაზის წარმომადგენლები 300-350-ს).

გუნდური ფაზის ფორმირების მექანიზმი დაკავშირებულია ენდოკრინული ჯირკვლების მიერ გამოყოფილ ჰორმონთან. ექსპერიმენტის პირობებში მიმდებარე სხეულების გადანერგვა ერთეული ფაზის წარმომადგენლებიდან გუნდურში იწვევს ამ უკანასკნელთა ცვლილებას ერთეული ფაზის მიმართულებით. საწინააღმდეგო მოვლენას ექნება ადგილი, თუ გუნდური ფაზის კემოლიმფას შევიყვანთ ერთეული ფაზის ინდივიდებში.

ფქვილის დრაჭიკას შემთხვევაში, დედლების ნაყოფიერება მაქსიმალურია მხოლოდ მაშინ, როდესაც პოპულაციის რიცხოვნობა ოპტიმალურია. საკმარისია რიცხოვნობამ გადააჭარბოს ოპტიმალურ

ზღვარს, თავს იჩენს მასობრივი ეფექტით განპირობებული მოვლენები, რის შედეგად დედლების ნაყოფიერება მკვეთრად ეცემა; ღარვული სტადიის ხანგრძლივობა, ისევე როგორც ამ მავნებლისათვის დამახასიათებელი კანიბალიზმი იზრდება (იხ.ცხრილი 16).

ც ხ რ ი ლ ი 16

კანიბალიზმის დამოკიდებულება სიმჭიდროვესთან  
 ფქვილის ღრაქიკას პოპულაციაში  
 დაქოს (1975) მიხედვით

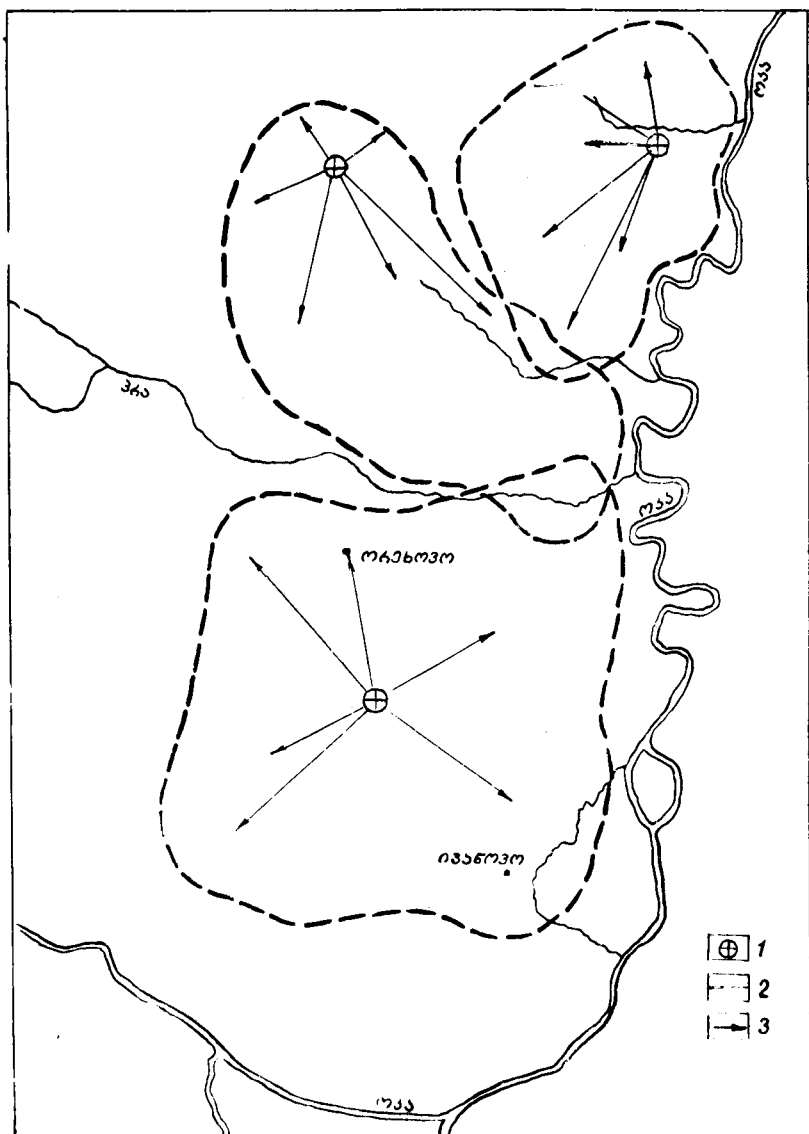
მავნებლის რიცხოვნობა 1 გრ. ფქვილში	1, 25	2, 5	5	10	20	40
შეჭმული კვერცხების რაოდენობა (%)	7, 7	17, 0	20	39, 7	70, 2	98, 4

ამგვარად, ჯგუფის ეფექტი და მისი გამოხატულება მწერებში - ფაზური ცვალებადობა - ფუნქციურადაა დაკავშირებული პოპულაციის სიმჭიდროვესთან და წარმოადგენს მისი რიცხოვნობის რეგულირების საშუალებას.

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

ოჯახების არსებობას შთამომავლობაზე ზრუნვა უდევს საფუძვლად. ოჯახური ცხოვრება ცხოველთა სამყაროს თითქმის ყველა ჯგუფისთვისაა დამახასიათებელი, თუმცა სხვადასხვა სახეობაში ის სხვადასხვაგვარად ვლინდება. იმის მიხედვით, თუ რომელი სქესის წარმომადგენელი იღებს თავის თავზე შთამომავლობაზე ზრუნვის ფუნქციას, არჩევენ მდედრობითი, მამრობითი და შერეული ტიპის ოჯახებს. ოჯახური ცხოვრების დროს ტერიტორიული იზოლაცია მკვეთრადაა გამოხატული. ეს ხორციელდება სხვადასხვაგვარი სიგნალებით, ტერიტორიის დაკვალვით, მუქარის რიტუალური ფორმებით, პირდაპირი აგრესიით და სხვა. ოჯახების ტერიტორიულ დამოუკიდებლობაზე შეიძლება ვიმსჯელოთ მგლის საბუდარების განაწილების მიხედვით ოკის ნაკრძალის პირობებში. ყველა ოჯახს თავისი მკვებავი ტერიტორია აქვს, რომელიც აქტიურადაა დაცული მისი წევრების მიერ (სურ.21).

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



სურ.21. მგლის საბუღარების სანადირო ნაკვეთები ოკის ნაკ-  
რძალის ტერიტორიაზე; კოზლოვის (1952) მიხედვით: 1 - საბუღარის  
ადგილი, 2 - სანადირო ნაკვეთის საზღვრები, 3 - სანადირო მარშ-  
რუტები

ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების მიხედვით, ცხოველთა კოლონიები ნაირგვარია. მაგალითად, ზღვის რკოები ქმნიან პრიმიტიულ დაჯგუფებებს, რიმლის წევრები სქესობრივი მომწიფების პერიოდში ერთმანეთზე მასტიმულირებელ ზეგავლენას ახდენენ. უმაღლეს ცხოველებში კოლონიის წევრთა ფუნქციები ერთობლივად ხორციელდება, რაც ამაღლებს ცხოველთა გადარჩენის შესაძლებლობას.

/ კოლონიების სტრუქტურა ცხოველთა ჯგუფების მიხედვით განსხვავებულია, თუმცა მათი არაერთგვაროვნება ზოგჯერ ერთი და იმავე ტაქსონის ფარგლებშიც ვლინდება.

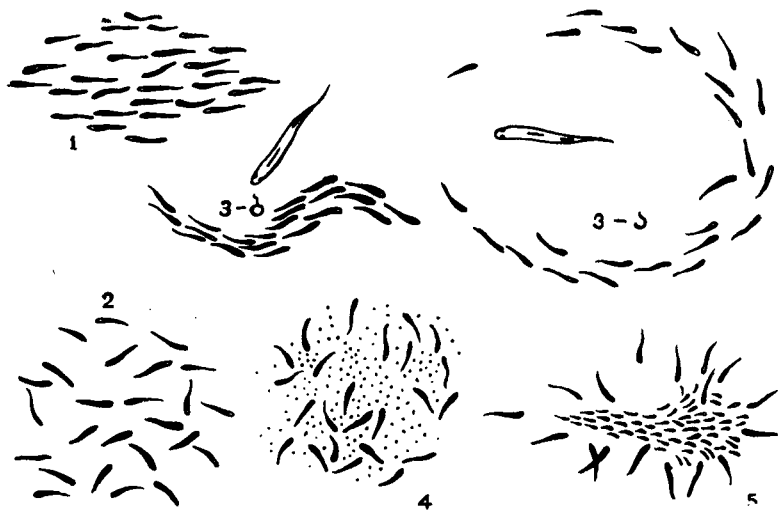
განსაკუთრებულ სირთულეს კოლონიური ცხოვრება საზოგადოებრივ მწერებში — ტერმიტებში, ფუტკრებში და ჭიანჭველებში აღწევს. ასეთ კოლონიებში ცხოველები ერთობლივად ახორციელებენ ამა თუ იმ სასიცოცხლო ფუნქციას — თავდაცვის, საკვების მოპოვების, მშენებლობის და ა.შ., თანაც კოლონიის ყველა წევრს მხოლოდ გარკვეული ოპერაციის შესრულება აკისრია.

**გუნდები და ხროვები** ცხოველების დროებითი გაერთიანებებია ამა თუ იმ სასიცოცხლო ფუნქციის ორგანიზებულად განხორციელებისათვის. გუნდურად ცხოვრობს მრავალი ფრინველი და თევზი. ხროვების წარმოქმნა დამახასიათებელია ძაღლისნაირთათვის. მოქმედების კოორდინაციის შესაბამისად, გუნდები და ხროვები ორნაირია — ექვიპოტენციური, როდესაც ყველა წევრი დაახლოებით თანაბარი უფლებით სარგებლობს და ლიდერიანი, როდესაც ცხოველები მოქმედებენ ერთი ან რამდენიმე ინდივიდის მოქმედების შესაბამისად. პირველი ტიპის გუნდები დამახასიათებელია თევზებისათვის, ზოგიერთი მცირე ზომის ფრინველისათვის; მეორე ტიპს ვხვდებით მსხვილ ფრინველებში და ძუძუმწოვრებში. თევზებში გუნდებს პირველ ყოვლისა თავდაცვითი მნიშვნელობა აქვთ. დაკვირვებებმა ცხადყვეს, რომ მტაცებლის მიერ ერთეული თევზის დაჭერა ბევრად უფრო იოლია, ვიდრე გუნდის წევრებისა (სურ. 22). /

როგორც ჩანს, ცხოველების გუნდებად გაერთიანება არაა შემთხვევითი. ბლასტინის და ოხარას 80-იანი წლების გამოკვლევებით, ზოგიერთი გომბეშოს და ბაყაყის თავკომბალები ერთიანდებიან ნათესაური კავშირის მიხედვით. ირკვევა, რომ ისინი თავისუფლად არჩევენ თავიანთ და-ძმებს სხვა თავკომბალებისაგან.

/ ფრინველთა შორის გუნდები ყალიბდება სეზონური მიგრაციის დროს (მიმომფრენი სახეობები), ან ზამთრის კვებისას (მოზუდარი-გადამფრენი და მობინადრე სახეობები) (ჟორდანია, 1985). გადაფრენისას გუნდებად ის ფორმები ერთიანდებიან, რომელთათვისაც დამახასიათებელია კოლონიური ბუდობა, ან კოლონიური კვება; ერთეულად მობინადრე, ან ერთეულად მკვებავი სახეობები გუნდებს არ ქმნიან. ჯგუფური ნადირობის მიზნით მგლები ხროვებად ზამთარ-

ში ერთიანდებიან. ამ დროს ხროვის მოქმედება მეტად ორგანიზებულია, რასაც განაპირობებს მისი ყველა წევრის შეთანხმებული მოქმედება. ხროვები დამახასიათებელია აგრეთვე აფთრებისათვის, აფთრისებრი ძაღლებისათვის, კოიოტებისათვის და სხვა.

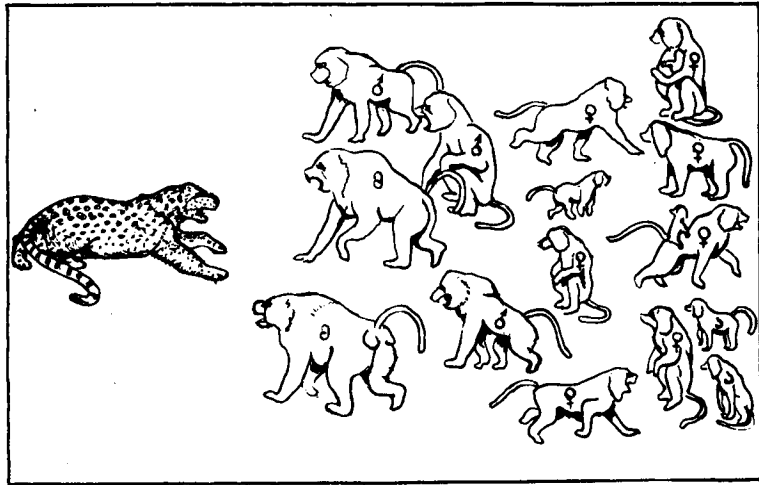
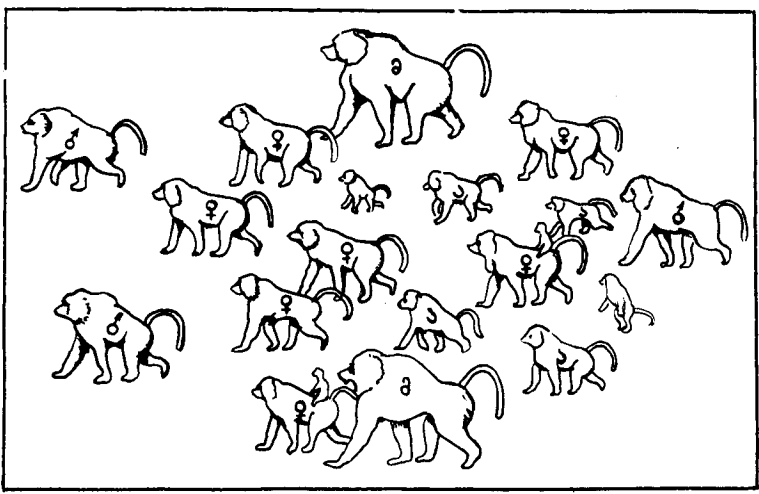


სურ. 22. გუნდის სტრუქტურის ძირითადი ტიპები პელაგიურ თევზებში; რადაკოვის (1972) მიხედვით  
 1 - გადაადგილებისას, 2 - დაზვერვისას,  
 3 (ა,ბ) - თავდაცვისას, 4 - პლანქტონით კვებისას,  
 5 - პელაგიური მტაცებლების კვებისას

**ჯოგები** — ცხოველთა შედარებით ხანგრძლივი ან მუდმივი გაერთიანებებია, რომლებიც ახორციელებენ სახეობის ყველა ძირითად ფუნქციას — საკვების მოპოვების, თავდაცვის, მიგრაციის, გამრავლების, შთამომავლობაზე ზრუნვის და ა.შ. ჯოგში ჯგუფურ ქცევას განაპირობებს დომინირებასა და დამორჩილებაზე დამყარებული ურთიერთობა, რასაც ორგანიზმთა ინდივიდუალური თავისებურებანი განსაზღვრავენ. დომინირების ფორმები განსხვავებულია. ზოგიერთი სახეობის (მაგალითად, ჩლიქოსნების) ჯოგს ლიდერი მართავს, რომელიც არ მიისწრაფვის სხვების დამორჩილებისაკენ, მაგრამ, როგორც ყველაზე გამოცდილი, ხელმძღვანელობს ჯოგის დანარჩენი წევრების მოქმედებას.

ჯგუფური ცხოვრების შედარებით რთული ფორმაა წინამძღოლების და იერარქიულად დაქვემდებარებული ჯგუფების არსებობა. ლიდ-

რისაგან განსხვავებით, წინამძღოლი აქტიურად ხელმძღვანელობს ჯოგს, რისთვისაც მიმართავს სპეციფიკურ სიგნალებს, მუქარას, თავდასხმასაც კი. თითოეული ინდივიდის რანგი ჯოგში განისაზღვ-



სურ. 23. პაეიანების ჯოგი განსხვავებულ პირობებში  
 ფუნტეს (1972) მიხედვით  
 1- გადაადგილებისას, 2- მტაცებელთან შეხვედრისას  
 (მ-მეთაურები, ა- ახალგაზრდა ცხოველები)

რება მისი ასაკით, გამოცდილებით, ფიზიკური მონაცემებით და სხვა თავისებურებებით. იერარქიული დაქვემდებარება ჯგოში ასევე განსხვავებულია. ხაზობრივი იერარქიის დროს (A - B - C და ა.შ.), თითოეული რანგის წარმომადგენელი ემორჩილება წინა რანგის წევრებს, მაგრამ დომინირებს მომდევნო რანგის მიმართ. ზოგიერთი სახეობის მაიმუნში ვლინდება დამორჩილების პარალელური რიგები - ერთი დედლებში, მეორე - მამლებში. მამლები დომინირებენ დედლებზე, ისინი კი, თავის მხრივ, იმორჩილებენ ნაშიერს (სურ. 23). /დომინირება - დამორჩილების იერარქიული სისტემის ბიოლოგიური მნიშვნელობა ისაა, რომ მისი წყალობით ჯგოგი მოქმედებს ზედმიწევნით შეთანხმებულად, რაც ხელსაყრელია მისი ყველა წევრისათვის და, საბოლოო ჯამში, უზრუნველყოფს მთელი პოპულაციის გადარჩენას. რთულ სიტუაციებში, მაგალითად შიმშილის დროს, პირველ რიგში შედარებით სუსტი ორგანიზმები იღუპებიან, მაგრამ ჯგოგის შემადგენლობაში მათ გადარჩენის მეტი შანსი აქვთ, ვიდრე იზოლირებულად ყოფნისას.

როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, ჯგუფის ეფექტი ვლინდება პოპულაციის სიმჭიდროვის მხოლოდ გარკვეულ საზღვრებში. თუ სიმჭიდროვე გადასცილდა ოპტიმალურ ზღვარს, მაშინ პოპულაციაში თავს იჩენს სპეციფიკური მექანიზმები, რომლებიც იწვევენ რიცხოვნობის მკვეთრ დაცემას, რაც შეიძლება მოხდეს პოპულაციის გაყოფით, მის წევრთა განსახლებით, შობადობის დაქვეითებით და ა.შ. 1

### 2.3. იზოლაცია, ტერიტორიულობა, ურთიერთინფორმაციის საშუალება

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

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

ამრიგად, პოპულაციის წევრთა ტერიტორიული განაწილების თვალსაზრისით, ორი ურთიერთსაწინააღმდეგო ტენდენცია იჩენს თავს. მათგან ერთი - აგრეგაცია - აძლიერებს კონკურენციას, მა-

გრამ, ამავე დროს, პოპულაციას მრავალ უპირატესობას ანიჭებს (მათ შესახებ ზევით იყო აღნიშნული); მეორე — ურთიერთგამიჯვნა — ამცირებს კონკურენციას, იცავს ცხოველებს საკვების ნაკლებობისაგან, ხელს უწყობს ენერგიის შენარჩუნებას და პოპულაციის ოპტიმალურ რიცხოვნობას.

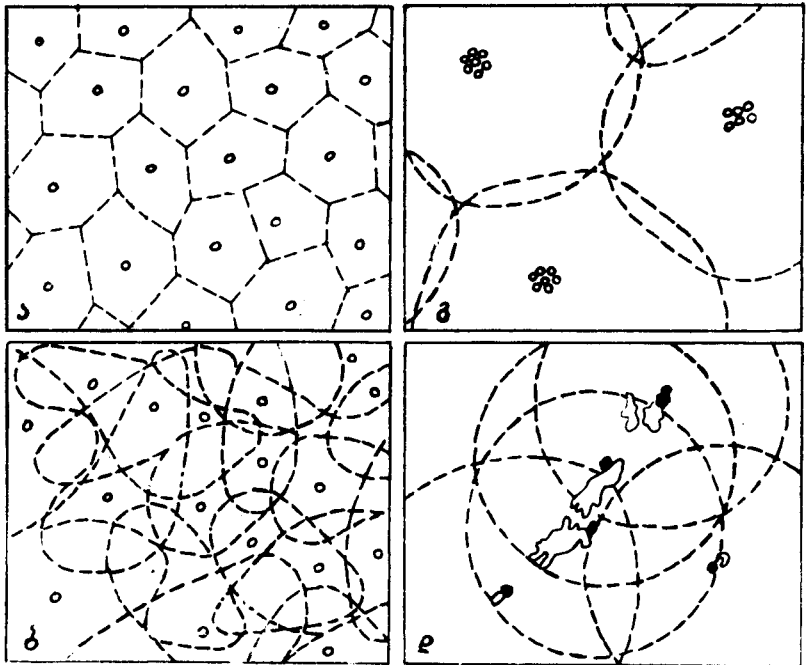
ცხადია, გარემო პირობების თავისებურებებისა და სახეობის სპეციფიკის მიხედვით, უპირატესობას იძენს პოპულაციის ის სტრუქტურა, რომელიც უზრუნველყოფს მის მაქსიმალურ გადარჩენას. ამის ერთ-ერთი დადასტურებაა პოპულაციებში სივრცობრივი ორგანიზაციის ორივე ტიპის არსებობა. ზოგიერთ სახეობაში ინდივიდთა აგრეგაცია და ურთიერთგამიჯვნა მონაცვლეობით იჩენს თავს. მაგალითად, შაშვები გამრავლების პერიოდში ძირითადად წყვილებად ცხოვრობენ, ზამთრისათვის კი ერთიანდებიან გუნდებად. მცირე მემინდვრიები აქტიური ცხოვრების პერიოდში განცალკევებულად ცხოვრობენ, ზამთრის ძილს ჯგუფებად ატარებენ, ჯგუფებადვე ერთიანდებიან გამრავლებისას, შემდეგ კი ისევ იზოლირებულ ცხოვრებას უბრუნდებიან. სხვა შემთხვევაში აგრეგაცია და ურთიერთგამიჯვნა ერთდროულად ხორციელდება. ეს გამოიხატება იმაში, რომ ერთსა და იმავე დროს ასაკისა და სქესის მიხედვით ორგანიზმები განცალკევებულ ან ჯგუფურ ცხოვრებას ეწევიან. მაგალითად, ზრდასრული ბაყაყები და გომბეშოები, მემინდვრიების მსგავსად, ზამთარში და გამრავლების პერიოდში გუნდებად ერთიანდებიან, შემდეგ კი იფანტებიან. თავკომბალები, რიგორც წესი, ჯგუფურ ცხოვრებას ეწევიან; ახალგაზრდა ზრდასრული ცხოველები კი, ზამთრის პერიოდის გარდა, განცალკევებულად ცხოვრობენ.

სხვადასხვა ცხოველში მოთხოვნილება განცალკევებული ცხოვრებისადმი სხვადასხვაგვარია. მობუდარ სახეობებში იგი უფრო მეტად ვლინდება, ვიდრე მომთაბარეში. ურთიერთგამიჯვნა ხელს უშლის პოპულაციის სიმჭიდროვის უზომო ზრდას, რასაც პირველ რიგში, სწორედ მობუდარი სახეობებისათვის აქვს მნიშვნელობა. მაგრამ განცალკევებული ცხოვრება მომთაბარე ცხოველებსაც ჭირდებათ: მათ შორის განვითარებულია ორიენტაცია მეზობელზე, რაც, ერთი მხრივ, ხელს უწყობს პოპულაციის წევრთა შორის მუდმივი მანძილის შენარჩუნებას, ხოლო, მეორე მხრივ — განაპირობებს მაქსიმალურ ორგანიზებულობას გადაადგილების დროს.

ნებისმიერი აქტიური მექანიზმი, რომელიც ხელს უწყობს ინდივიდების ან მათი ჯგუფების ურთიერთგამიჯვნას სივრცეში, ტერიტორიულობის სახელწოდებითაა ცნობილი. ტერიტორიულობა უნივერსალური მოვლენაა, რადგან იგი ამა თუ იმ სახით ვლინდება არა მხოლოდ ცხოველებში, არამედ მცენარეებში და მიკროორგანიზმებშიც კი. ნეოპლექტანას გვარის ნემატოდებზე დაკვირვებამ ცხადყო, რომ ხელოვნურ საკვებ არეზე გამრავლებისას წარმოქმნილი

მიკროპოპულაციები, როგორც წესი, ერთმანეთს არ ერევიან. ცხოველთა ნორმალური ზრდა-განვითარება მხოლოდ მაშინაა შესაძლებელი, როდესაც მათ მეზობლად ნემატოდების სხვა ოჯახების წარმომადგენლები ბინადრობენ. ერთ-ერთი მიკროპოპულაციიდან მეორეში ერთეული ორგანიზმების გადატანისას, ისინი თავის პირვანდელ ადგილსამყოფელს უბრუნდებიან. მიკროპოპულაციების ერთმანეთში შერევის შედეგად, ორგანიზმები აშკარად ავლენენ ქცევის უჩვეულო თავისებურებებს, ხოლო მდებარეობის ნაყოფიერება 35-40%-ით კლებულობს (ყურაშვილი, კაკულია, 1973).

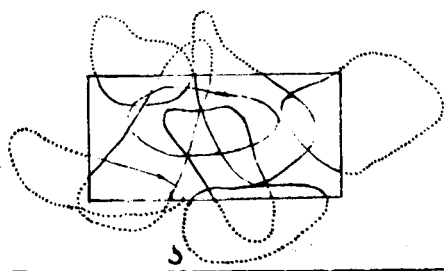
ცხოველებში ტერიტორიულობის ყველაზე მკაფიო გამოხატულებაა ე.წ. ინდივიდუალური ან ჯგუფური ნაკვეთების არსებობა. ნაუმოვიმა 1972 წელს ცხოველთა ინდივიდუალური და ჯგუფური ნაკვეთების (ანუ „სახლის ნაკვეთების“) 4 ძირითადი ტიპი გამოყო (სურ.24):  
 1. ერთეული ორგანიზმებისა, როდესაც ნაკვეთები ერთმანეთისაგან განცალკევებულია და ცხოველები მათ აქტიურად იცავენ; 2. ერთეუ-



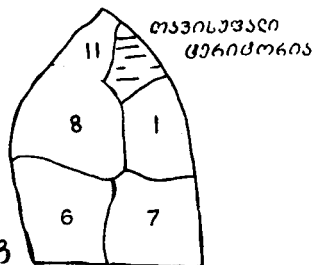
სურ.24. „სახლის ნაკვეთების“ ძირითადი ტიპები ცხოველებში; ნაუმოვის (1972) მიხედვით

ლი ორგანიზმებისა, როდესაც ნაკვეთები ერთმანეთშია შეჭრილი და ცხოველები მხოლოდ ცენტრალურ უბნებს იცავენ; 3. ჯგუფური ორგანიზმებისა, რომელთა ნაკვეთები მეტნაკლებად გამოყოფილი და დაცულია; 4. ჯგუფური ორგანიზმებისა, რომელთა ნაკვეთები სუსტადაა დაცული, ამიტომ ისინი ერთმანეთს ფარავენ. ცხადია, ინდივიდუალური ტერიტორიები, ისევე როგორც ცხოველთა აქტიობა მათ მიერ დაკავებული ნაკვეთების ფარგლებში ზემოთ დახასიათებულთან შედარებით გაცილებით უფრო მრავალგვარია და რთული, ხოლო სხვადასხვა ტაქსონომიურ ჯგუფში შესაძლებელია სრულიად განსხვავებულად ვლინდებოდეს.

25-ე (ა,ბ) სურათებზე ნახვენებია კუს (Terrapene carolina) ინდივიდუალური ნაკვეთები 2 ჰა-ს ფარგლებში. ეს ნაკვეთები არაა დაცული, ამიტომ მათი საზღვრები თითქმის არაა გამოყოფილი. სამაგიეროდ 25-ე (გ,დ) ნახატებზე მოტანილია მგალობელი შაშვის (Turdus philomelos) ინდივიდუალური ნაკვეთები ოქსფორ-

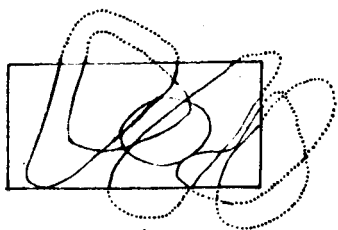


ა

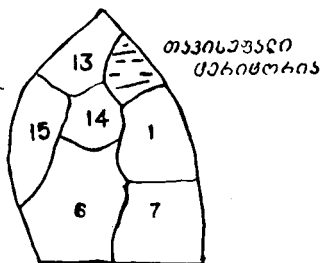


ბ

1955



ბ



დ

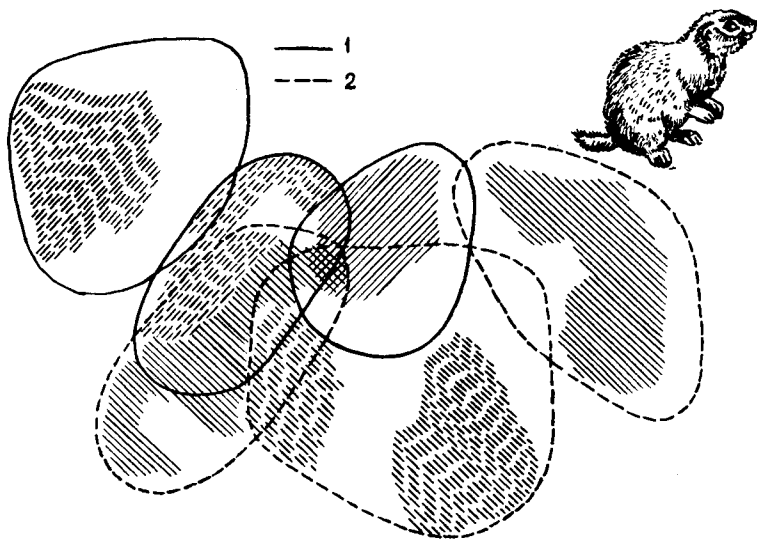
1956

სურ.25. ა,ბ - კუს ინდივიდუალური ნაკვეთები; სტიკელის (1950) მიხედვით. გ,დ - მგალობელი შაშვის ტერიტორიები ოქსფორდის ბოტანიკურ ბაღში; ლეკის (1966) მიხედვით

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

26-ე სურათზე ნაჩვენებია ექვსი მცირე მემინდვრის ინდივიდუალური ნაკვეთები ქვემო ვოლგისპირეთში. როგორც ვხედავთ, ეს ნაკვეთები ერთმანეთს მეტნაკლებად ფარავენ – ცალკე აღებული დედლებისა და მამლებისა შედარებით სუსტად, სამაგიეროდ მამლების ნაკვეთები ღრმად არიან შეჭრილი დედლებისაში.

ნაკვეთზე ცხოველის დამკვიდრება რამდენიმე გზით ხორციელდება – საზღვრის აქტიური დაცვით, მუქარის რიტუალური ქცევებით, სპეციალური სიგნალებითა და ნიშნებით და სხვა. პირდაპირი აგრესია და კონკურენტისათვის ფიზიკური ტრავმის მიყენება იშვიათი მოვლენაა. ტერიტორიულობა ჩვეულებრივ მუქარის გამო-



სურ.26. მემინდვრების ინდივიდუალური ნაკვეთები ქვემო ვოლგისპირეთში; სოლდატოვას (1955) მიხედვით 1-დედლების ნაკვეთების საზღვრები, 2-მამლების ნაკვეთების საზღვრები.

ხატველ ქცევებში ვლინდება. ხშირ შემთხვევაში ცხოველთა ურთიერთდაპირისპირება რიტუალური კოზებისა და ქცევების სისტემას წარმოადგენს და უცხო ცხოველის განდევნით მთავრდება.

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

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

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

როგორც ზემოთ აღინიშნა, ცხოველთა ქცევა დაკავებული ტერიტორიის ფარგლებში ერთნაირი არაა. აქტიური დაცვის ინსტინქტი ხორციელდება უპირატესად სოროს, ბუდის, ბუნაგის სიახლოვეს. მათგან მოშორებისას ინსტინქტი თანდათან ქვეითდება, ხოლო ტერიტორიის პერიფერიულ ზოლში შესაძლოა სრულიად გაქრეს.

ნაისმა 1941 წელს ფრინველთა ტერიტორიული ქცევა რამდენიმე ტიპად გაყო: 1. როდესაც ფრინველი იცავს ტერიტორიას, სადაც ხდება გამრავლება, ბუდობა, მართვეების კვება; 2. როდესაც დაცულია ტერიტორია, სადაც ხორციელდება მხოლოდ ბუდობა და გამრავლება; 3. დაცულია მხოლოდ გამრავლებისათვის განკუთვნილი ნაკვეთი; 4. ფრინველი იცავს მხოლოდ ბუდეს; 5. იგი იცავს ნაკვეთს, რომელიც არაა გათვალისწინებული გამრავლებისათვის.

როგორც წესი, დაცული ტერიტორია ბევრად აღემატება იმას, რაც საჭიროა როგორც მშობლების, ისე შთამომავლობის გამოკვებისათვის. ეს კარგად ვლინდება ცხოველთა ყველა ჯგუფის წარმომადგენლებში. ისეთი მცირე ზომის ფრინველიც კი, როგორცაა კოლოტყრია (მისი წონაა 3 გრ.) დაახლოებით 1,8 ჰა ნაკვეთს იცავს, თუმცა საკვების მოსაპოვებლად გაცილებით ნაკლები ტერიტორია

ესაჭიროება. ამ მოვლენას დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგან ხელს უწყობს ჭარბი დასახლების თავიდან აცილებას.

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

ინდივიდუალური ტერიტორიების ნაწილობრივი გადაფარვა ასევე სასარგებლოა პოპულაციისათვის, რადგან ხელს უწყობს მის წევრთა შორის ურთიერთხელსაყრელი კონტაქტების დამყარებას. ეს გამოიხატება ერთმანეთის გაფრთხილებაში საშიშროების დროს, მტრისაგან ერთობლივ თავდაცვაში და ა.შ.

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

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

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

ცალკეული ინდივიდების, ან მათი ჯგუფების მიერ დაკავებული ტერიტორიის ფიქსირებისათვის ცხოველები მიმართავენ დანიშვნის სხვადასხვა ხერხებს, რომლებიც, ამავე დროს, ურთიერთკონტაქტის საშუალებასაც წარმოადგენენ. დათვები, მაგალითად, ოჯახური ან ინდივიდუალური ნაკვეთების საზღვრებზე ინტენსიურად კაწრავენ მცენარეების ღეროებს, გლეჯენ მერქანს. ნიშნის განლაგებისა, ან ნაკაწრის სიღრმის მიხედვით, შეიძლება მსჯელობა ცხოველის ასაკზე, ფიზიკურ ძალაზე და ა.შ. ზოგჯერ დათვი ასეთ ნიშანს მოკლული მსხვერპლის სიახლოვესაც სტოვებს. სხვადასხვა ინფორმაციას შეიცავს ჩლიქოსნების მიერ ხე-მცენარეებზე და ბუჩქებზე აღბეჭდილი ნიშნებიც.

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

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

არაჩვეულებრივად ეფექტურია დედალი მწერების სასქესო ჯირკვლები, რომელთა გამონაყოფი რამდენიმე კილომეტრზე იზიდავს მამლებს, თუმცა ნივთიერების კონცენტრაცია ძალზე დაბალია — არ აღემატება 1 მოლეკულას 1 მ<sup>3</sup> ჰაერში.

ხშირად ცხოველის მიერ გამოყოფილ მეტაბოლიტებს მნიშვნელობა აქვთ მათი ზრდის რეგულირების თვალსაზრისითაც. ეს დადასტურებულია ამფიბიებზე, თევზებზე და ცხოველთა სამყაროს სხვა წარმომადგენლებზე ჩატარებული ცდებით. ბაყაყის თავკომბალები მოათავსეს ერთი და იმავე მოცულობის აქვარიუმებში, სადაც საკვები თანაბარი რაოდენობით იყო. აქვარიუმთა ერთ ჯგუფში ცხოველები ორჯერ უფრო მეტი იყო, ვიდრე მეორეში. მჭიდროდ დასახლებულ აქვარიუმებში თავკომბალები ბევრად ნელა იზრდებოდნენ, მაგრამ როდესაც აქვარიუმების პირველი ჯგუფიდან მეორეში მცირე რაოდენობის წყალი გადაასხეს, თავკომბალების ზრდა-განვითარება მეორე ჯგუფში აშკარად შენელდა.

შემდგომმა გამოკვლევებმა ცხადყვეს, რომ მსხვილი და სწრაფად მზარდი თავკომბალები სპეციფიკური ქიმიური გამონაყოფის მეშვეობით აბრკოლებენ მცირე ზომის ცხოველთა განვითარებას, ხოლო ეს უკანასკნელები — პირიქით, თავისი გამონაყოფით აჩქარებენ მსხვილი თავკომბალების ზრდას. შვარცის აზრით, ეს მოვლენა ჯგუფის ეფექტის ერთ-ერთი დადასტურებაა. გადაჭარბებული სიმჭიდროვისა და სივრცის უკმარობის პირობებში, თავკომბალების მაქსიმალური გადარჩენა არაა ხელსაყრელი პოპულაციისათვის, რადგან ეს მნიშვნელოვნად დააქვეითებს მისი სიცოცხლისუნარიანობის საერთო დონეს. ამიტომ თავკომბალების დიდი ნაწილი იღუპება ზრდის შეჩერების გამო. სამაგიეროდ, დანარჩენი ცხოველების ზრდა ინტენსიურად მიმდინარეობს და მათი სიცოცხლისუნარიან-

ნობა მაღალ დონეზე რჩება. ზრდის რეგულატორები მოქმედებენ არა მხოლოდ თავისი სახეობის წარმომადგენლებზე, არამედ ახლომონათესავე ცხოველებზეც, თუმცა ამ შემთხვევაში მათ მოქმედებას შესაძლოა საწინააღმდეგო ხასიათი ჰქონდეს.

### თ ა ვ ი 3. პოლიმორფიზმი და შიგაპოპულაციური კოლონიური ჯგუფები

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

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

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

ხშირად რაოდენობრივ და თვისობრივ ცვალებადობას შორის მკვეთრი საზღვრის გავლება არ შეიძლება. მაგალითად, თვალის ფერი ადამიანში თვისობრივი ნიშანია, მაგრამ მკვეთრად გამოხატული ცისფერი, ყავისფერი ან შავი თვალების გარდა ყოველთვის ვხვდებით შეფერილობის მრავალ გარდამავალ ტიპსაც.

ხაზგასმით უნდა აღინიშნოს, რომ პოლიმორფიზმი გულისხმობს ცვალებადობას პოპულაციის შიგნით. ტერმინი „პოლიმორფული“ მკვეთრად უნდა გაიმიჯნოს ტერმინისაგან „პოლიტიპური“, რადგან ეს უკანასკნელი მიესადაგება მხოლოდ სისტემატიკურ კატეგორიებს. სახეობა პოლიტიპურია, თუ შედგება რამდენიმე ქვესახეობისაგან. იგივე შეიძლება ითქვას გვარის მიმართ, თუ იგი რამდენიმე

სახეობისაგან შედგება.

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

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

**სქესთა თანაფარდობა პოპულაციაში.** როგორც ცნობილია, სქესის განსაზღვრა განაყოფიერების მომენტში ხდება, სასქესო ქრომოსომების კომბინაციის შედეგად. ეს უზრუნველყოფს ზიგოტების მეტნაკლებად სტაბილურ თანაფარდობას სქესის მიხედვით. მაგრამ ეს იმას როდი ნიშნავს, რომ ასეთი თანაფარდობა მთელი პოპულაციისთვისაცაა დამახასიათებელი. სქესობრივი თავისებურებები განსაზღვრავენ ორგანიზმთა მნიშვნელოვან განსხვავებებს ფიზიოლოგიის, გარემოსთან შეგუების, ქცევის თვალსაზრისით, რაც, საბოლოო ჯამში, იწვევს სქესთა თანაფარდობის მეტნაკლებ ცვლილებას.

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

ექსტრემალურ პირობებში, როდესაც პოპულაცია დეპრესიულ

მდგომარეობაშია, დედლების გადარჩენის უნარი ხშირად მეტად მაღალია, რის შედეგად მათი პროცენტული წილი ბევრად აღემატება სახეობისათვის დამახასიათებელ ნორმას.

ზოგიერთ თევზს, ხვლიკს და წყლის უხერხემლოებს მამლები საერთოდ არ გააჩნიათ; დედლები ყრიან კვერცხებს, რომლებიც ვითარდებიან განაყოფიერების გარეშე. მრავალი სახეობის პოპულაციათა სქესობრივი სტრუქტურა გარემო პირობებზეა დამოკიდებული. მაგალითად, დაფნიები (*Daphnia magna*) ოპტიმალური ტემპერატურის დროს პართენოგენეზურად მრავლდებიან; შედარებით მაღალი ან დაბალი ტემპერატურისას პოპულაციებში ჩნდებიან მამლები. ქარცი ჭიანჭველების მიერ  $+20^{\circ}$ -ის პირობებში დადებული კვერცხებიდან ვითარდებიან მამლები, უფრო მაღალი ტემპერატურის დროს კი დედლები. ეს მოვლენა აიხსნება იმით, რომ თესლმიმღები, სადაც კოპულაციის შემდეგ ინახება სპერმა, აქტიური ხდება მხოლოდ მაღალი ტემპერატურის პირობებში, რის შედეგად ხორციელდება განაყოფიერება. გაუნაყოფიერებელი კვერცხებიდან სიფრიფანაფრთიანებში ვითარდებიან მხოლოდ მამლები.

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

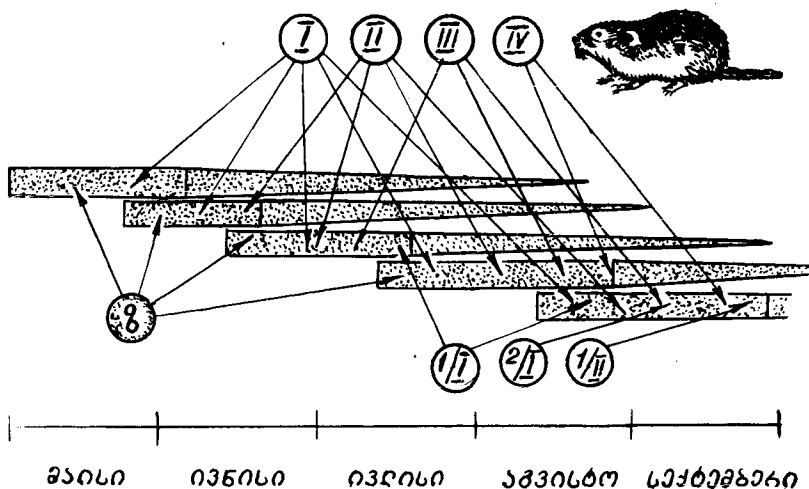
ამერიკელმა მეცნიერმა ლოტკამ ჯერ კიდევ 1925 წელს თეორიულად დაამტკიცა, რომ ნებისმიერ პოპულაციას გააჩნია სტაბილური ასაკობრივი სტრუქტურის შენარჩუნების ტენდენცია. შობადობის ან სიკვდილიანობის უჩვეულო გაზრდა, ისევე როგორც ემიგრაცია და იმიგრაცია, იწვევს ოპტიმალური სტრუქტურის დარღვევას. მაგრამ დროთა განმავლობაში სპეციფიკური მექანიზმების მეშვეობით პოპულაცია კვლავ უბრუნდება ნორმალურ მდგომარეობას. ლოტკას ეს მტკიცება შემდგომში მრავალი სახეობის პოპულაციის მიმართ დადასტურდა.

ბოდენჰეიმერმა 1938 წელს მცენარეთა და ცხოველთა 3 ეკოლოგიური ასაკი გამოჰყო: პრერეპროდუქტიული, რეპროდუქტიული და პოსტრეპროდუქტიული. ამ პერიოდების ხანგრძლივობა სხვადასხვა სახეობის წარმომადგენლებში, ისევე როგორც სხვადასხვა პოპულაციაში, ძლიერ მერყეობს. ამ მხრივ განსაკუთრებული მრავალფეროვნებით მწერები ხასიათდებიან. მაგალითად, ეფემერიდების ზოგიერთ სახეობაში ლარვული პერიოდი ერთიდან რამდენიმე წლამდე გრძელდება, ზრდასრული კი — მხოლოდ რამდენიმე დღეს. ზოგიერთ ჭრიჭინო-

ბელაში პრემაგინალური განვითარების პერიოდი მეტად ხანგრძლი-  
ვია, ზრდასრული მწერები კი ცოცხლობენ არაუმეტეს ერთი სეზონი-  
სა. თანამედროვე ადამიანში ასაკობრივი კლასების თანაფარდობა  
დაახლოებით თანაბარია – თითოეულ მათგანზე მოსახლეობის 1/3  
მოდის. უძველეს ადამიანს პოსტრეპროდუქტიული პერიოდი მეტად  
მოკლე ჰქონდა.

ასაკობრივი ჯგუფების გამოყოფის აღნიშნული პრინციპი  
ზოგიერთმა ავტორმა მეტისმეტად გამარტივებულად მიიჩნია და  
რამდენიმე უშაღედური რგოლი შემოგვთავაზა (ნოვიკოვი, 1979).  
ხერხემლიან ცხოველებში პრეერეპროდუქტიული ასაკი გაყოფილია 3  
ჯგუფად: ახალდაბადებულების, ახალგაზრდების (მოზრდილი ორგანიზ-  
მები, რომლებმაც ჯერ არ მიაღწიეს სქესობრივ სიმწიფეს) და  
ნახევრადმოზრდილების (ორგანიზმები, რომლებმაც თითქმის მიაღწი-  
ეს სიმწიფეს).

ცხოველთა პოპულაციები, როგორც წესი, რამდენიმე ასაკობრი-  
ვი ჯგუფისაგან შედგებიან. მაგალითად, ზოგიერთი მემინდვრიის  
(*Clethrionomys*) დედლები წელიწადში სამჯერ მრავლდებიან. 2-3  
თვის ორგანიზმებს უკვე აქვთ გამრავლების უნარი. ამიტომ,



სურ.27. მემინდვრიის პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა;  
ტაიფოვევ-რესოვსკის (1973) მიხედვით

ზ. გადაზამთრებული ცხოველები, I-IV - გადაზამთრებული დედლების  
თაობები, 2/I - პირველი თაობის მეორე ნაშატი, 1/II - მეორე  
თაობის პირველი ნაშატი

თუნდაც ერთი წლის მანძილზე, მემინდერის პოპულაციაში რამოდენიმე ასაკობრივი ჯგუფი ვითარდება (სურ.27). ცხენიემის პოპულაცია წლის ნებისმიერ დროს 10-11 ასაკობრივი ჯგუფისაგან შედგება, თუმცა გამრავლებას ეს ცხოველი 5 წლის ასაკიდან იწყებს.

მოზარდების რიცხოვნობა წლების მანძილზე შესაძლოა მკვეთრად მერყეობდეს. არსებული მონაცემებით, იამალის ნახევარკუნძულზე ყარსალის პოპულაციაში მოზარდულის წილი 1957 წელს შეადგენდა 79%-ს, 1958 წელს – 20%-ს, 1961 წელს – 68%-ს, 1962 წელს კი – მხოლოდ 1,4%-ს. უკანასკნელ შემთხვევაში ამ ცხოველის პოპულაცია დეპრესიულ მდგომარეობაში იმყოფებოდა, რადგან დედლები თითქმის აღარ მრავლდებოდნენ და ამავე დროს შეიმჩნეოდა მასობრივი კანიბალიზმი მოზარდების ხარჯზე.

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

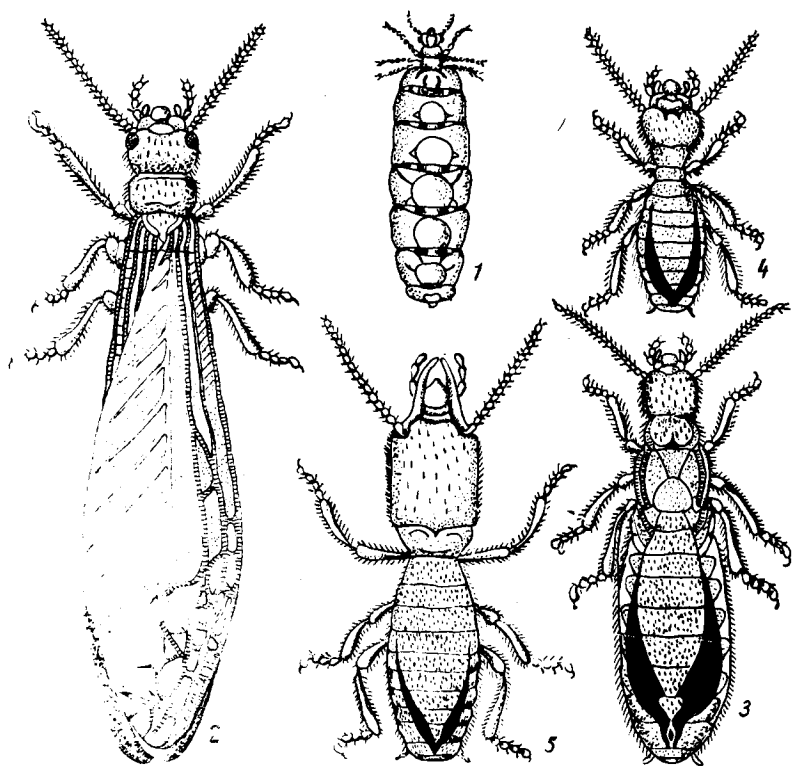
ერთი და იგივე ეკოლოგიური ფაქტორები ზრდასრულ და მოზარდ ორგანიზმებზე სხვადასხვაგვარად ზემოქმედებენ; თუ ზოგიერთი ფაქტორი თითქმის უვნებელია ზრდასრულთათვის, შესაძლოა დამლუპველი იყოს მოზარდისათვის. მაგალითად, მცირე ზომის გუბების დაშრობა თავკომბალების მასობრივ დაღუპვას იწვევს, ზრდასრული ამფიბიების სიკვდილიანობა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

ზოგჯერ საწინააღმდეგო სურათს ვაწყდებით. მაგალითად, ზრდასრული კალმახი ცუდად ეგუება წყლის ქიმიზმის უარყოფით ცვლილებას. სამაგიეროდ ქვირითი და ლიფსიტები, რომლებიც მდინარეების სათავეებში იყრიან თავს, დაზღვეული არიან წყლის უარყოფითი ზემოქმედებისაგან. ასეთ შემთხვევაში კალმახის პოპულაციაში ახალგაზრდა ინდივიდები ბევრად მეტია ზრდასრულზე.

ამრიგად, ერთი და იმავე სახეობის პოპულაციები (რომ არაფერი ვთქვათ სხვადასხვა სახეობის წარმომადგენლებზე) შესაძლოა მკვეთრად განსხვავდებოდნენ დემოგრაფიული პარამეტრების მიხედვით. როგორც დავინახავთ, პოპულაციის ზრდა დამოკიდებულია არა იმდენად რიცხოვნობის დღევანდელ მაჩვენებლებზე, რამდენადაც სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფისა და სქესის წარმომადგენელთა რაოდენობრივ თანაფარდობაზე. ასაკობრივი ჯგუფების მნიშვნელობა

და მასთან დაკავშირებული პოპულაციის ზრდის ტემპი შემდგომ თავებში იქნება განხილული.

**პოლიმორფიზმის სხვა სახეები.** პოლიმორფიზმის მკაფიო გამოხატულებაა კასტების არსებობა საზოგადოებრივ მწერებში (ფუტკრები, ტერმიტები, ჭიანჭველები, სურ.28). ამ მწერთა ოჯახების მხოლოდ ცალკეული წარმომადგენლებია სპეციალიზებული გამრავლებაზე; დანარჩენებს კი სასქესო ორგანოები არ უვითარდებათ და ისინი „მუშების“ როლს ასრულებენ; მათგან ერთნი კოლონიას იცავენ, მეორენი საკვებს აგროვებენ, მესამენი შთამომავლობას უვლიან და ა.შ. ყველა შემთხვევაში ორგანიზმები ემსახურებიან ოჯახის, როგორც მთლიანის, ინტერესებს.



სურ.28. ტერმიტების პოლიმორფიზმი; შმაღაუზენის (1969)

მიხედვით

1- კვერცხმღები ღელაღი, 2-3 - სქესობრივი ფორმები, 4 - მუშები.

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

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

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

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

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

ხშირად ერთი და იგივე ნიშანი პოპულაციებში მეტნაკლები დისკრეტულობით ვლინდება. იშჩენკოს (1978) მონაცემებით, ევროპულ მურა ბაყაყს ორი დისკრეტული მორფა გააჩნია. მათგან "striata"-ს ზურგის გასწვრივ კარგად გამოხატული ღია ფერის ზოლი აქვს, „maculata“-ს კი ეს ზოლი არ გააჩნია. თარხნიშვილისა და მამრაძის (1989) მონაცემებით, საქართველოში გავრცელებულ კავკასიურ მურა ბაყაყს ზურგის ზოლი სუსტად აქვს გამოხატული, თანაც პოპულაციები ამ ნიშნის მიხედვით უწყვეტ რიგებს ქმნიან. როგორც ვხედავთ, პირველ შემთხვევაში აღნიშნული ნიშანი თვისობრივია, მეორეში კი რაოდენობრივი.

ც ხ რ ი ლ ი 17

სხვადასხვა შეფერილობის ინდივიდთა პროცენტული თანაფარდობა ტყის თავის პოპულაციებში მორგილევსკაიას და ცქიფურიშვილის (1989) მიხედვით

პოპულაციები:	ზ უ რ გ ი			მ უ ც ე ლ ი		თ ა თ ე ბ ი	
	რუხი	რუხი- ნაცრი- სფერი	ბაცი რუხი	ბაცი	მუქი	ბაცი	მუქი
I. დასავლეთ საქართველოს ვაკის და მთისწინეთის	90, 31	5, 06	4, 63	81, 50	18, 50	91, 60	8, 40
II. აღმოსავლეთ საქართველოს ვაკის და მთისწინეთის	68, 29	7, 32	24, 39	95, 93	4, 07	99, 18	0, 82
III. მთის ტყეების	79, 80	7, 01	13, 19	86, 27	13, 73	94, 89	5, 11
IV. სამხრეთ საქართველოს მთიანეთის ველებისა და მდელოების	70, 75	14, 78	14, 47	80, 30	19, 70	85, 84	14, 16
V. დიდი და მცირე კავკასიონის მთამალაღის	80, 70	14, 13	5, 17	72, 63	27, 37	72, 79	27, 21

მორფების პროცენტული თანაფარდობა შკერდის  
 ლაქის მიხედვით ტყის თავის პოპულაციებში  
 მორგილეკსკაიას და ცქიფურიშვილის  
 (1989) მიხედვით

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

საქართველოში ტყის თავი პოლიმორფული სახეობაა. პოლიმორფიზმი სხვადასხვა თავისებურებაში ვლინდება, რომელთა შორის ერთ-ერთია სხეულის შეფერილობა. ზურგის ფერის მიხედვით ცხო-

ველები სამგვარია — რუხი, რუხი-ნაცრისფერი და ბაცი რუხი; მუცლისა და თათების მიხედვით კი ორგვარი — ბაცი და მუქი. მაგრამ ამ ვარიანტების პროცენტული თანაფარდობა პოპულაციებში განსხვავებულია (ცხრილი 17).

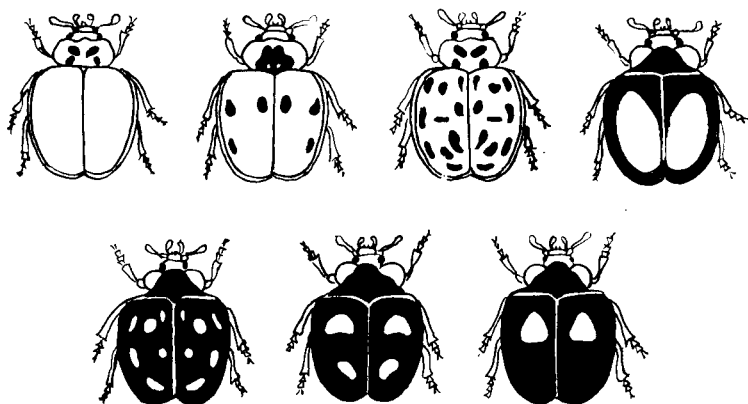
იგივე ითქმის მკერდის ლაქის შესახებ, რომელიც ტყის თავეს სხვადასხვაგვარად აქვს გამოხატული, ზოგიერთ ინდივიდში კი იგი საერთოდ არც კი შეიმჩნევა. აღნიშნული ვარიანტების პროცენტული წილი, იმისდა მიხედვით, თუ რომელ ზონაში ბინადრობს პოპულაცია, ცვალებადობს (ცხრილი 18).

პოლიმორფიზმის დისკრეტულ ვარიანტებს შორის ფენოტიპური განსხვავება სხვადასხვაგვარია. მაგრამ ცალკეული მორფები ხშირად იმდენად განსხვავდებიან პოპულაციის „ნორმალური ტიპისაგან“, რომ ზოგიერთ მათგანს შეცდომით დამოუკიდებელ სახეობასაც კი აკუთვნებენ. ასეთი შეცდომები იმ სისტემატიკოსებს მოხდით, რომლებიც სახეობების გამოყოფისას მარტოოდენ მორფოლოგიურ სტანდარტებს ეყარებიან. მაირის (1968) მონაცემებით, მხოლოდ ფრინველთა კლასში ცნობილია 100-ზე მეტი შემთხვევა, როდესაც მორფები აღწერილი იყო, როგორც დამოუკიდებელი სახეობები. იმავე ავტორის ცნობით, მოლუსკი *Liguus fasciatus* ფლორიდის შტატის ერთ-ერთ რაიონში ხანგრძლივი დროის მანძილზე ცნობილი იყო 8 ქვესახეობით, მეორეში კი ხუთით. როგორც შემდეგ გაირკვა, ეს „ქვესახეობები“ სხვა არაფერია, თუ არა შიგაპოპულაციური მორფები, რომლებიც ერთმანეთისაგან მორფოლოგიური ნიშნებით განსხვავდებიან.

ავსტრალიური ქორის ორ ფორმას — *Accipiter novachollandia*-ს (მკვეთრი თეთრი შეფერილობით) და *A.cynereus*-ს (ნაცრისფერი) დამოუკიდებელ სახეობებად თვლიდნენ მანამ, სანამ არ აღმოაჩინეს ბუდეები, ორივე შეფერილობის ბარტყებით. სან-დიეგოს (კალიფორნია) მახლობლად გავრცელებულია გველი — *Lampropeltis getulus*, რომელსაც ორი ტიპის მოხატულობა ახასიათებს — გასწვრივზოლიანი (იგი 1835 წლიდან ცნობილი იყო, როგორც *L.californica*) და რგოლიანი (1853 წ. აღწერეს, როგორც *L.boylii*). ამ საუკუნის 50-იან წლებში კლაუბერმა დაადგინა, რომ ეს ორი „სახეობა“ ფაქტიურად ერთი სახეობის ორი მორფაა; მან რგოლიანი დედლის შთამომავლობაში 44 რგოლიანი და 13 ზოლიანი ნაშიერი აღმოაჩინა, ხოლო ზოლიანი დედლის შთამომავლობაში — 52 ზოლიანი და 12 რგოლიანი ნაშიერი.

პოლიმორფიზმი შეგუებითი თავისებურებაა, თუმცა მასში ადაპტაციის ბუნება ყოველთვის აშკარად არაა გამოხატული. ასეთი „ინდიფერენტული“ თავისებურებებია ზოლების რაოდენობა ზოგიერთი მოლუსკის ნიჟარაზე, ლაქების რაოდენობა და ზომა ჭია-მაიების ელიტრებზე (ნახ.29), კუდისწინა ლაქების ფორმა ზოგიერთი თევზის

სხეულზე (სურ.30) და მრავალი სხვა. მაგრამ აბსოლუტურად ინდიფერენტული თავისებურებები, როგორც ჩანს, არ არსებობს. საქმე მხოლოდ ისაა, რომ პოპულაციისათვის ზოგიერთ ნიშანს უფრო მეტი მნიშვნელობა აქვს, ზოგს კი ნაკლები.

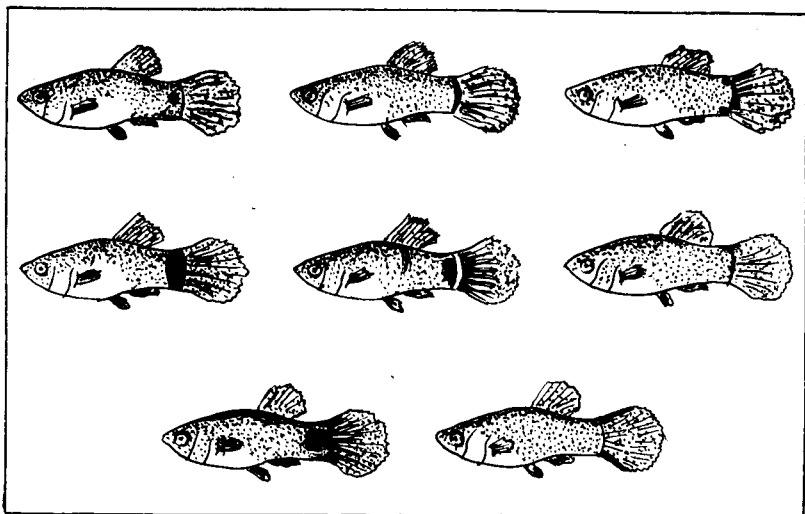


სურ.29. ჭია-მაიების შეფერილობის ტიპები; ლობჯანისკის (1964) მიხედვით

პოლიმორფიზმის შეგუებითი მნიშვნელობა მრავალი ფაქტით დასტურდება. შედარებით უკეთაა შესწავლილი შიგაპოპულაციური ცვალებადობა სუბსტრატის მიხედვით. ასე, ზღვის მოლუსკ *Littorina obtuseta*-ს ერთსა და იმავე პოპულაციაში გვხვდებით სხვადასხვა შეფერილობის მორფებს, რომლებიც განსხვავებულ სუბსტრატთან არიან დაკავშირებული: ბაცი ფერის ხრეშზე და კლდეებზე ყვითელი ფორმა ბინადრობს, მუქ ხრეშზე – მუქი წენგოსფერი ან ზოლიანი. კეინმა და შეპარდმა (1950) დაადგინეს მკაცრი კორელაცია ლოკოკინა *Capaea*-ს მორფებსა და მათ ადგილსამყოფელოებს შორის. სახელდობრ, უზოლო ყვითელი მორფა დაბალი ბალახით დაფარულ ცარცის ბორცვებთანაა დაკავშირებული, უზოლო მოწითალო – წიფლის ტყეებთან, ზოლიანი ყვითელი – ბუჩქნართან და ა.შ. თანაც მანძილი მორფებს შორის ხშირად რამდენიმე ათეულ მეტრს არ აღემატება.

აღნიშნული მორფების თავისებურებები მხოლოდ სუბსტრატთან კავშირში როდი გამოიხატება! როგორც გამოკვლევებმა ცხადყვეს, სხვადასხვა შეფერილობის ცხოველები გარემო ფაქტორებს სხვადასხვაგვარად ეგუებიან. მაგალითად, მოლუსკ *Capaea hortensis*-ის უზოლო ყვითელი ინდივიდები კარგად გრძნობენ თავს, როცა ტემპერატურა  $+20^{\circ}$ -ია, მაშინ როდესაც 5-ზოლიანი ინდივიდებისათვის

საკმარისია  $+17^{\circ}$ ; *C.nemoralis*-ის ყვითელი 3-ზოლიანი ინდივიდებში ამჯობინებენ  $+20^{\circ}\text{C}$ -ს, ხოლო წითელი 3-ზოლიანი ინდივიდები  $+14^{\circ}$ -ს. ასევე განსხვავებულია ჩამოთვლილ სახეობათა მორფების აქტივობა სხვადასხვა ტემპერატურის, ტენიანობის და განათების დროს.



ხურ.30. თევზ *Platypoecilus maculatus*-ის 8 მორფა კულის-წინა ლაქების მიხედვით; გორდონის (1947) მიხედვით

მოვიყვანოთ პოლიმორფიზმის შეგუებითი მნიშვნელობის კიდევ რამდენიმე მაგალითი: ჩვეულებრივ მექვიშას წითელი ზურგი და შავი მუცელი აქვს, მაგრამ პოპულაციაში ზოგჯერ ვხვდებით შავი ფერის ინდივიდებსაც, რომლებიც მაღალი ნაყოფიერებით ხასიათდებიან, თუმცა შედარებით ცუდად იტანენ ზამთარს. კლიმატური პირობების შესაბამისად პოპულაციაში შავი და ჭრელი მექვიშეების რაოდენობრივი თანაფარდობა განსხვავებულია. მაგალითად, ჩელია-ბინსკის ოლქში გაზაფხულზე ჭრელი ცხოველების რაოდენობა ოთხჯერ აღემატება შავებისას, შემოდგომაზე კი პირიქით – შავები სამჯერ მეტია ჭრელებზე (ნოვიკოვი, 1979).

სახლის თაგვებს შორის ორი ტიპის ინდივიდები გვხვდება – ნაცრისფერი გრძელკუდიანი და მოყვითალო მოკლკუდიანი. მათგან პირველი უფრო მდგრადი არიან ზოგიერთი დაავადების (მაგალითად, ტულარემიის) მიმართ, თუმცა შედარებით ძნელად ეგუებიან კლიმატის უარყოფით ცვლილებებს.

მეკვიშიების მსგავსად, ავსტრალიური ოპოსუმის პოპულაციებში, ტიპური შეფერილობის ცხოველებთან ერთად, ვხვდებით შავ ცხოველებსაც, რომლებიც უკეთ იტანენ სიცხეს და მაღალ ტენიანობას, თუმცა უფრო ძნელად ეგუებიან საკვების დეფიციტს. საინტერესოა ნიჩაბუხას — ჩვეულებრივი მყვარის მონათესავე სახეობის — პოლიმორფიზმი. ეს ცხოველი ქვირითს წყალში ყრის. დაბალი სიმჭიდროვის დროს გამოჩეკილი თავკომბალები ერთგვაროვანია. სამაგიეროდ მაღალი სიმჭიდროვისას წარმოიქმნება ორი დისკრეტული მორფა — შედარებით წვრილი და მრავალრიცხოვანი, რომელიც წყლის უხერხემლოებით და მცენარეული ნარჩენებით იკვებება და მსხვილი, მაგრამ მცირერიცხოვანი, რომელსაც კანიბალიზმი ახასიათებს. როგორც ირკვევა, ამ შემთხვევაში კანიბალიზმი შესაძლოა სასარგებლოც კი იყოს სახეობისათვის. ეს ვლინდება მაშინ, როდესაც წყალსატევებში, სადაც თავკომბალები ბინადრობენ, საკვები მცირდება და პოპულაცია დაღუპვის საშიშროების წინაშე დგება. ასეთ პირობებში მსხვილი ინდივიდები იწყებენ პატარა ინდივიდებით კვებას. როგორც წესი, შედეგი სახეობისათვის სასარგებლოა, რადგან გადარჩენილი ორგანიზმების ხარჯზე პოპულაცია იოლად აღადგენს ნორმალურ რიცხოვნობას.

პოლიმორფიზმის ადაპტურ ბუნებაზე მიუთითებს მდგრადი რასების უეცარი წარმოქმნაც. ეს ხდება გარემოს ამა თუ იმ ფაქტორის ძლიერი ზემოქმედების დროს, რაც ზოგჯერ ბრძოლის ეფექტურ საშუალებათა გამოყენებასთანაა დაკავშირებული. ლიტერატურაში აღწერილია სამხრეთ კალიფორნიაში ფარიანების ერთ-ერთ სახეობასთან (*Aspidiatius aurantii*) ბრძოლის შედეგები. საუკუნის დასაწყისში ეს სახეობა ცნობილი იყო, როგორც ლიმონის ნარგავების სერიოზული მავნებელი, რომლის წინააღმდეგ მიმართული ღონისძიებები პირველ ხანებში 100%-იან შედეგს იძლეოდა. მაგრამ შემდგომში ქ.კორონას ერთ-ერთ ბაღში აღმოაჩინეს მდგრადი რასა (მორფა), რომელიც ძველი მეთოდებით ბრძოლის მიუხედავად, მაინც მრავლდებოდა და ბოლოს ფართოდაც გავრცელდა.

**შიგაპოპულაციური ეკოლოგიური ჯგუფები.** პოლიმორფიზმის კიდევ ერთი გამოხატულებაა შიგაპოპულაციური ეკოლოგიური ჯგუფების არსებობა. მკვლევართა ნაწილი (გარიშინა, 1979; ზავადსკი, 1978; ნაუმოვი, 1962) ასეთი ჯგუფების რთულ სისტემას გვთავაზობს (ბიოტიპი, ეკოლემენტი, იზორეაგენტი, მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფი, პარცელა და სხვ.). სხვები პოპულაციის ერთადერთ შემადგენელ ერთეულად მიკროპოპულაციას მიიჩნევენ (შვარცი, 1969 და სხვ.). მოკლედ შევხვით ზოგიერთ მათგანს.

რუსი ბოტანიკოსის ზავადსკის (1968) განმარტებით, ეკოლემენტი პოპულაციის შედარებით მსხვილი ქვედანაყოფია, რომელსაც მოუკიდებლად არსებობის უნარი გააჩნია. უმეტეს შემთხვევაში

ეკოელემენტები ალოპათრული ან ნახევრადსიმპათრული ფორმებია; ისინი განსხვავდებიან ცხოვრების ნირით, გამრავლების ვადებით და სხვ.

ზავადსკის აზრით, მცენარეებში ეკოელემენტების წარმოშობის აუცილებელი პირობაა იზოლაცია (ბიოლოგიური, ფიზიოლოგიური, ან გენეტიკური). ბიოლოგიური იზოლაციის მაგალითია ყვავილობის განსხვავებული ვადები, რაც გამოირიცხავს ჯვარედინად დამტკვერვის შესაძლებლობას და ხელს უწყობს ე.წ. „ფენოლოგიური რასების“ წარმოქმნას. ასეთი რასები აღწერილია ესპარცეტის, შვრიის, კოკსაგიზის პოპულაციებში. ეკოელემენტების წარმოქმნა შესაძლებელია მაშინაც კი, როდესაც განსხვავება ყვავილობის ვადებში განისაზღვრება არა თუ დღეებით, არამედ საათებითაც კი. ეს ეხება, პირველ რიგში, ანემოფილურ მარცვლოვნებს, რომელთა ყვავილობა გრძელდება არაუმეტეს რამოდენიმე წუთისა.

მაირის (1968) მონაცემებით, აზიური მიკროლეპისი (*Microlepis leucocephalus*) ბირმიდან ცენტრალურ ჩინეთამდე მრავალრიცხოვან პოლიმორფულ პოპულაციას ქმნის, რომელთაგან თითოეული რამდენიმე ეკოელემენტს შეიცავს.

მორფოლოგიურად იდენტური ორგანიზმების დაჯგუფებები, რომლებიც, ამავე დროს, ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან ბიოლოგიური მანვენებლებით — განვითარების რიტმით, მოთხოვნილებით განათების, ტენიანობისა და სხვა ფაქტორების მიმართ, მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფების სახელწოდებითაა ცნობილი (ზავადსკი, 1968). ეკოელემენტებისაგან განსხვავებით, მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფები, როგორც წესი, სიმპათრიული ფორმებია. ზოგიერთ სახეობაში ისინი მკვეთრად არიან გამიჯნული მორფოლოგიურად, სხვებში — გარეგნული განსხვავება სუსტადაა გამოხატული. ზოგჯერ განსხვავება იმდენად აშკარაა, რომ მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფი დამოუკიდებელ სახეობასთანაა გაიგივებული. ამის არაერთი მაგალითია ცნობილი. ასე, შედარებით ადრეულ სარკვევებში აღწერილი *Chaenopodium viride* ფაქტიურად *C. album*-ის მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფია. რუსეთის რიგ რაიონებში კოკსაგიზის, ნაცარქათამას, ბაბუაწვერას და მრავალძარღვას პოპულაციები კარგად გამოხატული მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფებისაგან შედგებიან. მაგალითად, ნაცარქათამას. პეტერბურგის ოლქში 6 მორფო-ბიოლოგიურ ჯგუფს ქმნის, რომლებიც ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან ყვავილობის ვადებით, ვეგეტაციის ხანგრძლივობით, ზრდის დინამიკით და რიგი მორფოლოგიური ნიშნებით.

შვარცის (1980) შეხედულებით, პოპულაციის ერთადერთი ქვედანაყოფი მიკროპოპულაციაა, რომელსაც, პოპულაციისაგან განსხვავებით, არ შეუძლია არსებობა მეტნაკლებად ხანგრძლივი დროის მანძილზე. ამ ავტორის მონაცემებით, ტყის თაგვი შუა

რუსეთის ტყე-ვეღში 3 მიკროპოპულაციითაა წარმოდგენილი. ამათგან ერთი ბინადრობს ტყის კორომებში, მეორე — ნათესებში, მესამე კი წყალსატევების ნაპირებზე. ნათესებთან და წყალსატევებთან დაკავშირებული დასახლებები არ წარმოადგენენ დამოუკიდებელ პოპულაციებს, რადგან არ გააჩნიათ უნარი იარსებონ მეტნაკლებად ხანგრძლივი დროის მანძილზე. ნათესებში ისინი ისპობიან აგრო-ტექნიკური ღონისძიებების გამო, წყალსატევების ნაპირებზე კი წყალდიდობისა და ძლიერი ყინვების დროს. ეს დასახლებები ფაქტიურად არსებობენ ტყის კორომების ხარჯზე, სადაც საარსებო პირობები ბევრად უფრო სტაბილურია. მაგრამ არც კორომების ბინადარი წარმოადგენენ დამოუკიდებელ პოპულაციებს, რადგან მათი რიცხოვნობა დიდადაა დამოკიდებული ნათესებისა და წყალსატევების ნაპირების დასახლებებზე. ამრიგად, ეს სამი დასახლება უნდა განვიხილოთ როგორც ერთი პოპულაციის მიკროპოპულაციები, რომელთა არსებობა ერთმანეთის გარეშე შეუძლებელია.

როგორც რუსი ეკოლოგი გარიშინა (1979) აღნიშნავს, ბიოტიპი — უმდაბლესი შიგაპოპულაციური ერთეულია, რომელიც გენოტიპურად ერთგვაროვან ორგანიზმებს აერთიანებს. ბიოტიპში შედიან ინდივიდები, რომლებიც სხვა ბიოტიპებისაგან თუნდაც ერთი მუტაციით მაინც განსხვავდებიან. ბიოტიპებს ძირითადად მცენარეთა პოპულაციებში გამოყოფენ. ზოოლოგთა შორის გავრცელებული ანალოგიური ცნებაა პარცელა. ნაუმოვის (1963) განმარტებით, პარცელას შეადგენენ ის ორგანიზმები, რომელთაც ახასიათებთ ერთიანი წარმოშობა, ერთობლივი ცხოვრება, მსგავსი ჩვევები და „პირადი ნაცნობობაც“ კი. პარცელების არსებობა, როგორც წესი, რამდენიმე თვეს არ აღემატება. წლის გარკვეულ პერიოდში ისინი იშლებიან, რაც განაპირობებს პოპულაციის სტრუქტურის შესამჩნევ ცვლილებებს. პარცელების მაგალითებია მწერების დროებითი დასახლებანი ლეშზე ან ნაკელზე, დაფნიებისა და ციკლოპების დაჯგუფებები დროებით გუბურებში და ა.შ.

#### თ ა ვ ი 4. პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე

ოდუმის ცნობილი გამოთქმა, ბიოლოგია მაშინ იქცევა ეკოლოგიად, როდესაც ვაყენებთ კითხვას — რამდენი ან როგორი, სწორედ პოპულაციებს მიესადაგება, რადგან მათი როლი ეკოსისტემებში განისაზღვრება არა მხოლოდ იმით, თუ რომელ ორგანიზმებთან გვაქვს საქმე, არამედ იმითაც, თუ რა რაოდენობით არიან ისინი. პოპულაციის რიცხოვნობა — ესაა ინდივიდების საერთო რაოდენობა მოცემულ ტერიტორიაზე.

რიცხოვნობა უფრო კონკრეტულ ხასიათს ღებულობს, როდესაც

იგი სივრცის ერთეულშია გამოხატული. ასეთ შემთხვევაში შეგვიძლია ვიმსჯელოთ პოპულაციის სიმჭიდროვის შესახებ. სიმჭიდროვეს გამოხატავენ ორგანიზმთა რაოდენობით (ან ბიომასით) ფართის (ან მოცულობის) ერთეულზე (მაგალითად, 200 ხე 1 ჰა-ზე, 1 გრ. წყალმცენარე 1 მ<sup>3</sup> წყალში, 200 კგ. თევზი წყლის ზედაპირის 1 ჰა-ზე და ა.შ.).

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

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

როდესაც პოპულაციას შედარებით მცირე ტერიტორია უჭირავს, მისი რიცხოვნობის დადგენა არ არის რთული. მაგრამ ვრცელ ტერიტორიაზე, მეტადრე არაერთგვაროვან ლანდშაფტის პირობებში, რიცხოვნობის განსაზღვრა ხშირად სერიოზულ სიძნელეებთანაა დაკავშირებული. მიუხედავად ამისა, ლიტერატურაში არაერთი საინტერესო მონაცემია დაგროვილი ცხოველთა სხვადასხვა სახეობის რიცხოვნობის შესახებ. ასე, ფიშერის და ვივერსის (1944) მიხედვით, ოლუსას (*Sula bassana*) რიცხოვნობამ მისი არეალის ფარგლებში (ჩრდილოეთ ატლანტის ნაპირები ევროპასა და ამერიკაში) ერთი საუკუნის მანძილზე საგულისხმო ცვლილებები განიცადა: 1934 წელს იგი შეადგენდა დაახლოებით 334 ათასს, 60 წლის შემდეგ ეს მაჩვენებელი 3-ჯერ შემცირდა, ხოლო შემდგომში, 45 წლის მანძილზე, გაიზარდა მხოლოდ 1,5-ჯერ (165000 ± 9500). ანტილოპას პოპულაციის რიცხოვნობა 1949 წელს კალიფორნიის, ნევადის, არიზონისა და ოჰაიოს შტატების შესაყარზე 30 ათასს უახლოვდებოდა (სპრინგერი, 1950), ხოლო კოკონების პოპულაციისა ევროპაში (1960 წლის მონაცემებით) – 87 ათასს (გოეთე, 1961).

ქვემოთ მოტანილია ძუძუმწოვრების ზოგიერთი სახეობის რიცხოვნობისა და ბიომასის მაჩვენებლები რუსეთის ტერიტორიაზე. ეს მონაცემები ასახავენ იმ კვლევის შედეგებს, რომელიც ჩვენში 60-70-იან წლებში ტარდებოდა ცხოველთა სამეურნეო ათვისების

ოპტიმალარი ნორმების დადგენის მიზნით. როგორც ჩანს, დაცვას დაქვემდებარებულ ტერიტორიებზე გარეული ჩლიქოსნების ბიომასა ბევრად უფრო მაღალია, ვიდრე დაუცველზე; მინიმალური ბიომასით ხასიათდებიან ნახევრადუდაბნოები, მაქსიმალურით — შერეული ტყეები (ცხრილი 19).

ცხენ-ირემის ბიომასა რუსეთის პირობებში არ განიცდის შესამჩნევ ტერიტორიულ ცვალებადობას, მაქსიმალური მაჩვენებლების ზონაში (ტაიგა) იგი მხოლოდ 1,7-ჯერ სჭარბობს მინიმალური-სას (ველები, ცხრილი 20).

ც ხ რ ი ლ ი 19

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

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

21-ე ცხრილში მოტანილი მონაცემები გვიჩვენებენ, რომ სანადირო ცხოველების რიცხოვნობა სხვადასხვაგვარად იცვლება დროში. ერთი წლის მანძილზე შედარებით მკვეთრად შემცირდა ჩრდილოეთის ირმის რიცხოვნობა (2,5-ჯერ). ამავე დროს გაიზარდა ველის მელას (თითქმის 3-ჯერ), შველის (1,35-ჯერ) და გარეული ღორის (თითქმის 1,5-ჯერ) რიცხოვნობა. ყველა დანარჩენი სახეობის რიცხოვნობა კი თითქმის იმავე დონეზე დარჩა.

22-ე ცხრილი ცხადყოფს, რომ სხვადასხვა სახეობის ფრინველის რიცხოვნობა და ბიომასა მდ. ობის ჭალებში განსხვავებულია. მაქსიმალური მაჩვენებლებით ხასიათდება ბოლოსადგისა იხვი, რომლის რიცხოვნობა 76-ჯერ, ხოლო ბიომასა 80-ჯერ სჭარბობს

ცხენ-ირემის სიმჭიდროვე 1000 კა-ზე რსფსრ-ს ევროპულ ნაწილში  
(1964-68 წწ)

ღობრინსკის (1975) მიხედვით

ბუნებრივი ზონები	დასავლეთის რაიონები	აღმოსავლეთის რაიონები	საშუალო
კელები	1,9	1,5	1,7
ტყე-ველი	3,7	1,3	2,5
ფოთლოვანი ტყეები	1,4	3,6	2,5
შერეული ტყეები	1,1	2,8	1,9
ტაიგა	1,9	4,0	2,9

მინიმალური მაჩვენებლების მქონე ისეთ სახეობას, როგორც რუხი იხვია.

ბორჯომის ხეობაში მობინადრე მურა ბაყაყი, ჩვეულებრივი და მწვანე გომბეშოები და კავკასიური ჯვრიანა ხშირად ერთსა და იმავე ბიოტოპს იკავებენ. მაგრამ ამ სახეობათა რიცხოვნობა, როგორც წესი, მკვეთრად განსხვავდება ერთმანეთისაგან და მათი შეფარდება ასე გამოიხატება: 10:7:3:1. იგივე შეიძლება ითქვას თბილისის მიდამოებში მობინადრე ტრიტონებზეც: ჩვეულებრივი ტრიტონის მიკროპოპულაციები მოიცავენ რამდენიმე ასეულიდან 1500-მდე ცხოველს, მცირეაზიურ ტრიტონის რიცხოვნობა 3-10-ჯერ ნაკლებია, მაშინ როდესაც სავარცხლიანი ტრიტონის რიცხოვნობა რამდენიმე ათეულს არ აღემატება (თარხნიშვილი, 1985; თარხნიშვილი, ბახტაძე, 1988). ტრიტონების მიკროპოპულაციათა განსხვავებულ რიცხოვნობას ავტორები ხსნიან ინდივიდუალური განვითარების ადრეულ სტადიებზე მათი გადარჩენის განსხვავებული უნარით. როგორც ირკვევა, სავარცხლიანი ტრიტონის ქვირითი და ემბრიონები უფრო ადვილად იღუპებიან, ვიდრე სხვა სახეობებისა.

პოპულაციების როცხოვნობის განსხვავება კარგად იყო ნაჩვენები მუსხელიშვილის (1970, 1974) მიერ გრძელვება სცინკის (*Eumeces schneideri*) მაგალითზე. ამ სახეობის პოპულაციათა რიცხოვნობა შუა აზიაში და ამიერკავკასიის სამხრეთ ნაწილში მეტად მაღალია, საქართველოს ცალკეულ რაიონებში კი პოპულაციები მხოლოდ ერთეული ინდივიდებისაგან შედგება. ამასთან დადგენილია, რომ დაბალი სიმჭიდროვე ჩვენს პირობებში არაა დაკავშირებული

ანთროპოგენულ ზემოქმედებასთან. საინტერესო სურათს იძლევა კავკასიური ხვლიკი ყაზბეგის მიდამოებში. პოპულაცია, რომელსაც დასავლეთი ფერდობები უკავია, ბევრად უფრო მრავალრიცხოვანია აღმოსავლეთ ფერდობებზე მობინადრე პოპულაციასთან შედარებით.

ც ხ რ ი ლ ი 21

სანადირო ცხოველთა რიცხოვნობა (ათასებში) რსფსრ-ს კვრაძულ ნაწილში  
დობრინსკის (1975) მიხედვით

ს ა ხ ე ო ბ ე ბ ი	1967 წ.	1968 წ.
ცხენ-ირემი	264,7	260,1
შეელი	17,6	23,2
ჩრდილოეთის ირემი	21,9	10,0
გარეული ღორი	11,9	17,5
მგელი	2,4	2,5
ჩვეულებრივი მელა	243,2	239,9
ველის მელა	2,2	6,5
კვერნა	55,9	52,4
ყარყუმი	248,7	242,4
ღეღოფაღა	820,0	700,0
სამურაკი	0,9	0,9
ფოცხვერი	8,7	10,6
კურღელი	1852,0	1668,3
ციყვი	2720,0	2878,0

საქართველოში გიურზას სიმჭიდროვე მისი არეალის ფარგლებში შეადგენს დაახლოებით 4 ეგზემპლარს 100 ჰა-ზე, ცხვირქოსანი გველგესლასი კი 2-3 ეგზემპლარს 1 ჰა-ზე.

ერთი და იგივე სახეობის რიცხოვნობა განსხვავებულ ეკოლოგიურ პირობებში შესაძლოა მკვეთრად იცვლებოდეს. ამის კარგი მაგალითია იტალიური კალია, რომელიც საქართველოში ფართოდაა გავრცელებული და მაღალი ეკოლოგიური პლასტიურობით ხასიათდება. აბაშიძის (1973) მონაცემებით, ამ სახეობის წარმომადგენელთა სიმჭიდროვე ავშნიან-მარცვლოვნიან ნახევრადუდაბნოებში 4-5/მ<sup>2</sup>-ს შეადგენს, ავშნიან ნახევრადუდაბნოებში - 6-8/მ<sup>2</sup>, ჭალის ტყეებში - 1-2/მ<sup>2</sup>-ს. კულტურულ ბიოცენოზებში იტალიური კალიის რიცხოვნობა ძალზე დაბალია; გამოწვევისაა მხოლოდ იონჯის

სათესები, სადაც მისი სიმჭიდროვე 0,2-0,4/მ<sup>2</sup>-ს უახლოვდება. კულტურულ ბიოცენოზებში მავნებლის რიცხოვნობის მკვეთრი ზრდა მხოლოდ მასობრივი გამრავლების წლებში აღინიშნება, როდესაც ადგილი აქვს მეზობელი ბიოცენოზებიდან ამ ცხოველთა ინტენსიურ მიგრაციას.

ც ხ რ ი ლ ი 22

ტყარავი ფრინველების რიცხოვნობა და ბიომასა მღ. ობის ჭალებში  
ლაბრინსკის (1975) მიხედვით

სახეობები	ფრინველთა რაოდენობა		რაოდენობა 1 კმ <sup>2</sup> -ზე	ბიომასა, კგ/კმ <sup>2</sup>	
	სულ	%		სულ	%
ბოლოსადგისა იხვი	143	32,5	3,08	3,01	24,0
თეთრშუბლა იხვი	7,7	17,7	2,10	1,56	12,3
წითელთავა ყურყუმელა	34	7,7	0,90	0,72	5,7
შავი ყურყუმელა	23	5,2	0,61	0,50	4,0
რუხი ღერღეტი	16	3,6	0,43	1,11	8,1
მყივეანი გედი	13	2,9	0,35	3,00	23,4
თეთრშუბლა ღერღეტი	10	2,3	0,27	0,50	4,0
განიერნისკარტა იხვი	8	1,8	0,20	0,12	0,9
შავი გარიელი	8	1,8	0,20	0,22	1,8
დიდი კოკონა	7	1,5	0,19	0,08	0,6
პატარა ბატახინი	6	1,4	0,16	0,02	0,1
შაკყელა ღორიხვა	4	0,9	0,11	0,30	2,4
გარეული იხვი	3	0,7	0,08	0,08	0,6
რუხი იხვი	2	0,5	0,05	0,04	0,3

როგორი ერთგვაროვანიც არ უნდა იყოს პოპულაციის მიერ დაკავებული სივრცე, მისი შემადგენელი ინდივიდები აქ მაინც არათანაბრად არიან განაწილებული, სივრცის ნაწილი სახეობის მიერ თითქმის აუთვისებელი რჩება. ამის შესაბამისად, არჩევენ პოპულაციის საშუალო და ეკოლოგიურ (ანუ სპეციფიკურ) სიმჭიდროვეს. საშუალო სიმჭიდროვე დგინდება ინდივიდთა საერთო რაოდენობიდან პოპულაციის მთელი არეალის ფარგლებში, ეკოლოგიური კი — ინდივიდთა რაოდენობიდან მაქსიმალურად ათვისებული სივრცის ფარგლებში. სპეციფიკური სიმჭიდროვე ბევრად ადემატება საშუალოს. ცნობილია, რომ მსოფლიო ოკეანეში პლანქტონის ქვედა ზღვარი

დაახლოვებით 350 მ-ის სიღრმეზეა, მისი ძირითადი მასა კი თავმოყრილია ზედა 100-150 მ-იან შრეში. თუმცა ფიტოპლანქტონი აქაც არაა თანაბრად განაწილებული: ზედა 10-15 მ-ის შრეში მისი საერთო მასა რამდენჯერმე მეტია, ვიდრე ქვედა შრეში.

ალბერტის ნაციონალურ პარკში (აფრიკა) ძუძუმწოვრების მრავალი სახეობა ბინადრობს. მათი საარსებო პირობები აქ განსხვავებულია, ამიტომ ცხოველები უპირატესობას მხოლოდ ცალკეულ ბიოტოპებს ანიჭებენ, მაგალითად, სპილო და წყლის თხა — სავანას, კამეჩი — მდელოს და ა.შ. ამის შესაბამისად ძუძუმწოვრების საშუალო და ეკოლოგიური სიმჭიდროვე ნაციონალურ პარკში განსხვავებულია (ცხრილი 23).

ც ხ რ ი ლ ი 23

ძუძუმწოვრების სხვადასხვა სახეობის სიმჭიდროვე (ინდივიდთა რაოდენობა კმ<sup>2</sup>-ზე) ალბერტის ნაციონალურ პარკში ოლუმის (1975) მიხედვით

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

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

24-ე ცხრილში მოტანილია საქართველოში მურა დათვის რიცხოვნობის მაჩვენებლები. როგორც ჩანს, სხვადასხვა რაიონში დათვის საერთო რიცხოვნობა მეტად ნაირგვარია, საშუალო სიმჭიდ-

მურა ღათვის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე საქართველოს ზოგიერთ რაიონში  
არაბულის (1987) მიხედვით

რაიონები	საშუალო სიმჭიდროვე სამონადირეო სავარგუ- ლებში (1000 ჰა-ზე)	საერთო რაოდენობა არეალის ფარგლებში
სოხუმის	2,7	117
გურღმის	2	78
წაღენჯიხის	3,3	38
ღვინგორის	3	51
ცხინვალის	1,5	31
ღუშეთის	3	147
ახმეტის	3,5	132
ყვარლის	1,5	37
შუახევის	3,3	28
ზუღს	2,7	20
კანის	3,3	30
მაიაკოვსკის	1,5	33
წითელწყაროს	1	10

როვე კი 1-დან 3,5-მდე მერყეობს.

აფხაზეთის სამონადირეო სავარგულებში გარეული ღორის საშუალო სიმჭიდროვე ყოველ 1000 ჰა-ზე რამდენიმე ინდივიდს არ აღემატება (ოჩამჩირის რაიონში იგი შეადგენს 1,5-ს, გურღმის რაიონში - 0,7-ს, აღმოსავლეთ გუმისთის ხეობაში - 6-ს, დასავლეთ გუმისთის ხეობაში - 1,4-ს და ა.შ.). ამავე რაიონებში შეელის საშუალო სიმჭიდროვე უფრო მაღალია, ვიდრე გარეული ღორისა; ოჩამჩირის რაიონის სამონადირეო სავარგულებში იგი შეადგენს 6,2-ს, გურღმის რაიონში - 3-ს, სოხუმის რაიონში - 3,5-ს, გუდაუთის რაიონში - 4,1-ს და ა.შ. (არაბული, 1972).

ბოლო წლების ბიოცენოლოგიურმა გამოკვლევებმა გამოავლინეს ცხოველთა მასის, რიცხოვნობისა და ტროფიკული მანქანების ურთიერთდამოკიდებულების კანონზომიერება. იმისდა მიხედვით, თუ როგორია ბიოცენოზში სახეობის როლი, ანუ რომელ ტროფიკულ ჯგუფს განეკუთვნება იგი, მისი პოპულაციის სიმჭიდროვე განსხვავებულია. ამის საილუსტრაციოდ ოდუმს (1975) მოყავს ძუძუმწოვრების

რამდენიმე სახეობა, რომლებიც 4 ტროფიკულ ჯგუფს მიეკუთვნებიან და, შესაბამისად, სხვადასხვა სიმჭიდროვით ხასიათდებიან. როგორც ავტორი აღნიშნავს, ეს სახეობები ოპტიმალურ პირობებში ბინადრობენ, ე.ი. აქ ადამიანის ან სხვა გარეშე ფაქტორის ზემოქმედება მინიმალურია.

ც ხ რ ი ლ ი 25

ძუძუმწოვრების სხვადასხვა სახეობის სიმჭიდროვე ბიომასაში ოლუმის (1975) მიხედვით, ცელილებით

კვების სპეციფიკა	სახეობები	ბიომასა, კგ/ჰა	
ზოოფაგები	სტენოფაგები	დედოფალა	0,0008 - 0,006
		აფთარი	0,003 - 0,03
		პუმა	0,007 - 0,02
	ეკრიფაგები	მყრალა	0,008 - 0,4
	მელა	0,03 - 0,08	
	რუხი დათვი	0,2 - 1,0	
ფიტოფაგები	მარცვლით და ნაყოფით მკვებავნი	მექვიშია	0,5 - 4,5
		ბურუნდუკი	0,6 - 7,5
		ციყვი	1,5 - 6,5
	ფოთლით მკვებავნი	მემინდვრია	0,7 - 11,5
	ზაზუნა	1,5 - 50	
	შველი	1,2 - 12	

25-ე ცხრილიდან ჩანს, რომ ზოოფაგებს შორის სტენოფაგი ცხოველების პოპულაციათა ბიომასა მერყეობს 0,0008-დან 0,02 კგ/ჰა-მდე, ხოლო ეკრიფაგებისა 0,008-დან 1,0-მდე; მარცვლით ან ნაყოფით მკვებავი ძუძუმწოვრების ბიომასა შეადგენს 0,5-7,5-ს, ხოლო ფოთლებით მკვებავი ძუძუმწოვრებისა - 0,7-50 კგ/ჰა-ს. როგორც ვხედავთ, რაც უფრო დაბალია ტროფიკული დონე, მით მეტია პოპულაციის სიმჭიდროვე.

აღწერილ შემთხვევაში აშკარად ვლინდება კავშირი ცხოველის ზომასა და პოპულაციის სიმჭიდროვეს შორის. მაგალითად, მტაცებელი სტენოფაგებიდან, დედოფალას ბიომასა მერყეობს 0,0008-დან 0,006-მდე, პუმასი - 0,007-0,02 კგ/ჰა-მდე; მტაცებელ ეკრიფაგებიდან მყრალას ბიომასაა 0,008-0,4, რუხი დათვისა კი - 0,2-1 კგ/ჰა; ფიტოფაგებიდან I ჯგუფის წარმომადგენელთა შორის მექვი-

შიას ბიომასა მერყეობს 0,5-დან 4-მდე, ციყვისა - 1,5-დან 7-მდე, ხოლო II ჯგუფის წარმომადგენელთა შორის მემინდვრიას ბიომასაა 0,7-12, შველისა - 2-12 კგ/ჰა. ამგვარად, თითოეულ ტროფიკულ ჯგუფში მსხვილი ცხოველები მცირე ზომის ცხოველებთან შედარებით უმრავლეს შემთხვევაში მაღალი ბიომასით ხასიათდებიან.

როგორც უკვე ითქვა, პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე ყოველთვის არ ემთხვევა ერთმანეთს, ზოგჯერ კი რიცხოვნობის მომატებას ან დაკლებას ბიომასის საწინააღმდეგო ცვლილებები ახლავს. წლის გარკვეულ დროს ახლადდაბადებულთა ხარჯზე პოპულაციის რიცხოვნობა შესაძლოა მეტად მაღალი იყოს. შემდეგ, დროთა განმავლობაში, რიცხოვნობა თანდათან კლებულობს. მაგრამ, რადგან გადარჩენილი ინდივიდების მასა მათ ზრდასთან ერთად იზრდება, პოპულაციის საერთო ბიომასაც შესამჩნევად მატულობს და კიდევ აჭარბებს პირვანდელს. რიცხოვნობისა და ბიომასის ამგვარი ურთიერთობის საილუსტრაციოდ მოგვყავს რიკერისა ფორესტერის (1948) მონაცემები ნერკის პოპულაციის შესახებ, რომელიც ბრიტანეთის კოლუმბიის ერთ-ერთ შტატში ბინადრობს (ცხრილი 26). ეს თევზი მდინარეებში მრავლდება, ლიფსიტები აპრილში ტბებში მიგრირებენ, აქ აღწევენ სქესობრივ სიმწიფეს, შემდეგ კი კვლავ მდინარეებს უბრუნდებიან.

ც ხ რ ი ლ ი 26

ნერკის პოპულაციის რიცხოვნობისა და ბიომასის ურთიერთდამოკიდებულება; ოლუმის (1975) მიხედვით, რიკერისა და ფორესტერის (1948) მონაცემებით

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

როგორც ცხრილიდან ჩანს, მაისში ნერკის პოპულაციის რიცხოვნობა საკმაოდ მაღალია, ოქტომბრისათვის იგი კლებულობს 8-ჯერ, აპრილისათვის კი კიდევ ორჯერ. ნერკა ამ დროის მანძილზე იზრდება, ამიტომ პოპულაციის ბიომასა ოქტომბრისათვის არამც თუ მცირდება, არამედ 3,3-ჯერ მატულობს. თუ ბიომასის მაჩვენებლებს თვეების მიხედვით გავყოფთ თევზის რაოდენობის მაჩვენებლებზე,

შეგვიძლია დავადგინოთ ნერკის საშუალო წონის ცვლილება წლის მანძილზე. როგორც ჩანს, მაისში იგი უახლოვდება 0,25 კგ-ს, ოქტომბერში – 6,6-ს, ხოლო აპრილში – 8 კგ-ს.

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

26-ე ცხრილიდან შეგვიძლია გამოვიანგარიშოთ შეფარდებითი რიცხოვნობის მაჩვენებელი, რომელიც გამოხატავს პოპულაციის მატებას ან კლებას დროში. როგორც ჩანს, ნერკის პოპულაციის შეფარდებითი რიცხოვნობა 11 თვის მანძილზე უარყოფით ცვლილებებს განიცდიდა; 6 თვეში რიცხოვნობა შემცირდა 87,5%-ით, შემდეგი 5 თვის მანძილზე – კიდევ 50%-ით.

შეფარდებითი რიცხოვნობის მაჩვენებელს განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს პოპულაციების შედარებისას, მეტადრე მაშინ, როდესაც ისინი ერთი მიმართულებით იცვლებიან. აბსოლუტური ციფრების გამოყენებით ძნელია იმის დადგენა, თუ რომელი პოპულაცია განიცდის უფრო ინტენსიურ ცვლილებას. მაგალითისათვის მოგვყავს 3 აბსტრაქტული პოპულაცია, რომელთა რიცხოვნობა ერთი და იმავე დროის მანძილზე სხვადასხვაგვარად შეიცვალა; სახელდობრ, I პოპულაციისა – დაახლოებით 1500-დან 1800-მდე, II პოპულაციისა – 2100-დან 2300-მდე, III პოპულაციისა – 3000-დან 3500-მდე.

ელემენტარული გადაანგარიშება გვიჩვენებს, რომ I პოპულაციის ნამატი შეადგენს 20%-ს, II პოპულაციისა – 9,5%-ს, ხოლო III პოპულაციისა 17%-ს.

#### 4.1. რიცხოვნობის დადგენის ზოგიერთი მეთოდი

იმის მიხედვით, თუ რომელ ორგანიზმებს ვიკვლევთ და როგორ გარემოში ბინადრობენ ისინი, პოპულაციების რიცხოვნობისა და სიმჭიდროვის დადგენა სხვადასხვა მეთოდით ხდება. ქვემოთ მოგვყავს ზოგიერთი მათგანის აღწერა:

## ა. უშუალო ათვლის მეთოდი.

რიცხოვნობის აღრიცხვის ეს მეთოდი გამოიყენება იმ შემთხვევაში, როდესაც საკმე გვაქვს მეტნაკლებად ღია ტერიტორიაზე მობინადრე შედარებით მცირერიცხოვანი და დიდი ზომის ორგანიზმებთან. როდესაც დრო შეზღუდულია, ხოლო ტერიტორია ვრცელი, იყენებენ თვითმფრინავს, ვერტმფრენს, მიმართავენ აეროფოტოგრაფირებას.

მცენარეების, ძუძუმწოვრებისა და ფრინველების აღრიცხვისათვის ფართოდ გამოიყენება მარშრუტული მეთოდი, რომელიც იმაში მდგომარეობს, რომ შესასწავლი ობიექტების აღრიცხვა წარმოებს გარკვეული სიგრძისა და სიგანის სამარშრუტო ზოლზე. აი, როგორაა აღწერილი ირმის რიცხოვნობის დადგენის მიზნით 1976 წ. თებერვალ-მარტში ჩატარებული სამუშაოები ბორჯომის სახელმწიფო ნაკრძალში: ნაკრძალისა და მისი მიმდებარე ტერიტორიაზე შერჩეული იყო დაახლოებით 176 კმ სიგრძისა და 0,5 კმ სიგანის სამარშრუტო ზოლი, რომელზეც 12 დღის მანძილზე სწარმოებდა ირმის აღრიცხვა ნაკვალევისა და უშუალოდ დანახული ცხოველების მიხედვით. აღმოჩნდა, რომ შედარებით ინტენსიურად დასახლებული ტერიტორიის ყოველ 1000 ჰა-ზე 8-12 ირემი ბინადრობს (ეკოლოგიური სიმჭიდროვე), ნაკლებად დასახლებული ტერიტორიის იგივე ფართზე კი 4-6 ირემი (საშუალო სიმჭიდროვე). ირმის საერთო რაოდენობა მთელ ნაკრძალში და მის მიმდებარე ტერიტორიაზე დაახლოებით 200-ია (არაბული, 1980).

მარშრუტული მეთოდით კვლევის შედეგად აბასთუმნის მიდამოებში ყოველ 1 კმ-იან ზოლზე რეგისტრირებული იყო 29 კლდის ხვლიკი, ატენის ხეობაში - 26, მლეთაში - 40, მესტიაში - 17, ბორჯომში - 29, ახალქალაქში - 27 (დარევესკი, 1967).

## ბ. ნიშანდების მეთოდი პეტერსენის მიხედვით

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

თუ პოპულაციის რიცხოვნობას აღვნიშნავთ  $N$ -ით, ნიშანდებული ორგანიზმებისას -  $a$ -თი, ხელმეორედ დაჭერილი ორგანიზმების რაოდენობას -  $b$ -თი, რომელშიც დანიშნული აღმოჩნდა  $c$  ინდივიდი,

შეგვიძლია შევადგინოთ განტოლება:

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

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

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

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

### გ. შემთხვევითი ნაკვეთების მეთოდი

ეს მეთოდი გამოიყენება ნაკლებად მოძრავი ან უძრავი ორგანიზმების (მაგალითად, მცენარეების) რიცხოვნობის და სიმჭიდროვის დასადგენად. ამისათვის საკვლევ ტერიტორიაზე გამოყოფენ რამოდენიმე ნაკვეთს და ანგარიშობენ ორგანიზმთა რაოდენობას ფართის ერთეულზე. ხე-მცენარეების შემთხვევაში, მეტადრე როდესაც ისინი მეჩხერად არიან განლაგებული, გამოყოფენ შედარებით დიდ ნაკვეთებს; ბალახოვანი მცენარეების აღრიცხვისას კი ბევრად უფრო მცირეს. ცხადია, რომ ნაკვეთების შერჩევა შემთხვევითობის პრინციპს უნდა ემყარებოდეს.

შემთხვევითი ნაკვეთების მეთოდის გამოყენებით დადგენილია, რომ საქართველოში ფართოდ გავრცელებული ხმელეთის მოლუსკის — *Helicella derbentina*-ს სიმჭიდროვე მისთვის ტიპობრივ ბიოტოპებში მეტად მაღალია. მაგალითად, შირაქ-ელდარის ველებზე იგი აღწევს საშუალოდ 218 ეგზემპლარს  $1\text{მ}^2$ -ზე (ლექავა, 1968).

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

### დ. სინჯების მეთოდი

მეთოდი წარმატებით გამოიყენება როგორც ხმელეთის, ისე ზღვისა და მტკნარი წყლების მობინადრეთა რიცხოვნობის დასადგენად. ბალახოვან მცენარეებზე გავრცელებული მწერებისა და სხვა

ფეხსახსრიანთა მოსაგროვებლად ენტომოლოგები დიდი ხანია იყენებენ მწერსაჭერ ბადეს. შედარებით ახლო წარსულში გამოიყენებოდა აგრეთვე ე.წ. სელექტორი, რომელიც საშუალებას იძლევა მასალა აღირიცხოს იარუსების მიხედვით. მწერსაჭერი ბადის ნაკლი ისაა, რომ მისი ხმარებისას მასალის ნაწილი იკარგება, ამის გარდა მისი გამოყენება წვიმის ან ძლიერი ქარის დროს თითქმის შეუძლებელია.

მდელოს ფაუნის შესწავლისას საკვლევ ფართობზე გამოყოფენ კვადრატებს. მათი სიდიდე დამოკიდებულია ცხოველის ზომაზე: შედარებით დიდი ცხოველებისათვის ფართი შესაძლოა შეადგენდეს 20–25 მ<sup>2</sup>-ს, მცირე ზომის ცხოველების შესწავლისას კი ბევრად ნაკლებს. თითოეულ კვადრატში ბალახი იმკება და ნიადაგის ზედა ფენასთან ერთად ისინჯება. სხვადასხვა კვადრატისათვის მიღებული მონაცემების მიხედვით ანგარიშობენ პოპულაციის საშუალო სიმჭიდროვეს.

ხეებზე მცხოვრები ფეხსახსრიანების აღრიცხვა ტოტების ჩამობერტყვით ხდება. ცხადია, ფრთიანი ფორმებისათვის, ისევე, როგორც იმ სახეობების წარმომადგენლებისათვის, რომლებიც მერქანში ან ხის ფულურში ბინადრობენ, ეს მეთოდი მიუღებელია. ამ მეთოდით მუშაობისას მკვლევარი უნდა ცდილობდეს მაქსიმალურად ერთგვაროვანი სინჯების აღებას, რისთვისაც უნდა გაითვალისწინოს ხის ასაკი, ფიზიოლოგიური მდგომარეობა, ტოტების განლაგება, მოჭრილი ტოტების წონა და სხვა.

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

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

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, იმისდა მიხედვით, თუ რომელ ორგანიზმებთან გვაქვს საქმე და როგორ პირობებში ბინადრობენ ისინი, კვლევის მეთოდები შესაძლოა განსხვავებული იყოს. ეს ეხება არა მხოლოდ სხვადასხვა ტაქსონს, არამედ ერთი და იმავე ტაქსონის წარმომადგენლებსაც განსხვავებულ გარემოში. ცხადია, მკვლევარები ამას უნდა ითვალისწინებდნენ, რათა პოპულაციური მახასიათებლები მაქსიმალური სიზუსტითა და ობიექტურობით იქნეს ასახული.

## თავი 5. პოპულაციის დინამიკა

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

მასობრივ გამრავლებას, როგორც წესი, თან სდევს რიცხოვნობის მკვეთრი შემცირება. ჩვეულებრივ, ამას უარყოფითი შედეგი არ ახლავს, რადგან შესაფერის მომენტში პოპულაციის რიცხოვნობა კვლავ ნორმას უბრუნდება. მაგრამ ზოგჯერ იქმნება სიტუაცია, როდესაც პოპულაციის ოპტიმალური რიცხოვნობის აღდგენა პრაქტიკულად შეუძლებელია. ხშირ შემთხვევაში ეს განპირობებულია დემოგრაფიული სტრუქტურის დარღვევით, რასაც შესაძლოა პოპულაციის დაღუპვა მოყვეს.

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

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

ბუნებრივი პოპულაციების შემთხვევაში საქმე მნიშვნელოვნად რთულდება, რადგან მათ დინამიკას მრავალი რამ განაპირობებს. ესენია, ერთი მხრივ, კანონზომიერი მოვლენები, რომლებიც წლის თუ დღეღამის მანძილზე რეგულარულად მეორდება, ხოლო მეორე მხრივ, შემთხვევითი მოვლენები, რომელთა წინასწარ გათვალისწი-

ნება გარკვეულ სიძნელეებთანაა დაკავშირებული. ცხადია, ამ უკანასკნელთა როლის დადგენა პოპულაციის ცხოვრებაში შეუძლებელია. მიუხედავად ამისა, თანამედროვე ეკოლოგიამ მრავალი წამყვანი ფაქტორი გამოავლინა, რომლებიც პოპულაციის დინამიკის ზოგად სურათს განსაზღვრავენ.

### 5.1. პოპულაციის რიცხოვნობის განსაზღვრელი ფაქტორები

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

თეორიულად, ნებისმიერ პოპულაციას, თუ იგი არაა შეზღუდული გარემო ფაქტორების უარყოფითი ზემოქმედებით, რიცხოვნობის განუსაზღვრელი ზრდის უნარი აქვს. როგორც აღნიშნავდა დარვინი (1952), „ყველა ორგანიზმი ბუნებრივად იმდენად სწრაფად მრავლდება, რომ მოსპობის ფაქტორი რომ არ მოქმედებდეს, ერთი წყვილი მოკლე დროში დაფარავდა მთელ დედამიწის ზურგს“. ასეთ შემთხვევაში პოპულაციის რიცხოვნობა დამოკიდებული იქნებოდა სახეობის ბიოტურ პოტენციალზე, რომელიც შეესაბამება ერთი წყვილის (ან ერთი ინდივიდის) შთამომავლობის თეორიულ მაქსიმუმს მისი სიცოცხლის მანძილზე.

ცხოველთა სხვადასხვა სახეობის ნაყოფიერება სხვადასხვაგვარია. მაგალითად, დედალ ირემს მთელი სიცოცხლის მანძილზე შეუძლია შობოს 15-მდე ნუკრი; ტრიქინელა (*Trichinella spiralis*) დებს 1,5-1,8 ათას კვერცხს, შინაური ფუტკარი — 40-50 ათასს, მთვარა თევზი კი 3 მილიარდამდე კვირითს ყრის.

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

ამის საილუსტრაციოდ მოგვეყავს ორი სახეობის მაქსიმალური და ეკოლოგიური შობადობის მაჩვენებლები. ერთ-ერთი მათგანი წარმოდგენილია ბუნებრივი პოპულაციით, მეორე კი ლაბორატორიულით (ცხრილი 27).

როგორც ჩანს, ფქვილის ღრაჭიკას მაქსიმალური შობადობა ბევრად აღემატება ასპუჭაკისას, მაგრამ ამ უკანასკნელის შესაძლებლობანი უფრო სრულადაა რეალიზებული. სახელდობრ, ასპუჭაკას ეკოლოგიური შობადობა შეადგენს 74-100%-ს (კვერცხდე-

ბის მიხედვით) და 32.72% ს (ბარტყების მიხედვით). ფქვილის დრაჟიკას შესაბამისი მანკენებლებია 7 და 22% და 2 და 6%.

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

თუ  $\Delta N_1$ -ით აღვნიშნავთ პოპულაციის ნამაქს შობადობის შედეგად, ხოლო  $\Delta t$ -თი შესაბამის დროს, მაშინ დროის აღნიშნულ მონაკვეთში შობადობა:

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

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

ეკოლოგიური სიკვდილიანობა გულისხმობს პოპულაციის რიცხოვნობის შემცირებას რეალურ პირობებში, ყველა შემზღუდველი ფაქტორის გათვალისწინებით. ეს სიდიდე არაა მუდმივი და გარემო პირობებისა და პოპულაციის მდგომარეობის შესაბამისად იცვლება.

თუ  $\Delta N_2$ -ით აღვნიშნავთ დაღუპულ ორგანიზმთა რაოდენობას, ხოლო  $\Delta t$ -თი – შესაბამის დროს, მაშინ დროის აღნიშნულ მონაკვეთში სიკვდილიანობა

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

ჩვეულებრივ „სიკვდილიანობის“ მაგივრად ხმარობენ მეორე ცნებას – „გადარჩენის უნარს“, რომელიც სიკვდილიანობის საწინააღმდეგოა: რაც მეტია სიკვდილიანობა, მით ნაკლებია გადარჩენის

უნარი და პირიქით.

ცხოველთა სახეობის შესაბამისად არჩევენ სიკვდილიანობის,

ც ხ რ ი ლ ი 27

ასპუქაკს და ფქვილის ღრაჭიკას მაქსიმალური და რეალური შობადობა; ოღუშის (1975) მიხედვით

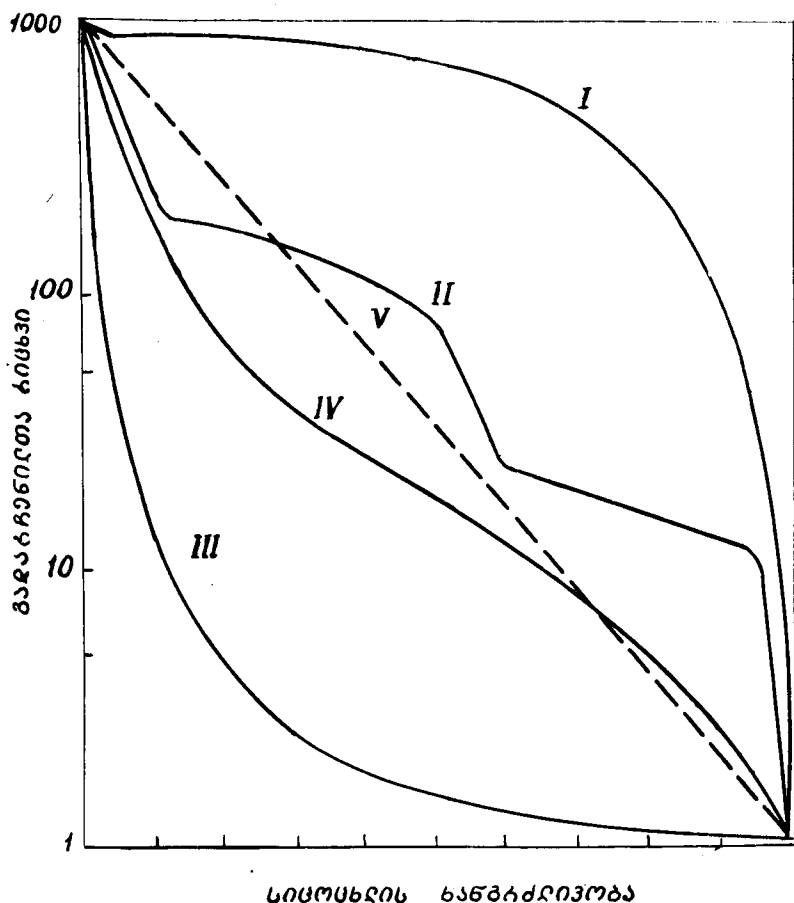
1 ასპუქაკს პოპულაცია

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

II ფქვილის ღრაჭიკას პოპულაცია

აღვირსა- მყოფევი	მაქსიმალური შობადობა (დაღებული კვერცხების მიხედვით)	ეკოლოგიური შობადობა			
		დაღებული კვერცხები		ღარვები	
		რაოდენობა	% მაქსიმალურიდან	რაოდენობა	% მაქსიმალურიდან
ახალი ფქვილი	11 988	2 617	22	773	6
ძველი ფქვილი	11 988	839	7	205	2

ანუ გადარჩენის უნარის 4 ძირითად ტიპს, რომლის შესაბამისი მრუდები ნაჩვენებია ნახევრადლოგარითმულ შკალაზე (სურ.31):  
 I - ამოზნექილი მრუდი ახასიათებს ცხოველებს, რომელთა სიკვდი-



სურ.31. გადარჩენის მრუდების ძირითადი ტიპები, ოღუშის (1975) მიხედვით.

ლიანობის მაქსიმუმი სიცოცხლის ბოლო სტადიაზე მოდის; II - საფეხურებრივი მრუდი - სახეობებს, რომელთა სიკვდილიანობის მკვეთრი ცვლილებები ონტოგენეზის ერთი სტადიიდან მეორეზე გადასვლისას ხდება; III - ჩაზნექილი მრუდი - სახეობებს მაქსიმალური სიკვდილიანობით სიცოცხლის ადრეულ სტადიებზე; IV - დაკლაკნილი მრუდი - სახეობებს, რომელთა სიკვდილიანობა სხვადასხვა ასაკში

დაახლოებით თანაბარია. ეს მრუდი ახლოა წრფესთან, რომელიც ასახავს ჰიპოთეზურ პოპულაციას გადარჩენის ერთნაირი უნარით მთელი სიცოცხლის მანძილზე (V).

უნდა აღინიშნოს, რომ გადარჩენის ჩამოთვლილი ტიპები პირობითია, რადგან შედარებით მაღალი სიკვდილიანობა სიცოცხლის ადრეულ ეტაპებზე ყველა ორგანიზმისათვისაა დამახასიათებელი. ამ მოვლენას რამდენიმე მიზეზით ხსნიან. მაგალითად, სილერი (1979) თვლის, რომ ერთ-ერთი მიზეზია მუდმივად მოქმედი უარყოფითი ფაქტორები, რომელთა ინტენსივობა პოპულაციის არსებობის მანძილზე მეტნაკლებად სტაბილურია. ახალდაბადებული ორგანიზმების მნიშვნელოვანი ნაწილი იღუპება, მაგრამ განვითარების შემდგომ ეტაპებზე შეგუების უნარი მატულობს, რის შედეგად გადარჩენის ალბათობაც თანდათან იზრდება. არანაკლებ მნიშვნელოვანია პოპულაციის სიმჭიდროვე. მაღალი სიმჭიდროვე უარყოფითად მოქმედებს ახალდაბადებულ ორგანიზმებზე, მაგრამ სიკვდილიანობის შედეგად პოპულაციაში მყარდება მეტნაკლებად ოპტიმალური სიმჭიდროვე, რაც იწვევს გადარჩენის ალბათობის ზრდას.

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

სხვადასხვა სახეობის ცხოველთა განსახლება სასიცოცხლო ციკლის სხვადასხვა პერიოდში ხორციელდება. მაგალითად, მწერებში ემიგრაცია ძირითადად ზრდასრულ სტადიაზე ხდება, ტიპების მრავალ ჯგუფში, ისევე როგორც უმაღლეს ძუძუმწოვრებში — განვითარების ადრეულ სტადიებზე; მჯდომარე უხერხემლო ცხოველები ვრცელდებიან ლარვის მეშვეობით, ამფიბიები — ხმელეთზე გამოსვლის შემდეგ; დაფნიები, ციკლოპები და სხვა უდაბლესი კიბოსნაირები ვრცელდებიან კვერცხებით, რომლებიც გადაიტანება ქარის, წყლის საშუალებით და ა.შ.

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

განსახლების ინტენსივობა ერთსა და იმავე პოპულაციაში სხვადასხვა პირობებში შესაძლოა სხვადასხვაგვარი იყოს. პოპულაციის სიმჭიდროვის მომატებისას იგი, როგორც წესი, იზრდება; რიცხოვნობის შემცირების დროს კი მცირდება, სამაგიეროდ იზრდება სხვა პოპულაციებიდან შემოსახლებულთა რიცხვი. ცნობილია, რომ მობუდარ ცხოველებს ტერიტორიულობა კარგად აქვთ გამოხატული.

მაგრამ რიცხოვნობის დაცემის პერიოდში იგი სუსტდება. ამიტომ იმიგრანტები წინააღმდეგობას თითქმის აღარ ხვდებიან და შედარებით უმტკივნეულოდ ხდებიან ადგილობრივი პოპულაციების წევრები.

## 5.2. რიცხოვნობის რეგულირება. გარემოს ტევალობა

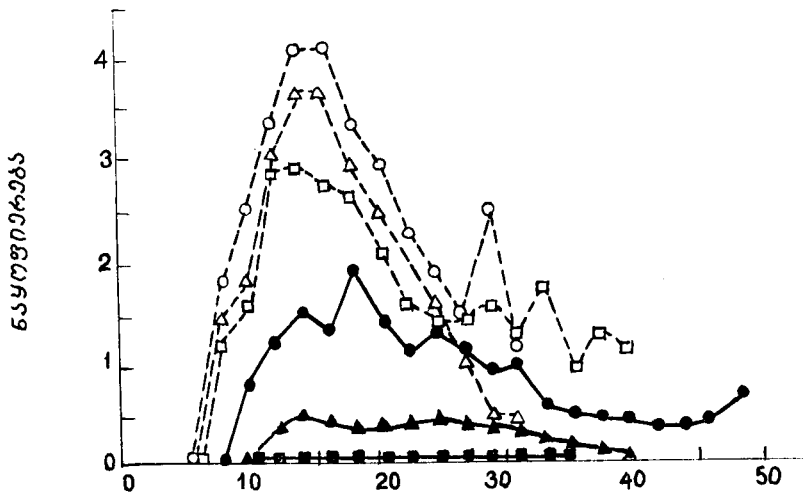
ზემოთ ჩამოთვლილი ფაქტორების ზეგავლენით პოპულაციების რიცხოვნობა მუდმივ ცვლილებას განიცდის. როგორც კი რიცხოვნობა გადააჭარბებს ზღვარს, თავს იჩენენ ჯგუფის ეფექტით განპირობებული მექანიზმები. ამის შედეგად შობადობა ქვეითდება, სიკვდილიანობა კი მატულობს, რაც საბოლოო ჯამში იწვევს პოპულაციის სიმჭიდროვის დაქვეითებას. საწინააღმდეგო ვითარებაში, როდესაც პოპულაციის სიმჭიდროვე დაბალია, ხოლო სასიცოცხლო რესურსები — ოპტიმალური, შობადობა ჭარბობს სიკვდილიანობას და პოპულაციის რიცხოვნობა იზრდება. ოპტიმალური სიმჭიდროვის დროს შობადობა და სიკვდილიანობა თითქმის გათანაბრებულია, ხოლო რიცხოვნობა — მეტნაკლებად სტაბილური. პოპულაციის ასეთი მდგომარეობა შეესაბამება ე.წ. გარემოს ტევალობას.

სხვადასხვა სიმჭიდროვესთან დაკავშირებულ შობადობის ცვლილებას შეიძლება დავაკვირდეთ ლაბორატორიულ პირობებში. რიკლფსს (1979) აღწერილი აქვს ცდები დაფნიას (*Daphnia pulex*) რამდენიმე ლაბორატორიულ პოპულაციაზე, რომელთა სიმჭიდროვე შეადგენდა 1, 2, 4, 8, 16, 32 ინდივიდს მლ. წყალზე. თითოეული პოპულაცია თავსდებოდა ერთი და იმავე ზომის ჭურჭელში, სადაც დაფნიებს კვებად წყალმცენარეებით. საკვების რაოდენობა შეესაბამებოდა მათ სიმჭიდროვეს. ორი თვის მანძილზე აღირიცხებოდა შობადობა და სიკვდილიანობა, რის შემდეგ თითოეული ვარიანტისათვის იგებოდა დემოგრაფიული ტაბულა.

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

სიმჭიდროვისა და გადარჩენის უნარის ურთიერთკავშირს შეიძლება დავაკვირდეთ უმაღლესი ძუძუმწოვრების ბუნებრივ პოპულაციებშიც. როგორც 33-ე სურათზეა ნაჩვენები, მაღალი სიმჭიდროვის (40-მდე სული კმ<sup>2</sup>-ზე) ირმის პოპულაცია (I), სიცოცხლის ნაკლები ხანგრძლივობით ხასიათდება დაბალი სიმჭიდროვის პოპულაციასთან შედარებით (II, 17-მდე სული კმ<sup>2</sup>-ზე).

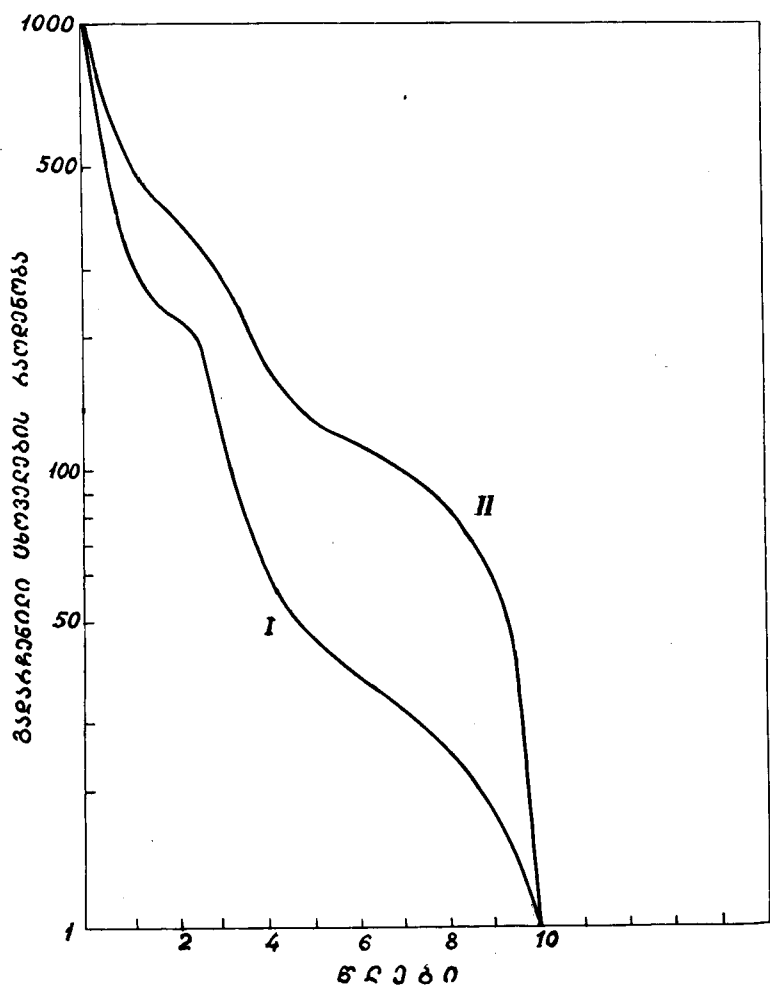
დავუბრუნდეთ გარემოს ტევალობას. როგორც ჩანს, პოპულაციის



სურ.32. დაუნის ლაბორატორიული პოპულაციების ნაყოფიერება სხვადასხვა სიმქიდროვისას; რიკლეუსის (1979) მიხედვით. დაუნების რაოდენობა ერთ მლ წყალში: თეთრი რგოლები-1, თეთრი სამკუთხედები-2, თეთრი კვადრატები-4, შავი რგოლები-8, შავი სამკუთხედები-16, შავი კვადრატები-32.

რიცხოვნობა და სიმქიდროვე, საბოლოო ჯამში, კონკრეტული საარსებო პირობებით განისაზღვრება. იმისათვის, რომ პოპულაციამ მოცემულ ბიოცენოზში იარსებოს, რესურსები მეტნაკლებად სტაბილური უნდა იყოს, ანუ მათი ხარჯვა უნდა შეესაბამებოდეს წარმოქმნას. გარემოს ტევადობა — ესაა მისი უნარი, შეინარჩუნოს პოპულაციის სიმქიდროვე ოპტიმალურ დონეზე. თუ სიმქიდროვე გადააჭარბებს გარემოს ტევადობის ზღვარს, მაშინ რესურსების ხარჯვა აღემატება აღწარმოებას, ეს კი საბოლოოდ პოპულაციის დაკნინებას გამოიწვევს. პოპულაციის სიმქიდროვე ნორმის ფარგლებში დარჩება, თუ რესურსების ხარჯვამ არ გადააჭარბა აღდგენას. აქედან გამომდინარე პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმქიდროვე დამოკიდებულია ბიოცენოზის სპეციფიკაზე — რაც უფრო მაღალია ბიოცენოზის პროდუქტიულობა, მით მაღალია პოპულაციის სიმქიდროვე და პირიქით. განსხვავებულ ბიოცენოზებში მობინადრე პოპულაციები განსხვავებული რიცხოვნობითა და სიმქიდროვით ხასიათდებიან.

28-ე ცხრილი გვიჩვენებს, თუ როგორ იცვლება ფრინველთა



სურ.33. შაკულა ირმის ორი პოპულაციის გადარჩენის მრუდე-ები კალიფორნიაში; ტეიბერისა და სხ. (1957) მიხედვით

სიმჭიდროვე ბიოცენოზებში, სადაც პირველადი პროდუქციის წარმოქმნის ინტენსივობა სხვადასხვაგვარია. როგორც ჩანს, უდაბნოში პირველადი პროდუქცია მინიმალურია ( $70 \text{ გ/მ}^2$  წელიწადში), ხოლო ფრინველთა სიმჭიდროვე არ აღემატება 22 წყვილს. ჭალის ტყეებში, სადაც პირველადი პროდუქცია თითქმის 21-ჯერ აღემატება უდაბნოს

მაჩვენებელს, სიმჭიდროვე მაქსიმალურია (581 წყვილი, ანუ 26-ჯერ მეტი, ვიდრე უდაბნოში).

ც ხ რ ი ლ ი 28

ფრინველთა სიმჭიდროვე განსხვავებულ ბიოცენოზებში;  
რიკლეფსის (1979) მიხედვით

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

ბიოცენოზის პროდუქტიულობის ამაღლება იწვევს პოპულაციის სიმჭიდროვის სწრაფ ცვლილებას. ამის მაგალითს აღწერს რიკლეფსი (1979), რომელმაც შეისწავლა შავკუდა ირმის პოპულაცია აშშ კალიფორნიის შტატში. დიდი ხნის მანძილზე ირემი ბინადრობდა ამ რეგიონისათვის დამახასიათებელ ჩაპარალის ტყეებში. თავდაპირველად ტყის ბიოცენოზი შედარებით ერთგვაროვანი იყო და ირმის პოპულაციის სიმჭიდროვეც წლების მანძილზე თითქმის არ იცვლებოდა. მაგრამ როდესაც ტყის ზოგიერთი უბანი გაამეჩხერეს და ცარიელ ადგილებზე ბალახოვანი მცენარეები დათესეს, ხე-მცენარეთა ფოთლოვანი საფარველის მასა გაიზარდა 2,8-ჯერ, ხოლო ბალახოვანისა თითქმის 17-ჯერ. ბალახოვნების მომატებით გაუმჯობესდა საკვების ხარისხიც (ცილების საერთო რაოდენობამ მოიმატა 5%-ით). საბოლოო ჯამში, ირმის პოპულაციის სიმჭიდროვე დაახლოებით ორჯერ გაიზარდა, ხოლო ცხოველის წონამ 5-10%-ით მოიმატა. როგორც ავტორი აღნიშნავს, საკვების სიჭარბემ გამრავლების

ინტენსივობისა და მაკე მდებარების პროცენტული რაოდენობის ზრდაც განაპირობა.

### 5.3. პოპულაციის ზრდის უნარის დადგენა

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

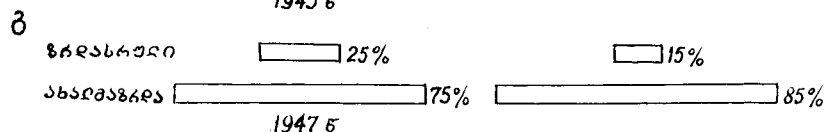
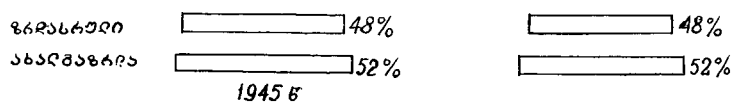
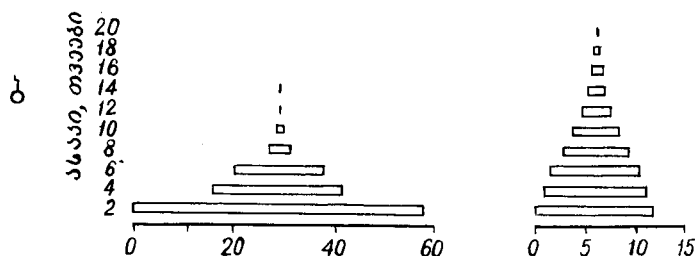
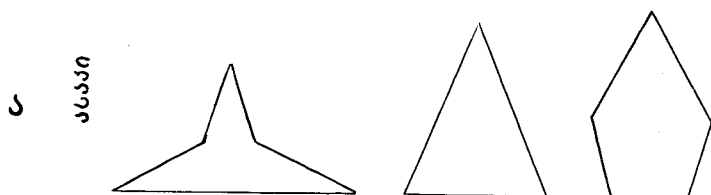
იმის მიხედვით, თუ რომელ დემოგრაფიულ მანკვებლებს გავითვალისწინებთ, პოპულაციის რიცხოვნობის ზრდა სხვადასხვა სისრულით შეიძლება აისახოს. ქვემოთ მოგვყავს რამდენიმე ხერხის აღწერა:

#### 5.3.1. ასაკობრივი პირამიდები

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

34-ე (ა) სურათზე გამოხატული პირამიდები ასახვენ სამ პიპოტეზურ შემთხვევას: მარცხენა პირამიდა ფართო ფუძით გვიჩვენებს, რომ პოპულაციაში ახალგაზრდა ინდივიდების წილი ბევრად აღემატება საშუალო და ხანდაზმული ასაკისას. შუა პირამიდის მიხედვით სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფების რაოდენობა დაახლოებით თანაბარია. მარჯვენა პირამიდა ცხადყოფს, რომ პოპულაციაში საშუალო ასაკობრივი ჯგუფები შესამჩნევად ჭარბობენ ახალგაზრდებისას. პირამიდები საშუალებას გვაძლევენ ვივარაუდოთ პოპულაციების რიცხოვნობა მომავალში: პირველი გვიჩვენებს, რომ თუ

გარემო პირობები მკვეთრად არ შეიცვლება, პოპულაციის რიცხოვნობა საგრძნობლად მოიმატებს; მეორე პირამიდის მიხედვით, პოპულაციის რიცხოვნობა დაახლოებით უცვლელი დარჩება; მესამე პირამიდა ცხადყოფს, რომ რიცხოვნობა შემცირდება.



სურ.34. ასაკობრივი პირამიდები; ოლუმის (1975) მიხედვით

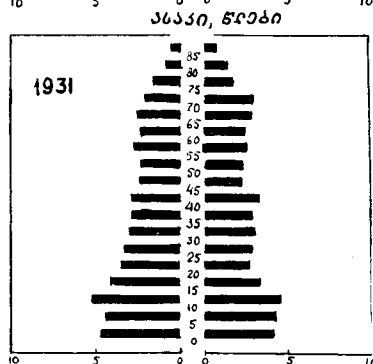
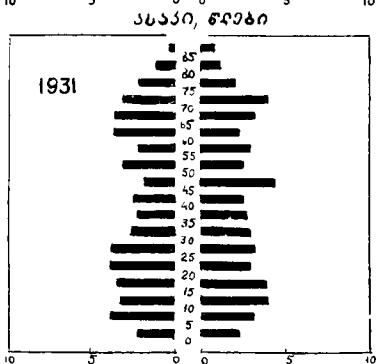
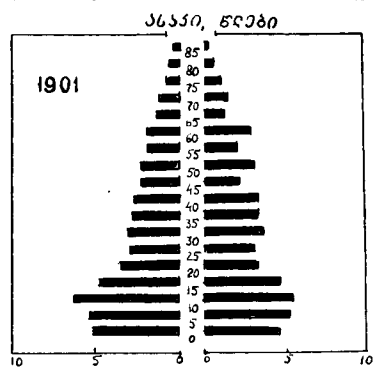
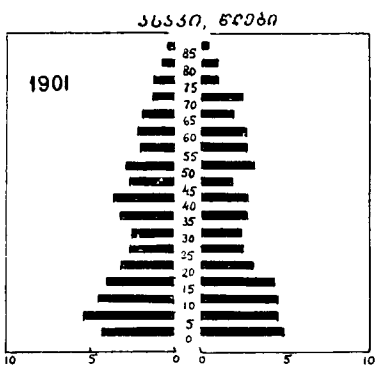
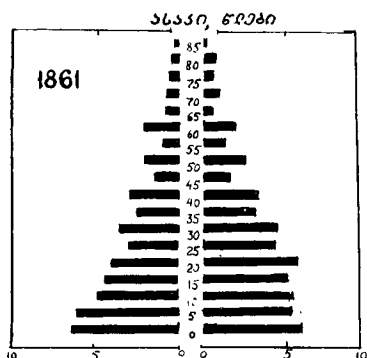
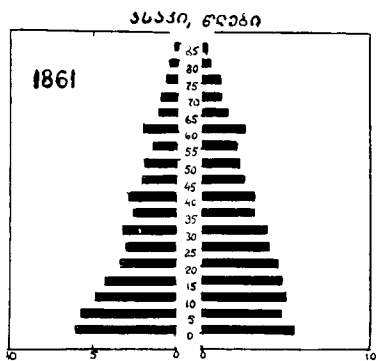
34-ე (ბ) სურათზე გამოხატულია საზოგადოებრივი მემინდვრის ორი კონკრეტული პოპულაციის ასაკობრივი პირამიდები. მათგან პირველი გვიჩვენებს, რომ ახალგაზრდა ინდივიდების რიცხოვნობა პოპულაციაში ძალიან დიდია, ხანდაზმულებისა კი მცირე (მაგალითად, 2-თვიანი ცხოველების რაოდენობა შეადგენს 60%-ს, 4-თვიანი ცხოველებისა - 26%-ს, 14-თვიანი ცხოველებისა კი მხოლოდ 1-2%-ს). ამ პირამიდის მიხედვით შეგვიძლია დავადგინოთ, რომ

პოპულაციის რიცხოვნობა მომავალში გაიზრდება. მეორე პირამიდა ასახავს მეტნაკლებად სტაბილურ პოპულაციას, რომელშიც სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფის წილი დაახლოებით თანაბარია (2-თვისანი ცხოველების რიცხოვნობა შეადგენს 12%-ს, 4-თვისანი ცხოველებისა 10-11%-ს, 14 თვისანი ცხოველებისა 2-3%-ს და ა.შ.). ეს პირამიდა ცხადყოფს, რომ პოპულაციის რიცხოვნობა მკვეთრად არ შეიცვლება.

სურათი 34(გ) გამოხატავს ხოხბის და ონდატრის პოპულაციებში ახალგაზრდა და ზრდასრული ინდივიდების პროცენტულ თანაფარდობას 1945 და 1947 წლებში. როგორც ჩანს, 1945 წელს ამ ცხოველთა პოპულაციებში სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფის თანაფარდობა დაახლოებით თანაბარი იყო (52 და 48%). 1947 წელს ახალგაზრდების რაოდენობა 3-5,5-ჯერ ჭარბობდა ზრდასრულებისას, რაც გვაფიქრებინებს, რომ პოპულაციების რიცხოვნობა შექმდგომ წლებში საგრძნობლად გაიზრდებოდა.

საინტერესო ასაკობრივ პირამიდებს გვათავაზობს დარლინგი, რომელიც შეისწავლიდა შოკლანდიის ორი პუნქტის მოსახლეობის დემოგრაფიულ მანკენებლებს (სურ.35). როგორც ჩანს, 1861 წელს ორივე პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა დაახლოებით ერთნაირი იყო, თანაც, შედარებით ახალგაზრდები (30 წლამდე) პროცენტულად მნიშვნელოვნად ჭარბობდნენ ხანდაზმულებს. ერთ-ერთ პოპულაციაში (მარცხენა პირამიდა) 1901 წლისათვის შეიმჩნევა ახალგაზრდა და საშუალო ასაკის მოსახლეობის რაოდენობრივი გათანაბრების ტენდენცია. 1931 წლისათვის პირამიდის ზედა ნახევარი ამკარად გაფართოვდა, რაც იმაზე მეტყველებს, რომ პოპულაციაში მოიმატეს ხანდაზმულებმა. პოპულაციების დემოგრაფიული მანკენებლების ასეთ ცვლილებას დარლინგი განსხვავებული საარსებო პირობებით ხსნის. მან დაადგინა, რომ ერთ-ერთი პოპულაცია (მარცხენა პირამიდა) წლების მანძილზე მატერიალურად გაცილებით უფრო უზრუნველყოფილი იყო, ვიდრე მეორე.

პოპულაციებში დროდადრო შეიმჩნევა ამა თუ იმ ჯგუფის ორგანიზმთა რაოდენობრივი დომინირება. ეს გამოწვეულია არანეგულუბრივად მაღალი შობადობით ერთ-ერთ წელს მომდევნო წლებთან შედარებით. ასეთი მოვლენა აღწერილი იყო ჩრდილოეთ ზღვაში მობინადრე ქაშაყის პოპულაციაში. 1907 წელს აქ რიცხოვნობის მხრივ გამოირჩეოდნენ 4-წლიანი თევზები, რომელთა პროცენტული წილი 1913 წლამდე თითქმის არ შეცვლილა და 60%-ს აღემატებოდა. შემდგომში, 1918 წლამდე, ამ ასაკობრივი ჯგუფის რიცხოვნობა ოდნავ შემცირდა, თუმცა პროცენტულად იგი მაინც ჭარბობდა დანარჩენი ასაკის თევზებს (ჯგუფის რიცხოვნობა ამ ხნის მანძილზე 30-50%-ის ფარგლებში მერყეობდა).



სურ.35. აღმიანის ორი პოპულაციის ასაკობრივი პირამიდები; დარღინის (1951) მიხედვით

ცალკეულ წლებში გადარჩენის მაღალი უნარი და შესაბამისი ჯგუფის რაოდენობრივი დომინირება სხვა ცხოველებშიც შეიმჩნევა. ამ მოვლენის მნიშვნელობის შესახებ სხვადასხვა მოსაზრება არსებობს, თუმცა მისი მექანიზმი ბევრ შემთხვევაში ჯერჯერობით დაუდგენელია.

### 5.3.2. დემოგრაფიული ტაბულები

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

როგორი დახვეწილიც არ უნდა იყოს კვლევის მეთოდები, მთელი პოპულაციის შესწავლა დემოგრაფიული მანვენებლების მიხედვით შეუძლებელია. ამიტომ ეკოლოგები იკვლევენ პოპულაციის ნაწილს, რომელიც მეტნაკლებად ასახავს საერთო თავისებურებებს. ჩვეულებრივ, ასეთად მიღებულია ე.წ. კოპორტა, ანუ დროის გარკვეულ მონაკვეთში (მაგალითად, ერთი წლის მანძილზე) დაბადებულ ორგანიზმთა ჯგუფი, რომლის რიცხოვნობა, სიკვდილიანობის შედეგად, თანდათან კლებულობს.

იმისდა მიხედვით, თუ როგორია საწყისი პარამეტრები, დემოგრაფიული ტაბულები სხვადასხვაგვარია და, შესაბამისად, განსხვავებულ ინფორმაციას შეიცავენ. შედარებით მარტივია ე.წ. გადარჩენის ტაბულები, რომელთა საშუალებით ადგენენ ცხოველთა გადარჩენის უნარს ( $I_x$ ) ასაკობრივი კლასების მიხედვით. უფრო რთულ დემოგრაფიულ ტაბულებში, გადარჩენის ინდექსის გარდა, ანგარიშობენ მეორე მანვენებელსაც — ასაკობრივი კლასების ნაყოფიერებას ( $b_x$ ).

აღნიშნული საწყისი პარამეტრების დადგენა ზოგჯერ გარკვეულ სიძნელეებთანაა დაკავშირებული, თუმცა ცხოველთა მრავალი ჯგუფისათვის ასაკისა და ნაყოფიერების განსაზღვრის მეთოდები მეტნაკლებად დამუშავებულია. მაგალითად, თევზების ასაკი დგინდება წლიური რგოლებით ქერცლებზე და სმენის ძვლებზე,

ამფიბიებისა და რექტილიებისა — მილისებრ ძვლებში ფენების რაოდენობით, ჩლიქოსნებისა — რქების ზომებით და განშტოებების რაოდენობით, ძუძუმწოვრების ნაყოფიერებას ადგენენ ჩანასახების უშუალო დათვლით; მწერების, ზღვის უხერხემლოების, ისევე როგორც ფრინველების ნაყოფიერებას — კვერცხდების ინტენსივობით და ა.შ.

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

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

$$I_x = \frac{N_x}{N_0} \cdot x, \text{ სადაც}$$

$N_x$  —  $x$  - ასაკამდე მიღწეულ ორგანიზმთა რიცხვია,

$N_0$  — კოჰორტის თავდაპირველი რიცხოვნობა.

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

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

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

ცხოველი, ანუ თავდაპირველი რიცხოვნობის 35,8%.

29-ე ცხრილში მოტანილი მონაცემების საფუძველზე შეგვიძლია რამდენიმე დამატებითი პარამეტრის განსაზღვრა. ერთ-ერთი მათგანია შეფარდებითი გადარჩენის ინდექსი ( $P_x$ ), რომელიც გვიჩვენებს, თუ როგორია გადარჩენის ალბათობა დროის (ასაკის) ამა თუ იმ ინტერვალში:

$$P_x = \frac{N_x}{N_{x-1}},$$

სადაც  $x-1$  არის  $x$ -ის წინა ასაკი. ამ ფორმულის მიხედვით, მუფლონის გადარჩენის ალბათობა 3 წლის ასაკში

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

7 წლის ასაკში

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

თუ ასაკობრივ ინტერვალებს გადავზომავთ აბსცისათა დერძზე, ხოლო თითოეულ ასაკამდე მიღწეულ ცხოველთა წილს პოპულაციის თავდაპირველი რიცხოვნობიდან — ორდინატაზე, შეგვიძლია ავაგოთ მუფლონის პოპულაციის გადარჩენის მრუდი (სურ. 36.).

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, სრულყოფილი დემოგრაფიული ტაბულის ასაგებად, გადარჩენის ასაკობრივი მაჩვენებლების გარდა, აუცილებელია თითოეული ასაკობრივი კლასის ნაყოფიერების ცოდნაც. რაც უფრო მაღალია ორივე მაჩვენებელი, მით მეტია პოპულაციის ზრდის სიჩქარე. მაგალითად, თუ ორწლიანი დედლის ნაყოფიერება შეადგენს 3 ნაშიერს, მაშინ მისი წვლილი პოპულაციის ზრდაში მეტი იქნება იგივე ნაყოფიერების 3-წლიან დედალთან შედარებით, რადგან 2 წლამდე მიღწევის ალბათობა უფრო მაღალია. ასაკობრივი კლასის გადარჩენის ინდექსისა და ნაყოფიერების საშუალებით ანგარიშობენ გამრავლების სუფთა სიჩქარეს ( $R$ ) და გენერაციის საშუალო დროს ( $T$ ), რომლებიც საშუალებას გვაძლევენ ვიმსჯელოთ პოპულაციის ზრდის ტემპის შესახებ.

**გამრავლების სუფთა სიჩქარე ( $R$ )** — ესაა ერთი დედლის მიერ სიცოცხლის მანძილზე გაჩენილი მდედრობითი სქესის ინდივიდთა საშუალო რაოდენობა. გასაგებია, რომ დედლების შესაძლებლობა ამ მხრივ განსხვავებულია. ზოგიერთი მათგანი იღუპება, სანამ რეპროდუქციულ ასაკს მიაღწევს; სხვები სიცოცხლის მაღალი ხანგრძლივობით ხასიათდებიან და გაცილებით მეტ შთამომავლობას ტოვებენ, ვიდრე დანარჩენი დედლები. ამიტომ როდესაც გამრავლების სუფთა სიჩქარეზე ვმსჯელობთ, ვიღებთ საშუალო მაჩვენებლებს და

ვითვალისწინებთ ყველა პარამეტრს - ასაკს, გადარჩენის შესაძლებლობას, ნაყოფიერებას და ა.შ. ცხადია, თუ თითოეული დედალი შობს საშუალოდ 1 დედალზე მეტს, პოპულაცია გაიზრდება; წინააღმდეგ შემთხვევაში - იგი შემცირდება.

გამრავლების სუფთა სიჩქარის დასადგენად ჯერ უნდა გამოვიანგარიშოთ შთამომავლობის საშუალო რიცხვი თითოეულ ასაკში. ამისათვის გადარჩენისა და ნაყოფიერების მაჩვენებლებს ერთმანეთზე ვამრავლებთ. მიღებული რიცხვების შეკრებით ვადგენთ, თუ როგორია თითოეული დედლის წვლილი პოპულაციის ზრდაში.

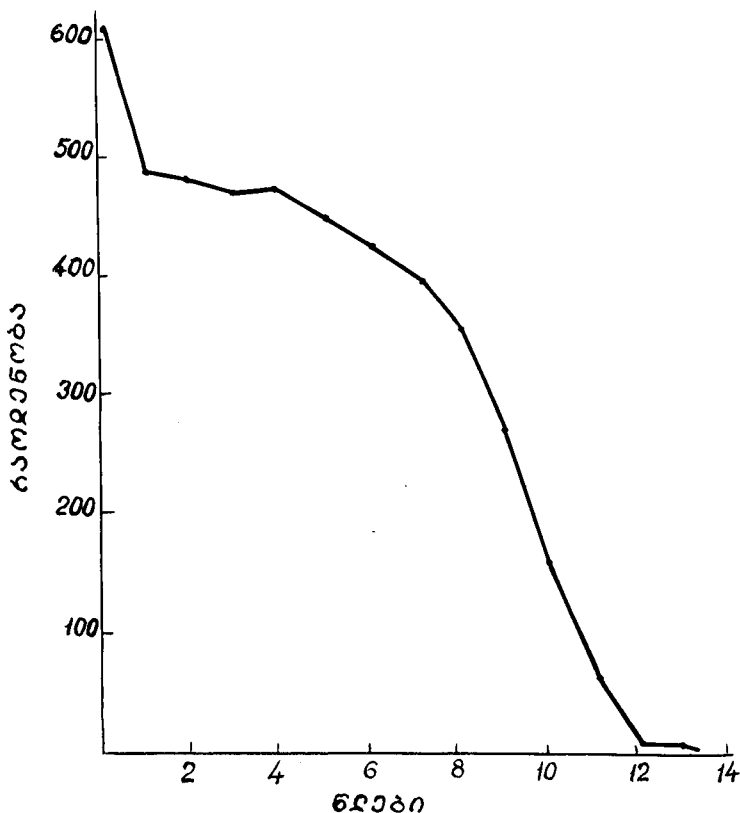
ც ხ რ ი ლ ი 29

ამერიკული მუფლონის გადარჩენის ტაბულა მაკ-კინლის  
ნაციონალური პარკის პირობებში; რიკლუსის (1979)  
მიხედვით, დამატებებით

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

ქვემოთ მოგვყავს ორი ჰიპოთეზური პოპულაციის დემოგრაფიული ტაბულა გადარჩენისა და ნაყოფიერების განსხვავებული მაჩვენებლებით და, შესაბამისად, ზრდის სხვადასხვა ინტენსივობით (ცხრილი 30). ორივე პოპულაციის დედლების სიცოცხლის ხანგრძლივობა

ერთნაირია, ახალდაბადებულთა გადარჩენის ინდექსი შეესაბამება 1,00-ს (100%), ნაყოფიერება 0,0-ს, ხოლო 1 წლის ასაკისათვის ( $X=1$ ) ეს მონაცემები ტოლია 0,50-ისა (50%) და 1,0-სა. ორი



სურ.36. მუფლონის გადარჩენის კრუდი.

წლის დედლების გადარჩენის ინდექსი და ნაყოფიერება აღწევს 0,40-ს და 4,0-ს ( I პოპულაცია) და 0,25-ს და 2,0-ს (II პოპულაცია), სამი წლის დედლებისა - 0,20-ს და 4,0-ს (I) და 0,10-ს და 2,0-ს (II) და ა.შ.

როგორც ცხრილიდან ჩანს, ორივე პოპულაციაში თითოეული დედლის შთამომავლობა ერთი წლის ასაკში შეადგენს საშუალოდ 0,5-ს (საშუალო ნაყოფიერება, 1,0 X გადარჩენის ინდექსზე, 0,50), ორი წლის ასაკში ეს მაჩვენებელი შეადგენს 1,6-ს (I პოპულაცია) და 0,5-ს (II პოპულაცია), 3 წლის ასაკში - 0,8-ს

ორი კიპოთეზური პოპულაციის დემოგრაფიული ტაბულა გადარჩენისა და ნაყოფიერების განსხვავებული მაჩვენებლებით .  
რიკლეფსის (1975) მიხედვით დამატებებით

ასაკი (x)	გადარჩენის ინდექსი ( $l_x$ )		ნაყოფიერება ( $b_x$ )		შთამომავლობის მოსალოდნელი რიცხვი ( $l_x b_x$ )		ასაკისა და შთამომავლობის ნამრავლი ( $x l_x b_x$ )	
	I	II	I	II	I	II	I	II
0	1,00	1,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1	0,50	0,50	1,0	1,0	0,5	0,5	0,5	0,5
2	0,40	0,25	4,0	2,0	1,6	0,5	3,2	1,0
3	0,20	0,10	4,0	2,0	0,8	0,2	2,4	0,6
4	0,10	0,10	2,0	1,0	0,2	0,1	0,8	0,4
5	0,00	0,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

გამრავლების სუფთა სიჩქარე:  $R_1=3,1$   $R_2=1,3$

საერთო ასაკი: 6,9 2,5

გენერაციის საშუალო დრო:  $T_1=2,22$

$T_2=1,9$

(I) და 0,2-ს (II) და ა.შ., რაც საბოლოოდ გვაძლევს გამრავლების სიჩქარეს -

$$R_1 = 3,1 \quad R_2 = 1,3$$

ამგვარად, შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ I პოპულაციის თითოეული დედალი სიცოცხლის მანძილზე საშუალოდ 3,1 მდედრობითი სქესის ნაშიერს ბადებს, მეორე პოპულაციისა კი - 1,3.

ცხადია, რომ რაც უფრო ადრე ჩნდება შთამომავლობა, მით ადრე მრავლდება იგი და პოპულაციაც უფრო სწრაფად იზრდება. ამიტომ პოპულაციის რიცხოვნობის თვალსაზრისით მნიშვნელობა აქვს არა მხოლოდ გამრავლების სიჩქარეს, არამედ იმასაც, თუ რა

ასაკში აჩენენ დედლები ნაშიერს. სწორედ ამიტომ დემოგრაფიული ტაბულა კიდევ ერთ მაჩვენებელს საჭიროებს — ესაა გენერაციის საშუალო დრო (T), ანუ საშუალო ასაკი, როცა მდედრები იძლევიან შთამომავლობას. გენერაციის საშუალო დროის დადგენისათვის ჯერ ანგარიშობენ საერთო ასაკს, რისთვისაც აჯამებენ თითოეული ასაკისა და მისი შესაბამისი შთამომავლობის ნამრავლებს ( $x_1x_x$ ), ხოლო მიღებულ სიდიდეს ყოფენ გამრავლების სუფთა სიჩქარეზე. როგორც ცხრილიდან ჩანს, I პოპულაციისათვის გენერაციის საშუალო დრო  $T_1=2,22$  (6,9 : 3,1), ხოლო II პოპულაციისათვის  $T_2=1,9$  (2,5:1,3).

ამრიგად, ცხრილში მოტანილი მონაცემები გვიჩვენებენ, რომ I ჰიპოთეზური პოპულაცია ყოველ 2,22 წელიწადში 3,1-ჯერ გაიზრდება, ხოლო მეორე პოპულაცია ყოველ 1,9 წელიწადში 1,3-ჯერ.

შეიძლება დაისვას კითხვა: რომელი ზრდაა უფრო ინტენსიური — 3,1-ჯერ ყოველ 2,22 წელიწადში, თუ 1,3-ჯერ ყოველ 1,9 წელიწადში? გაუგებრობის თავიდან აცილების მიზნით პოპულაციის ზრდას გამოხატავენ ერთ წელზე გადაანგარიშებით:

$$\lambda = R^{1/T}$$

ამ ფორმულის საშუალებით შეიძლება გამოვიანგარიშოთ, რომ I ჰიპოთეზური პოპულაციის ზრდის წლიური სიჩქარე

$$\lambda_1 = 3,1^{1/2,22} = 3,1^{0,45} = 1,6;$$

II პოპულაციისა

$$\lambda_2 = 1,3^{1/1,9} = 1,3^{0,53} = 1,14.$$

ამგვარად, ზემოთ დახასიათებული ჰიპოთეზური პოპულაციებიდან I იზრდება წელიწადში 1,6-ჯერ, II კი — 1,14-ჯერ.

### 5.3.3. ლესლის მატრიცული სისტემა

1945 წელს ამერიკელმა მეცნიერმა ლესლიმ დაამუშავა პოპულაციის ზრდისა და ასაკობრივი სტრუქტურის დახასიათების ორიგინალური მეთოდი. იგი ემყარება პოპულაციის დემოგრაფიული მაჩვენებლების ზუსტ სტატისტიკურ პარამეტრებს და საშუალებას გვაძლევს ვიმსჯელოთ პოპულაციების რიცხოვნობის შესახებ ნებისმიერი დროისათვის.

ლესლის მიერ დამუშავებული სისტემა შედგება მონაცემების ორი ჯგუფისაგან — ვექტორ-სვეტისაგან, რომელიც გვიჩვენებს

პოპულაციის ასაკობრივ სტრუქტურას დროის გარკვეულ მონაკვეთში და საკუთრივ მატრიცისაგან, რომელიც შეიცავს მონაცემებს თითოეული ასაკობრივი კლასის ნაყოფიერებისა ( $b_x$ ) და გადარჩენის უნარის ( $l_x$ ) შესახებ. რადგან პოპულაციის რიცხოვნობა და ასაკობრივი შედგენილობა იცვლება, ვექტორ-სვეტი დროის ნებისმიერ მომენტში სხვადასხვაგვარია. რაც შეეხება საკუთრივ მატრიცას, მისი მონაცემები მეტნაკლებად სტაბილურია.

განვიხილოთ სამი ასაკობრივი კლასისაგან შემდგარი პოპულაცია - 0-1, 1-2 და 2-3 წლის. დავუშვათ, რომ I ასაკობრივი კლასის ორგანიზმებისათვის (მატრიცაზე აღნიშნულია „+“-ით)  $b_1 = 0$ ,  $l_1 = 0,5$ . ეს იმას ნიშნავს, რომ ამ ჯგუფის ორგანიზმები შთამომავლობას არ იძლევიან, მათი 50% იღუპება, ხოლო დანარჩენები გადადიან II ასაკობრივ კლასში. II ასაკობრივი კლასისათვის (მატრიცაზე აღნიშნულია „+“-ით)

$$b_2 = 2, \quad l_2 = 0,5$$

III ასაკობრივი კლასისათვის (მატრიცაზე აღნიშნულია „+++“-ით)

$$b_3 = 2, \quad l_3 = 0$$

(II ასაკობრივი კლასის გადარჩენის ინდექსი ანალოგიურია I-სა და დედლები იძლევიან საშუალოდ 2 ნაშიერს; III ასაკობრივი კლასის ნაყოფიერება ანალოგიურია II-სა, მაგრამ მე-3 წლის ბოლოსათვის ყველა იღუპება).

ასეთი საწყისი პარამეტრებით ლესლის მატრიცა მიიღებს შემდეგ სახეს:

ასაკი	I	II	III
	0 <sup>+</sup>	2 <sup>++</sup>	2 <sup>+++</sup>
	0,5 <sup>+</sup>	0	0
	0	0,5 <sup>++</sup>	0 <sup>+++</sup>

დავუშვათ, რომ საქმე გვაქვს ახლადრამოცალიბებულ პოპულაციასთან:  $t_0$  წელს მასში არ არიან I ასაკობრივი კლასის ინდივიდები, II ასაკობრივი კლასის ინდივიდების რაოდენობაა - 10, III-სა კი 100:

$$t_0 \begin{bmatrix} 0 \\ 10 \\ 100 \end{bmatrix} \quad \text{პოპულაციის საერთო რიცხოვნობა} \quad N = 110$$

ვექტორ-სვეტისა და მატრიცის მონაცემების საფუძველზე ვადგენთ შემდეგ ვექტორ-სვეტს, ანუ პოპულაციის რიცხოვნობას ასაკობრივი კლასების მიხედვით მომდევნო  $t_1$  წლისათვის. ეს ხდება  $t_0$ -ის ვექტორ-სვეტისა და მატრიცის კომპონენტების წყვილ-წყვილად გადამრავლებით:

$$\begin{bmatrix} 0 \\ 10 \\ 100 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 0 & 2 & 2 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} (0 \times 0) + (10 \times 2) + (100 \times 2) \\ (0 \times 0,5) + (10 \times 0) + (100 \times 0) \\ (0 \times 0) + (10 \times 0,5) + (100 \times 0) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 220 \\ 0 \\ 5 \end{bmatrix}$$

$N = 225$

ასევე ვანგარიშობთ პოპულაციის ვექტორ-სვეტს  $t_2$ ,  $t_3$  და ა.შ. დროისათვის:

$$\begin{bmatrix} 220 \\ 0 \\ 5 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 0 & 2 & 2 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 10 \\ 110 \\ 0 \end{bmatrix} \quad t_2 \quad N = 120$$

$$\begin{bmatrix} 10 \\ 110 \\ 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 0 & 2 & 2 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 220 \\ 5 \\ 55 \end{bmatrix} \quad t_3 \quad N = 280$$

როგორც ვხედავთ, 3 წლის განმავლობაში პოპულაციის რიცხოვნობა არ ამჟღავნებს ზრდისა თუ დაკლების ტენდენციას. თუ  $t_0-t_1$  დროში იგი გაიზარდა 2,05-ჯერ,  $t_1-t_2$  დროში – შემცირდა 1,8-ჯერ, სამაგიეროდ  $t_2-t_3$  დროში კვლავ გაიზარდა 2,3-ჯერ. ამასთან მისი ასაკობრივი შედგენილობა მკვეთრად იცვლება. ამგვარად, მხოლოდ  $t_0-t_3$  წლების ვექტორ-სვეტების მონაცემებით არ შეიძლება მსჯელობა პოპულაციის რიცხოვნობის მატების შესახებ. მაგრამ

შემდგომში პოპულაციის ზრდა, ისევე როგორც მისი ასაკობრივი სტრუქტურა, თანდათან სტაბილიზდება:

$t_3$	$t_4$	$t_5$	$t_6$	$t_7$	$t_8$
$\begin{bmatrix} 220 \\ 5 \\ 55 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 120 \\ 110 \\ 2,5 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 225 \\ 60 \\ 55 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 230 \\ 112,5 \\ 30 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 285 \\ 115 \\ 56 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 342,5 \\ 112,5 \\ 57,5 \end{bmatrix}$
N=280	N=232,5	N=340	N=372,5	N=456	N=542,5
2,3 <sup>x</sup>	1,94 <sup>x</sup>	1,46 <sup>x</sup>	1,10 <sup>x</sup>	1,22 <sup>x</sup>	1,19 <sup>x</sup>
$t_9$	$t_{10}$	$t_{11}$	$t_{12}$	$t_{13}$	$t_{14}$
$\begin{bmatrix} 400 \\ 171 \\ 71 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 484 \\ 200 \\ 86 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 572 \\ 242 \\ 100 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 684 \\ 286 \\ 121 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 814 \\ 342 \\ 143 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 970 \\ 407 \\ 171 \end{bmatrix}$
N=642	N=770	N=914	N=1091	N=1299	N=1542
1,18 <sup>x</sup>	1,20 <sup>x</sup>	1,19 <sup>x</sup>	1,19 <sup>x</sup>	1,19 <sup>x</sup>	1,19 <sup>x</sup>

საბოლოოდ, პოპულაციის ზრდა მხოლოდ მე-8 წლისთვისაა გათანაბრებული; ამის შემდეგ ყოველწლიურად იგი 1,19-ჯერ იზრდება. ამავე დროს I, II და III ასაკობრივი კლასების თანაფარდობა მეტნაკლებად მუდმივია.

როგორც სტატისტიკა გვაუწყებს, პოპულაციის სტაბილური ზრდისას მისი რიცხოვნობა მოცემული დროისათვის გამოიანგარიშება ფორმულით:

$$N_t = N_0 \lambda^t, \quad \text{სადაც}$$

$N_0$ -სტაბილური პოპულაციის რიცხოვნობაა,

$\lambda$ -რიცხოვნობის ნამატი ერთ წელიწადში.

ჩვენს შემთხვევაში ასეთი ზრდა მხოლოდ მე-8 წელს აღინიშნება, როდესაც პოპულაციის რიცხოვნობა აღწევს 542,5-ს, ხოლო წლიური ნამატი = 1,19-ს. შესაბამისად, ფორმულა შემდეგ სახეს მიიღებს:

$$N_t = N_8 \times 1,19^t; \quad N_t = 543 \times 1,19^t, \quad t \geq 8.$$

აქედან გამოდინარე, მაგალითად 20 წლის შემდეგ პოპულაციის რიცხოვნობა

$$N_{20} = 543 \times 1,19^{12} \approx 4379.$$

მოვიყვანოთ გადარჩენის კიდევ ერთი ტაბულა, სადაც რიცხოვნობა ლოგარითმულ მაჩვენებლებშია გამოხატული. იგი ეხება კომბოსტოს ხვატარის (*Mamestra brassica*) ორ ლაბორატორიულ პოპულაციას, რომლებიც სხვადასხვა საკვებ არეზე ვითარდებოდნენ. ტაბულა საშუალებას გვაძლევს დავადგინოთ პოპულაციის ცვლილებები განვითარების სხვადასხვა ფაზაში მყოფი ინდივიდების სიკვდილიანობის მიხედვით. ამ მიზნით ჯერ დგინდება ცალკეული ფაზების რიცხოვნობა ( $N_x$ ), ციფრობრივი მონაცემები გადაყავთ ათობით ლოგარითმებში, შემდეგ კი წინა და მომდევნო მაჩვენებლების სხვაობის მიხედვით, ანგარიშობენ თითოეული ფაზისათვის დამახასიათებელ (ანუ სპეციფიკურ) სიკვდილიანობის მაჩვენებელს ( $\lg K_x$ ). მაგალითად,

$$\lg K_1 (a-b) = \lg N_a - \lg N_b, \quad \text{სადაც}$$

$N_a$  და  $N_b$  გამოხატავენ  $a$  და  $b$  ფაზების რიცხოვნობას.

როგორც 31-ე ცხრილიდან ჩანს, კომბოსტოს ხვატარის პოპულაციების თავდაპირველი რიცხოვნობა სხვადასხვაგვარია. კვერცხებისა და დაბალი ასაკის მუხლუხოების სიკვდილიანობის მხრივ I პოპულაცია (მისი ლოგარითმული მაჩვენებლებია 0,1194 და 0,0122) რამდენადმე უსწრებს II-ს (0,1184 და 0,0029), მაღალი ასაკის მუხლუხოებში კი სიკვდილიანობის საწინააღმდეგო სურათს ვხედავთ.

ხოლდენის განტოლების მიხედვით, სიკვდილიანობის მაჩვენებელი მთელი ონტოგენეზის მანძილზე გამოიხატება ფორმულით:

$$\lg K = \lg K_1 (a-b) + \lg K_2 (b-c) + \dots + \lg K_n (i-j),$$

სადაც  $a, b, c, \dots, i, j$  - განვითარების ფაზებია.

განგარიშება გვიჩვენებს, რომ მიუხედავად ცალკეულ ფაზებზე სიკვდილიანობის არაერთგვაროვნებისა, ორივე ლაბორატორიული პოპულაციისათვის სიკვდილიანობის ერთი და იგივე საერთო მაჩვენებელია დამახასიათებელი:

$$\lg K = 0,23$$

კომბოსტოს ხვატარის პრემიავინალური ფაზების სიკვდილიანობის  
დინამიკა ორ ლაბორატორიულ პოპულაციაში; ზახვატკინას (1988)  
მიხედვით

ფაზები	რიცხოვნობა ( $N_x$ )	1გ $N_x$	სპეციფიკური სიკვდილიანობა (1გ $K_x$ )
ჰუატუს საკვები არე			
კვერცხები	287	2, 4579	
I-III ასაკის მუხლუხობები	218	2, 3385	0, 1194
IV-VI ასაკის მუხლუხობები	218	2, 3385	
პრონიმფები	212	2, 3265	0, 0122
ჭუპრები	196	2, 2923	0, 0340
ზრდასრული	169	2, 2279	0, 0644
საერთო სიკვდილიანობა (K)			0, 2300
ბორისოვას საკვები არე			
კვერცხები	197	2, 2945	
I-III ასაკის მუხლუხობები	150	2, 1761	0, 1184
IV-VI ასაკის მუხლუხობები	150	2, 1761	
პრონიმფები	149	2, 1732	0, 0029
ჭუპრები	124	2, 0934	0, 0798
ზრდასრული	116	2, 0645	0, 0289
საერთო სიკვდილიანობა (K)			0, 2300

ქვემოთ მოგვყავს ბრინჯის ცხვირგრძელას ლაბორატორიული პოპულაციის დემოგრაფიული ტაბულა, შედგენილი ბირჩის მიერ 1948 წელს (იხ. ცხრილი 32). პოპულაცია ოპტიმალურ პირობებში ვითარდებოდა ( $29^{\circ}\text{C}$ , ბრინჯის ტენიანობა 14%) და სავსებით იზოლირებუ-

ც ხ რ ი ლ ი 32

ბრინჯის ცხვირგრძელას ლაბორატორიული პოპულაციის  
დემოგრაფიული ტაბულა  
ბირჩის (1948) მიხედვით

ასაკი, კვირები ( $X$ )	გადარჩენის ინდექსი ( $l_x$ )	ნაყოფიერება ( $b_x$ )	შთამომავლობის მოსალოდნელი რიცხვი ( $l_x b_x$ )
4, 5	0, 87	20, 0	17, 400
5, 5	0, 83	23, 0	19, 090
6, 5	0, 81	15, 0	12, 150
7, 5	0, 80	12, 5	10, 000
8, 5	0, 79	12, 5	9, 870
9, 5	0, 77	14, 0	10, 780
10, 5	0, 74	12, 5	9, 250
11, 5	0, 66	14, 5	9, 570
12, 5	0, 59	11, 0	6, 490
13, 5	0, 52	9, 5	4, 940
14, 5	0, 45	2, 5	1, 145
15, 5	0, 36	2, 5	0, 900
16, 5	0, 29	2, 5	0, 800
17, 5	0, 25	4, 0	1, 000
18, 5	0, 19	1, 0	0, 190

გამრავლების სუფთა სიჩქარე  $R=113,560$

ლი იყო მტაცებელი სახეობებისაგან. როგორც ვხედავთ, გამრავლების სუფთა სიჩქარე  $R=113,56$ , რაც იმას ნიშნავს, რომ გადარჩენისა და ნაყოფიერების მოცემული მანვენებლების პირობებში ერთი თაობის მანძილზე პოპულაციის რიცხოვნობა 113,6-ჯერ გაიზარდა.

ბუნებაში, მეტნაკლებად სტაბილურ პირობებში,  $R$  ხშირ შემთხვევაში 1-ის ტოლია. პერისმა და პიქელკამ (1962), გამოიყენეს რა შესაბამისი პარამეტრები, დაადგინეს, რომ ცხრაფეხას (*Oniscus*) ბუნებრივი პოპულაციისათვის  $R = 1,02$ . ეს იმას გვიჩვენებს, რომ პოპულაციაში შობადობა და სიკვდილიანობა დაახლოებით თანაბარია.

#### 5.4. პოპულაციის რაოდენობის ცვალებადობა

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

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ნებისმიერ პოპულაციას თეორიულად რიცხოვნობის განუსაზღვრელი ზრდის უნარი გააჩნია, რომელიც სახეობის ბიოტურ პოტენციალს შეესაბამება. თუ დავუშვებთ, რომ სახეობის ბიოტური პოტენციალი რეალიზებულია, ხოლო საკვები არაა ლიმიტირებული, პოპულაცია გაიზრდება გეომეტრიული პროგრესით. თუ ასეთ ზრდას გრაფიკულად გამოვხატავთ, მივიღებთ უსასრულობისაკენ მიმართულ მრუდს, რომელსაც ექსპონენციალურს უწოდებენ (სურ.37).

ჩავთვალოთ, რომ პოპულაცია ხასიათდება ექსპონენციალური ზრდით. მისი თავდაპირველი რიცხოვნობა აღვნიშნეთ  $N_0$ -ით, დრო  $t$ -ით. თუ სიმბოლო გამოხატავს ცვალებად ნიშანს, მას წინ ეწერება ბერძნული ასო  $\Delta$  (დელტა). ასეთ შემთხვევაში  $\Delta N$  გამოხატავს ორგანიზმთა რიცხოვნობის ცვლილებას,  $\Delta t$ -განვლილ პერიოდს, ხოლო შეფარდება  $\Delta N/\Delta t$  ორგანიზმთა რიცხოვნობის ცვლილებას დროის მონაკვეთში. სხვადასხვა პოპულაციის შედარებისას სასურველია ვიცოდეთ, თუ როგორ იცვლება (იზრდება ან მკირდება) პოპულაცია ერთ ორგანიზმზე გადაანგარიშებით. ამას ადგენენ შეფარდებით

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

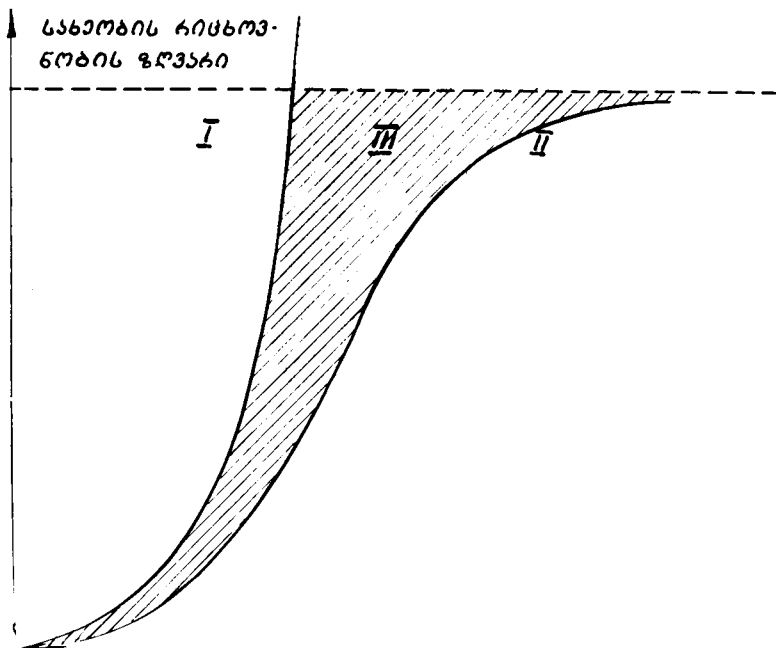
თუ ვისარგებლებთ შობადობის (b) და სიკვდილიანობის (d)

ტოლობებით, პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდა შეიძლება გამოიხატოს ფორმულით:

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

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

მონაცემები ბუნებრივი პოპულაციების შობადობისა და სიკვდილიანობის შესახებ ჩვენ უმეტეს შემთხვევაში არ გავგან-



41.

სურ.37. პოპულაციის ზრდის მრუდეები; დაქოს (1975)  
მიხედვით

I-ექსპონენციალური ზრდის მრუდი,

II-ლოგისტური ზრდის მრუდი.

III-გარემოს წინააღმდეგობა

ნია. ამიტომ პოპულაციის რიცხოვნობის ცვლილებაზე იძულებული ვართ ვიმსჯელოთ ჯამური მაჩვენებლების მიხედვით, რომელიც გვიჩვენებს, თუ როგორ იზრდება (ან მცირდება) პოპულაცია დროის მონაკვეთში.

მაგალითისათვის განვიხილოთ ორი პოპულაციის ზრდა, რომელიც შეესაბამება 37-ე სურათზე გამოხატულ ექსპონენციალურ მრუდს. 1920 წელს კუნძულ ტასმანიაზე შეიყვანეს შინაური ცხვარი, რომლის რიცხოვნობა არ აღემატებოდა 200 ათასს. 1950 წლისათვის ცხვრის რაოდენობა 2 მილიონს მიუახლოვდა. ჩვენ არ გაგვანინია მონაცემები იმის შესახებ, თუ როგორი იყო ცხვრის შობადობა და სიკვდილიანობა ამ 30 წლის მანძილზე; ის კი ცხადია, რომ საერთო ჯამში შობადობა მნიშვნელოვნად სჭარბობდა სიკვდილიანობას. თუ გამოვიყენებთ ზემოთ მოტანილ ტოლობებს, დავრწმუნდებით, რომ ცხვრის პოპულაციის ზრდა შეადგენდა საშუალოდ 60 000-ს წელიწადში

$$\left( \frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{2\,000\,000 - 200\,000}{30} \right),$$

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

$$\left( \frac{\Delta N}{\Delta t \cdot N} = \frac{1\,800\,000}{200\,000 \cdot 30} \right).$$

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

უნდა აღინიშნოს, რომ პოპულაციის რიცხოვნობის ზრდის ასეთი გამოხატვა მეტისმეტად მიახლოვებითია, რასაც ელემენტარული მათემატიკური გაანგარიშებაც კი ადასტურებს. მაგრამ იგი მაინც იძლევა წარმოდგენას ექსპონენციალური ზრდის შესახებ და, ამავე დროს, პოპულაციების შედარების საშუალებას გვაძლევს.

ჩვენს მიერ წინა თავში განხილული ლესლის მატრიცული სისტემა პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდის გამოხატვის გაცილებით უფრო ზუსტი საშუალებაა. თუ ჩავთვლით, რომ ცხვრის პოპულაციის ზრდა 30 წლის მანძილზე სტაბილური იყო, შეგვიძლია გამოვიანგარიშოთ მისი ზრდის წლიური ტემპი. ამისათვის დავუბრუნდეთ ფორმულას

$$N_t = N_0 \cdot \lambda^t, \quad \text{სადაც}$$

$\lambda^t$  - პოპულაციის ნამატია  $t$  დროში.

ჩავსვათ მასში ჩვენთვის ცნობილი სიდიდეები:

$$2\,000\,000 = \lambda^{30} \cdot 200\,000,$$

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

ამგვარად, 30 წლის მანძილზე ცხვრის პოპულაციის წლიური ნამატი ( $\lambda$ ) 1,08-ს ანუ 8%-ს შეადგენდა.

აღნიშნული ფორმულა საშუალებას გვაძლევს გამოვიანგარიშოთ ცხვრის პოპულაციის რიცხოვნობა ნებისმიერი დროისათვის; მაგალითად მე-3 წელს იგი შეადგენდა დაახლოებით 252 000-ს

( $N_3 = 1,08^3 \times 200\ 000$ ), მე-10 წელს - 432 000 ( $N_{10} = 1,08^{10} \times 200\ 000$ ) და ა.შ.

შევეცადოთ პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდა გამოვხატოთ გრაფიკულად. ჩვეულებრივი მასშტაბით თუ ვისარგებლებთ, მაშინ მრუდის მნიშვნელობა დროის ერთსა და იმავე მონაკვეთში ერთი და იგივე პროცენტით შეიცვლება, მაგრამ ამ ცვლილების აბსოლუტური მაჩვენებელი თანდათან მოიმატებს. (იხ. სურათი 38, I). მართლაც, თუ პირველი წლის 8%-იანი ნამატი შეადგენს დაახლოებით 16 000-ს, მეორე წლის ასეთივე ნამატი  $\approx 17\ 300$ -ს და ა.შ. ლოგარითმულ მასშტაბში გამოხატვისას, ექსპონენციალური მრუდის მნიშვნელობა ერთნაირად იზრდება, სახელდობრ

$$\Delta \ln N_{t_2 - t_1} = \Delta \ln N_{t_1 - t_0} \quad \text{და ა.შ. (სურათი 38, II).}$$

სწორედ ამ მაჩვენებლით აღნიშნავენ პოპულაციის ბიოტურ პოტენციალს, რომლის შესახებ ზემოდ იყო ლაპარაკი. შესაბამისად, ბიოტური პოტენციალი შეიძლება დავახასიათოთ, როგორც პოპულაციის წლიური ნამატის ( $\lambda$ ) ნატურალური ლოგარითმი:

$$r = \ln \lambda, \quad \text{საიდანაც } \lambda = e^r, \quad \text{სადაც}$$

$e$ - ლოგარითმის ფუძეა ( $e=2,71828$ )\*.

ამრიგად, ლოგარითმულ მასშტაბში გამოხატვისას, ექსპონენციალური ზრდის ზემოთ მოტანილი ფორმულა შემდეგ სახეს მიიღებს:

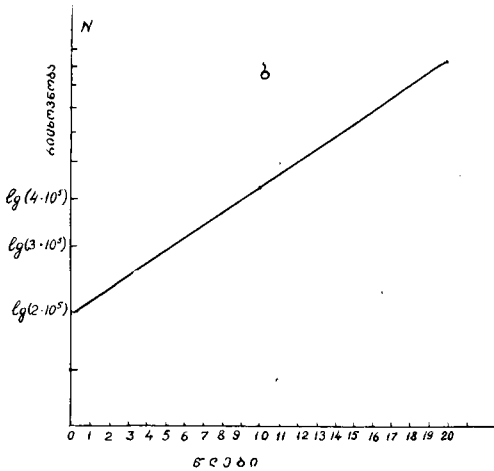
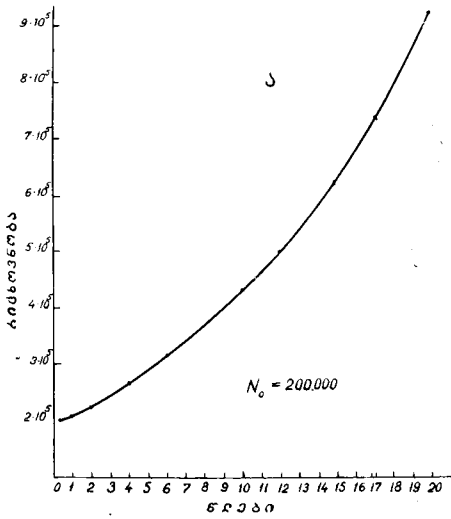
$$N_t = N_0 \times e^{rt}$$

თუ ტოლობის ორივე ნაწილს გავალოგარითმებთ, მივიღებთ

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt, \quad \text{საიდანაც}$$

$$r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t}$$

\* ყურადღება უნდა მიექცეს იმას, რომ ბიოტური პოტენციალის დადგენისას ვიყენებთ არა ათობითი ლოგარითმის (lg) მაჩვენებელს, არამედ ნატურალური ლოგარითმის (ln) მნიშვნელობას.



სურ.38. შინაური ცხვრის პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდა  
 I - ჩვეულებრივ მასშტაბში,  
 II - ლოგარითმულ მასშტაბში.

ტოლობაში შესაბამისი მაჩვენებლების ჩასმით შეგვიძლია დავადგინოთ ცხვრის პოპულაციის ბიოტური პოტენციალი:

$$r = \frac{14,50 - 12,20}{30} = 0,07$$

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

ფრანგმა მათემატიკოსმა ვერხიულსტმა 1845 წელს გამოთქვა პიპოტეზა, რომლის თანახმად ადამიანის პოპულაციის ზრდა S-ის მაგვარი მრუდით გამოიხატება; ასეთ მრუდს მან ლოგისტური უწოდა (სურ.37). პერლმა 1925 წელს ეს მრუდი მიუსადაგა ცხოველთა ნებისმიერ პოპულაციას, რომლისთვისაც საკვები შეზღუდულია, თუმცა მისი შევსება მაინც მუდმივად ხდება (გასაგებია, რომ თუ საკვები რესურსების შევსება არ მოხდა, პოპულაციის რიცხოვნობა იწყებს კლებას, სანამ არ დავა ნულამდე).

ადვილად დასანახია პრინციპული განსხვავება 37-ე სურათზე გამოხატულ მრუდეებს შორის. ექსპონენციალური მრუდი ასახავს სახეობის ბიოტურ პოტენციალს, რომელიც არაა დამოკიდებული რესურსების საერთო რაოდენობაზე. რაც შეეხება ლოგისტურ მრუდს, იგი გამოხატავს პოპულაციის რიცხოვნობას რეალურ პირობებში, როდესაც რესურსები მეტნაკლებად შეზღუდულია. ამ მრუდში ვლინდება, ერთი მხრივ, სახეობის მისწრაფება მაქსიმალური გამრავლებისაკენ (ანუ ბიოტური პოტენციალის განხორციელებისაკენ), მეორე მხრივ კი გარემოს ზემოქმედება; რაც უფრო იზრდება პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე, მით ძლიერდება გარემოს უკუმოქმედება. ბოლოს და ბოლოს დგება მომენტი, როდესაც პოპულაციის შემდგომი ზრდა უკვე შეუძლებელია.

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

## 5.5. რაოდენობრივი მერყეობა ბუნებრივ პოპულაციაში

ზემოთ მოტანილი მონაცემები პოპულაციების დინამიკის

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

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

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

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

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

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

3. მილნეს, ნაუმოვს და ზოგიერთ სხვა ეკოლოგს შუალედური პოზიცია უკავიათ. ისინი რიცხოვნობის მერყეობას ფაქტორთა ორი ჯგუფის ზემოქმედებით ხსნიან. მათგან ერთი ჯგუფი (მტაცებლები,

პარაზიტები, სახეობათაშორისი და შიგასახეობრივი კონკურენცია) დაკავშირებულია პოპულაციის სიმჭიდროვესთან, მეორე კი (კლიმატური, ფიზიკურ-გეოგრაფიული და სხვა აბიოტური ფაქტორები) სიმჭიდროვისაგან დამოუკიდებლად მოქმედებს.

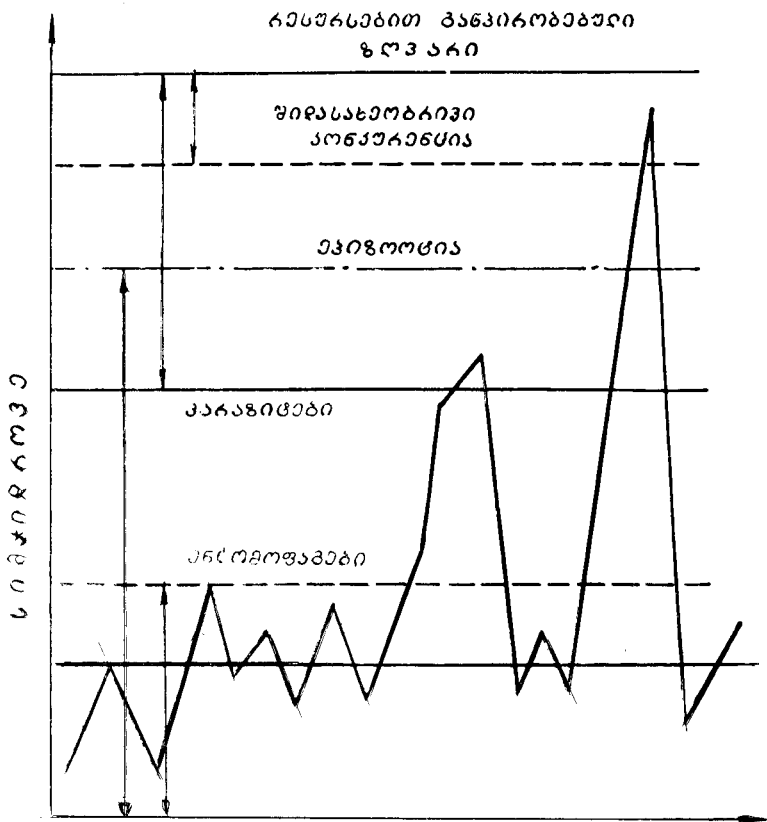
აღნიშნული შეხედულების ერთ-ერთი ვარიანტია რუსი ენტომოლოგის ვიქტოროვის მიერ 1967 წელს დამუშავებული ფაქტორთა თანმიმდევრული მოქმედების პრინციპი (სურ.39). ავტორის აზრით მწერების მრავალ ჯგუფში პოპულაციების დინამიკას რამდენიმე ფაქტორი განსაზღვრავს: დაბალი რიცხოვნობისას — მტაცებელი მონოფაგები; რიცხოვნობის მომატებისას — სპეციალიზებული პარაზიტები, რადგან ეს უკანასკნელნი მასობრივად მხოლოდ მაშინ მრავლდებიან, როდესაც მასპინძელ ორგანიზმთა რიცხოვნობა მაღალია. სიმჭიდროვის შემდგომი მნიშვნელოვანი გაზრდისას პოპულაციაში მატულობს ინფექციურ დაავადებათა აღმოცენებისა და გავრცელების შესაძლებლობა. ამასთან ერთად მოქმედებს იწყებს „ჰომეოსტაზის შიგაპოპულაციური მექანიზმები“. პოპულაციის უკიდურესი გაზრდა იწვევს საკვები რესურსების ამოწურვას, რასაც მოყვება რიცხოვნობის მკვეთრი დაცემა.

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

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

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

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



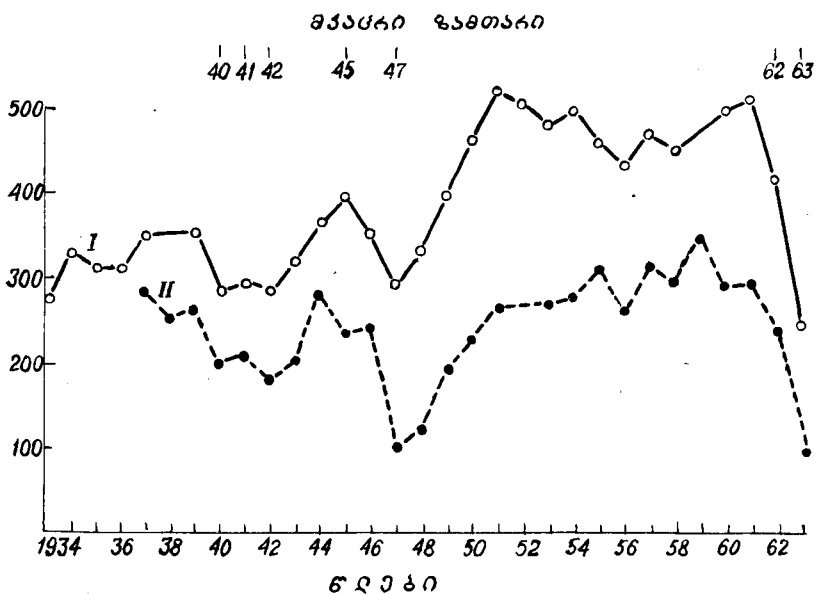
სურ.39. მწერების რიცხოვნობის განმსაზღვრელ ძირითად მექანიზმთა აქტიობის ზონები; ვიქტოროვის (1967) მიხედვით.

დინამიკის I ტიპი დამახასიათებელია ხანგრძლივად მცხოვრები მცენარეებისა და ცხოველებისათვის, რომელთაც გადარჩენის მაღალი უნარი და დაბალი ნაყოფიერება აქვთ. მათი პოპულაციები ხასიათდებიან რთული ასაკობრივი სტრუქტურით; ცხოველებში კარგადაა გამოხატული შთამომავლობაზე ზრუნვის ინსტიქტი. მაგალითად, მსხვილ ჩლიქოსნებს პრერეპროდუქტიული და რეპროდუქტიული პერიოდები ხანგრძლივი აქვთ, ამიტომ მათ პოპულაციებში შედარებით ახალგაზრდა ინდივიდების წილი ყოველთვის მაღალია; შესაბამისად, გამრავლება რეგულარულად ხორციელდება, ხოლო შობადობის ხანმოკლე დაყოვნება თითქმის არ ახდენს გავლენას

პოპულაციის სტრუქტურასა და რიცხოვნობაზე.

პოპულაციის არარეგულარული ცვლილების მაგალითს ასახავს მე-40 სურათი. როგორც ჩანს, რუხი ყანჩას (*Ardea cinerea*) პოპულაციების რიცხოვნობა დიდი ბრიტანეთის ორ პუნქტში წლების მანძილზე ძირითადად თანაბარი იყო; ძლიერ ყინვებიან წლებში (1940-47 და 1962-63) ადგილი ჰქონდა რიცხოვნობის დაცემას, თუმცა ყველა შემთხვევაში რიცხოვნობა კვლავ ნორმას უბრუნდებოდა.

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

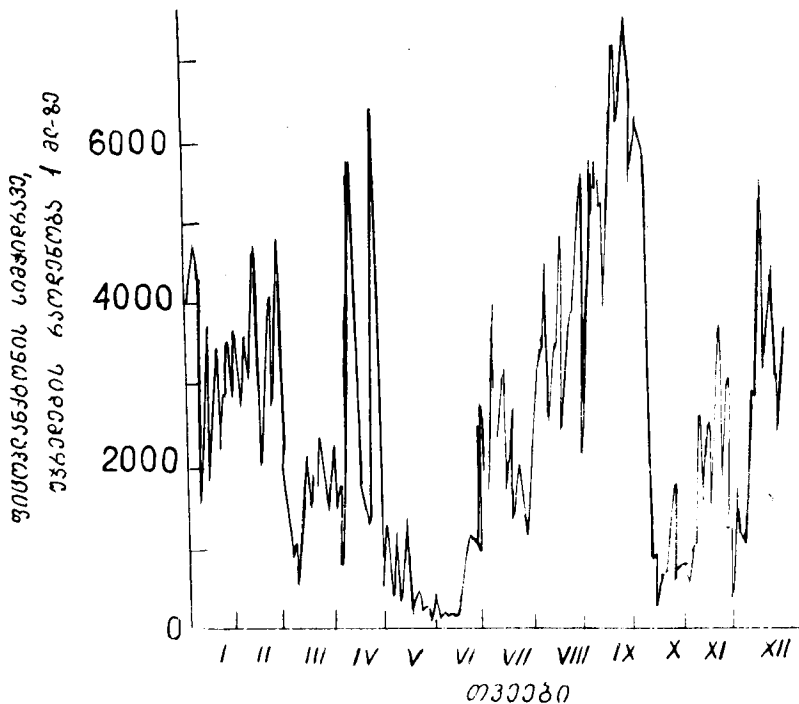


სურ.40. რუხი ყანჩას რიცხოვნობის ცვლილება დიდი ბრიტანეთის ორ პუნქტში; ლეკის (1966) მიხედვით.

დინამიკის იგივე ტიპი დამახასიათებელია ხანმოკლე მცხოვრები, მაგრამ მაღალი რეპროდუქციის უნარის მქონე ორგანიზმებისათვის. მაგალითად, ერთუჯრედიანი წყალმცენარეების სიცოცხლის ხანგრძლივობა მხოლოდ რამდენიმე დღით განისაზღვრება, ამიტომ პოპულაციის განახლება სწრაფად ხორციელდება. გარემოს

ნებისმიერ ცვლილების მიმართ ფიტოპლანქტონი მეტად მგრძობიარეა, რის გამოც მისი რიცხოვნობა დროის შედარებით მცირე მონაკვეთშიც კი მკვეთრ ფლუქტუაციას განიცდის (სურ.41.).

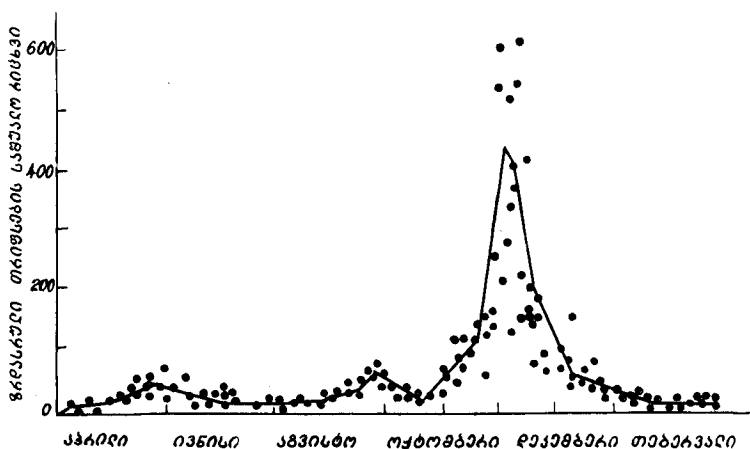
ხშირ შემთხვევაში, რაც უფრო მრავალრიცხოვანია პოპულაცია, მით უფრო მგრძობიარეა იგი გარემოს უარყოფითი ცვლილებების მიმართ. თბილისის მიდამოებში ჩვეულებრივი ტრიტონის პოპულაციათა რიცხოვნობა რამდენიმეჯერ აღემატება მცირეაზიური ტრიტონისას, მაგრამ 1983-84 წლებში ცივი ზამთრის უარყოფითი ზემოქმედება პირველ რიგში ჩვეულებრივი ტრიტონის პოპულაციებს დაეტყობო (იხ.ცხრილი 33).



სურ.41. ფიტოპლანქტონის სიმჭიდროვის ცვლილება წლის სინჯებში ერის ტბიდან 1962 წ.; რიკლეფსის (1979) მიხედვით.

თუ ორგანიზმთა სიცოცხლის ხანგრძლივობა თვეებით განისაზღვრება, ხოლო წლის მანძილზე ერთმანეთს რამდენიმე თაობა ენაცვლება, პოპულაციის რიცხოვნობა, პირველ რიგში, წლის დროზეა დამოკიდებული — ხელსაყრელ თვეებში რიცხოვნობა მკვეთრად

იზრდება, არახელსაყრელ პერიოდებში კი მცირდება. ამ მხრივ საინტერესოა თრიფსების ერთ-ერთი სახეობის (*Trips imaginis*) სეზონური დინამიკა ქ. ადელაიდის მახლობლად (ავსტრალია), სადაც ეს ფორმა ცნობილია როგორც დეკორატიული კულტურების მავნებელი. ადელაიდაში ზამთარში ცივა, ზაფხულში გვალვაა და სიცხე. სამაგიეროდ გაზაფხულზე მავნებლისათვის საკვებით ხელსაყრელი პირობებია - ოპტიმალური ტენიანობა და ტემპერატურა, უხვი საკვები და ა.შ. ამის გამო წლის მანძილზე თრიფსის რიცხოვნობა ციკლურ ცვალებადობას განიცდის: გაზაფხულზე იგი მკვეთრად იზრდება და სწრაფად ეცემა ძლიერი გვალვებისა და ყინვების პერიოდში (სურ. 42).

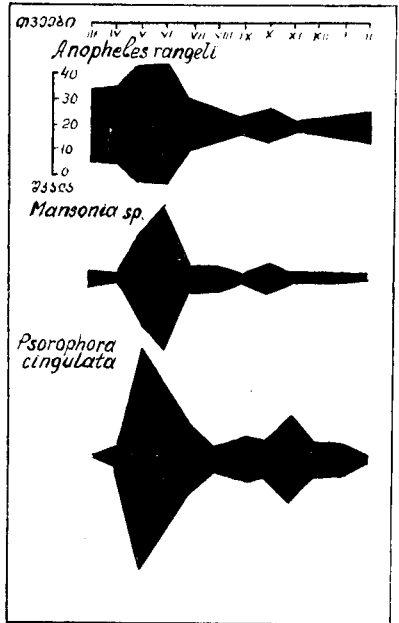
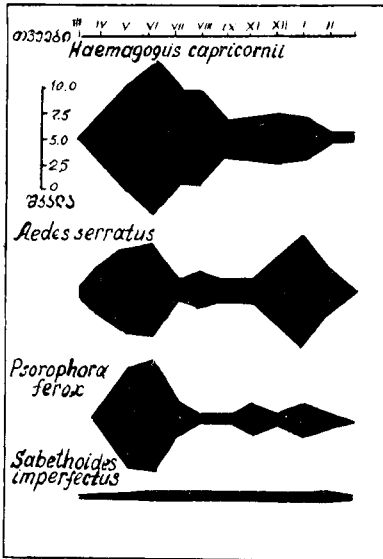


სურ. 42. თრიფსების სეზონური დინამიკა ქ. ადელაიდის მახლობლად; რიკლეუსის (1979) მიხედვით.

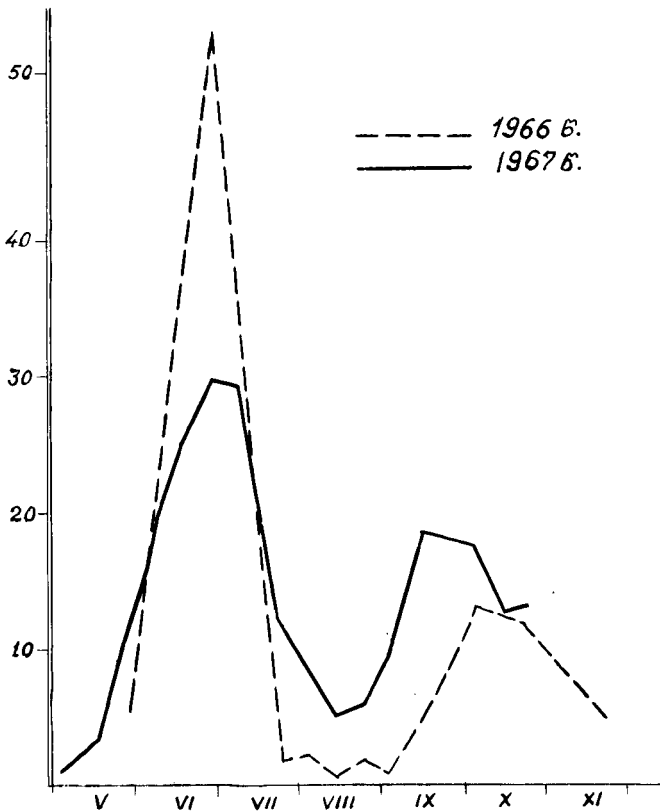
43-ე სურათი გვიჩვენებს კოლოების წლიურ დინამიკას ტროპიკებში (კოლუმბია). როგორც ჩანს, 7 სახეობიდან მხოლოდ ერთი არ რეაგირებს გარემოს ცვალებადობაზე; დანარჩენ სახეობათა წლიური დინამიკა თითქმის იდენტურია, რაც იმაში გამოიხატება, რომ მაქსიმალურ რიცხოვნობას პოპულაცია მაის-ივნისში აღწევს.

მცირეაზიური და ჩვეულებრივი ტრიტონების რიცხოვნობის ცვლილება 1983-85 წლებში; თარხნიშვილის (1988) მიხედვით

წლები	მცირეაზიური ტრიტონი		ჩვეულებრივი ტრიტონი	
	I წყალსატევო	II წყალსატევო	I წყალსატევო	II წყალსატევო
1983	105 ± 23	100 ± 36	333 ± 50	462 ± 120
1984	132 ± 57	60 ± 33	162 ± 51	121 ± 34
1985	65 ± 14	71 ± 17	168 ± 34	167 ± 25



სურ.33. კოლოების 7 სახეობის სეზონური დინამიკა აღმოსავლეთ კოლუმბიაში; ბეიტსის (1945) მიხედვით.

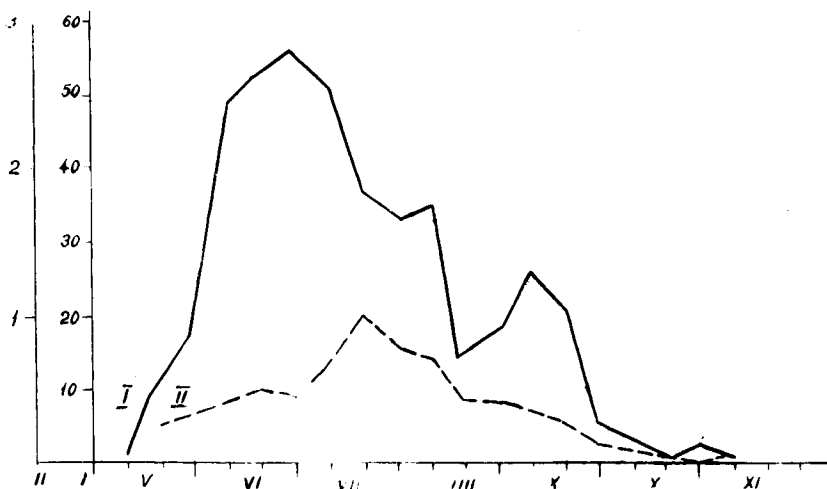


სურ.44. აბლაბუდიანი ტკიპას რიცხოვნობის მერყეობა 1966-67 წლებში (ორდინატაზე-საშუალო რიცხოვნობა ფოთლის დისკზე 283,6 მმ<sup>2</sup> ფართით); ცქიტიშვილის (1968) მიხედვით.

თბილისის მიდამოებში ჭადარზე აბლაბუდიანი ტკიპას (*Paratetranychus kobachidzei*) რიცხოვნობა მკვეთრად გამოხატული ციკლურობით ხასიათდება. 1966-67 წწ. მონაცემებით, ზაფხულის დასაწყისში ტკიპას რაოდენობის მატებას მოსდევს მკვეთრად გამოხატული დეპრესია. ზაფხულის ბოლოს ან შემოდგომის დასაწყისში კი ხდება რიცხოვნობის ხელმეორე მატება (იხ. სურათი 44). დეპრესიის დროს მცირდება მამრების, ლარვებისა და ნიმფების რაოდენობა, კვერცხების რაოდენობა კი პირიქით - მატულობს.

ავტორი ვარაუდობს, რომ ტკიპას რიცხოვნობის ცვლილებები მჭიდრო-დაა დაკავშირებული სეზონურ მეტეოროლოგიურ ფაქტორებთან და საკვებ მცენარეებში მიმდინარე ფიზიოლოგიურ და ბიოქიმიურ პროცესებთან (ცქიტიშვილი, 1968).

1978-79 წლებში თბილისის ერთ-ერთ ხეხილის ბაღში შეისწავ-ლებოდა ლერწმის ბუგრისა და მისი ბუნებრივი მტრების რაოდენობის სეზონური ცვლილებები ატმის ფოთლებზე. როგორც 34-ე ცხრილი და 45-ე სურათი ცხადყოფენ, წლის მანძილზე ბუგრების რიცხოვნობის მკვეთრი მატება ორჯერ ხდება - ივნისში და სექტემბერში. დაახლოებით ანალოგიურად იცვლება მტაცებელი მწერების რაოდენო-ბაც, თუმცა ამ უკანასკნელთა რიცხოვნობის მატება მკვეთრად შედარებით ოდნავ ყოვნდება (ჯიბლაძე და სხვ., 1989).



სურ.45. ლერწმის ბუგრისა და მისი ბუნებრივი მტრების რიც-ხოვნობის დინამიკა ატმის ფოთლებზე (ორდინატაზე—საშუალო რიცხო-ვნობა ფოთლის დისკზე 283,6 მმ<sup>2</sup> ფართით: I - მკვებლისა, II - მტაცებლისა); ჯიბლაძის და სხვ. (1989) მიხედვით, ცვლილებებით.

ხანგრძლივად მცხოვრები ორგანიზმებისათვის (პირველ რიგში, ფრინველებისა და ძუძუმწოვართათვის) დინამიკის მრავალწლიანი (3-დან 10-მდე) ციკლია დამახასიათებელი. მაგალითად, კანადაში ფოცხვერის პოპულაციის რიცხოვნობა ყოველ 9-10 წელიწადში ერთხელ მკვეთრად მატულობს. თანაც შემჩნეულია, რომ ამ მტაცებლის

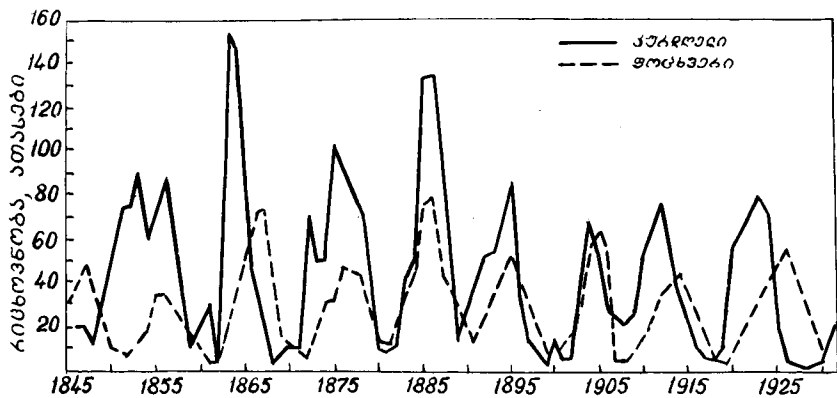
ლერწმის ბუგრისა და მისი ბუნებრივი მტრების საშუალო  
 რაოდენობა ატმის ფოთლის სინჯებზე (ფართი 283,6 მმ<sup>2</sup>) 1978  
 წლის მანძილზე; ჯიბლადის და სხვ. (1989) მიხედვით,  
 ცვლილებებით

აღრიცხვის დრო: თვეები, ლექალები	ფოთლის დისკების რაოდენობა	რაოდენობა   დისკზე	
		ლერწმის ბუგრის	ბუნებრივი მტრების
V - I	50	1, 4	-
V - II	60	11, 6	0, 26
V - III	84	17, 18	0, 3
VI - I	88	48, 6	0, 45
VI - II	101	53	0, 55
VI - III	105	55, 4	0, 5
VII - I	97	50, 1	0, 75
VII - II	92	37	1
VII - III	95	34	0, 8
VIII - I	97	34, 8	0, 77
VIII - II	74	14, 6	0, 45
VIII - III	67	17, 5	0, 4
IX - I	81	26, 4	0, 34
IX - II	79	19	0, 23
IX - III	80	5, 1	0, 09
X - I	77	2, 3	0, 07
X - II	70	0, 7	0, 06
X - III	50	1, 2	-
XI - I	40	0, 9	0, 02

რიცხოვნობის ცვლილება მისი ძირითადი მსხვერპლის – კურდღლის რიცხოვნობის ცვლილებას ემთხვევა (სურ.46).

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

მტაცებლისა და მსხვერპლის ურთიერთობას ზოგი ავტორი არ მიიჩნევს მათი ციკლური რიცხოვნობის ერთადერთ მიზეზად. საკმეისაა, რომ კურდღლის რეპროდუქციის პოტენციური ბევრად აღემატება ფოცხვერისას. ამიტომ ამ უკანასკნელის პოპულაცია ვერ გაიზრდება ისეთი სისწრაფით, რომ განაპირობოს კურდღლის რიცხოვნობის მკვეთრი დაცემა. ამის გარდა, ფოცხვერის რიცხოვნობის პიკი ზოგჯერ თანხვდება ან კიდევ უსწრებს კურდღლისას, ნაცვლად



სურ.46. კურდღლისა და ფოცხვერის პოპულაციების რიცხოვნობის მერყეობა კანადაში; მაკ-ლულიჩის (1937) მიხედვით.

იმისა, რომ ჩამორჩებოდეს მას. დაბოლოს, აღსანიშნავია ისიც, რომ ზოგიერთ კუნძულზე, სადაც ფოცხვერი არ არის, კურდღლის რიცხოვნობის დინამიკა ისეთივეა, როგორიც მატერიკზე.

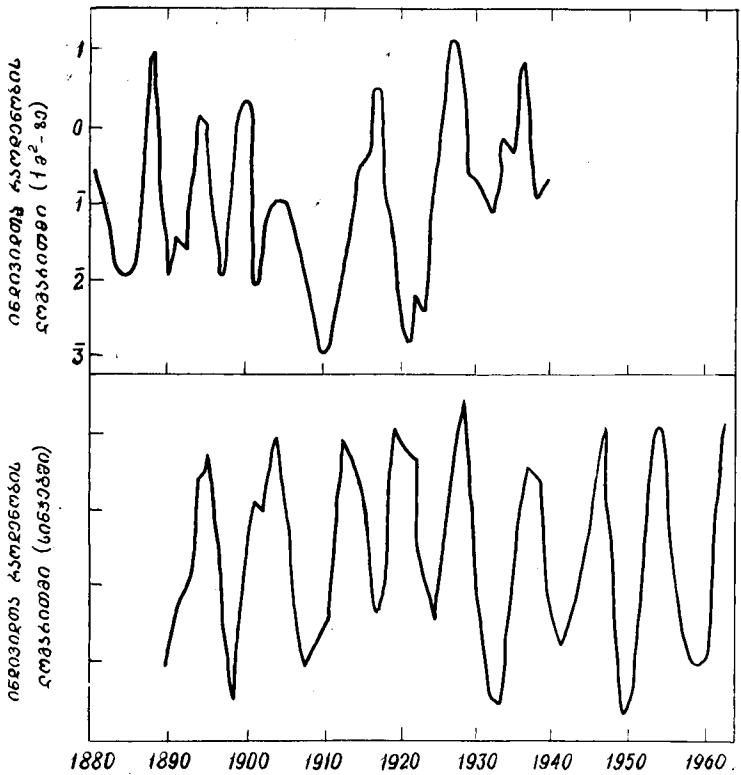
არის მოსაზრება, რომ კურდღლისა და ფოცხვერის რიცხოვნობის ციკლურობა განპირობებულია საკვები რესურსებით. საკვების

რაოდენობის და ხარისხის შემცირება იწვევს კურდღლის რიცხოვნობის მკვეთრ შემცირებას. სხვების აზრით, რიცხოვნობის 9-10-წლიანი ციკლები დაკავშირებულია კოსმიურ მოვლენებთან, სახელდობრ მზის აქტივობის ცვლასთან. ასეთი ვარაუდის სასარგებლოდ მეტყველებს მრავალი სხვა ცხოველის რიცხოვნობის ანალოგიური სურათი, რომელიც არაა დაკავშირებული არც მტაცებელთან, არც საკვებთან.

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

პოპულაციის რიცხოვნობის ცვლილებაში საკვების ხარისხის მნიშვნელობის შესახებ შემდეგი ფაქტი მეტყველებს: 50-60-იან წლებში ალიასკაზე შეისწავლეს ლემინგის რიცხოვნობის დინამიკა და მისი განმსაზღვრელი ფაქტორები. დადგინდა, რომ რიცხოვნობის თითოეული ციკლი 4-5 წელიწადში ერთხელ მეორდება. ზამთარში, თოვლის საფარქვეშ, ლემინგის რიცხოვნობა მკვეთრად ეცემა, რაც, ერთი მხრივ, მტაცებლების როლზე უნდა მეტყველებდეს. მაგრამ რიცხოვნობის მერყეობის ძირითადი მიზეზი მაინც საკვებ მცენარეთა ხარისხი აღმოჩნდა; პოპულაციათა სიდიდე ხშირ შემთხვევაში მცენარეებში ცილების შემცველობაზე იყო დამოკიდებული. მაგალითად, მაქსიმალური რიცხოვნობის დროს 1960 წელს ( $125$  ინდ/კმ<sup>2</sup>) ცილების რაოდენობა მცენარეებში შეადგენდა 22%-ს; მომდევნო წლებში ეს მაჩვენებელი შემდეგნაირად იცვლებოდა: 1961 წელს ( $2,5$  ინდ/კმ<sup>2</sup>) - 14%, 1962 წელს ( $10$  ინდ/კმ<sup>2</sup>) - 17%, 1963 წელს ( $50$  ინდ/კმ<sup>2</sup>) - 15% და ა.შ.

მოგვყავს პოპულაციების ციკლური მერყეობის კიდევ რამდენიმე მაგალითი. ნაძვის მხერხავი (*Drino bohémica*) ევროპიდან კანადაში დაახლოებით 1930 წელს შეიტანეს. 1938 წლისათვის იგი ფართოდ გავრცელდა ზღვისპირა პროვინციებში, სადაც სერიოზულ ზარალს აყენებდა ნაძვნარს. დაახლოებით 20 წლის მანძილზე რეგულარულად აღირიცხებოდა მხერხავის რიცხოვნობა. დადგინდა, რომ ყოველი ციკლის ხანგრძლივობა შეადგენდა 5-6 წელს; რიცხოვნობის მკვეთრი მატება აღინიშნებოდა მატლის სტადიაზე, რასაც არეგულირებდა პარაზიტი ექსენტერუსი (*Exenterus* sp.). ამ პარაზიტის აქტივობა პირდაპირ კავშირში აღმოჩნდა მხერხავის პოპულაციის სიმჭიდროვესთან - მის ზრდასთან ერთად იზრდებოდა



სურ.47. პეპლების ორი სახეობის რიცხოვნობის მერყეობა ევროპაში: ზემოთ — *Bupalus* sp. ლიტცინგენის (გურ) ტყეებში; კარლის (1949) მიხედვით; ქვემოთ — *Zeiraphera* sp. ენგაღინის შვეიცარია) ფოთლოვან ტყეებში; ბალტენსცკაილერის (1964) მიხედვით.

პარაზიტის ეფექტურობა.

47-ე სურათზე ასახულია პეპლების ორი სახეობის რიცხოვნობის დინამიკა ევროპაში. როგორც ჩანს, მინიმალური სიმჭიდროვე რამდენიმე ათასჯერ ნაკლებია მაქსიმალურზე, რომელიც 8-12 წლის ინტერვალით მეორდება. ალპებში ლარიქსის ფოთლომხვევიას რიცხოვნობის ციკლი 10 წელიწადს შეადგენს. ამ ხნის მანძილზე მავნებლის მაქსიმალური რიცხოვნობა დაახლოებით 10 000-ჯერ აღემატება მინიმალურს.

საინტერესოა იტალიური კალიის პოპულაციის რიცხოვნობის

ციკლი საქართველოში. როგორც წესი, რიცხოვნობის მკვეთრი ზრდა და შემცირება ხდება არა უეცრად, არამედ ორი ან რამდენიმე წლის მანძილზე. მაგალითად, 1935 წელს კალიის მასობრივ გამრავლებას წინ უსწრებდა ამ მწერის რიცხოვნობის თანდათანობითი ზრდა 1933 წლიდან. 1953 წლამდე კალია დეპრესიულ მდგომარეობაში იყო, 1954 წლიდან დაიწყო მისი რიცხოვნობის ხელმეორე ზრდა, რაც დამთავრდა მავნებლის მასობრივი გამრავლებით 1957 წელს (სურათი 48). კალიის შემდგომი მასობრივი გამრავლება აღინიშნა 1965, 1974 და 80-იანი წლების დასაწყისში. წლების მანძილზე დაგროვილი მონაცემების ანალიზი ცხადყოფს, რომ იტალიური კალიის რიცხოვნობის მკვეთრი მერყეობა, პირველ რიგში, აბიოტურ ფაქტორებთან, სახელობრ ტენიანობისა და ტემპერატურის ცვლილებებთანაა დაკავშირებული. მასობრივი გამრავლების წლებში მაღალი იყო ტემპერატურა, ხოლო ნალექები მცირე, დაბალი რიცხოვნობის წლებში (1959, 61, 63 ) კი პირიქით. - ტემპერატურა იყო დაბალი და ნალექები უხვი (აბაშიძე, 1973).



სურ.48. იტალიური კალიის რიცხოვნობის მერყეობა საქართველოში 1933-67 წლებში; აბაშიძის (1973) მიხედვით.

ცხადია, ბუნებრივ პოპულაციათა რიცხოვნობის მერყეობის სურათი მხოლოდ აღწერილით არ შემოიფარგლება. სახეობის სპეციფი-

კის შესაბამისად დინამიკა შესაძლოა სხვადასხვაგვარად განხორციელდეს. როგორც არაერთხელ აღინიშნა, ნებისმიერი სახეობრივი პოპულაცია რიგი მახასიათებლების მიხედვით განსხვავდება დანარჩენებისაგან. ეს დინამიკასაც შეეხება, რომელიც გეოგრაფიული ფაქტორების შესაბამისად, სპეციფიკურად იჩენს თავს. დინამიკის თვალსაზრისით პოპულაციათაშორისი განსხვავებები ისეთ თავისებურებებში ვლინდება, როგორიცაა მაქსიმალური და მინიმალური მაჩვენებლების ცვლა სეზონების მიხედვით, რიცხოვნობის პიკების ცვლილება დროში, მოკლე თუ გრძელი ციკლების ხანგრძლივობა და ა.შ. სამწუხაროდ, ეს და მრავალი სხვა ანალოგიური საკითხი ჯერ კიდევ სუსტადაა შესწავლილი და შემდგომ კვლევას საჭიროებს.

### III ნაწილი. ბიოცენოზების ეკოლოგია (სინეკოლოგია)

#### თავი I. ბიოცენოზი (თანასახობალოგია)

ბუნებაში არსებული ცოცხალი ორგანიზმები მჭიდროდ არიან ერთმანეთთან დაკავშირებულნი და ქმნიან ბიოტურ თანასახობალოგებს ანუ ბიოცენოზებს (ბერძნ. *bios* — სიცოცხლე და *koinos* — საერთო). სიცოცხლის ორგანიზაციის დონეების იერარქიულ რიგში ბიოცენოზი პოპულაციის ზემოთ დგას და ბიოტურ კომპონენტებს შორის ერთ-ერთ ყველაზე მაღალ საფეხურს წარმოადგენს.

ბიოცენოზი (ცენოზი) ესაა დედამიწის გარკვეულ მონაკვეთზე არსებული ცოცხალ ორგანიზმთა ნებისმიერი ერთიანობა, რომელსაც აქვს როგორც ორგანიზმებს შორის, ისე ორგანიზმებსა და მათ ადგილსამყოფელს შორის მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი ურთიერთობა. ბიოცენოზი ქმნის თავის განსაკუთრებულ გარემოს — ბიოგარემოს.

ბიოცენოზი დამოუკიდებელი ორგანიზაციული ერთეულია. მისთვის დამახასიათებელია ზოგიერთი ისეთი განსაკუთრებული თვისება, რომელიც მის შემადგენელ კომპონენტებს — ინდივიდებს, პოპულაციებს არ გააჩნიათ. ბიოცენოზი ფუნქციონირებს როგორც ერთიანი ორგანიზმი. ტერმინი ბიოტური ცენოზი ფართო ცნებაა და გამოიყენება სხვადასხვა ზომის ბუნებრივი დაჯგუფებების აღსანიშნავად — ქვაზე დასახლებული ორგანიზმების ბიოტით დაწყებული, უზარმაზარი ტყის ან ოკეანის ბიოტით დამთავრებული. არჩევნ დიდ, ანუ ძირითად და მცირე ბიოცენოზებს. ძირითადი ცენოზები გამოირჩევიან სრულყოფილი ორგანიზაციით, რაც მათ დამოუკიდებლობას აძლევს. ისინი გარემოდან მხოლოდ ნალექებს და მზის ენერგიას იღებენ. მცირე ცენოზები კი მეზობელ ბიოცენოზებზე არიან დამოკიდებულნი.

ესა თუ ის ცენოზი მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი (სხვა ცენოზებისაგან განსხვავებული) ტროფული კავშირებითა და ენერგიის ცვლით ხასიათდება. გარდა ამისა, ბიოცენოზებს აქვთ კომპოზი-

ციური ერთიანობა, რაც უზრუნველყოფს გარკვეული სახეობების თანაარსებობას.

ბიოცენოზი შედგება ფიტოცენოზის, ზოოცენოზისა და მიკრობოცენოზისაგან. ყველაზე უფრო სტაბილურ ცენოზს ფიტოცენოზი წარმოადგენს, ამიტომ ბუნებაში ბიოცენოზებს შორის საზღვრის გავლება სწორედ ფიტოცენოზის საზღვრის მიხედვით ხდება. მაგალითად, საქართველოს მაღალმთიანეთში დეკას მიერ შექმნილი ცენოზი და მის მეზობლად არსებული არყნარი ტყე ერთმანეთისაგან, პირველ რიგში, მცენარეთა სახეობრივი შემადგენლობითა და გარეგნული იერით განსხვავდებიან; მაგრამ განსხვავებული არიან ასევე ბიოკლიმატით, ფაუნით (განსაკუთრებით ნიადაგის ფაუნით), მიკროორგანიზმების შემადგენლობითა და ნივთიერებათა და ენერჯის ცვლის თავისებურებებით.

### 1.1. დისკრეტულობა და კონტინუუმიტა

ცენოზების ბუნების შესახებ არსებობს აზრთა სხვადასხვაობა. მეცნიერთა ერთი ჯგუფი თვლის, რომ ბიოცენოზი, კერძოდ კი ფიტოცენოზი, დისკრეტულია ანუ მკვეთრად არის გამიჯნული მეზობელი ფიტოცენოზებისაგან. მეორენი კი ავითარებენ მცენარეული საფარის, ე.წ. უწყვეტობის ანუ „კონტინუუმის“ თეორიას, რომლის მიხედვითაც ცენოზები თანდათანობით გადადიან ერთმანეთში. უწყვეტობა ბიოცენოზებში შემავალი ცალკეული სახეობების ბიოლოგიურ და ეკოლოგიურ სპეციფიკურობასთან, ანუ სახეობათა ეკოლოგიურ ინდივიდუალობასთანაა დაკავშირებული. აქედან გამომდინარე, კონტინუუმის თეორიის მიმდევრები თვლიან, რომ ცენოზებს შორის, კერძოდ კი ფიტოცენოზებს შორის, საზღვრის გავლება მხოლოდ პირობითად თუ შეიძლება.

### 1.2. ბიოცენოზების ფუნქციური სტრუქტურა

როგორც უკვე იყო აღნიშნული, ცენოზის ძირითადი კომპონენტია მცენარეულობა. მისი ფუნქცია ბუნებაში ძალიან დიდია, რადგან მხოლოდ ის წარმოადგენს ბიოსფეროში პირველადი ორგანული მასის წარმოქმნელს და ენერჯისა და ნივთიერებათა ცვლის ძირითად წყაროს. ცენოზში, გარდა ავტოტროფული კომპონენტებისა, შედიან მცენარეთა ჰეტეროტროფული ფორმებიც – პარაზიტი და, განსაკუთრებით, საპროფიტი ორგანიზმები. ისინი ცხოველების ანალოგიურ ფუნქციას ასრულებენ და ამიტომ სხვა მცენარეულ ფორმებთან ფუნქციური თვალსაზრისით მათი გაიგივება არაა სწორი.

ცენოზში არანაკლებ მრავალფეროვანი ფუნქცია აქვთ ცხოველურ კომპონენტებს: ფიტოფაგებს, ზოოფაგებს, ხაპროფაგებს და ა.შ. ცხოველები მწვანე მცენარეებთან, ან მათ მკვდარ ნაწილებთან ურთიერთობაში წარმოქმნიან რიულ კონსორციულ სისტემებს, ანუ ცენოზის სტრუქტურულ ერთეულებს, რომელშიც ავტოტროფები გაერთიანებული არიან ჰეტეროტროფებთან. ეს ჯგუფები ცენოზში სხვადასხვა მიზანს ემსახურებიან, ისინი ახორციელებენ ნივთიერებებისა და ენერჯის გარდაქმნას. ასე, მაგალითად, ფესვებით მკვებავი ფიტოფაგები (რიზოფაგები) ზემოქმედებას ახდენენ მცენარეების წყლითა და მინერალური ნივთიერებებით უზრუნველყოფაზე, ფოთლით მკვებავები — გაზთა ცვლაზე, ნაყოფით მკვებავები კი მოქმედებენ ფიტოცენოზის ავტოტროფული კომპონენტის სახეობრივი შემადგენლობის გამძლეობაზე, კერძოდ, ისინი გარკვეულად ზღუდავენ მომავალი თაობის განვითარებას.

ბიოცენოზში კიდევ უფრო მეტადაა დიფერენცირებული მიკროორგანიზმების ფუნქცია. მიკროორგანიზმები სასიცოცხლო ფორმების შემადგენლობისა და ცენოზში „მუშაობის“ ხასიათით ძალიან მრავალფეროვანი არიან. მათ აქვთ უნარა განახორციელონ ისეთი ქიმიური რეაქციები, რომლებიც სრულიად მიუწვდომელია უმაღლესი მცენარეებისა და ცხოველებისათვის, მაგალითად: აკომოსფეროს თავისუფალი აზოტის ფიქსაცია, ორგანული მასალის მინერალიზაცია, დედამიწის ქერქის მინერალების დაშლა და სინთეზი. ბევრი მიკროორგანიზმი მრავალფუნქციურია. მაგრამ არსებობენ ამ ორგანიზმების ისეთი ჯგუფებიც, რომელთაც გარკვეული ბიოქიმიური თვისებები გააჩნიათ და ბიოცენოზში მხოლოდ მათთვის დამახასიათებელ სპეციფიკურ ფუნქციას ასრულებენ. ამ მიკროორგანიზმებს ცენოზში მიმდინარე ნივთიერებათა გარდაქმნის პროცესში საკმაოდ დამოუკიდებელი ადგილი უჭირავთ.

ცენოზის ფუნქციურ სტრუქტურაში განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ნიადაგს, რომლის ნებისმიერი გენეზისური პორიზონტი როგორც ფიზიკურ-ქიმიური და ბიოლოგიური თვისებებით, ისე მისი თანასახოგადობის კომპონენტთა კავშირებისა და ურთიერთმოქმედების ხასიათის მიხედვით, სხვებისაგან არსებითად განსხვავებული წარმონაქმნია. ცენოზში გამოირჩევა აგრეთვე მკვდარი საფარი ანუ დეტრიტი. ის ძირითადად შედგება მცენარეთა მკვდარი ნარჩენებისაგან, რომლებიც სპეციფიკური ცხოველებისა და მიკროორგანიზმების ზემოქმედების შედეგად თანდათანობით იხრწნებიან.

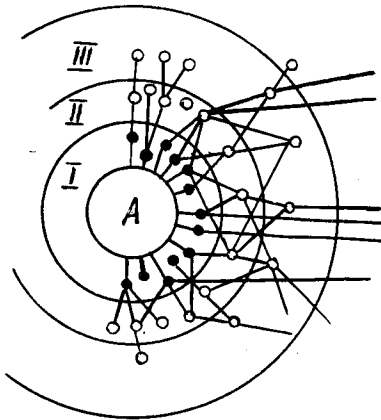
### 1.3. ორგანიზმთა ურთიერთდაზოკიდაზულაობის ტიპები ბიოცენოზში

ერთმანეთისაგან სრულიად განსხვავებული ორგანიზმები

ძალიან ხშირად მჭიდრო ურთიერთდამოკიდებულებაში იმყოფებიან. ასე, მაგალითად, მცენარეებთან ყოველთვის არიან დაკავშირებული ბაქტერიები, სოკოები, ცხოველები. განვიხილოთ ბიოცენოზში ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების ძირითადი ტიპები:

### 1.3.1. კონსორციები

განსხვავებული ორგანიზმების ურთიერთდამოკიდებულების ერთ-ერთი ნათელი გამოხატულებაა კონსორციის მოვლენა, როდესაც ბიოცენოზებში ავტოტროფები გაერთიანებული არიან ჰეტეროტროფებთან და გარკვეულ სტრუქტურულ ერთეულებს ქმნიან. ტერმინი „კონსორცია“ შემოღებულია ბეკლემიშევის (1951) და რამენსკის (1952) მიერ.



სურ.49. კონსორციის სქემა; მაზინგის (1966) მიხედვით.

A — კონსორციის დეტერმინანტი; I, II, III — კონცენტრები; მუქი რგოლები — ფიტოფაგები, ფიტოპარაზიტები, სიმბიონტები, ეპიფიტები; ღია რგოლები — ძირითადად ზოოფაგები და ზოოპარაზიტები

კონსორცია შედგება ცენტრალური ბირთვისაგან (კონსორციის დეტერმინანტი), წარმოქმნილი ავტოტროფული არაეპიფიტური მცენარის პოპულაციისაგან და მასთან დაკავშირებული ორგანიზმებისაგან. ორგანიზმებს, რომლებიც კონსორციის ცენტრალურ სახეობასთან

ტროფულად ან ტოპურად არიან დაკავშირებული, მაზინგმა (1966) კონსორტები უწოდა. ეს უკანასკნელნი წარმოქმნიან მთელ რიგ კონცენტრებს (სურ.49). პირველ მათგანში შედიან კონსორტები, რომლებიც უშუალოდ უკავშირდებიან კონსორციის ავტოტროფს – დეტერმინანტს მხოლოდ ტროფულად (უშუაგვრესად ფიტოფაგი ცხოველები), ან ტროფულადაც და ტოპურადაც (პარაზიტული ორგანიზმები, ენდობიონტები, სიმბიონტები), ან მხოლოდ ტოპურად (ეპიფიტები, ლიანები, ავტოტროფულ მცენარეებზე დაბუდებული ცხოველები). ავტოტროფებთან ტროფულად დაკავშირებული კონსორტები მათგან მიიღებენ ენერგიას და ნივთიერებებს (ფიტოფაგები, ფიტოპარაზიტები), ან მხოლოდ ნივთიერებებს (ნახევრადპარაზიტები). ძალიან ხშირად ის ცხოველები და ფიტოპარაზიტები, რომლებიც კონტაქტურად არიან დაკავშირებულნი კონსორციის დეტერმინანტებთან არა მარტო იღებენ მათგან ენერგიას და ნივთიერებას, არამედ მათ ქსოვილებში გამოყოფენ თავის მეტაბოლიტებს.

პირველი კონცენტრის კონსორტებს, რომლებიც დეტერმინანტთან ტროფულად არიან დაკავშირებულნი, მათთვის აუცილებელი ენერგია და ნივთიერება შეუძლიათ მიიღონ ავტოტროფების ცოცხალი თუ მკვდარი ორგანობისაგან ან ორგანოთა გამონაყოფებისაგან. ამრიგად, პირველი კონცენტრის კონსორტებში შედიან ბიოტროფები, საპროტროფები და ეკრისოტროფები. ცნობილი ბოტანიკოსის რაბოტნოვის (1983) აზრით, ფუნქციურად განსხვავებულ ორგანიზმთა ჯგუფების ეს სახელწოდებები უფრო ზუსტად გამოხატავენ არსებულ კავშირებს, ვიდრე ბიოცენოლოგიაში გაბატონებული ტერმინები „კონსუმენტები“ (მომხმარებლები) და „რედუცენტები“ (დამშლელები). ბიოტროფები არა მხოლოდ გამოიყენებენ მცენარეების ცოცხალი ორგანიზმების ორგანულ ნივთიერებას, არამედ ნაწილობრივ მინერალიზაციასაც კი ახდენენ (პარაზიტული ორგანიზმების მიერ  $CO_2$  – ის გამოყოფა, ხოლო ფიტოფაგი ცხოველების მიერ გარდა ნახშირორჟანგისა სხვა აირების, წყლის და ზოგიერთი მინერალური მარილების გამოყოფა). ამრიგად, ბიოტროფები, ნაწილობრივ, რედუცენტებიც არიან. საპროფიტები თავისი ცხოველმკმედ პროცესში მხოლოდ მცენარის მკვდარი ნაწილების ორგანული ნივთიერების მინერალიზაციას კი არ ახდენენ, არამედ ახალ ორგანულ ნაერთებსაც (ნიადაგის ჰუმუსს) ქმნიან. ამრიგად, ბიოტროფებიც და საპროტროფებიც იყენებენ ორგანულ ნივთიერებას და ახდენენ კიდევ მის მინერალიზაციას და ამჟღავნებენ, როგორც „კონსუმენტის“, ისე „რედუცენტის“ თვისებებს.

პირველი კონცენტრის ბიოტროფულ კონსორტებს მიეკუთვნებიან: ფიტოფაგი ცხოველები, ფიტოპარაზიტები (სოკოები, ბაქტერიები, ვირუსები, პარაზიტი ყვავილოვანი მცენარეები), სიმბიონტები. ამავე კონცენტრის საპროტროფულ კონსორტებს მიეკუთვნებიან

ცხოველები — საპროფაგები (ჭიკაყელები), სოკოები, ბაქტერიები, აქტინომიციტები. ისინი ახდენენ არა მხოლოდ ავტოტროფების და ჰეტეროტროფების მკვდარი ნაწილების მინერალიზაციას და ამით უზრუნველყოფენ მცენარეების მინერალურ კვებას, არამედ ნიადაგში გამოყოფენ თავის მეტაბოლიტებს, რომლებსაც შეუძლიათ მცენარეებზე იმოქმედონ როგორც დადებითად ისე უარყოფითად. ასეთ ორგანიზმებს ეკრისოტროფები ეწოდებათ. ეკრისოტროფული კონსორტიებიდან განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვთ რიზოსფერულ ორგანიზმებს (ბაქტერიები, სოკოები, აქტინომიციტები და სხვ.). ეკრისოტროფების როლი ცენოზში დიდია.

კონსორციის მეორე კონცენტრში შემავალი კონსორტები ენერგიისა და ნივთიერების წყაროდ იმ ორგანიზმებს იყენებენ, რომლებიც პირველ კონცენტრს ქმნიან (ფიტოფაგები, ფიტოპარაზიტები, საპროტროფები).

ერთი ტროფული დონიდან მეორეზე გადასვლა ორგანიზმების და მათში დაგროვებული ენერგიის მკვეთრ შემცირებას იწვევს. მეორე და მომდევნო კონცენტრების კონსორტები არ არიან უშუალოდ დაკავშირებული კონსორციის ავტოტროფულ დეტერმინანტებთან, მაგრამ ფიტოფაგებისა და ფიტოპარაზიტების რიცხოვნობის რეგულირების გზით მათ შეუძლიათ დეტერმინანტზე არაპირდაპირი ზეგავლენა იქონიონ. ამის შესანიშნავ ილუსტრაციას წარმოადგენს დარვინის მიერ აღწერილი მაგალითი სამყურას გავრცელების კავშირისა კატების გავრცელებასთან: სამყურა ვრცელდება თესლით, თესლი წარმოიქმნება მისი ყვავილების ბაზებით დამტვერვის შედეგად, თაგვები იკვებებიან ფიჭით და ანადგურებენ ბაზების ბუდეებს, კატები იკვებებიან თაგვებით.

აღსანიშნავია, რომ ცალკეული კონსორციები ჩამოყალიბდნენ სახეობის შეუღლებული ევოლუციის პროცესში. მათ მქონდათ ეკოლოგიური, ბიოლოგიური და გარემოს წარმოქმნის ინდივიდუალური თვისებები, შეგუებათა ერთიანობა, რამაც განაპირობა ეკოტოპის გარკვეულ პირობებში სხვა სახეობებთან ერთად მათი არსებობისა და ბიოცენოზში შესაფერისი ადგილის დაკავების უნარი. ყოველ სახეობას ჩამოუყალიბდა მისთვის დამახასიათებელი სიცოცხლის სტრატეგია. ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ცენოზის შემადგენლობაში მხოლოდ ის სახეობები შევიდნენ, რომელთაც გარემოს გარკვეულ პირობებში ერთად არსებობა შეეძლეს. ამ სახეობების ბუნებრივი გადარჩევა ცვალებად გარემო პირობებში (ტემპერატურათა მკვეთრი მერყეობა) და სტრესულ სიტუაციებში (ხანძრები, ანთროპოგენული ფაქტორების უარყოფითი ზემოქმედება და ა.შ.) მიმდინარეობდა. ყოველივე ამან განაპირობა ცენოზებში ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების დინამიკური სისტემის ფორმირება და ისეთი სახეობების წარმოშობა, რომლებიც საარსებო პირობების

ნაირგვარ დარღვევებზე ტოლერანტობას ამჟღავნებენ.

კონსორციის შესანიშნავ მაგალითს წარმოადგენს ავსტრალიაში აკაციის ერთ-ერთი სახეობისა და ჭიანჭველების ურთიერთდამოკიდებულება. ეს აკაცია ჭიანჭველებს უზრუნველყოფს საკვებით და საცხოვრებლით (ჭიანჭველები სახლდებიან ეკლის გამსხვილებულ ძირში), ჭიანჭველები კი, თავის მხრივ, ხეს იცავენ ფიტოფაგი მწერებისაგან. თუ აკაციას ჭიანჭველებს მოაშორებენ, რაც ხშირად ხდება ხოლმე, მაშინ ხეს ფოთოლჭამია მწერები ესევიან, აკაცია უფოთლოდ რჩება და ხმება.

### 1.3.2. სიმბიოზი

როგორც ადრე ითქვა, ბიოცენოზში ორგანიზმთა შორის ურთიერთდამოკიდებულების ერთ-ერთი ფორმაა სიმბიოზი, რაც ორივე პარტნიორისათვის სასარგებლო ურთიერთობას გულისხმობს; თუმცა ზოგიერთი მკვლევარის აზრით, სიმბიოზში პარაზიტოზში და კომენსალიზმიც იგულისხმება (იხ. ქვემოთ). ამ შეხედულების მიმდევრები იმას ეყრდნობიან, რომ სიტყვა სიმბიოზი პირდაპირი მნიშვნელობით „ერთად ცხოვრებას“ ნიშნავს.

ავტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების სიმბიოზური ურთიერთობის ერთ-ერთი თვალსაჩინო მაგალითია მიკროსიმბიოტროფია ანუ სოკოს და მცენარის ურთიერთობა, როდესაც მცენარე უფრო ეფექტურად იყენებს ნიადაგში არსებულ ფოსფორს და ზოგ ისეთ ნივთიერებებს, როგორცაა ცინკი, კალიუმი, სტრონციუმი. გარდა ამისა, მიკორიზული სოკოები მცენარეს ამარაგებენ ზრდის მასტიმულირებელი ნივთიერებებით და ვიტამინებით. რაც შეეხება მიკორიზის წარმოქმნელ სოკოებს, ისინი მცენარისაგან ითვისებენ ცელულოზას და ლიგნინს.

აღსანიშნავია აგრეთვე სიმბიოზური კავშირი ბაქტერიებსა და მცენარეებს შორის. მაგალითად, კოყრის ბაქტერიებს, რომლებიც პარკოსან მცენარეთა ფესვებზე სახლდებიან, თავისუფალი აზოტი ბმულ მდგომარეობაში გადაჰყავთ. ამის შედეგად მცენარეს აზოტის შეთვისების საშუალება ეძლევა. ბოლო დროის გამოკვლევებით დასტურდება, რომ ბევრ არაპარკოსან მცენარეს ასევე გააჩნია კოყრის ბაქტერიები, მაგრამ მათი აზოტმაფიქსირებელი ფუნქცია ჯერ-ჯერობით არაა გარკვეული.

### 1.3.3. კომენსალიზმი

კომენსალიზმი პოპულაციების ან ცალკეული ინდივიდების ურთიერთდამოკიდებულების ისეთი ფორმაა, როდესაც ერთი პარტნი-

ორისათვის ეს სასარგებლოა, მეორისათვის კი ნეიტრალური. ორგანიზმთა შორის დადებით ურთიერთობებში კომენსალიზმი შედარებით მარტივი ფორმაა და ამგვარი ურთიერთობის განვითარების პირველ საფეხურს წარმოადგენს. კომენსალიზმი განსაკუთრებით ხშირია ოკეანეებში. ურთიერთობის ამ ფორმას ძალიან ბევრ ცხოველზე შეიძლება დავაკვირდეთ. მაგალითად, ორსაგდულიანი მოლუსკების ნიჟარაში, ღრუბულების თუ სხვა უხერხემლოთა სხეულში თავშესაფარს პოვებენ უცხო ორგანიზმები, რომელთაც ამ ცხოველები-სათვის არც სარგებლობა მოაქვთ და არც ზიანი. ხამანწყას მანტიის ღრუში ზოგჯერ საშუალო ზომის კიბორჩხალა ცხოვრობს, რომელიც კომენსალია, თუმცა ცალკეულ შემთხვევაში ის არღვევს „სტუმრის“ ფუნქციას და თავის პატრონს შეექცევა ხოლმე.

კომენსალიზმი ძალიან მცირედ განსხვავდება იმ სიტუაციისაგან, როდესაც ორი ორგანიზმის გაერთიანების ან სხვა რომელიმე ურთიერთმოქმედების შედეგად ერთ-ერთი მათგანი იღებს უპირატესობას. ამ შემთხვევაში ჩვენ საქმე გვაქვს ე.წ. პროტოკოოპერაციასთან. ამის მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ კიბორჩხალების და ღრუნაწლავიანების გაერთიანება. ეს უკანასკნელნი ემაგრებიან კიბორჩხალების ზურგს, ნიღბავენ და ამით იცავენ მათ. ღრუნაწლავიანები, თავის მხრივ, კიბორჩხალებისაგან იღებენ საკვების იმ ნაწილს, რომელიც მათი „ნასუფრალისაგან“ რჩება. ამრიგად, არც კიბორჩხალები და არც ღრუნაწლავიანები არ არიან ერთმანეთზე მთლიანად დამოკიდებულნი.

### 1.3.4. მუტუალიზმი

პოპულაციების ურთიერთდამოკიდებულების განვითარების მომდევნო საფეხურს მუტუალიზმი ანუ ობლიგატური სიმბიოზი წარმოადგენს. სიმბიოზის ამ ფორმის დროს თითოეულმა თანამცხოვრებმა ორგანიზმმა უნდა მიიღოს თანაბარი სარგებლობა. ეს შემთხვევა უფრო ხშირია განსხვავებული მოსახონილების მქონე ორგანიზმებში. ობლიგატური სიმბიოზის ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი სისტემები ავტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების ურთიერთობის შედეგად წარმოიქმნებიან; ცენოზის ეს ორი კომპონენტი აღწევს საბოლოოდ გაწონასწორებულ სიმბიოზს.

კარგადაა შესწავლილი ობლიგატური სიმბიოზი მცოხნელებსა და მათ ფაშვში მყოფ მიკროორგანიზმებს შორის. ფაშვში არსებული ანაერობული პირობები ბაქტერიების ზრდისათვის არ არის ხელსაყრელი (მაგალითად, ძროხის მიერ შეჭმული ბალახის ენერჯის მხოლოდ 10% ასიმილირდება ბაქტერიების მიერ), მაგრამ სწორედ ამ არახელსაყრელი პირობების გამო მცოხნელებს შეუძლიათ არსებობა

ისეთი ნივთიერების ხარჯზე, როგორცაა უჯრედისი. მიკროორგანიზმების მოქმედების შედეგად მიღებული ენერგიის ძირითადი ნაწილი გროვდება სხვადასხვა ცხიმოვან მჟავაში, რომელიც წარმოიქმნება უჯრედისიდან, მაგრამ შემდეგ უკვე აღარ იხრწნება; მცოხნელებს შეუძლიათ ამ საბოლოო პროდუქტების უშუალო ასიმილაცია. ამგვარი პარტნიორობა ძალიან სასარგებლოა მცოხნელებისათვის, რომლებიც ენერგიის დიდ ნაწილს იღებენ უჯრედისის ხარჯზე; ისინი ამ ენერგიას სიმბიონტების გარეშე ვერ გამოიყენებდნენ. რაც შეეხება ბაქტერიებს, ისინი, თავის მხრივ, უზრუნველყოფილი არიან გარემოთი, სადაც ტემპერატურული პირობები მუდმივია.

### 1.3.5. კონკურენცია

კონკურენცია, ფართო გაგებით, ისეთი ურთიერთობაა, როდესაც ორგანიზმები მიისწრაფიან ერთი და იმავე რესურსის გამოსაყენებლად. სახეობათაშორისი კონკურენცია — ესაა ორი ან მეტი სახეობის პოპულაციებს შორის ნებისმიერი ურთიერთმოქმედება, რომელიც უარყოფით გავლენას ახდენს მათ ზრდასა და გადარჩენაზე. ახლომონათესავე ან სხვა ნიშნით ახლო მყოფ სახეობებს შორის კონკურენცია იწვევს მათ ეკოლოგიურ განცალკევებას. კონკურენცია, ამასთანავე, ხელს უწყობს გადარჩევის პროცესში მრავალი ადაპტაციის წარმოქმნას, რაც, თავის მხრივ, იწვევს ამა თუ იმ ცენოზში თანაარსებულ სახეობათა მრავალფეროვნების ზრდას. როდესაც კონკურენციაზეა საუბარი, აუცილებელია დავაზუსტოთ, თუ რომელი რესურსისათვის (სინათლის, წყლის, მინერალური ნივთიერებების) ხდება იგი.

არჩევნ შიგასახეობრივ და სახეობათა შორის კონკურენციას. შიგასახეობრივი კონკურენცია მრავალი ფაქტით დასტურდება. გარკვეულ ზღვრამდე ნათესში მცენარეთა განაწილების სიხშირის ზრდა შეიძლება დადებითად მოქმედებდეს მცენარეებზე, ვინაიდან სიხშირის ზრდით მცირდება ქარის მექანიკური ზემოქმედება, ტემპერატურის მერყეობის გავლენა და ტრანსპირაცია. შემდეგში, მცენარეთა მიწისზედა და მიწისქვეშა ორგანოების უფრო ძლიერი სისტემის ფორმირების შედეგად იზრდება კონკურენციის ინტენსივობა ჯერ წყლისა და მინერალური ელემენტებისათვის, ხოლო უფრო მოგვიანებით სინათლისათვის.

ერთად მზარდი ერთი სახეობის ინდივიდები ერთმანეთზე ზემოქმედებენ. ფართობის ერთეულზე ინდივიდთა რიცხვის ზრდასთან ერთად მკვდარი ინდივიდების წილი იზრდება. ამა თუ იმ მცენარის მაქსიმალური მოსავლიანობის მიღწევა შესაძლებელია ინდივიდთა საშუალო სიხშირის დროს. რა თქმა უნდა, ინდივიდთა ოპტიმალური

განაწილება ბევრადაა დამოკიდებული მათ სახეობრივ თავისებურებებზე და ადგილსამყოფელის ხასიათზე.

სახეობათა შორის კონკურენციის შესწავლის შედეგად მკვლევარები მივიდნენ იმ დასკვნამდე, რომ კონკურენცია სახეობათა ცვლის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორია. ოდუმის მიერ განხილულია ჩიკაგოს უნივერსიტეტის პროფესორის თომას პარკის ექსპერიმენტი, რომელიც სახეობათა შორის კონკურენციის ერთ-ერთი თვალსაჩინო მაგალითია. პარკმა და მისმა სტუდენტებმა შეისწავლეს ფქვილის ღრაჭიკას, კერძოდ, გვარ *Tribolium*-ის სახეობები. ამ პატარა ხოჭოებს მთელი თავისი სასიცოცხლო ციკლის გავლა შეუძლიათ ძალიან მარტივ და ერთგვაროვან გარემოში — ფქვილიან ან ქატოიან ქილაში. ეს გარემო წარმოადგენს მათი მატლისა და იმაგოს საკვებსაც და ადგილსამყოფელსაც. საკვების რეგულარული განახლების შემთხვევაში ხოჭოს პოპულაციას შეუძლია ძალიან დიდხანს იარსებოს. ენერჯის მიწოდების თვალსაზრისით ამ ექსპერიმენტულ სისტემას შეიძლება სტაბილიზებული ჰეტეროტროფული ეკოსისტემა ვუწოდოთ.

გამოირკვა, რომ თუ ამ ერთგვაროვან გარემოში მოვათავსებთ ღრაჭიკას გვარის ორ სხვადასხვა სახეობას და მათზე სხვადასხვა ეკოლოგიური ფაქტორით ვიმოქმედებთ, მაშინ ერთ-ერთი სახეობა აუცილებლად ელიმინირდება, ხოლო მეორე კარგად განვითარდება. პარკის ექსპერიმენტში გაიმარჯვა იმ სახეობამ, რომელიც მოექცა მაღალი ტემპერატურისა და ტენის პირობებში (*T. castaneum*).

ამგვარი ექსპერიმენტული მოდელების გამოყენებით ადვილია ისეთი პირობების შექმნა, როდესაც სახეობები შეძლებენ თანაარსებობას. თუ კულტურებს მოვათავსებთ ხან ცხელ და ნოტიო, ხან კი მშრალ და ცივ პირობებში, მაშინ ერთი სახეობის უპირატესობა, რასაც მეორის მოსპობა შეიძლება მოჰყვეს, არ იქნება ხანგრძლივი. იმ შემთხვევაში, თუ სისტემა იქნება „ღია“ და დომინირებული სახეობის ინდივიდებს მიგრაციის საშუალება ექნებათ, მაშინ კონკურენცია იმდენად სუსტი აღმოჩნდება, რომ ორივე სახეობა შეძლებს თანაარსებობას.

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ერთი სახეობის ინდივიდებს შორის კონკურენცია ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ბუნებრივი ფაქტორია, რომელიც დამოკიდებულია სიმჭიდროვეზე. იგივე შეიძლება ითქვას სახეობათა შორის კონკურენციის შესახებაც. კონკურენცია უდიდეს გავლენას ახდენს ახლომდგომი სახეობების განაწილებაზე. ცნობილია, რომ ახლომონათესავე ან მსგავსი მოთხოვნილებების მქონე სახეობები სხვადასხვა გეოგრაფიულ რეგიონებში ან ერთი და იმავე რეგიონის სხვადასხვა ადგილსამყოფელში არიან გავრცელებული. კონკურენციის ასაცილებლად მრავალი სხვა გზაც არსებობს, მაგალითად, ახლომდგომი სახეობების განსხვავება დღიური ან სეზონური

აქტიურობის რიტმით, საკვების დიფერენცირებით და ა.შ.

ის ფაქტი, რომ ახლომონათესავე სახეობები ბუნებაში მკვეთრად არიან გამიჯნული, არ ნიშნავს იმას, რომ ამ გამიჯვნის შესანარჩუნებლად მათ შორის განუწყვეტლივ მიმდინარეობს კონკურენცია. ევოლუციის პროცესში ამ სახეობებს შეიძლება გამოუმუშავდეთ განსხვავებული მოთხოვნილებები და უპირატესობები და მაშინ მათ შორის კონკურენციული ურთიერთობა შეწყდება. ცნობილ ფრანგ ბოტანიკოსს ბრაუნ-ბლანკეს მოჰყავს ასეთი მაგალითი: ევროპაში გვარ *Rhododendron*-ის ერთი-ერთი სახეობა *Rh. hirsutum* კარბონატულ ნიადაგზე იზრდება, ხოლო მეორე — *Rh. ferrugineum* — მჟავე ნიადაგზე. არც ერთ მათგანს არ შეუძლია არსებობა საწინააღმდეგო ტიპის ნიადაგზე, ამის გამო ამ სახეობებს შორის კონკურენცია პრაქტიკულად არ არსებობს. როდესაც ამა თუ იმ ბიოცენოზში, კერძოდ კი ფიტოცენოზში, სახეობის პოზიცია საკმაოდ მყარია, მაგრამ ინდივიდთა რაოდენობის თვალსაზრისით არც თუ ისე გაბატონებული მდგომარეობა უკავია, ეს იმას ნიშნავს, რომ ამ სახეობას კონკურენციის კარგი უნარი აქვს, რაც განსაზღვრავს მის არსებობას თანასაზოგადოებაში (ფიტოცენოზში). ამავე დროს იგივე სახეობა ნაკლები კონკურენციის უნარის მქონეა, იმ სახეობასთან შედარებით, რომელიც უფრო გაბატონებულია ფიტოცენოზში. ე.ი. არსებობს სახეობის შედარებით კონკურენციის უნარიანობა, რაც ინდივიდების ასაკთან, გარემო პირობებთან და მასთან ერთად მოზარდ სახეობებთან კავშირში იცვლება.

სახეობათა კონკურენციის უნარი განისაზღვრება მათი ეკოლოგიური და ბიოლოგიური თავისებურებებით და აგრეთვე მცენარეთა კონსორტებთან ურთიერთდამოკიდებულებებით, დადებითად მოქმედი კონსორტების (მაგ., სიმბიონტების) არსებობით, კონსორტების უქონლობით ან მათი სუსტი აქტიურობით, უარყოფითი ზემოქმედებით (ფიტოფაგები, ფიტოპარაზიტები) და სხვა.

რაბოტნოვს (1983) მოჰყავს ცნობილი გერმანელი ეკოლოგის ელენბერგის მონაცემები იმის შესახებ, თუ რა მნიშვნელობა აქვთ კონსორტებს მცენარეთა სახეობების კონკურენციის უნარის განსაზღვრაში. ასე, მაგალითად, პარაზიტული სოკო თივლის ობი, რომელსაც ტემპერატურის დაბალი ოპტიმუმი აქვს, აავადებს ახალგაზრდა წიწვოვანი მცენარეების წიწვებს, მაგრამ არ ვნებს ფოთლოვან ხეებს. ამის შედეგად კონკურენცია ხელსაყრელი ხდება ფოთლოვანი ჯიშებისათვის. საინტერესოა, რომ სოიოსა და ფეტვის ერთად მოყვანის დროს სოიოს მოსავალი კოჟრის ბაქტერიების სიმბიოზის გარეშე 2 გრ. იყო, ხოლო ინოკულაციის დროს 98 გრ. ფეტვის გარეშე ნათესში კი შესატყვისად — 16 და 167 გრ. აღსანიშნავია, რომ კონკურენციის გარეშე დათესილი მცენარეები

(სანერგეში) უმთავრესად მეორე წელსვე ყვავილობენ, ხოლო მცენარეები, რომლებიც ზამთრის წინ შეითესა მდელში (შეკრულ მცენარეულ საფარში), სადაც ნიადაგი ფესვებით არის გამსჭვალული, მხოლოდ მე-3, მე-5 წელს და უფრო გვიანაც აყვავდნენ. ფიტოცენოზებში, ე.ი. კონკურენციის პირობებში საკმაოდ მცირდება თესლის პროდუქტიულობა, ხოლო უფრო მკვეთრად ვლინდება მცენარეთა ნაყოფების პერიოდულობა. ტყის გარეშე გაზრდილი ხეები უფრო ხშირად თესლმსხმოიარობენ, ვიდრე ტყეში მოზარდი მცენარეები.

### 1.3.6. კონტაქტური ურთიერთმოქმედებები

ორგანიზმთა შორის ურთიერთობის ერთ-ერთ მარტივ ტიპს წარმოადგენს კონტაქტური ურთიერთმოქმედება. ამ ურთიერთობის ორ ტიპს გამოყოფენ: კონტაქტი ორგანიზმების შეზრდით და შეზრდის გარეშე. ამათგან განსაკუთრებულ ყურადღებას იმსახურებს მცენარეთა ფესვების შეზრდა, რაც უფრო ხშირად ხემცენარეებში ხდება. უმეტეს შემთხვევაში ფესვები შეეზრდებათ ხოლმე ერთსა და იმავე ინდივიდებს და, არც თუ ისე იშვიათად, ერთი და იმავე სახეობის ინდივიდს. ძალიან იშვიათია, როდესაც ხდება სხვადასხვა სახეობის მცენარეთა ფესვების შეზრდა. შეზრდილი ფესვებით ნივთიერების (ორგანული ნივთიერებისა და წყლის ჩათვლით) მცენარიდან მცენარეში გადატანის შესაძლებლობა ექსპერიმენტულადაა დადასტურებული და დადგენილია, რომ იგი ამ მცენარეთა გადარჩენის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი საშუალებაა.

ხშირად ერთად მოზარდი მცენარეები ერთმანეთს მნიშვნელოვან დაბრკოლებებს უქმნიან, რის გამოც მათი ნორმალური განვითარება ფერხდება. ასე, მაგალითად, მცენარის მიწისზედა ორგანოები ქარით დამტვერავი მცენარეების მტვერს იჭერენ, რითაც ხელს უშლიან იმ ინდივიდების დამტვერვას, რომელნიც მცირე რაოდენობით არიან წარმოდგენილი თანასახოგადობაში. მცენარეთა თესლით გამრავლებაზე უარყოფითად მოქმედებს ხავსებისა და ლიქენების მძლავრი საფარის განვითარება. მათ ქვეშ მოხვედრილი თესლი ძალიან ძნელად ღივდება, ხოლო თუ აღმოცენდა, მისი გახარება სუსტად მიმდინარეობს. ხავსის საფარის მოცილების შემდეგ კი აღმონაცენი კარგად ვითარდება და იწყება მისი ინტენსიური ზრდა.

მცენარეთა კონტაქტური ურთიერთობის კარგ მაგალითს წარმოადგენს ის შემთხვევა, როდესაც ერთი მცენარე დაბრკოლებას უქმნის მეორე მცენარის მიწისქვეშა ორგანოებს: ფესურებს, პწკალებს (სტოლონებს), ფესვის ამონაყარებს და ამით აძნელებს მათ გადაადგილებას. მიწისქვეშა ორგანოების ზრდის მიმართულების შესაცვლელად მცენარე დიდ ენერგიას ხარჯავს.

ერთი მცენარის მეორეზე გავლენის განსაკუთრებული ფორმაა მექანიკური ზემოქმედება, რაც ბუნებრივი მოვლენების, კერძოდ ქარის, საშუალებით ხორციელდება. ასეთი ზემოქმედების კარგ მაგალითს წარმოადგენს ნაძვის და არყის ტოტების ერომანეთზე მიხეთქება ქარის დროს და სხვ.

### 1.3.7. ალელოპათია

ალელოპათია მცენარეთა შორის ურთიერთობის ისეთი ფორმაა, როდესაც მცენარეები ერომანეთზე მოქმედებენ მათ მიერ გამოყოფილი ქიმიური ნივთიერებებით. ამ ნივთიერებებს მცენარეები გამოყოფენ როგორც სიცოცხლის პერიოდში, ისე სიკვდილის შემდეგ, გახრწნის სტადიაში მყოფი ორგანიზმიდან.

ბოტანიკოსები თვლიან, რომ ალელოპათია არ უნდა განიხილებოდეს ურთიერთობის ისეთ ფორმად, როდესაც ერთი მცენარე უშუალო ზეგავლენას ახდენს მეორეზე. ავტოტროფების და საპროტროფების (მათ შორის ცხოველების) მეტაბოლიტები გარემოში (ჰაერში, ნიადაგში, წყალში) მოხვედრისას სხვა ორგანიზმებზე მოქმედებენ ამ გარემოს შეცვლის გზით. სწორედ ამიტომ ალელოპათიას ორგანიზმთა შორის ტრანსაბიოტურ ურთიერთობას მიაკუთვნებენ. აქედან გამომდინარე, ალელოპათია გულისხმობს მცენარეთა შორის ისეთ ურთიერთობას, როდესაც ერთი (ორგანიზმები) ზემოქმედებენ მეორეზე სპეციფიკური მეტაბოლიტების მეშვეობით. აღსანიშნავია, რომ ეს მეტაბოლიტები არ წარმოადგენენ მცენარეებისათვის არც მინერალური და არც ნახშირბადული კვების წყაროს.

სავარაუდოდ თვლიან, რომ მცენარეთა გამონაყოფი შემდეგი კომპონენტებისაგან შედგება: ბალასტი მეტაბოლიტები, რომელთაგანაც განთავისუფლება მცენარისათვის აუცილებელია; ნივთიერებები, რომლებიც მიიზიდავენ მცენარისათვის სასარგებლო ჯონსორტებს და დააფრთხობენ მავნეს, უზრუნველყოფენ მცენარეთა წარმატებით არსებობას ჰაერის მაღალი ტემპერატურისა თუ წყლის ნაკლებობის პირობებში და სხვ.; მცენარისათვის აუცილებელი, ნიადაგიდან შთანთქმული ან სიმბიონტებისაგან მიღებული ნივთიერებები, რომლებიც ჯერჯერობით მცენარეს არ გამოუყენებია უფრო რთული შენაერთების სინთეზისათვის; პარაზიტებით ან მავნებლებით დაავადების დროს წარმოქმნილი კომპონენტები.

ბალასტური მეტაბოლიტები უარყოფითად მოქმედებენ მცენარეთა ზრდა-განვითარებაზე. მცენარეთა მიერ გამოყოფილი ეს ნივთიერებები იზიდავენ ნემატოდებს, ხელს უწყობენ პარაზიტი ყვავილოვანი მცენარეების თესლის აღმოცენებას და სხვა. მეორე მხრივ, არსებობს ასეთი მოსაზრებაც, რომ მშრალ კლიმატურ პირობებში

ბევრი მცენარის მეტაბოლიტები, კერძოდ ეთერზეთები, მცენარეთა მიერ წყლის ეკონომიურ ხარჯვას უზრუნველყოფენ, რითაც იცავენ მათ მზის ძლიერი გადახურებისაგან.

გამოყოფილი ნივთიერებების რაოდენობა და შედგენილობა იცვლება მცენარის სახეობის, ორგანოების, სასიცოცხლო მდგომარეობის, გავრცელების პირობებისა და სხვათა მიხედვით.

მცენარის ღერო მეტაბოლიტების უმნიშვნელო რაოდენობას გამოყოფს, ნიადაგში მათი გამოყოფა ძირითადად ფესვით ხდება, ატმოსფეროში – ფოთლებით. ეს მეტაბოლიტები აქროლადი აირების მსგავსი ნივთიერებებია და ძალიან ხშირად ტრანსპირაციის დროს წყლის ორთქლთან ერთად გამოიყოფა. ზოგიერთი ეთერზეთოვანი მცენარის აქროლად გამონაყოფში შემჩნეულია ნივთიერება ტერპენები, რომელიც სხვა მცენარეებისათვის ტოქსიკურია.

მეტაბოლიტები საკმაოდ დიდი რაოდენობით ჩამოირეცხება ხოლმე წვიმის წყლით მცენარეთა მიწისზედა ორგანოებიდან, განსაკუთრებით ფოთლებიდან. ნიადაგში ხდება ორგანული ნივთიერებების საკმაოდ დიდი რაოდენობით შეტანა, რის შედეგადაც ფესვის გარშემო კონცენტრირდებიან მკროროგანიზმები. ამრიგად, იქმნება რიზოსფერო, რომლის ორგანიზმები განსაკუთრებულ ფუნქციურ ჯგუფს – ეკრისოტროფებს მიეკუთვნებიან. მათი როლი, როგორც რაბოტნოვი (1983) აღნიშნავს, უმაღლესი მცენარეებისათვის უაღრესად დიდია, ვინაიდან ისინი ქმნიან თავისებურ ფილტრს, რომელშიც გაივლის ფესვის გამონაყოფი და აგრეთვე ყველაფერი ის, რაც ფესვებისაკენ მიემართება. ეკრისოტროფები ახდენენ ფესვებიდან რიზოსფეროში შემავალი და გარემოდან მოწოდებული ნივთიერებების დეტოქსიკაციას.

#### 1.4. ექსპლუატაცია და ინტერფერენცია

კონკურენციის დროს ორი (ან მეტი) სახეობა აქტიურად თრგუნავს ერთმანეთს. კონკურენტული ურთიერთმოქმედება მრავალგვარი შეიძლება იყოს. ამ ურთიერთობათა ზუსტი კლასიფიკაცია არ ხერხდება, რადგანაც ბუნებაში შეუძლებელია კონკურენციის რომელიმე სახის გამოცალკევება. კონკურენციის სხვადასხვა სახეები თანაარსებობენ და ერთმანეთს ენაცვლებიან. გამოყოფენ კონკურენციის ორ ძირითად სახეს: ექსპლუატაციას და ინტერფერენციას. ეს დაყოფაც საკმაოდ პირობითია და ბუნებაში მათ შორის მკვეთრი ზღვრის გაკლება, ან იმ დროის დაფიქსირება, როცა ისინი ერთმანეთს ენაცვლებიან, ხშირად ვერ ხერხდება. ექსპლუატაცია ანუ არაპირდაპირი კონკურენცია – ესაა კონკურენცია ერთი და იმავე რესურსისათვის, ერთსა და იმავე ადგილზე, ერთსა და იმავე

დროს. ცხადია, რომ უფრო კონკურენტუნარიანად ითვლება ის სახეობა, რომელიც უფრო ეფექტურად ითვისებს და იყენებს რესურსებს საკუთარი ბიომასის ზრდისათვის. კონკურენციის ექსპლუატაციურ ფორმას მიეკუთვნება მტაცებლობა, პარაზიტობა და ნახევრად პარაზიტობა, ანტიბიოზი. ინტერფერენცია ანუ პირდაპირი კონკურენცია კი ნიშნავს ერთ-ერთი კონკურენტი პოპულაციის მიერ მეორის მოსპობას ან ძლიერ დათრგუნვას სხვადასხვა გზით, დაწყებული მომწამვლელი ნივთიერებებით ზემოქმედებიდან დამთავრებული უშუალო ბრძოლით და ფიზიკური მოსპობით. ინტერფერენციულ კონკურენციას ეკუთვნის, მაგალითად, ალელოპათია და ერთი სახეობის მტაცებლის მიერ მეორის განადგურება: ინტერფერენციის პირობებში დარვინის ტერმინი „არსებობისთვის ბრძოლა“ პირდაპირ მნიშვნელობას იძენს და, აქედან გამომდინარე, ინდივიდთა კონკურენტუნარიანობა მათ ბრძოლის უნარზეა დამოკიდებული.

მაგალითად, ფოცხვერი და მგელი ერთსა და იმავე ტერიტორიაზე კონკურენტები იქნებიან, რადგან ერთნაირ რესურსებს იყენებენ; მათი საკვები რაციონი ძირითადად მსგავსია. ამიტომ ერთ-ერთ მტაცებელს ძლიერი ექსპლუატაციის გზით პოტენციური მსხვერპლის (მაგალითად კურდღლების) რაოდენობის შემცირება შეუძლია, რაც, ცხადია, მეორე მტაცებლის არსებობის პირობებზე მნიშვნელოვან გავლენას მოახდენს, რადგან მის მიერ მსხვერპლის დაჭერის ალბათობა მკვეთრად შემცირდება. ასეთი ურთიერთობა ექსპლუატაციური კონკურენციის გამოხატული ფორმაა. მეორე მხრივ, შეხვედრის დროს ფოცხვერი და მგელი ხშირად ებმებიან ერთაბრძოლაში, რომლის შედეგი შეიძლება იყოს არა მარტო დამარცხებულის განდევნა დაკავებული ტერიტორიიდან, არამედ ერთ-ერთი კონკურენტის მოსპობა მეორის მიერ. ეს ნამდვილი ინტერფერენციული კონკურენციაა.

## 1.5. კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპი

ცნობილია, რომ ერთნაირი ცხოვრების წესისა და მორფოლოგიის მქონე მონათესავე სახეობების წარმომადგენლები ერთსა და იმავე ადგილას არ ბინადრობენ. თუ ისინი მაინც ერთსა და იმავე ადგილზე ცხოვრობენ, მაშინ ან სხვადასხვა რესურსებს იყენებენ, ან სხვადასხვა დროს იჩენენ აქტივობას, რაც მათ შორის კონკურენციას ასუსტებს. ახლომონათესავე სახეობების ამგვარი ეკოლოგიური დათიშვის ახსნა შესაძლებელია ე.წ. კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპით, რაც ლაბორატორიული ცდებით დაადგინა გაუხემ. ამიტომ მას ხშირად გაუხეს პრინციპს უწოდებენ. გაუხეს მიერ ჩატარებული ცდები ნათლად გვიჩვენებენ ამ პრინციპის არსს და

მისი გამოვლინების კლასიკურ მაგალითებად ითვლებიან.

ამ ცდების ობიექტები იყვნენ ახლომონათესავე ინფუზორიები — *Paramecium caudatum* და *P.aurelia*, რომლებიც ადვილად იზრდებიან საკვებ არეებში. ეს ორი სახეობა იკვებება ერთი და იმავე სახეობის ბაქტერიებით, ე.ი. ორივე მტაცებლობს. კულტურებში მათი ცალ-ცალკე გაზრდის შემთხვევაში შესაძლოა რომ მტაცებელი ინფუზორიების სიმჭიდროვე მუდმივი დარჩეს. მაგრამ ერთსა და იმავე კულტურაში ერთობლივად გაზრდისას დაახლოებით 2 კვირაში *P.caudatum* ისპობოდა, კონკურენციაში გამარჯვებული *P.aurelia* სრულიად თრგუნავდა მას. აღსანიშნავია, რომ ეს ინფუზორიები ერთმანეთს არ ესხმიან და არც ერთმანეთისათვის მავნე ნივთიერებას გამოყოფენ. საქმე ისაა, რომ *P.aurelia* უფრო სწრაფად იზრდება და მრავლდება, ე.ი. უფრო ეფექტურად იყენებს საკვებსა და სივრცეს, რის შედეგადაც შემცირებული საკვები რესურსების პირობებში ჯაბნის *P.caudatum*-ს, ერთი სიტყვით, საქმე გვაქვს პრაქტიკულად წმინდა ექსპლუატაციურ კონკურენციასთან.

### 1.5.1. კონკურენტი სახეობების თანაარსებობის პირობები

კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპისა და არსებობისათვის ბრძოლის დარვინისეული თეორიიდან გამომდინარე, შესაძლოა ვარაუდი, რომ ევოლუციის შედეგად უნდა წარმოიქმნას ერთი ყველაზე კონკურენტუნარიანი სახეობა, რომელიც დათრგუნავს ყველა სხვა დანარჩენს. სინამდვილეში, ცხადია, ასე არ ხდება. ნებისმიერი სახეობა სხვებზე მეტ კონკურენტუნარიანობას მხოლოდ მკაცრად განსაზღვრულ კონკრეტულ პირობებში ამჟღავნებს და, კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპის თანახმად, გაბატონებულ მდგომარეობას აღწევს. მოცემული პირობების შეცვლა უპირატესობას უკვე სხვა სახეობას ანიჭებს, სახელდობრ, იმას, რომელიც ამ ახალ პირობებში სხვებზე მეტად კონკურენტუნარიანი აღმოჩნდება. სხვადასხვა სახეობის თანაარსებობა შესაძლებელი ხდება, თუ ისინი არ უწევენ ერთმანეთს კონკურენციას ერთი და იმავე რესურსისათვის. თუ ამ სახეობებს არსებობისათვის ერთი სახის საკვები ესაჭიროებათ, მაშინ ისინი იყენებენ მას დროის სხვადასხვა მონაკვეთში, ან თვით კონკურენტი სახეობები იმგვარად ნაწილდებიან სივრცეში, რომ რესურსებისთვის ერთსა და იმავე ადგილზე კონკურენცია აიცილონ. ასეთ პირობებში შესაძლებელია სხვადასხვა სახეობების თანაარსებობა განუსაზღვრელი დროის განმავლობაში, რაც ისევ ინფუზორიებზე ლაბორატორიული ცდებით გამოავლინა გაუხემ. თუ *P.caudatum* და *P.bursaria* სივრცეში ისე ნაწილდებოდნენ, რომ საკვებს განცალკევებულად იღებდნენ, ამით კონკურენციას არიდებ-

დნენ თავს და ერთსა და იმავე კულტურაში განუსაზღვრელი დროის განმავლობაში თანაარსებობდნენ.

### 1.5.2. კონკურენცია და სახეობათა განაწილება ბუნებაში

როგორც ვნახეთ, ესა თუ ის სახეობა სხვებზე მეტ კონკურენტუნარიანობას პირობათა (საკვები რესურსების რაობა, გარემოს ფიზიკურ-ქიმიური პირობები, რესურსების განაწილება დროსა და სივრცეში) მხოლოდ გარკვეული კომბინაციის დროს იჩენს. თუ მოცემული კომბინაცია საკმაოდ ხანგრძლივი დროის განმავლობაში უცვლელი იქნება, მაშინ აქ გაბატონდება მოცემული კომბინაციის შესაბამისი უმაღლესი კონკურენტუნარიანობის მქონე სახეობა. დედამიწაზე არსებული ბუნებრივი პირობების მრავალფეროვნებისა და უთანაბრობის გამო, პირობათა კომბინაცია ზოგან მკვეთრად, ზოგან თანდათანობით იცვლება და ამ კომბინაციის ცვლილების შესაბამისად ხდება გაბატონებულ სახეობათა მონაცვლეობა და ბუნებაში განაწილება. ამ ვითარებას ასახავს ე.წ. ეკოლოგიური ნიშის კონცეფცია. ეკოლოგიური ნიში, ზოგადად რომ ვთქვათ, წარმოადგენს პირობათა ისეთ კომბინაციას, რომელშიც გარკვეული სახეობა სხვებზე მეტად კონკურენტუნარიანია და ამიტომაცაა გაბატონებული. სხვაგვარად რომ ვთქვათ, ეს სახეობა სხვებზე მეტადაა შეგუებული მოცემული პირობებისადმი. როგორც ვნახეთ, საერთო რესურსისათვის კონკურენციის შემთხვევაში, კონკურენციის აცილებისა და სახეობათა თანაარსებობის ერთ-ერთი პირობაა სახეობათა განაწილება დროში ან სივრცეში, რასაც ეკოლოგიური ნიშების დიფერენციაციას უწოდებენ. მაგალითად, ერთ ადგილზე მოზარდი მცენარეების ფესვთა სისტემა ნიადაგში ქმნის იარუსებს, რის გამოც მათ შორის სხვადასხვა ჰორიზონტიდან წყლის შთანთქმისთვის კონკურენცია მნიშვნელოვანწილად შესუსტებულია. დროში განაწილების კარგ მაგალითს ტყის ეფემეროიდები გვიჩვენებენ. სასიცოცხლო ციკლს ისინი ტყის შეფოთვლამდე, ადრე გაზაფხულზევე ამთავრებენ, ე.ი. მანამ, სანამ ხეებქვეშ სინათლე უხვად აღწევს და გაზაფხულის ხშირი წვიმების გამო წყლითაც უზრუნველყოფილი არიან. სხვაგვარად რომ ვთქვათ, დიფერენციაცია წარმოადგენს ფაქტორთა გარკვეული კომბინაციების მიმართ სახეობათა სპეციალიზაციას. როგორც ვნახეთ, ეკოლოგიის შედეგად არ წარმოიქმნება უნივერსალური, ყოველგვარ პირობებში მაქსიმალურად კონკურენტუნარიანი სახეობა, არამედ ხდება სახეობათა სპეციალიზაცია მკაცრად განსაზღვრული პირობების მიმართ. ეს იმის შედეგია, რომ სახეობათა ფილოგენეზი მიმდინარეობს არა დამოუკიდებლად, არამედ ერთმანეთთან მჭიდრო კავშირში. სხვადასხვა სახეობათა თანასაზოგადოებე-

ბის ევოლუცია მაღალი რანგის ბიოლოგიურ სისტემებს აყალიბებს, რომელთაც ეკოსისტემებს უწოდებენ.

## 1.6. მტაცებელი – მსხვერპლი

ეკოლოგიური თვალსაზრისით მტაცებლობა ფართო ცნებაა და გულისხმობს ერთი სახეობის წარმომადგენლების კვებას მეორე სახეობის წარმომადგენლებით.

მტაცებლისა და მსხვერპლის ურთიერთობის შედეგად ერთი პოპულაცია გამარჯვებული გამოდის, მეორე – დათრგუნული და დამარცხებული. როცა მტაცებელი პირველადი კონსუმენტია (ჩვეულებრივ, ცხოველი), ხოლო მსხვერპლი – პირველადი პროდუცენტი (მცენარე), მაშინ ცხადია, საკმე გვაქვს ფიტოფაგიასთან, ანუ მცენარით კვებასთან. იმ შემთხვევაში თუ ერთ-ერთი პოპულაცია ისეთ ორგანულ ნივთიერებას ქმნის, რომელიც მავნეა კონკურენციაში მყოფი ორგანიზმისათვის, მაშინ ასეთ ურთიერთობას ალელოპათიას ან ანტიბიოზს უწოდებენ.

ბუნებრივი გადარჩევა ხელს უწყობს პოპულაციებს შორის უარყოფითი ურთიერთობების თანდათანობით შესუსტებას ან საერთოდ წყვეტს მას, ვინაიდან ორგანიზმებს შორის ხანგრძლივმა ანტაგონისტურმა ურთიერთობამ შეიძლება ერთ-ერთის ან ორივე პოპულაციის ამოწყვეტა გამოიწვიოს.

სრულიად ბუნებრივია, რომ მტაცებელი, პარაზიტი და ფიტოფაგი ორგანიზმები კლავენ ან დიდ ზიანს აყენებენ იმ ორგანიზმებს, რომელთაც ისინი იკვებებიან და რომელთა წინააღმდეგაც გამოყოფენ ტოქსიკურ ნივთიერებებს.

ამავე დროს აღსანიშნავია, რომ მტაცებლები, ისევე როგორც პარაზიტები, ხელს უწყობენ ფიტოფაგი მწერების პოპულაციის სიმჭიდროვის რეგულაციას ისე, რომ ეს მწერები არ სპობენ საკუთარი საკვების წყაროს და არ ანადგურებენ თავის ადგილსამყოფელობებს. უნდა აღინიშნოს, რომ ფიტოფაგი ცხოველების და მცენარეების ერთობლივი ევოლუცია იქამდე მივიდა, რომ ამ ორგანიზმებს შორის თითქმის მუტუალისტური ურთიერთობები დამყარდა.

ამერიკელი მკვლევარების მონაცემებით, ირმების რაოდენობა ამერიკაში 1924 წელს 1907 წელთან შედარებით 20-ჯერ და უფრო მეტად გაიზარდა. ეს მოვლენა დაემთხვა ამ პერიოდში მტაცებლების მოსპობასთან დაკავშირებით ჩატარებულ ღონისძიებებს. უკანასკნელი ოცი წლის გამოკვლევების შედეგად დადგინდა, რომ ირმების რაოდენობა იმდენად გაიზარდა, რომ მათ გადათელეს და გადაჭამეს თავისი საკვები ბაზა, რასაც ამ ცხოველების პოპულაციის შემდგომი შემცირება მოჰყვა. 70-იანი წლების ამერიკელი მკვლევარები

საექვოდ ხდიან ირმების ჭარბდასახლების მნიშვნელობის საკითხს და აგრეთვე იმის მტკიცებას, რომ თითქოს მათი გამრავლების ერთადერთი მიზეზი მტაცებლების მოსპობა იყოს. მათი აზრით, საძოვრის დეგრადაციაში გარკვეული როლი შეასრულეს აგრეთვე მსხვილფეხა საქონლის ძოვებამ და ხანძრებმა. ამრიგად, ეკოლოგები მივიდნენ იმ დასკვნამდე, რომ წყვილჩლიქოსნების რიცხოვნობის აფეთქების მიზეზია გარემოსა და საკვები პირობების ისეთი ცვალებადობა, რომელიც პოპულაციას ამოაგდებს რაოდენობრივი რეგულაციის ჩვეულებრივი მექანიზმიდან.

სპეციალიზებულ პარაზიტებს, რომელთაც რეპროდუქციის მაღალი პოტენციალი აქვთ, შეუძლიათ შეამცირონ თავიანთი პატრონის რიცხოვნობა. ამისი კარგი მაგალითია ჩრდილოეთ ამერიკის დასავლეთ და ცენტრალურ რაიონებში ამერიკული თელამუშის სწრაფი გაქრობა, რაც თელას პოლანდიური დაავადებითაა გამოწვეული. ამ ავადმყოფობას იწვევს სოკო, რომელიც ლაფანჭამიას გადააქვს ერთი ხიდან მეორეზე.

აღსანიშნავია, რომ მტაცებელი ცხოველების უმეტესობა, როგორცაა მაგალითად, მგელი, ვეფხვი და სხვ. არასპეციალიზებულ მტაცებლებად ითვლებიან. ეს მტაცებლები ხშირად ამცირებენ მსხვერპლის პოპულაციის რიცხოვნობას. ასე, მაგალითად, ბრიტანეთის კოლუმბიის ერთ-ერთ ტბაში ნერკის შთამომავლობის რიცხვი გაიზარდა მას შემდეგ, რაც ამ ტბიდან განდევნეს მტაცებელი პტიხოხეილუსი და კალმახი. მაგრამ უმეტეს შემთხვევაში მსხვერპლის პოპულაციის რაოდენობას სპეციალიზებული მტაცებლები განსაზღვრავენ. ეს იმით აიხსნება, რომ არასპეციალიზებული მტაცებლები ხან ერთ მსხვერპლს ესხმიან თავს და ხან მეორეს, იმის მიხედვით, თუ რომელი მათგანი უფრო მრავლადაა წარმოდგენილი ან უფრო ადვილადაა მისაწვდომი. სპეციალიზებულები კი — მხოლოდ გარკვეულ სახეობებს სპობენ.

ზოგიერთ შემთხვევაში არასპეციალიზებული მტაცებლები დამხმარე ფუნქციას ასრულებენ, როდესაც ისინი აძლიერებენ სხვა შემზღვეველი ფაქტორების, მაგალითად, საკვების რაოდენობის, მოქმედებას.

დადგენილია, რომ უარყოფითი ურთიერთობის (მტაცებელი — მსხვერპლი) დაძაბულობა დროთა განმავლობაში სუსტდება. როგორც ირკვევა, ორგანიზმთა ჯგუფური გადარჩევის პროცესში ვითარდება „წინდახედულობის“ ნიშნები, რომელიც აკავებს მტაცებლებს თავისი მსხვერპლის გადაჭარბებული ექსპლოატაციისაგან.

სახეობრივი შემადგენლობა ბიოცენოზის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი ნიშანია. ამა თუ იმ ცენოზის შესწავლის დროს, პირველ რიგში, უნდა დადგინდეს მისი ყველა ცოცხალი კომპონენტის – უმდაბლესი და უმაღლესი მცენარეების, უხერხემლო და ხერხემლიანი ცხოველების – სახეობრივი სტრუქტურა. დიდი რიცხოვნობისა და არსვეულებრივი მრავალფეროვნების გამო მიკროორგანიზმების აღრიცხვა მეტად ძნელია, მაგრამ შესაძლებლობის შემთხვევაში აუცილებლად უნდა იქნეს გათვალისწინებული ცენოზებში ამ ორგანიზმთა მონაწილეობაც. გარდა სახეობრივი სტრუქტურის დადგენისა, ამგვარი გამოკვლევებისათვის მნიშვნელობა აქვს თანახაზოგადობაში შემავალი სახეობების მორფოლოგიის, ეკოლოგიისა და ფიზიოლოგიის შესწავლას.

სხვადასხვა ცენოზები, მაგალითად, არენარი და მუხნარი, ერთმანეთისაგან, პირველ რიგში, განსხვავდებიან მათში შემავალი ორგანიზმების სისტემატიკური შედგენილობით. განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ცენოზში გაბატონებული სახეობების შემადგენლობას და სახეობათა რაოდენობრივ შეფარდებას, რადგან სწორედ მათზეა დამოკიდებული ცენოზის იერი და მიკრო- ან მეზოკლიმატის თავისებურებანი. ბიოცენოზში თითოეულ სახეობას დიდი მნიშვნელობა აქვს გარემოზე ბიოგეოქიმიური ზემოქმედებისა და ადგილსამყოფელის ტრანსფორმაციის თვალსაზრისით.

დედამიწის მცენარეულობის სახეობრივი შემადგენლობა ძლიერ მერყევია. სახეობრივი მრავალფეროვნება ცენოზში მისი ცენოზური სირთულის უტყუარი მაჩვენებელია. ასე, მაგალითად, თუ მაღალმთიანეთის ნივალურ სარტყელში ან არქტიკული უდაბნოსა და ანტარქტიკის უკიდურეს პირობებში მცენარეთა სახეობების რაოდენობა 1-5 არ აღემატება, წვიმიან ტროპიკებში მათი რიცხვი 5.000-10.000 აღწევს.

სხვადასხვა ცენოზის ფლორისტული შემადგენლობა განისაზღვრება დიასპორების შემოტანისა და არსებულ პირობებში ცალკეული სახეობების განვითარების შესაძლებლობით. მცენარეებს, ისევე, როგორც ცხოველებს, ხანგრძლივი ეკოლუციის პროცესში ამა თუ იმ ტერიტორიაზე გასავრცელებლად მრავალი შეგუებითი თავისებურება გამოუმუშავდათ. მცენარეთა სპორების, თესლების, ნაყოფების გავრცელების ძირითად აგენტებს წარმოადგენენ: ქარი, წყალი, ცხოველი და ადამიანი. ამასთან დაკავშირებით, არჩევენ ანემოხო-რიას (ქარით გავრცელებას), პიდროხორორიას (წყლით გავრცელებას), ზოოხორორიას (ცხოველებით გავრცელებას), ანთროპოხორორიას (ადამიან-

ნით გავრცელებას).

ცენოზების სახეობრივი შემადგენლობა ბევრად არის დამოკიდებული იმ წინააღმდეგობებზე, რომლებიც ხელს უშლიან სახეობათა გავრცელებას. პირველ რიგში უნდა აღინიშნოს ისეთი წინააღმდეგობები, როგორცაა მთები, ხევები და ოკეანეები, მაგრამ მცენარის ამა თუ იმ თანასახოგადობაში დასახლებას ხშირად წინ ეღობება თვითონ ცენოზი. მცენარეულობა (ფიტოცენოზი), ასე მაგალითად, მცენარეთა ბევრი სახეობა ტყის ველობებზე მხოლოდ იმიტომ ვერ სახლდება, რომ ველობი გარშემორტყმულია ტყით.

ცნობილია, აგრეთვე, რომ ყველა სახეობას, რომლის დიასპორაც\* ამა თუ იმ ცენოზში ხვდება, არ შეუძლია მოიკიდოს იქ ფეხი. სახეობათა გადარჩევა იმის მიხედვით მიმდინარეობს, შეუძლია თუ არა მას განვითარდეს, ერთი მხრივ, ამ ეკოტოპის\*\* პირობებში (ეკოტოპური გადარჩევა), ხოლო, მეორე მხრივ, სხვა სახეობებსა და ორგანიზმებთან (ცენობიოტური გადარჩევა) ერთად. ყოველი ორგანიზმი, რომელიც ბიოცენოზში შედის, თავის ცხოველმყოფელობის პროცესში ცვლის ეკოტოპის თვისებებს. ბიოცენოზის ყველა კომპონენტის ზემოქმედების შედეგად ეკოტოპი გარდაიქმნება ბიოტოპად. ამ მოვლენას რაბოტნოვი ბიოტოპურ გადარჩევას უწოდებს.

ეკოტოპურ გადარჩევას განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს ახლად ჩამოყალიბებულ ტერიტორიებზე ცენოზების ფორმირების საწყის ეტაპებისათვის. ცნობილია, რომ მცენარის ყოველი სახეობა ეკოლოგიურად ინდივიდუალურია, რაც უპირატესად იმაში მკლავნდება, რომ მას მხოლოდ განსაკუთრებულ ეკოლოგიურ პირობებში შეუძლია არსებობა. ყოველი სახეობა განსაკუთრებული ეკოლოგიური არეალითა და ეკოლოგიური ოპტიმუმით ხასიათდება. აქედან გამომდინარე, ნებისმიერი ეკოტოპის დასახლება მხოლოდ იმ სახეობებს შეუძლიათ, რომელთა აუტეკოლოგიური არეალი ამ ეკოტოპის პირობებს შეესატყვისება. პირველ რიგში, ეს ეხება კლიმატურ პირობებს. დროთა განმავლობაში ეკოტოპური გადარჩევა გადადის ბიოცენოტურ გადარჩევაში. ბევრ სახეობას ამ ეკოტოპის პირობებში შეუძლია იარსებოს მხოლოდ სხვა ორგანიზმებთან კონკურენციის გარეშე და ამიტომ ისინი იდევნებიან უკვე ჩამოყალიბებული თანასახოგადობებიდან. ეკოტოპის ფლორისტული ტევალობა\*\*\* ყოველთვის მაღალია ცენოზის ფლორისტულ ტევალობაზე. ხშირად ამა თუ იმ ბიოცენოზში მცენარეთა ზოგიერთი სახეობის არსებობა განისაზ-

\* მცენარის ან სოკოს ნებისმიერი გასამრავლებელი საშუალება: სპორა, თესლი, ნაყოფი, კვირტი.

\*\* ორგანიზმების ადგილსამყოფელი.

\*\*\* სახეობათა საშუალო რიცხვი ფართის ერთეულზე.

ღვრება მათზე ზოკომპონენტის ზემოქმედებით (ზოოგენური გადარჩევა). უმეტეს შემთხვევაში ძნელი გასარჩევია, თუ რითაა განპირობებული სახეობის გავრცელების შეზღუდვა: ფიტოფაგებით და პარაზიტებით, თუ სხვა მცენარეებთან კონკურენციით. ამიტომ ამ გადარჩევას ცენობიოტური უწოდეს. ხშირად ცენოზში სახეობათა შემცირების მიზეზი ადამიანია. ასე, მაგალითად, მდელეების მცენარეთა თესლის მომწიფებამდე თიბვა იწვევს იმ სახეობების გაქრობას, რომლებიც თესლით მრავლდებიან.

ცნობილია, აგრეთვე, რომ ეკოტოპზე ადამიანის ზემოქმედება (ამოშრობა, რწყვა, მოკირიანება, სასუქების შეტანა) იწვევს ერთი სახეობების მოსპობას და სხვათა დასახლებას (ანთროპულ-ეკოტოპური გადარჩევა). მდელოს მცენარეულობის ფლორისტულ შედგენილობაზე დიდ გავლენას ახდენს საკონლის ძოვება. ასე, მაგალითად, საქართველოს მაღალმთიან საძოვრებზე ინტენსიური ძოვების შედეგად ცენოზებიდან თითქმის მთლიანად იღვევებიან ისეთი საკვები ბალახები, როგორცაა თივაქასრა, ნამიკრეფია და სხვა. მათ ადგილს იკავებენ მარმუჭი, შხამა და ა. შ. (ანთროპულ-ზოოგენური გადარჩევა).

მცენარეებით ყველაზე უფრო მდიდარი ცენოზები ყალიბდებიან იქ, სადაც არც ერთ სახეობას არ შეუძლია გახდეს აბსოლუტური დომინანტი, ანუ სხვაზე მეტად გამოიყენოს იქ არსებული რესურსები. ასეთი პირობები კი იქმნება იქ, სადაც სახეობათა შორის კონკურენციის ხასიათი საშუალებას აძლევს ბევრ სახეობას იარსებოს ერთად, ე. ი. იქ, სადაც სუსტადაა გამოხატული ფიტოცენოზური გადარჩევა. ასეთი პირობებია, მაგალითად, წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში, კავკასიის სუბალპურ სარტყელში და სტეპებში.

ცნობილია, რომ ჩრდილოეთ განედებში და ტროპიკული ზონის იმ ნაწილში, სადაც ერთმანეთს ენაცვლებიან წვიმიანი და მშრალი სეზონები, ცენოზებში გავრცელებულია ჩვეულებრივი, ან მცირერიცხოვანი დომინანტი სახეობები, რომლებიც ინდივიდების დიდი სიმრავლით გამოირჩევიან. ამავე პირობებისათვის დამახასიათებელია მრავალი იშვიათი, მაგრამ ცოტა ინდივიდებით წარმოდგენილი სახეობა. ტენიან ტროპიკებში კი, სადაც სეზონთა მონაცვლეობა არ ხდება, გავრცელებულია მრავალი სახეობა, მაგრამ მცირერიცხოვანობით. სახეობათა მრავალფეროვნების ზრდის ზოგადი ტენდენცია შეიმჩნევა ჩრდილოეთ განედებიდან სამხრეთის მიმართულებით. აღსანიშნავია აგრეთვე, რომ სახეობათა რიცხვი მატულობს ფართობის ზრდასთან ერთადაც.

მთიან ქვეყნებში სიმაღლის მატებასთან ერთად ცენოზების სახეობრივი შემადგენლობა თანდათან ღარიბდება. ასე, მაგალითად, თუ ყაზბეგის რაიონის სუბალპურ სარტყელში (1850-2500 მ ზ. დ.) სახეობათა რაოდენობა დაახლოებით 500-600-ია, სუბნივალურ სარ-

ტყელში (2900-3600 მ ზ. დ.) მისი რიცხვი 80-90-ს არ აღემატება.

ცხადია, რომ სიმალლის მატებით სახეობათა რაოდენობის ასეთი შემცირების მიზეზი ეკოლოგიური პირობების გაუარესებაა.

ცნობილია, რომ რაც უფრო ჰექტროგენულია გარემო (სივრცისა და დროის მიხედვით), მით უფრო ადვილია ეკოლოგიურად განსხვავებული სახეობების ერთად დასახლება და ამით ბიოცენოზების სახეობრივი შემადგენლობის გამდიდრება. აღსანიშნავია, რომ მიწის-მთხრელების ცენოზებზე ზემოქმედების შედეგად ბიოცენოზი ჰექტროგენული ხდება. ასეთი პირობების შექმნა კი იწვევს მაღალი კონკურენციის მქონე მცენარეების რაოდენობის შემცირებას და იმ სახეობების გაბატონებას, რომელთაც არა აქვთ კონკურენციის უნარი (მაგალითად, ერთწლიანი მცენარეები). ამით ირღვევა ევოლუციის პროცესში შექმნილ სახეობათა თანაარსებობა. ცენოზში ზოგი სახეობა მუდამ ერთად არსებობს, ხშირად ერთნი სხვებს ხელშემწყობ პირობებს უქმნიან, ზოგჯერ კი ორი, ან რამდენიმე სახეობა გამოიყენებს სხვადასხვა საკვებ რესურსებს, რაც გამორიცხავს ამ სახეობების ურთიერთუარყოფით ზემოქმედებას.

არჩევნ სახეობრივი მრავალფეროვნების ორ კომპონენტს, რომლებიც სხვადასხვაგვარად რეაგირებენ გეოგრაფიული, ფიზიკური და ევოლუციური ფაქტორების ცვლილებებზე. პირველი კომპონენტია — სახეობრივი სიმდიდრე (მრავალფეროვნება), ანუ სახეობათა სიმჭიდროვე;\* მარტივად, ესაა სახეობათა რაოდენობა, რომელიც შედარებისათვის გამოიყენება, მაგალითად, სახეობათა რიცხვის შეფარდებისას ფართობთან ან სახეობათა რიცხვისა — ინდივიდთა რიცხვთან. მეორე კომპონენტია — სახეობათა შორის ინდივიდთა განაწილების გათანაბრების მაჩვენებელი.

მაგალითად, ორ სისტემას ან ორ ცენოზს, რომელიც 10-10 სახეობისაგან და 100-100 ინდივიდისაგან შედგება, შეიძლება ნაირგვარობის ერთი და იგივე ინდექსი ჰქონდეს, მაგრამ გათანაბრების ინდექსები სრულიად განსხვავებული აღმოჩნდეს. ეს იმასთანაა დაკავშირებული თუ როგორ არის ეს 100 ინდივიდი განაწილებული ამ 10 სახეობას შორის. ასე, მაგალითად: უკიდურეს შემთხვევაში სახეობას შეუძლია ჰქონდეს განაწილება: 9-1-1-1-1-1-1-1-1-1-1-1 (მინიმალური გათანაბრება და მაქსიმალური დომინირება), ხოლო მეორე უკიდურეს შემთხვევაში — 10-10 ინდივიდი ყოველ სახეობაზე (მაქსიმალური გათანაბრება, დომინირების არ არსებობა).

\*

სახეობათა სიმჭიდროვე (ბოტანიკაში) - სახეობათა საშუალო რაოდენობა ფართობის ერთეულზე.

გათანაბრება, როგორც წესი, მაღალი და მუდმივია ფრინველებში, რაც ალბათ აიხსნება მათი ტერიტორიული განაწილების თავისებურებით, ხოლო ამ მანქანების სხვაობა სხვადასხვა ცენოზში და გეოგრაფიულ ზონაში, ძირითადად, სახეობრივი სიმდიდრით განისაზღვრება. მცენარეებში პირიქით, გათანაბრება შედარებით დაბალია და მათ მნიშვნელოვანი ვარიაციებისაკენ აქვთ მიდრეკილება.

ზოგიერთი ამერიკელი ეკოლოგი თვლის, რომ ცენოზების სახეობრივი მრავალფეროვნება (მაგალითად, წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში) მათ სტაბილურობას ზრდის. მაგრამ ამავე დროს ცნობილია, რომ მრავალრიცხოვანი სახეობები იმყოფებიან რა ერთმანეთთან კონკურენციაში, ხშირად იწვევენ ცენოზების დესტაბილიზაციას. მეორე მოსაზრების თანახმად, სტაბილურობა უფრო ცენოზის ფუნქციურ მხარეებთანაა დაკავშირებული, ვიდრე სახეობრივ მრავალფეროვნებასთან.

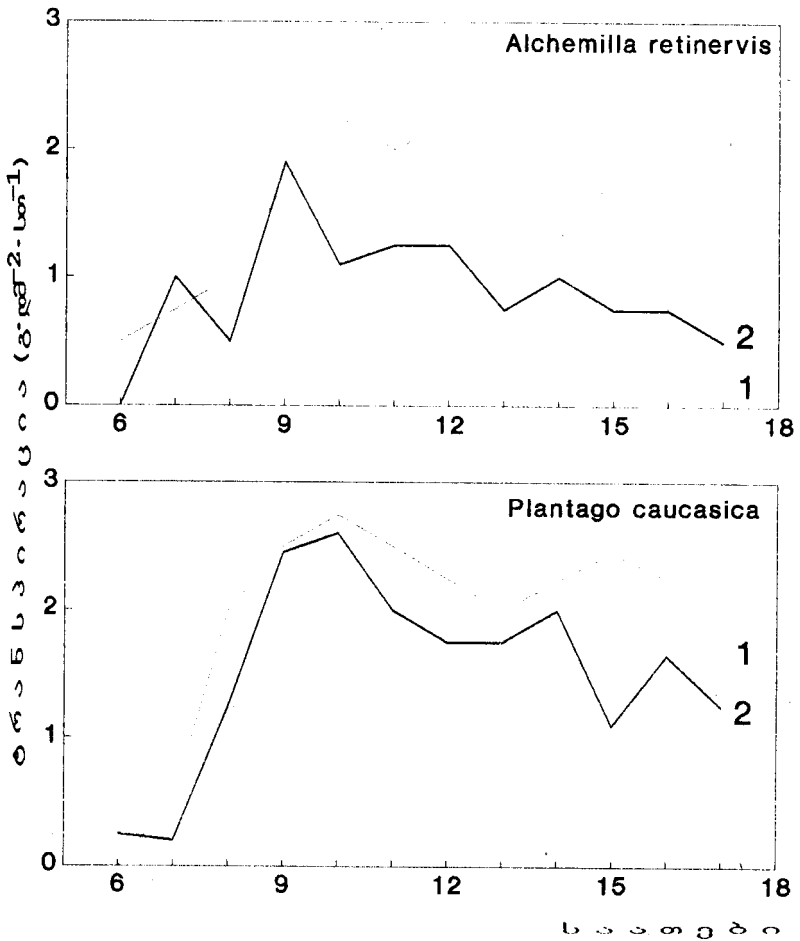
## 1. 8. ბიოცენოზის დინამიკა დროში

ბიოცენოზებისათვის დამახასიათებელია ცვალებადობა როგორც დღე-ღამის, ისე სეზონისა და წლების განმავლობაში.

### 1. 8. 1. ცენოზის დღელამური დინამიკა

ცენოზის დღელამური დინამიკა ბევრად არის დამოკიდებული სინათლის ინტენსივობაზე, ტემპერატურაზე, ჰაერის ტენიანობაზე, ქარის მიმართულებაზე და მის სისწრაფეზე. დღე-ღამის განმავლობაში, პირველ რიგში, მკვეთრად იცვლება ცენოზის ძირითადი კომპონენტების — ცხოველებისა და მცენარეების სასიცოხლო ფუნქციები. ასე, მაგალითად, მცენარეებში იცვლება ფოტოსინთეზი, ტრანსპირაცია, ბაგეების გახსნის ხარისხი, მინერალური კვება, აქროლად ნივთიერებების გამოყოფა, ყვავილობის რიტმი და სხვ. ბუნებრივია, რომ ცალკეული ორგანიზმების სასიცოცხლო პროცესების ცვალებადობასთან ერთად იცვლება მთელი ცენოზის ფუნქციური პროცესებიც; კერძოდ, ევაპოტრანსპირაცია, გაზთა ცვლა, სუნთქვა და სხვ.

50-ე სურათზე გამოსახულია ორი მცენარის — მარმუჭისა (*Alchemilla retinervis*) და მრავალძარღვას (*Plantago caucasica*) ტრანსპირაცია კავკასიონის მაღალმთის ორ განსხვავებულ ცენოზში — მოძოვილ და ნაკრძალ მდელოზე. ორივე ფიტოცენოზის პირობებში ეს მცენარეები როგორც დილით, ისე საღამოს ტრანსპირაციის თითქმის თანაბარი და ამავე დროს დაბალი მაჩვენებლებით

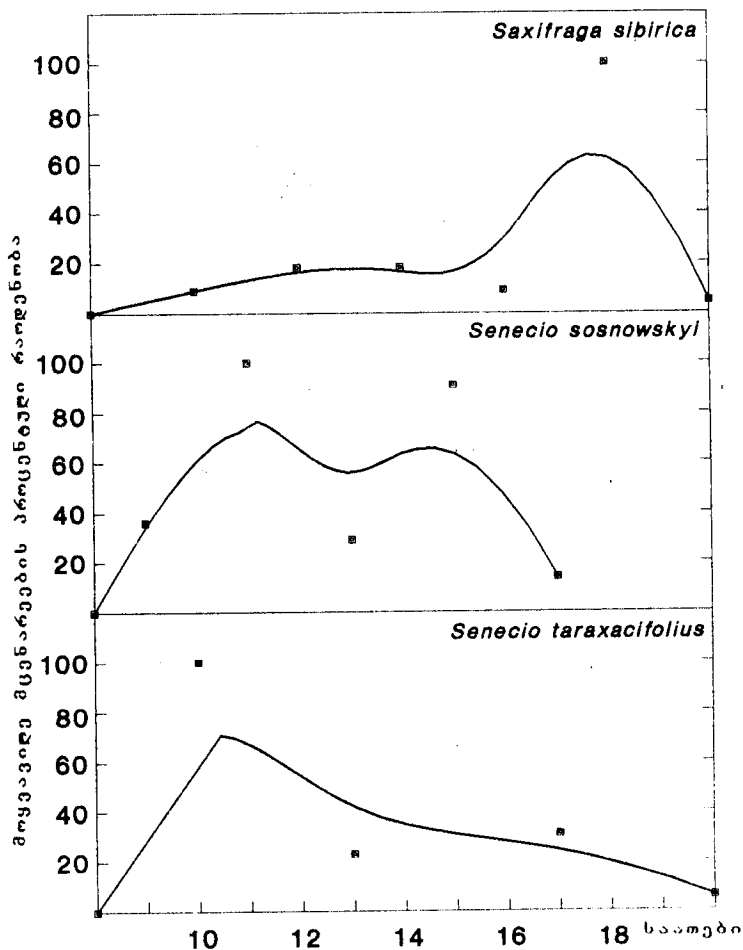


სურ. 50. მარმუჭისა და მრავალძარღვას ტრანსპირაციის დღიური დინამიკა საძოვარსა (1) და სათიბზე (2) (ცენტრალური კავკასიონი)

ხასიათდებიან. მკვეთრი სხვაობა ვლინდება შუადღისას, მზიან ამინდში. მცენარეთა ტრანსპირაცია, ამ დროს საკმაოდ მაღალ მაჩვენებლებს საძოვარზე აღწევს. ჰაერის სუსტი მოძრაობის დროს მცენარეთა ტრანსპირაცია ორივე ცენოზში თანაბარია.

51-ე სურათზე გამოსახულია კავკასიონის ალპურ სარტყელში მცენარეთა ყვავილობის დღიური დინამიკა. როგორც ვხედავთ,

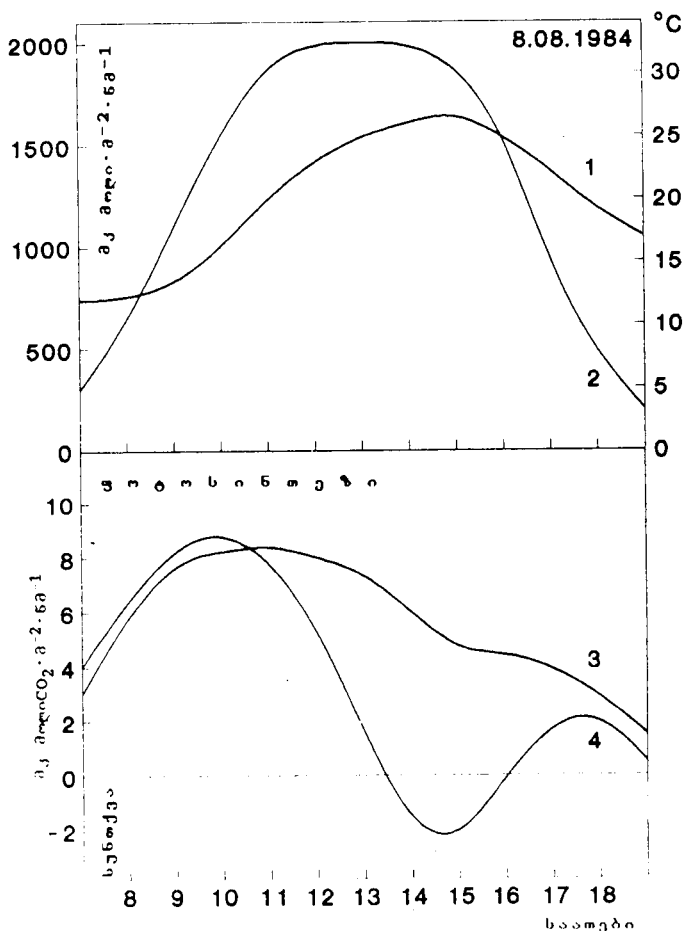
სამივე სახეობას ყვავილობის განსხვავებული დღიური რიტმი ახასიათებს: ციმბირულ ფხიჭას (*Saxifraga sibirica*) აყვავების მაქსიმუმი (ყველაზე დიდი რაოდენობით ყვავილების გაშლა) საღამოს საათებში აღინიშნება, სოსნოვსკის თავყვითელა (*Senecio sosnowskyi*) თითქმის მთელი დღის განმავლობაში აქტიურად ყვავილობს (თუ მხედველობაში არ მივიღებთ შუადღის მცირე



სურ. 51. ყვავილების გაშლის დღიური რიტმი (3000 მ ზ. დ.)  
მეინვარწვერის მახლობლად. კ. ჟღენტის მიხედვით.

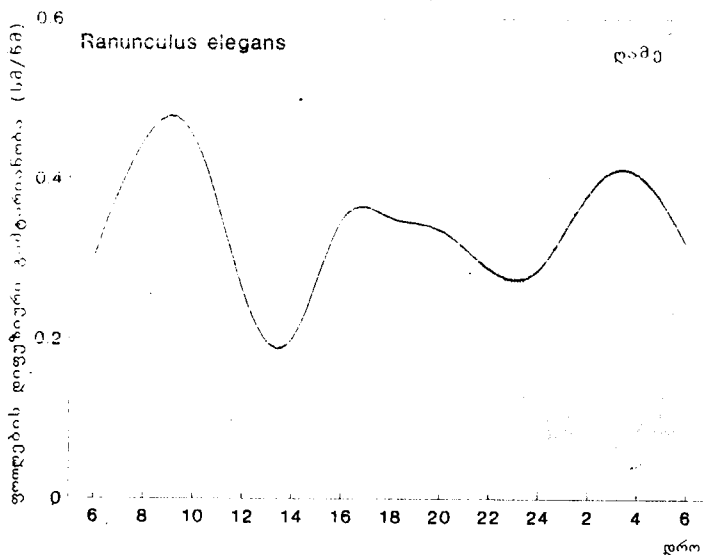
დებრესიას); იმავე თავყვითელას მეორე სახეობის (*S. taraxaci-folius*) ყვავილობის მაქსიმუმი კი დილის საათებში აღინიშნება.

მაღალმთის მცენარეთა ფოტოსინთეზის დღიური დინამიკისათვის დამახასიათებელია მისი მაჩვენებლების მკვეთრი ცვალებადობა. დღით, როდესაც დაბალია განათება (კერძოდ, ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაცია) და ჰაერის ტემპერატურა, ხოლო ჰაერის ფარდობითი ტენიანობა — მაღალი, ნახშირორჟანგის შთანთქმის



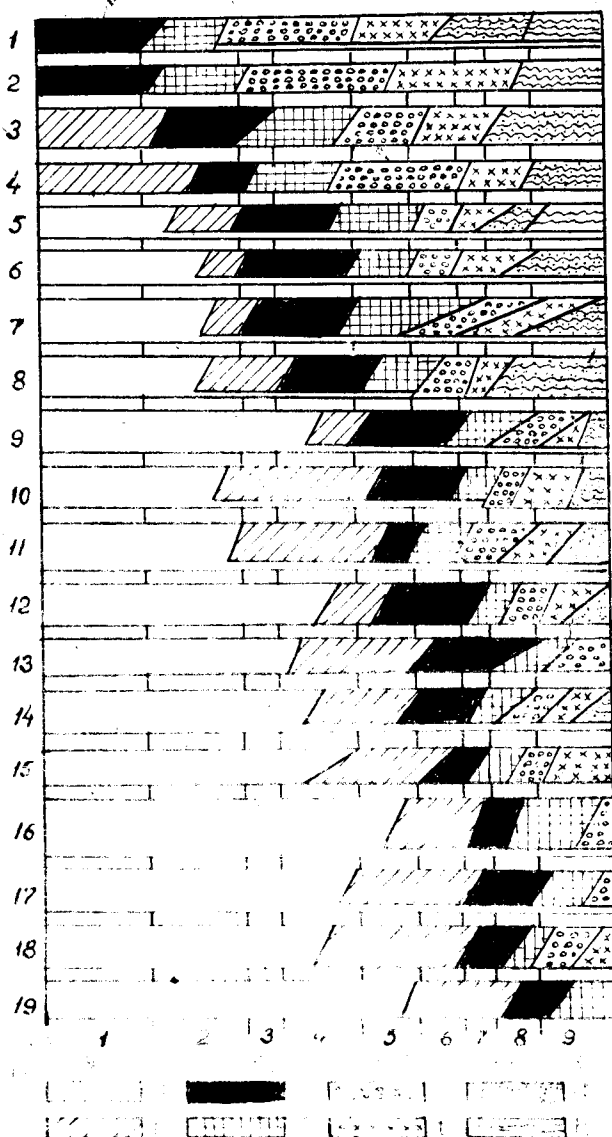
სურ. 52. სამყურას ფოტოსინთეზისა და სუნთქვის დღიური დინამიკა საძოვარზე (3) და ნაკრძალ მდელოზე (4), ტემპერატურასა (1) და მზის რადიაციასთან (2) კავშირში. ო. აბლაძიძის მიხედვით

ინტენსივობა ძალიან დაბალია, ან თითქმის მთლიანად შეწყვეტილია (სურ. 52). გარკვეული დროის შემდეგ ასიმბლაციის პროცესი საგრძნობლად მატულობს და შუადღის საათებში (11-12 სთ.) მაქსიმუმს აღწევს. ხშირად შუადღის საათებში, ძლიერი მზის რადიაციისა და მაღალი ტემპერატურის შემთხვევაში, ფოტოსინთეზი ძლიერ ითრგუნება და ნახშირორჟანგის შთანთქმას აჭარბებს ხოლმე მისი გამყოფა. საღამოს საათებში ფოტოსინთეზის ინტენსივობა მკვეთრად ეცემა და იწყება, ე. წ. სუნთქვა სიბნელეში, რომელიც გრძელდება მზის ამოსვლამდე. აღსანიშნავია, რომ ამ პროცესის მაქსიმუმი აღინიშნება შუაღამის წინა საათებში, ხოლო მინიმუმი განთიადისას, ადრე დილით. სიბნელეში სუნთქვა — მცენარეთა მიტოქონდრიული სუნთქვაა და ფოტოსუნთქვასთან ერთად ხშირად აღინიშნება დღის პერიოდშიც.



სურ. 53. ფოთლების დიფუზიური გამტარიანობის დღელამური დინამიკა (ცენტრალური კავკასიონი, 1850 მ ზ. დ.); სანადირაძის (1986) მიხედვით

ცნობაში შემავალ მცენარეთა დღიური ცვალებადობის ერთ-ერთი გამოხატულებაა მათი ბაგეების მოძრაობის დინამიკა. როგორც ცნობილია, ბაგეები არეგულირებენ წყლის რეჟიმს და გაზთა ცვლას მცენარეებში. კავკასიონის მაღალმთიანეთის პირობებში დილისა



სურ. 54. სუბალპური ხარტყლის მარცვლოვან-ნაირბალახოვანი მღელის ფენოლოგიური სექტრი (ლაგოლუხის ნაკრძალი).  
 ფენოლოგიური ფაზები: a- კვანტატი; b- კობობა; c- კვა-

და სადამოს საათებში ბაგეები თითქმის ყოველთვის დახურული ან ოდნავ ღიაა. დაახლოებით 9-11 საათისათვის ბაგეები იღება. შუადღისას, თუ მზის რადიაცია ძლიერია, ჰაერის ტემპერატურა მაღალი, ხოლო ჰაერის ფარდობითი ტენიანობა დაბალია, ბაგეები კვლავ იხურება. ამით მცენარე არეგულირებს წყლის და გაზთა ცვლის ბალანსს. აღსანიშნავია, რომ ამავე მაღალმთიანეთის მცენარეებს ღამის საათებში ბაგეები ძალიან ხშირად ღია აქვთ (სურ. 53).

## 1. 8. 2. ცენოზის სეზონური დინამიკა. ფენორიტმოტიპები

ფიტოცენოზების სეზონური დინამიკა გამოწვეულია წლის განმავლობაში მცენარეთა და ცხოველთა საარსებო პირობების ცვალებადობით და ცენოზებში სხვადასხვა სეზონური რიტმის მქონე სახეობების არსებობით. თითოეული ცენოზისათვის მისთვის ტიპური სეზონური ცვალებადობაა დამახასიათებელი.

ცენოზის სეზონურ განვითარებაზე ზემოქმედებას ახდენს მაკროკლიმატის თავისებურება, ჰიდროლოგიური რეჟიმი, მიკროკლიმატი, ადამიანის ზემოქმედება და სხვ.

ტროპიკულ ქვეყნებში, კერძოდ, წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში, სეზონური ცვალებადობები თითქმის არაა გამოხატული, მაშინ, როდესაც ზომიერი სარტყლის პირობებში არჩევნ ორ პერიოდს — ვეგეტაციის და არასავეგეტაციოს. სხვადასხვა კლიმატურ ზონაში ეს პერიოდები სხვადასხვა ხანგრძლივობისაა და მათ შორის შეფარდება განსხვავებულია. სავეგეტაციო პერიოდის ხანგრძლივობა დამოკიდებულია მის ფოტოპერიოდულ ხანგრძლივობაზე, ტემპერატურულ რეჟიმზე, ტენიანობის პირობებზე, კერძოდ, ვეგეტაციური სეზონის სხვადასხვა დროში ნალექების მაქსიმუმზე. ვეგეტაციის ხანგრძლივობა ამა თუ იმ ცენოზის ერთ-ერთი დამახასიათებელი ნიშანია და მერყეობს რამდენიმე კვირიდან (მაღალმთიანეთი, არქტიკა,

---

ვილობა; d- დაყვავილება; e- მოუმწიფებელი ნაყოფები;

f- მომწიფებული ნაყოფები; g- ნაყოფცენა; h- ჭკნობა.

სახეობები: 1- *Trollius caucasicus*; 2- *Primula macrocalyx*; 3- *Myosotis alpestris*; 4- *Geranium ibericum*; 5- *Orchis mascula*; 6- *Anthoxanthum odoratum*; 7- *Ranunculus caucasicus*; 8- *Pyretrum roseum*; 9- *Trifolium canescens*; 10- *Poa longifolia*; 11- *Bromus veriegatus*; 12- *Leontodon hispidus*; 13- *Campanula trautvetteri*; 14- *Betonica grandiflora*; 15- *Briza media*; 16- *Agrostis planifolia*; 17- *Astrantia trifida*; 18- *Ligusticum alatum*; 19- *Centaurea salicifolia*.

უდაბნო), წლამდე (ტროპიკები). მაღალმთიანეთში და არქტიკაში სავეგეტაციო პერიოდი დამოკიდებულია თოვლის საფარის ხანგრძლივობაზე. შედარებით მშრალი კლიმატის პირობებში, მაგალითად, სავანებში და შუა აზიის „ნახევრად სავანებში“ სეზონურობა მკვეთრად ვლინდება გვალვების დადგომასთან დაკავშირებით. ასე, მაგალითად, გაზაფხულზე იქ ვითარდება მოკლე ვეგეტაციის მქონე მრავალწლიანი სახეობისაგან (ეფემეროიდები) შექმნილი მჭიდრო მცენარეული საფარი. გვალვის დადგომისთანავე კი ეს მცენარეები გადადიან სვენების მდგომარეობაში, ხოლო ვეგეტაციას განაგრძობენ გვალვა- და სიცხის გამძლე სახეობები.

აღმოსავლეთ საქართველოში (შიდა და ქვემო ქართლის ვაკე, ივრის ზეგანი) სტეპური და ნახევრადუდაბნოს მცენარეულობის სახეობათა უმრავლესობა ძლიერი სიმშრალის და მაღალი ტემპერატურის პირობებში (ივლისი-აგვისტო) სვენების პერიოდში გადადის.

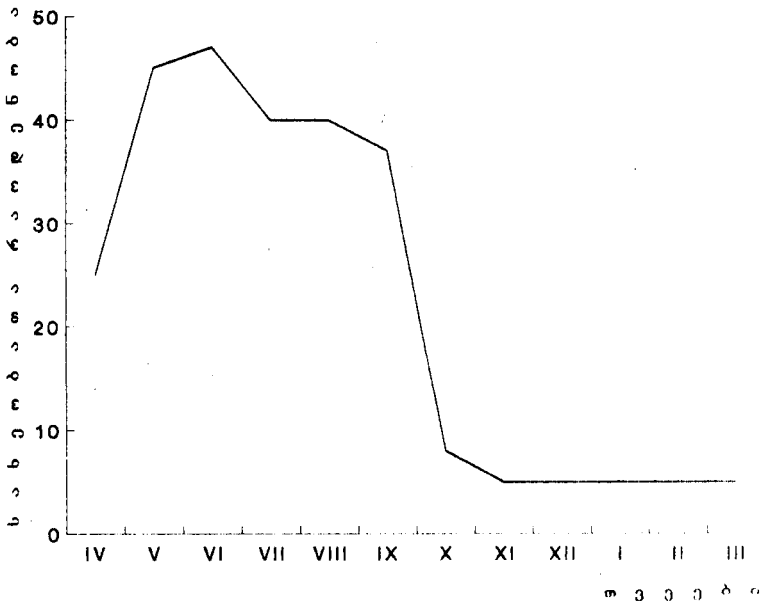
თუ რა გავლენას ახდენს მიკროკლიმატი ცენოზის სეზონურ დინამიკაზე, შეიძლება დავრწმუნდეთ ფოთოლცვენია ტყის მაგალითზე. გაზაფხულზე, როდესაც ტყე ჯერ კიდევ არ არის შეფოთლილი და სინათლის სხივები კარგად აღწევს ნიადაგამდე, აქ კარგად ვითარდებიან ადრე გაზაფხულის მცენარეები (ფურისულა, ფრინტა, ცისთვალა და სხვ.). ისინი განვითარების ციკლს უკვე ტყის შეფოთვისთანავე ამთავრებენ, ე. ი. მაშინ, როდესაც წყდება ამ მცენარეებამდე სინათლის მიღწევა. შეფოთლილი ტყის პირობებში მათ ადგილს უკვე ჩრდილის ამტანი მცენარეები (გვიმრები, ორფერი და სხვ.) იკავებენ.

ცენოზის ჩამოყალიბების პროცესში მის შემადგენლობაში შედიან სხვადასხვა სეზონური რიტმის მქონე მცენარეები. ეს სახეობები მიეკუთვნებიან სხვადასხვა ფენორიტმოტიპებს. ერთი ფენორიტმის მქონე მცენარეებს მიეკუთვნებიან ის მცენარეები, რომელთაც აქვთ ვეგეტაციის ხანგრძლივობის, კერძოდ, დაწყებისა და დამთავრების ერთნაირი ვადები. მაგალითად, ერთ ცენოზში შეიძლება იყვნენ: ადრეგაზაფხულის, მარადმწვანე, ზაფხულ-ზამთარმწვანე და სხვ. ვეგეტაციის მქონე მცენარეები.

ცენოზში ფენორიტმოტიპების შემადგენლობის არაერთგვაროვნების შესახებ მონაცემებს გვაძლევენ ე. წ. ფენოლოგიური სპექტრები, რომელთა შედგენა ხდება დეტალური ფენოლოგიური დაკვირვებების შედეგად (სურ. 54). ფენოლოგიური სპექტრებიდან შეიძლება გავიგოთ აგრეთვე ცენოზის ფლორისტული შემადგენლობა, სახეობების მონაწილეობა ფიტოცენოზში სეზონების მიხედვით, მათი სიმრავლე, ცალკეული ფენოლოგიური ფაზების (ყვავილობის, კოკრობის, ნაყოფმწიფობის და სხვ.) დაწყებისა და დამთავრების ვადები და სხვა. ყველა ეს მონაცემი შეიძლება დავუკავშიროთ გარემო ფაქტორების ცვალებადობას სეზონისა და წლის განმავლობაში.

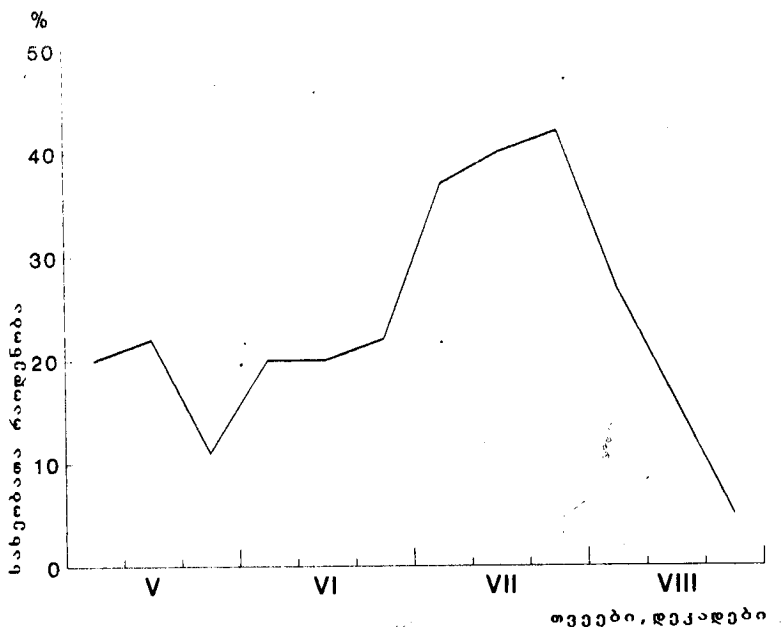
ცენოზის სეზონური ცვალებადობა შეიძლება აგრეთვე ყვავილობის, ნაყოფმომწიფების, ნაყოფცვენისა და სხვა მონაცემების მრუდებით გამოვსახოთ. ასე, მაგალითად, კავკასიონის მაღალმთიანეთში, კერძოდ, სუბალპურ სარტყელში ზღვის დონიდან 2000 მ სიმაღლეზე სამხრეთ ექსპოზიციის ფერდობზე მცირე თოვლიან წლებში მცენარეულობის ვეგეტაცია მარტის ბოლო რიცხვებიდან იწყება, (ჭარბთოვლიან წლებში კი ვეგეტაცია 20, ხოლო ზოგჯერ 30 დღითაც კი იგვიანებს). ვეგეტაციაში მყოფი სახეობების მაქსიმუმი უკვე მაისსა და ივნისში აღინიშნება; ვეგეტაციაში მყოფი მცენარეების რიცხვის მკვეთრი დაცემა კი – ოქტომბრის დასაწყისში (სურ. 55).

ცენოზის სეზონური დინამიკის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი მაჩვენებელია მცენარეთა ყვავილობის ფაზის ცვალებადობა წლის განმავლობაში. მაღალმთიანეთის იმავე პირობებში, რომელიც ზემოთ იყო განხილული, მოყვავილე სახეობები უკვე აპრილის დასაწყისში გვხვდება. მათი რიცხვი გაზაფხულიდან ზაფხულისაკენ ინტენსიურად



სურ. 55. მცენარეულობის განვითარების სეზონური დინამიკა პარკოსან-მარკოლოვან სუბალპურ მდელოზე (ცენტრალური კავკასიონი, სამხრეთი ფერდობი)

იზრდება და ივლისის ბოლო დეკადისათვის მაქსიმუმს აღწევს, შემდეგ კი მრუდი საკმაოდ მკვეთრად ეცემა და სექტემბრის შუა რიცხვებში თითქმის არც ერთი სახეობა აღარ ყვავილობს (სურ. 56).



სურ. 56. მცენარეთა ყვავილობის სეზონური დინამიკა ისლიან-მარცვლოვან ბიოცენოზში (ცენტრალური კავკასიონი).

როგორც უკვე იყო აღნიშნული, ზღვის დონიდან სიმაღლის მატებასთან ერთად კლიმატური პირობები თანდათან მკაცრი ხდება, რაც, ბუნებრივია, მოქმედებს ცენოზების სეზონურ დინამიკაზე. ასე, მაგალითად, 2900-3000 მ ზღვის დონიდან (ზედა ალპურ სარტყელში) ვეგეტაცია იწყება მხოლოდ ივნისის მეორე ნახევრიდან და მცენარეთა ყველა ფაზის გავლა ძალიან შემჭიდროვებულ ვადებში ხდება, მაგრამ, სუბალპური სარტყლისაგან განსხვავებით, სექტემბერში აქ ჯერ კიდევ ვხვდებით მოყვავილე მცენარეებს.

ცენოზების სეზონური ცვალებადობა განსაკუთრებით კარგად გამოიხატება მათი მცენარეული საფარის საერთო იერის ანუ ასპექტთა ცვლით. აღსანიშნავია, რომ ყოველი თანასაზოგადოება, როგორი მცირე ზომისაც არ უნდა იყოს ის, მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელ ასპექტთა ცვლის თავისებურებებით გამოირჩევა.

ასპექტთა გამოყოფის კრიტერიუმები სხვადასხვაა. მეცნიერთა ერთი ჯგუფი მას მხოლოდ მცენარეთა ყვავილობის ფაზების მიხედვით გამოყოფს, მეორე ჯგუფი — ვეგეტაციის ფაზით, მესამე კი — ცენოზის ნიშან-თვისებათა კომპლექსით. ყველაზე მისაღებად უნდა ჩათვალოს ასპექტთა გამოყოფა ცენოზის ყველა იმ ნიშან-თვისებათა გათვალისწინებით, რომელიც ამ ცენოზისათვის დროის ამა თუ იმ მონაკვეთშია დამახასიათებელი. ასე, მაგალითად, კავკასიონის სუბალპურ მდელოებს ადრე გაზაფხულზე (აპრილის დასაწყისი) აქვს გასულ წელს დაგროვებული მკვდარი მცენარეული მასის — ჩალის ფერი და ახლად განვითარებული მცენარეების მკრთალი მწვანე ელფერი. გარკვეული დროის შემდეგ ასპექტი იცვლება: ჩალის ფერი მცირდება და ბატონდება მწვანე, რაშიც ჩაწინვკლულია ვარდისფრად მოყვავილე ფურისულა, ყვითელყვავილიანი ბაია და მარწყვაბალახა. ზაფხულის პირას ცენოზის იერი კიდევ უფრო მკვეთრად იცვლება. თითქმის მთლიანად ქრება გამხმარი მცენარეების ფერი და უკვე კარგად განვითარებულ მწვანე ბალახნარის ფონზე სხვადასხვა ფერად მოყვავილე მცენარეები ბატონდებიან.

მთელი ზაფხულის განმავლობაში, დაახლოებით ყოველი 10-15 დღის ინტერვალით, ჩნდებიან სხვადასხვა სახეობის მცენარეები, რომლებიც თავიანთი ყვავილებისა და სხვა ორგანოების (ღეროების, ნაყოფების) ნაირგვარი ფერებით ცვლიან ცენოზის არსებულ იერს. შემოდგომისაკენ მოყვავილე მცენარეები უკვე თანდათან ქრებიან და კვლავ ვითარდება გამხმარი მცენარეების ჩალისფერი ასპექტი, რომელიც სულ მალე ბატონდება და ასე რჩება თოვლის მოსვლამდე (დაახლოებით ნოემბერ-დეკემბერი).

აღსანიშნავია, რომ სხვადასხვა ცენოზი სხვადასხვა რაოდენობის ასპექტთა ცვლით ხასიათდება. ასე, მაგალითად, სუბალპურ სარტყელში სავეგეტაციო პერიოდში (აპრილი-ოქტომბერი) 7-დან 10 ასპექტამდე გამოიყოფა. აბსოლუტური სიმაღლის მატებასთან ერთად ასპექტთა რიცხვი კლებულობს. ასპექტთა სიმრავლით გამოირჩევიან სტეპების ბიოცენოზები. ასპექტთა რაოდენობა, პირველ რიგში, დამოკიდებულია ამა თუ იმ ცენოზის სახეობათა რაოდენობაზე და აგრეთვე გარემო ფაქტორების თავისებურებაზე. ასე, მაგალითად, სამხრეთ ფერდობზე და საერთოდ, მშრალ ადგილსამყოფელში გავრცელებული ბიოცენოზები ასპექტთა სწრაფი ცვლით ხასიათდებიან, მაშინ, როდესაც ნოტიო და ძლიერ ნოტიო ბიოტოპის პირობებში ცენოზის იერის ცვლა ნელა მიმდინარეობს და ხდება ასპექტთა გადაფარვა. ამის ძირითადი მიზეზია ნოტიო გარემოში ცალკეული ფენოლოგიური ფაზების გახანგრძლივება. თითოეული ასპექტი ამა თუ იმ ცენოზის სეზონური მდგომარეობის გარკვეულ ფაზას გამოხატავს.

ამა თუ იმ ცენოზის ფლორისტული შემადგენლობა სეზონის განმავლობაში მკვეთრად არ იცვლება და ძირითადად სეზონური ვეგეტა-

ციის მქონე (გაზაფხულის, ზაფხულის, შემოდგომის) მცენარეების ამოვარდნასთანაა დაკავშირებული. სავეგეტაციო პერიოდის განმავლობაში განსაკუთრებით ცვალებადობს სახეობათა ინდივიდების რიცხვი, ვინაიდან, როგორც ცნობილია, წლის და სავეგეტაციო პერიოდის განმავლობაში ინდივიდები არათანაბრად ვითარდებიან და ასევე არათანაბრად იღუპებიან. გარდა ამისა, წლის განმავლობაში ბევრი ინდივიდი ერთი ასაკობრივი მდგომარეობიდან მეორეში გადადის. ინდივიდების რიცხოვნობის ცვალებადობა ყველაზე კარგად არის გამოხატული იმ მცენარეებში, რომლებიც თესლით მრავლდებიან. ასეთი მცენარეების თესლების ნაწილი ნიადაგში მოხვედრისას აღმოცენდება, ზოგიერთ მათგანს ცხოველები ჭამს, ბევრი კარგავს აღმოცენების უნარს, ხოლო ზოგიერთი სახეობის თესლი ინახება ნიადაგში. მცენარეთა აღმონაცენის მასობრივი წარმოქმნა ხდება სავეგეტაციო სეზონის გარკვეულ დროს, კერძოდ, უშუალოდ თესლის ცვენის შემდეგ და მეორე სავეგეტაციო პერიოდის დასაწყისში. როგორც წესი, აღმონაცენის უმეტესობა უკვე მისი წარმოქმნის წელსვე იღუპება და ამიტომ მათი რიცხოვნობა სავეგეტაციო სეზონის განმავლობაში ძლიერ მერყეობს.

### 1. 8. 3. ფლუქტუაციური ანუ წლიური ცვალებადობები

ცვალებადობებს, რომელიც გამოწვეულია სხვადასხვა წლების მეტეოროლოგიური ფაქტორებისა და ჰიდროლოგიური რეჟიმის არაერთნაირი პირობებით და აგრეთვე ცოცხალი ორგანიზმების სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებებით, ფლუქტუაციური ცვალებადობები ეწოდებათ.

ცენოზის ფლუქტუაციის წარმოქმნის მიზეზები სხვადასხვაა, კერძოდ, რაბოტნოვი გამოყოფს შემდეგ ტიპებს: 1. ეკოტოპური, რომელიც დაკავშირებულია წლების მიხედვით ბიოტოპის მეტეოროლოგიური, ჰიდროლოგიური და სხვა პირობების ცვალებადობასთან, 2. ანთროპოგენური, ცენოზზე ადამიანის მიერ სხვადასხვა ფორმის და ინტენსივობის ზემოქმედება, 3. ზოოგენური, მცენარის მჭამელი და სოროსმთხრელი ცხოველების ზემოქმედება, 4. ფიტოციკლური, რომელიც გამოწვეულია ზოგიერთი სახეობის სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებებით და წლების მიხედვით თესლით და ვეგეტატიურად მათი არათანაბარი გამრავლებით, 5. ფიტოპარაზიტული, რომელიც პარაზიტული სოკოების პერიოდულ გამრავლებასთანაა დაკავშირებული.

განვიხილოთ თითოეული მათგანი.

ა — ე კ ო ტ ო პ უ რ ი ფ ლ უ ქ ტ უ ა ც ი ე ბ ი . ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, რომ მაღალმთიანეთში ამა თუ იმ წელს ვეგეტაციის დაწყება დამოკიდებულია თოვლის საფარის ხანგრძლივობაზე.

არის წლები, როდესაც თოვლი ადრე დნება და მცენარეთა ვეგეტაციაც თოვლის დნობასთან ერთად იწყება. მაგრამ არის ისეთი წლებიც, როდესაც თოვლის საფარი დიდხანს რჩება და მცენარეების გამოღვიძება ზოგჯერ ერთი თვითაც კი იგვიანებს. გარდა ამისა, მცენარეთა და ცხოველთა გამოზამთრებაზე მოქმედებს ძლიერი ყინვები, ზამთარში უეცარი დათბობა, ნიადაგზე ყინულის „ქერქის“ გაჩენა და სხვა. ცენოზების წლიურ დინამიკაზე მკვეთრ გავლენას ახდენს აგრეთვე მიმდინარე წლის და გასული წლის მეტეოროლოგიური პირობების შეწყობა.

ძალიან დიდ ცვლილებებს იწვევს ადრე გაზაფხულზე მდინარის-პირა მდელოების წყლით გადაფარვის ხასიათი სხვადასხვა წლების, დროის ხანგრძლივობასა და ფართობის ოდენობის მიხედვით.

გარემო პირობებისა და მასთან ერთად ნიადაგის მიკროორგანიზმების ცხოველმყოფელობის ყოველწლიურ ცვალებადობასთან ერთად მერყეობს ნიადაგში ორგანული ნივთიერების დაგროვებისა და მისი მინერალიზაციის ტემპი, რაც ზემოქმედებას ახდენს მცენარეთა მინერალური ნივთიერებებით მომარაგებაზე. წყლითა და მინერალური ნივთიერებებით მცენარეთა არათანაბარი უზრუნველყოფა აისახება მათ შეფოთვლაზე, დაბალ ან მაღალ ბალახნარის განვითარებაზე და სხვა. ამასთან დაკავშირებით, წლების მიხედვით იცვლება ფიტოკლიმატი, განსაკუთრებით კი სინათლის რეჟიმი. უნდა ითქვას, რომ ეს უკანასკნელი წლის განმავლობაში ღრუბლიანობასთან დაკავშირებით შესაძლებელია მნიშვნელოვნად იცვლებოდეს. ყველა ძირითადი ეკოლოგიური ფაქტორი — წყალი და მინერალური ნივთიერებები, ტემპერატურა და სინათლე, ნიადაგის აერაცია — წლიდან წლამდე ცვალებადობს.

მეტეოროლოგიური და ჰიდროლოგიური პირობების სხვაობა ცალკეულ წლებში უშუალო და არაპირდაპირ გავლენას ახდენს ბიოცენოზში არსებულ ცხოველებზე. წლების მიხედვით ცვალებადობს მცენარეთა დაავადებები სოკოვანი და ბაქტერიული პარაზიტებით. ყოველივე ეს კი მოქმედებს ცენოზების პროდუქტიულობაზე, ხოლო ბევრ შემთხვევაში მათი კომპონენტების შეფარდებაზეც.

ეკოტოპური ფლუქტუაციების გამოხატულება დამოკიდებულია ცალკეული რეგიონის კლიმატის თავისებურებაზე და ცენოზის ადგილმდებარეობაზე. ასე, მაგალითად, ძლიერ კონტინენტური კლიმატის რეგიონებში ფლუქტუაციები უფრო ძლიერ ვლინდება, ვიდრე ნოტიო ოკეანური კლიმატის რაიონებში.

ბ — ფ ი ტ ო ც ი კ ლ უ რ ი ფ ლ უ ქ ტ უ ა ც ი ე ბ ი ძირითადად ვლინდება ბალახოვან მცენარეებში, კერძოდ, მათი სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებებში, არაყოველწლიურ თესლცვენასა და აღმონაცენების გახარებაში.

შედარებით კარგად არის შესწავლილი მდელოს ცენოზებში სამ-

ყურას ორი სახეობის (მდელოს სამყურა და ვარდისფერი სამყურა) მონაწილეობის ციკლურობა. ეს სახეობები გვხვდება მდელოს ბევრ ცენოზში, მაგრამ მათი აქ მონაწილეობა უმნიშვნელოა. ზოგიერთ, მათთვის ხელსაყრელ წელს სამყურები ძალიან კარგად ვითარდებიან და ჭარბობენ სხვა მცენარეებს. მათი ასეთი ძლიერი განვითარება მთავრდება ან იმავე წლის ბოლოს, ან მომავალ წელს. ასეთი მასობრივი განვითარების შემდეგ სამყურების მხოლოდ მცირე რაოდენობა რჩება და ისიც საკმაოდ დაკნინებული. მაგრამ ნიადაგში ჩაიბნევა თესლის დიდი ნაწილი, რომელიც ე. წ. „სამყურას წელს“ კვლავ დიდ მოსავალს იძლევა. „სამყურას წლის“ დადგომა დამოკიდებულია ამ მცენარის კონკურენციის უნარზე სხვა მცენარეებთან, განსაკუთრებით მარცვლოვნებთან. ყოველივე ეს კი არაპირდაპირაა დაკავშირებული ცალკეული წლის ჰიდროთერმულ რეჟიმთან. „სამყურას წლის“ ხელოვნური გამოწვევა შესაძლებელია კალიუმის, ფოსფორისა და კალიუმფოსფორიანი სასუქების შეტანით, რადგან მარცვლოვნები კონკურენციას სწორედ ამ ნივთიერებების შეთვისებაში უწევენ სამყურას.

გ - ზოგენური ფლუქტუაციები განსაკუთრებით მკვეთრად არის გამოხატული იმ წლებში, როდესაც ცენოზებში დიდი რაოდენობით მრავლდებიან მიწისმთხრელი ცხოველები და ფიტოფაგები. ამ დროს ხდება ხოლმე ცენოზების დარღვევა, ხოლო ამ ორგანიზმთა პოპულაციების შემცირების პერიოდში მიმდინარეობს ბიოცენოზების თანდათან აღდგენა.

დ - ფიტოპარაზიტული ფლუქტუაციები შეიძლება გამოწვეული იყოს პარაზიტული კონსორტების, განსაკუთრებით კი პარაზიტული სოკოების (მაგალითად, ჟანგას) მასობრივი გამრავლებით. ეს სოკოები აავადებენ ტყის ცენოზის მცენარეებს, რითაც ზეგავლენას ახდენენ სახეობათაშორის კონკურენციაზე და ცვლიან მათ რაოდენობრივ შეფარდებას. ზოგ შემთხვევაში ამის შედეგად მიმდინარეობს ცენოზში პროდუქტიულობის შემცირება. ფიტოპარაზიტული ფლუქტუაციები მკვეთრადაა დაკავშირებული წლების მიხედვით მეტეოროლოგიური და ჰიდროლოგიური პირობების ცვალებადობაზე.

ე - ანთროპოგენური ფლუქტუაციები იმ შემთხვევაში ვლინდება, თუ ცენოზზე ადამიანის ზეგავლენის ფორმა და ინტენსიურობა წლების მიხედვით იცვლება. ხშირად ფლუქტუაციები გამოწვეულია საკვების სავარგულების გამოყენების სახის შეცვლით, მაგალითად, სათიბების ნაცვლად მდელოების საძოვრად გამოყენება, საკვები სავარგულების მორწყვა, მდელოებში სასუქების შეტანა. ყოველივე ეს იწვევს ამ ცენოზების შემადგენელი მცენარეული, ცხოველური და მიკროორგანიზმების კომპონენტების სტრუქტურული და ფუნქციური მაჩ-

ვენებლების შეცვლას. რომელიმე ამ ღონისძიების შეწყვეტას მოჰყვება პირვანდელი ცენოზის სწრაფი აღდგენა.

ფლუქტუაციები ბუნებაში სხვადასხვანაირადაა გამოხატული. ამის მიხედვით არჩევენ რამდენიმე ტიპს: ფარული, ოსცილაციური და დიგრესიულ-დემუტაციური.

ფარული ფლუქტუაციის შემთხვევაში ცენოზის კომპონენტები წლების მიხედვით რაოდენობრივად თითქმის არ იცვლებიან, ან იცვლებიან ისე უმნიშვნელოდ, რომ მათი გამოვლენა მხოლოდ სპეციალური ზუსტი გამოკვლევების შედეგადაა შესაძლებელი.

ოსცილაციური ფლუქტუაციების შემთხვევაში ბალახოვანი ცენოზის დომინანტი სახეობები იცვლებიან იმის მიხედვით, თუ ეკოლოგიური თვალსაზრისით როგორი წელი დგება. ასე, მაგალითად, ნოტიო წელს ბატონობენ ამ პირობებთან შეგუებული სახეობები, ხოლო მცირენალექიან წელს სიმშრალის მოყვარული სახეობები.

დიგრესიულ-დემუტაციური, ისევე როგორც ოსცილაციური ფლუქტუაციები, ბალახოვანი თანასაზოგადოებებისათვისაა დამახასიათებელი. ის გამოიხატება ცენოზის ძლიერი დარღვევით (დიგრესიით) და შემდეგ მისი აღდგენით (დემუტაციით). დარღვევა შეიძლება მოხდეს ამ ცენოზისათვის დამახასიათებელი მეტეოროლოგიური და ჰიდროლოგიური პირობების მკვეთრი გადახრით საშუალოდან (ძლიერი ხანგრძლივი გვალვა, გაზაფხულზე წყლის ხანგრძლივი გაჩერება ნიადაგზე, მცირეთოვლიანი მკაცრი ზამთარი და სხვ.). ცენოზების ძლიერი დარღვევა ხდება მაშინ, როდესაც უარყოფითი გარემო პირობების ზემოქმედება მეორდება ზედიზედ რამდენიმე წლის განმავლობაში, რასაც მოჰყვება მათი კომპონენტების მასობრივი მოსპობა ან ძლიერი დათრგუნვა. დარღვეული ცენოზისათვის დამახასიათებელი ნორმალური პირობების დადგომის შემდეგ ის კვლავ უბრუნდება პირვანდელ სახეს.

დიგრესიულ-დემუტაციური ფლუქტუაციების მიზეზი შეიძლება აგრეთვე იყოს პარაზიტული ცხოველების, სოკოების, მიწისმთხრელი მღრღნელების გამრავლება და სხვ.

საქართველოს მაღალმთიანეთის მცენარეულობის ეკოლოგიურმა გამოკვლევებმა ნათლად გვიჩვენა, რომ აქ ძირითადად ფარული ფლუქტუაციები აღინიშნება. კერძოდ, წლების მიხედვით უმნიშვნელოა მდელოების ბიოლოგიური მასის ცვალებადობა, არ არის მკვეთრი გადახრები ფენოლოგიურ ფაზებში (ყვავილობის, ნაყოფმსხმოიარობის, ნაყოფცვენის), თუ მხედველობაში არ მივიღებთ ვეგეტაციის დაწყების ვადებს, დაკავშირებულს თოვლის დნობის პერიოდთან. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ეს მოვლენები ხდება მხოლოდ ვეგეტაციის დასაწყისში, ხოლო უფრო მოგვიანებით თითქმის ყველა მცენარის ფენოლოგიური ფაზა ძირითადად ერთმანეთს ემთხვევა.

## 1. 9. სუქცესიები

არც ერთი ბიოცენოზი არ არსებობს მუდმივად. ადრე თუ გვიან ის იცვლება, მაგრამ ვიდრე ერთი ცენოზი შეიცვლება მეორეთი, შესაძლებელია ის მოისპოს გარეგანი (ეკოლოგიური) ფაქტორების, მათ შორის ადამიანის, ზემოქმედების შედეგად.

ცენოზების ცვლა ბიოცენოზების და, კერძოდ, ფიტოცენოზების ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თვისებაა და მას სუქცესიებს (ლათ. *successio* – მონაცვლეობა, მემკვიდრეობითობა) უწოდებენ.

სუქცესიები დაკავშირებულია ბიოცენოზების, როგორც ღია სისტემების არსებობასთან. ცენოზების ცვლას განაპირობებს გარემო ფაქტორების ზემოქმედება. გარდა ამისა, მას ხელს უწყობს აგრეთვე ფიტოტროფებისა და მათი კონსორტიების უნარიც – თავიანთი ცხოველმყოფელობით შეცვალონ ცენოზების ადგილსამყოფელი.

სუქცესიების მეცნიერული დასაბუთება და მათ შესახებ თეორიული საკითხების დამუშავება ეკოლოგიის ამერიკელ მეცნიერებს კაულს და კლემენტსს.

არჩევნ სუქცესიების ორ ტიპს: პირველადს, როდესაც ცენოზის ჩამოყალიბება ხდება ისეთ სუბსტრატზე, სადაც ადრე მცენარეულობა არ არსებობდა და მეორადს, როდესაც ცენოზის ჩამოყალიბება ხდება იმ ადგილას, სადაც წარსულში მცენარეულობა არსებობდა და ამა თუ იმ მიზეზის გამო განადგურდა. მეორადი სუქცესიები ძირითადად ადამიანის ზემოქმედების შედეგად წარმოიქმნებიან და თანამედროვე პირობებში ძალიან დიდ ფართობებზე ვითარდებიან. პირველადი სუქცესიები კი დედამიწის შედარებით მცირე ფართობებზე წარმოიქმნებიან.

### 1. 9. 1. პირველადი სუქცესიები

პირველადი სუქცესიების დროს ბიოცენოზები ყალიბდება იქ, სადაც ისეთი სუბსტრატი არსებობს, რომელზედაც შესაძლებელია მცენარეების დასახლება. ასეთია, მაგალითად, კლდეები, ვულკანების ამოფრქვევის შედეგად წარმოქმნილი მთის ქანები, კვიშნარი დიუნები, დამშრალი ტბებისა და ზღვების გაშიშვლებული ფსკერი, მყინვარების უკან დახვევის შედეგად განთავისუფლებული ტერიტორიები, ეროზიის შედეგად შექმნილი გაშიშვლებები და სხვ.

პირველადი სუქცესიები მხოლოდ პირველადი ფიტოცენოზების წარმოქმნითა და შემდეგ მათი თანდათანობითი განვითარებით როდი მთავრდება, არამედ ხდება განსაზღვრული ტიპის ბიოცენოზების (ტიპების) ფორმირება. აქ გარემო ფაქტორების ზემოქმედების

გარდა მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებენ გარემოს შემქმნელი ორგანიზმები. კერძოდ, ავტოტროფული მცენარეები და მათთან დაკავშირებული კონსორტები (სოკოები, ცხოველები და სხვ.).

პირველად სუქცესიებში მიმდინარეობს შემდეგი პროცესები: სუბსტრატის წარმოქმნა, ორგანიზმთა მიგრაცია, მათი მიხვევა (შეგუება) ადილსამყოფელთან, ორგანიზმთა ურთიერთობის ჩამოყალიბება, მათ მიერ გარემოს შეცვლა, ცენოზების ცვლა.

პირველადი სუქცესიების შემთხვევაში ცენოზების წარმოქმნა იწყება ორგანიზმებით დაუსახლებელ სუბსტრატზე დიასპორის (მცენარის გასამრავლებელი ორგანოების: ხშირის, თესლის, ნაყოფის, კვირტის, ფესურისა და სხვ.) მოხვედრით და ხელსაყრელი გარემო პირობების შემთხვევაში პიონერული მცენარეებისა და მათთან ერთად პეტეროტროფების (ცხოველებისა და სოკოების) დასახლებით. უმეტეს შემთხვევაში ახალ სუბსტრატზე პირველად სახლდება ბაქტერიები, წყალმცენარეები, ლიქენები (ქარაგოხები), უფრო მოგვიანებით კი — უმაღლესი მცენარეები და ცხოველები.

მცენარეთა მიგრაცია ხორციელდება ძირითადად ქარის და უფრო იშვიათად წყლის მეშვეობით.

ცარიელ სუბსტრატთან ორგანიზმთა მიხვევა, შეგუება, საკმაოდ რთული პროცესია. ძალიან ხშირად ზოგიერთი მცენარის თესლი არ აღმოცენდება, ან თუ აღმოცენდება შეიძლება ვერ შეეგუოს ეკოტოპს და ადრეულ ასაკშივე დაიღუპოს.

პირველადი სუქცესიის ადრეულ სტადიებზე, როდესაც მცენარეულობა ჯერ კიდევ შეკრული არ არის, არსებულ პირობებთან შეგუებისათვის მცენარეთა შორის კონკურენციულ ურთიერთობას არა აქვს არსებითი მნიშვნელობა. უფრო მოგვიანებით, როდესაც მცენარეულობის დაფარულობა მაკულობს, მცენარეთა შორის ურთიერთობას სულ უფრო მეტი მნიშვნელობა ენიჭება იმ ახალგაზრდა ინდივიდების შეგუებისათვის, რომლებიც იქვე არიან აღმოცენებული, ან გარედან არიან თესლით შემოტანილი. ამით თანდათან იზრდება ცენოზში ბუნებრივი გადარჩევის მნიშვნელობა.

მცენარეულობის, ცხოველებისა და მიკროორგანიზმების ჩამოყალიბებასთან ერთად მიმდინარეობს ნიადაგის ფორმირება. საბოლოოდ იქმნება ისეთი ცენოზი, რომლის ყველა კომპონენტი ერთმანეთთან და, ამავე დროს, ფიზიკურ გარემოსთან პომეოსტატიკურ (გაწონასწორებულ) მდგომარეობაში იმყოფება. ფორმირების ამ სტადიაში ბიოცენოზები სტაბილურობით ხასიათდებიან. ბიოცენოზის, კერძოდ კი, ფიტოცენოზის ასეთ მდგომარეობას კლემენტსმა კლიმაქსური უწოდა. სუქცესიის პროცესში მყარი ცენოზის ჩამოყალიბებამდე ერთმანეთს ცვლიან ე. წ. სერიული ცენოზები; კლიმაქსური ცენოზები კი სუქცესიების დასკვნით ეტაპს წარმოადგენენ. თეორიულად კლიმაქსური ცენოზი თავის თავს თვითონ ინარჩუნებს განუ-

საზღვრელად დიდი ხნის მანძილზე.

სერიულებისაგან განსხვავებით, ასეთ ცენოზებში წლიური პროდუქცია და „იმპორტი“ (შემოტანილი ენერჯია და ნივთიერება) გაწონასწორებულია წლიური მოხმარებითა და „ექსპორტით“ (გაცემული ენერჯია და ნივთიერება).

ბიოცენოზის, კერძოდ, ფიტოცენოზის ჩამოყალიბებაში კლემენტის განსაკუთრებით დიდ მნიშვნელობას ანიჭებდა კლიმატს და თვლიდა, რომ კლიმაქსური ცენოზები მდგრად წონასწორობაში იმყოფებიან კლიმატთან.

კლიმატური კლიმაქსის გარდა არჩევნ ტოპოგრაფიულ (რელიეფთან დაკავშირებულ), ედაფურ (ნიადაგწარმოქმნელი ქანების თავისებურებებით გამოწვეულ), ზოოგენურ (ცხოველების ზემოქმედების შედეგად წარმოქმნილ), პიროგენურ (ცეცხლის ზემოქმედებით წარმოქმნილ), ანთროპულ (ადამიანის მიერ საძოვრად და სათიბად გამოყენებული ტერიტორიები) კლიმაქსებს.

კლიმაქსთან დაკავშირებით სხვადასხვა მოსაზრება არსებობს. მათ შორის აღსანიშნავია კონცეფცია მონოკლიმაქსისა და პოლიკლიმაქსის შესახებ. პირველი თეორიის თანახმად, მონოკლიმაქსი არის შედარებით მყარი ცენოზი (მცენარეულობა), რომელიც ყოველ ბუნებრივ ზონაში შეიძლება იყოს არა უმეტეს ერთისა. მის ფორმირებაში განსაკუთრებულ ფუნქციას ასრულებს კლიმატი და ის არაა დამოკიდებული ნიადაგის ზემოქმედებაზე.

პოლიკლიმაქსური თეორიის მიმდევრები თვლიან, რომ ერთ კლიმატურ რეგიონში შეიძლება არსებობდეს ნიადაგის მიხედვით დიფერენცირებული რამდენიმე კლიმაქსური ბიოცენოზი. პოლიკლიმაქსური თეორია უფრო რეალისტურ კონცეფციად ითვლება.

57-ე სურათზე ნაჩვენებია ონტარიოს პროვინციის სამხრეთი ნაწილის სხვადასხვა ფიზიკურ პირობებთან დაკავშირებული რელიეფის თავისებურებანი და სტაბილური ბიოცენოზები. დაბლობ და ნაკლებად ბორცვიან ადგილებში, სადაც ნიადაგი დრენაჟირებულია, მაგრამ მაინც ნოტიოა, სუქცესიის კლიმაქსურ სტადიაში განვითარებულია ნეკერჩხლიან - წიფლნარი თანასახოგადობა. ამ რეგიონში ბიოცენოზის ეს ტიპი ყველგან გვხვდება, სადაც კი რელიეფი და დრენაჟი ზომიერადაა გამოხატული. ნეკერჩხლისა და წიფლის თანასახოგადობა შეიძლება მივიღოთ როგორც რეგიონის კლიმატური კლიმაქსის გამომხატველი. იქ, სადაც ნიადაგი უფრო ნოტიოა ან უფრო მშრალია, გავრცელებულია განსხვავებული კლიმაქსური ცენოზები. კლიმატური კლიმაქსისაგან კიდევ უფრო მკვეთრი გადახრები აღინიშნება სამხრეთის ციკაბო ფერდობებზე, სადაც მიკროკლიმატი უფრო თბილია ან ჩრდილოეთ ფერდობებზე და ღრმა ღარტაფებში, სადაც კლიმატი უფრო ცივია. ეს კლიმაქსები ხშირად მსგავსია კლიმატური კლიმაქსებისა, რომლებიც გავრცელებული არიან შესატყვი-

სად სამხრეთით ან ჩრდილოეთით. ოდუმეი აღნიშნავს: „თუ თქვენ ცხოვრობთ აშშ-ის სამხრეთით ან ჩრდილოეთით მთიან ადგილზე და დაინტერესდებით, როგორი იქნებოდა კლიმაქსური ტყე ჩრდილოეთით, უნდა იპოვოთ ხელუხლებელი ჩრდილოეთი ფერდობი, ან ღარტაფი. სამხრეთი კალთა შესაბამისად გიჩვენებთ, როგორი იქნებოდა ტყის ტიპი სამხრეთით“.



აღრუხსამყოფელი: მიკროკლიმატი და ნიადაგი

კლიმაქსური ბიოტური  
თანასაზოგადოება

==> ხორმაღური მიკროკლიმატი  
[hatched box] ძლიერ ტენიანი ნიადაგის ზემოთ

ნეკერჩხალი-ნიფელი } კლიმატური  
კლიმაქსი

==> ხორმაღური მიკროკლიმატი  
[solid black box] ტენიანი ნიადაგის ზემოთ

მუხა-იფანი

==> ხორმაღური მიკროკლიმატი  
[dotted box] მშრალი ნიადაგის ზემოთ

მუხა-გიკორი

↑↑↑↑ თბილი მიკროკლიმატი  
[hatched box] ძლიერ ტენიანი ნიადაგის ზემოთ

ტიტას ხე-კაკალი

↑↑↑↑ თბილი მიკროკლიმატი  
[solid black box] ტენიანი ნიადაგის ზემოთ

ნეკერჩხალი-ტიტას ხე

↑↑↑↑ თბილი მიკროკლიმატი  
[dotted box] მშრალი ნიადაგის ზემოთ

მუხა-ნაბლი

} ელაფური  
კლიმაქსები

↑↑↑↑ ცივი მიკროკლიმატი  
[hatched box] ძლიერ ტენიანი ნიადაგის ზემოთ

თელა-იფანი-მუხა

↑↑↑↑ ცივი მიკროკლიმატი  
[solid black box] ტენიანი ნიადაგის ზემოთ

ნაძვი-სოჭი

↑↑↑↑ ცივი მიკროკლიმატი  
[dotted box] მშრალი ნიადაგის ზემოთ

სუგა-არყი

სურ. 57. კლიმატური და ელაფური კლიმაქსები ონტარიოს სამხრეთ პროვინციაში; ოდუმის (1984) მიხედვით

ამავე ავტორის მიხედვით, თუ ტყის თანასაზოგადოებას საშუალებას მივცემთ განუსაზღვრელად დიდი ხნის განმავლობაში მშრალ ნიადაგზე განვითარდეს, მაშინ ნიადაგი თანდათან გამდიდრდება ორგანული ნივთიერებით, შესაბამისად გაიზრდება მისი ტენცივადობა და დროთა განმავლობაში უფრო ტენისმოყვარე ტყის განვითარების პირობები შეიქმნება.

### 1. 9. 2. პირველადი სუქცესიები გარემო პირობების შეცვლის დროს

პირველადი სუქცესიები ძალიან ხშირად უსიცოცხლო სუბსტრატზე ვითარდებიან. ბუნებრივია, რომ ასეთი სუბსტრატი არ შეიცავს ორგანულ ნივთიერებას და მცენარისათვის მისაწვდომ აზოტს. ორგანიზმების მიერ ატმოსფერული აზოტის ფიქსაციისათვის აუცილებელია ენერგია. ბიოცენოზის ჩამოყალიბების დაწყებით ფაზაში ამ ფუნქციას ასრულებენ როგორც თავისუფლად მცხოვრები, ისე სოკოსთან დაკავშირებული ავტოტროფი ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები (ლიქენები). ახლად დასახლებულ სუბსტრატზე წყალმცენარეები შეითვისებენ და გამოყოფენ სხვადასხვა ორგანულ ნივთიერებებს, რომლებიც, თავის მხრივ, ხელს უწყობენ მიკროორგანიზმების დასახლებას. სუბსტრატში ორგანული ნივთიერების დაგროვება თავისუფლად მცხოვრები ჰეტეროტროფული აზოტფიქსატორების არსებობას განაპირობებს, ხოლო თუ ამასთან ერთად ატმოსფერული ნალექების ან მიმდინარე წყლის (გამლვადი მყინვარების, მდინარის წყლის და სხვ.) მეშვეობით მინერალური ნივთიერების სულ უმნიშვნელო რაოდენობა მაინც დაგროვდება, მაშინვე შეიქმნება პირობები უმაღლესი მცენარეებისა და ცხოველების დასახლებლად.

ახლად დასახლებული ორგანიზმები შეგუებული არიან მინერალური ნივთიერებებით, კერძოდ აზოტით, ღარიბ სუბსტრატს და საკმაოდ ეკონომიურად ხარჯავენ მას თავისი ორგანოების ზრდ-განვითარებისათვის. გარდა ამისა, პიონერული მცენარეები ეფექტურად იყენებენ მზის ინტენსიურ სხივურ ენერგიას, გამძლე არიან ტემპერატურისა და წყლით მომარაგების მერყეობის მიმართ. ხავსები, ლიქენები და ერთუჯრედიანი ორგანიზმები სრულ გახმობასაც კი უძლებენ. პირველადი სუქცესიების დროს მიმდინარეობს ნიადაგის წარმოქმნა და მასში ორგანული ნივთიერებებისა და აზოტის თანდათანობით დაგროვება; ყალიბდება ნიადაგის ჰორიზონტები. ნოტიო ანუ ჰუმიდური კლიმატის პირობებში ნიადაგში ხდება კარბონატების ჩარეცხვა, იზრდება ნიადაგის მჟავიანობა, მცენარეები სულ უფრო ინტენსიურად აგროვებენ ორგანულ ნივთიერებას.

თანასაზოგადოების ჩამოყალიბების საწყისი სტადიებიდან

კლიმაქსის ჩამოყალიბებამდე ძალიან დიდი დროა საჭირო (რამდენიმე ასეული წელი). საერთოდ, ამ დროის ხანგრძლივობა სხვადასხვა კლიმატურ სარტყელში და სხვადასხვა ეკოლოგიურ გარემოში სხვადასხვაა. ასე, მაგალითად, თბილი და ტენიანი კლიმატის პირობებში სუქცესიის ტემპი უფრო სწრაფია, ვიდრე მშრალ, მაგრამ ცივ გარემოში (მაგ., პამირის მაღალმთიანი უდაბნო). გარდა კლიმატური პირობებისა, სუქცესიის ხანგრძლივობა ბევრადაა დამოკიდებული პირველად სუბსტრატზე, დიასპორების მოხვედრის შესაძლებლობაზე, ამ ადგილის გარშემო არსებულ პირობებსა და ბიოცენოზებზე. აღსანიშნავია, რომ იმ ცენოზებში, რომლებიც ძალიან ხანგრძლივ პერიოდში ვითარდებიან, სუქცესიის ნორმალური პროცესი სხვადასხვა გარეგანი ფაქტორების ზემოქმედების შედეგად ხშირად წყდება. ასე, მაგალითად, ოდუმის მონაცემებით, მასაჩუსეტსში ერთ-ერთი ტყის მცენარეულობამ 1803 წლიდან 1952 წლამდე 14-ჯერ განიცადა სხვადასხვა სიძლიერის ბუნებრივი და ანთროპოგენური სტრესი. ცნობილია, რომ 1803 წლამდე აქ აღინიშნა ორი ქარიშხალი და ერთი ხანძარი. სუსტი გარეგანი ზემოქმედებები თანასაზოგადოებაზე არ იწვევენ მასში ახალი სახეობების შეჭრას, ხოლო რაც შეეხება ძლიერ სტრესებს (ქარიშხალი, ხანძარი), ისინი ქმნიან ტყეში ღია სივრცეებს, რომელშიც იჭრებიან ამ სუქცესიის ადრეული სტადიისათვის დამახასიათებელი მცენარეები. ტყის ასეთ „ფანჯრებში“ ძალიან ხშირად ვითარდება ახალგაზრდა ამონაყარი, რომელიც აღმოცენდება ნიადაგში არსებული თესლიდან. ამავე ავტორს მოჰყავს ამერიკელი მკვლევარების მოსაზრება იმის შესახებ, რომ ჩრდილოეთ ამერიკაში ტყის სტრუქტურისა და სახეობრივი შემადგენლობის განმსაზღვრელს წარმოადგენს გარეგანი ფაქტორების ზემოქმედების ძალა და სიხშირე.

### 1. 9. 3. მეორადი სუქცესიები

პირველადისაგან განსხვავებით, მეორადი სუქცესიები ვითარდება იქ, სადაც უკვე არსებობს ნიადაგი, მრავალრიცხოვანი მიკროორგანიზმები, სპორები და თესლი, მცენარეთა მიწისქვეშა ორგანოები, ცხოველები და სხვ.. ამასთან დაკავშირებით, მეორადი სუქცესიები ვითარდება უფრო სწრაფად. იაპონელი მეცნიერის ტაგავას დაკვირვებებით აღმოჩნდა, რომ სამხრეთ-დასავლეთ იაპონიაში მეორადი სუქცესიის დროს კლიმაქსური ცენოზის ჩამოყალიბებისათვის 5-7-ჯერ უფრო მცირე დროა საჭირო, ვიდრე პირველადისათვის. მეორადი სუქცესიების დროს თანასაზოგადოებების ცვლა მიდის საწყისი ბიოცენოზების აღდგენისაკენ, ანუ დემუტაციისაკენ. ზოგიერთ შემთხვევაში დემუტაცია ვერ ხორციელდება იმიტომ, რომ ძირეულადაა

შეცვლილი ედაფოტოპი (მაგალითად, ეროზიის შედეგად ნიადაგის ჩამორეცხვა) ან იმიტომ, რომ ტერიტორიის ძალიან დიდ ფართობზე შეცვლილია მცენარეულობა, რომელიც უნდა ყოფილიყო იმ დიასპორების გავრცელების წყარო, რომელთა მონაწილეობაც აუცილებელია კლიმაქსისაკენ მიმართულ სუქცესიებში. რაბოტნოვს, მაგალითად, მოყავს ძალიან დიდ ფართობზე მოხსულ ვაციწვერიან სტეპებს შორის არსებული ნასვენნი მიწა, სადაც ვერ აღწევენ ვაციწვერას დიასპორები.

#### 1. 9. 4. სუქცესიების ტიპები

სუქცესიების კლასიფიკაციას მრავალი მკვლევარი შეეხო და, ამასთან დაკავშირებით, ბევრი ტერმინიც შეიქმნა. ამ საკითხის ირგვლივ სუკაჩოვის მიერ დამუშავებული კლასიფიკაცია ყველაზე სრულყოფილია. როგორც პირველადი, ისე მეორადი სუქცესიებისათვის ის გამოყოფს სინგენეზურ, ენდოეკოგენეზურ და ეკზოგენეზურ სუქცესიებს.

სინგენეზი პროცესია, რომელიც მიმდინარეობს მცენარეულობით ჯერ კიდევ დაუფარავ, ან ადგილობრივი მცენარეულობის მოსპობის შემდეგ განთავისუფლებულ ადგილზე მცენარეების, ან ცხოველების დასახლების დროს. რაბოტნოვი სინგენეზურ სუქცესიებს აკუთვნებს აგრეთვე იმ მოვლენას, როდესაც უკვე ჩამოყალიბებულ თანასახოგადობებში მცენარეთა და ცხოველთა ახალი სახეობები სახლდებიან.

როგორც რაბოტნოვი აღნიშნავს, ამ უკანასკნელ პერიოდში ფართოდ გავრცელდნენ ადამიანის სამეურნეო საქმიანობასთან დაკავშირებული ცენოზების ცვლათა ფორმები. ამის მაგალითია, გასული საუკუნის ბოლოს ავსტრალიაში ცოცხალი ღობეების შესაქმნელად, ამერიკიდან ოპუნციის (კაკტუსების ოჯახის წარმომადგენელი) შეტანა. ავსტრალიის კლიმატი და ნიადაგი ამ მცენარისათვის აღმოჩნდა ხელსაყრელი, გარდა ამისა, ამ ქვეყნის ფაუნაში არ აღმოჩნდნენ ისეთი ადგილობრივი ცხოველები, რომლებიც ოპუნციას მოსპობდნენ. ყოველივე ამის შედეგად, ძალიან მოკლე ვადაში ოპუნცია უზარმაზარ ფართობებზე გავრცელდა და ცენტრებში საგრძნობლად შეამცირა ადგილობრივი ფლორის წარმომადგენელთა რაოდენობა. ოპუნციის მოსასპობად ავსტრალიაში შეიტანეს პეპლის ერთ-ერთი სახეობა, რომელიც ოპუნციის აქტიური ბიოტროფული კონსორტია. ამით ოპუნციასთან ბრძოლის პრობლემა წარმატებით დამთავრდა. იმავე მეცნიერის მონაცემებით ანალოგიურ შემთხვევას ჰქონდა ადგილი აშშ-ის დასავლეთ ნაწილში საძოვრებზე მცენარე პერფორირებული კრაზანას ფართო გავრცელებისას. მასთან საბრძოლველად შემოტანილი იქნა კონსორტი ფიტოფაგი *Chrysolina quadrigemina*, რომელმაც

მოსპო ეს სარეველა.

საერთოდ, სინგენეზი ისეთ ცენოზებშია შესაძლებელი, სადაც არის თავისუფალი ეკოლოგიური ნიში ამა თუ იმ ორგანიზმის გაბატონებისათვის.

კავკასიონის მაღალმთიანეთში სინგენეზის შესანიშნავ მაგალითს წარმოადგენს მცენარისაგან განთავისუფლებულ ადგილებზე მარცვლოვანი მცენარის მელიკუდას დასახლება.

ა - აუტოგენური სუქცესიები. ამა თუ იმ ტერიტორიაზე დასახლებისას მცენარეები და ცხოველები მათ გარშემო არსებულ გარემოს ცვლიან. დასაწყისში ეს ცვლილებები ორგანიზმებისათვის სასარგებლო მიმართულებით ვითარდება; მაგრამ ღებება დრო, როდესაც ისინი საკუთარი გარემოს შეცვლის შედეგად აღმონდებიან არახელსაყრელ პირობებში. ამის შედეგად კი ერთი ცენოზი იცვლება მეორეთი. ცვლილების ამ სახეს აუტოგენური სუქცესია ეწოდება. ასე, მაგალითად, ტბაში არსებული მცენარეები ამცირებენ ღებვას, ამაგრებენ ტბის ძირს და ამით იკავუნ თავიანთ თავს ფესვების გამორეცხვისაგან. მაგრამ დროთა განმავლობაში ისინი საკუთარი ორგანული მასით ისე ავსებენ ტბას, რომ ღებვაც თავს თავს და მათ ადგილს უკვე ჭაობის მცენარეები იკავებენ. ამრიგად, ტბის მცენარეულობა იცვლება ჭაობის მცენარეულობით. აღინიშნება გარკვეული კანონზომიერება ნიადაგში აზოტისა და ორგანული ნივთიერების თანდათანობით დაგროვებასა და კარბონატებისა და pH-ის შემცირებას შორის, რაც დაკავშირებულია ორგანიზმების გარემოს წარმოქმნელ მოქმედებასთან და გარემო ფაქტორების (განსაკუთრებით, ატმოსფერული ნალექების) ზემოქმედებასთან. ატმოსფერული ნალექები, როგორც ცნობილია, ხელს უწყობს კარბონატების წარეცხვას ნიადაგში. საერთოდ, წარეცხვა და ნიადაგში ზედა ფენიდან ქვედაში ნივთიერებათა გადაადგილება განხილულ უნდა იქნეს როგორც ორგანიზმებისა და ატმოსფერული ფაქტორების ურთიერთმოქმედების შედეგი. აუტოგენური სუქცესიები არასოდეს მიმდინარეობს ალოგენური (ეკზოგენური) სუქცესიების გარეშე.

ბ - ალოგენური სუქცესიები. იმ შემთხვევაში, როდესაც გარემოს გარეგანი ძალები (მაგალითად, გრიგალი, ხანძარი) რეგულარულად ზემოქმედებენ ცენოზის ცვლაზე და აკონტროლებენ მას, სუქცესიას ალოგენურს ანუ ეკზოგენურს უწოდებენ. გარემო ფაქტორების ზემოქმედებას შეუძლია შეცვალოს, შეაჩეროს ან უკან დაწიოს ცენოზის სუქცესიის პროცესი. მაგალითად, ტბის ევტროფიკაცია (საკვები ნივთიერებებით გამდიდრება) მიმდინარეობს მასში ბიოგენური ელემენტებისა და ნიადაგის გარედან შეტანის შედეგად. სუქცესიური თვალსაზრისით, ასეთი ბიოცენოზი იხევს უკან - უფრო „ახალგაზრდა“ (წარსული) მდგომარეობისაკენ. იმ შემთხვევაში კი, როდესაც თანასაზოგადოებაზე ალოგენური პრო-

ცვლებს გაველენა ჭარბობს აუტოგენურს, მაშინ ისეთი ცენოზი, როგორიცაა მაგალითად მცირე ზომის ტბა ან ტბორი, კი არ სტაბილიზირდება, არამედ პირიქით, იღუპება (ივსება ორგანული ნივთიერებით და გადაიქცევა ჭაობად, ან ხმელეთის თანასახო-გადობად). ასეთი ბედი ელის ყველა იმ ხელოვნურ ტბას, რომლის ნაპირებიც ეროზიას მოუცავს. ამრიგად, ანთროპოგენური ევტროფიკაცია, რომელიც მკვეთრად აუარესებს წყლის ხარისხს, ხანმოკლეს ხდის მის არსებობას. ეს პროცესი შეიძლება უკან შევაბრუნოთ, თუ ძლიერ შევზღუდავთ წყალსაცავებში ბიოგენური ნივთიერებების შეტანას. ასე მოხდა სიეტლში (აშშ) ტბა ვაშინგტონის „გამოჯანმრთელება“ (ოღუმი, 1986): აქ 20 წლის განმავლობაში, ბიოგენებით მდიდარი წყლები ტბას უერთდებოდა, ტბა სულ უფრო იმღვროდა და ხდებოდა წყალმცენარეთა ჭარბი „ყვავილობა“. საზოგადოების მოწოდებების შედეგად, ჩამდინარე წყლები ააცილეს ტბას, რის შედეგადაც ის სწრაფად დაუბრუნდა თავის პირვანდელ მდგომარეობას; გახდა სუფთა და წყალმცენარეთა „ყვავილობაც“ შეწყდა.

ალოგენური სუქცესიები ვითარდება როგორც ბუნებრივი, ისე ანთროპოგენური ფაქტორების ზემოქმედების შედეგად. ისინი შეიძლება გაგრძელდეს ხანგრძლივი დროის განმავლობაში და მოიცვას დიდი ტერიტორია, ასევე განვითარდეს ძალიან სწრაფად. გამოყოფენ: ანთროპოგენურ, კლიმატოგენურ, ედაფოგენურ და ზოოგენურ სუქცესიებს.

აღამიანის ზემოქმედება ცენოზზე უადრესად მძლავრი ფაქტორია, ის იწვევს მისი სახეობრივი შემადგენლობის, სტრუქტურისა და პროდუქტიულობის მკვეთრ შეცვლას. ხშირად ანთროპოგენური ზემოქმედება ერთ თანასახოგადობას ცვლის მეორეთი. მაგალითად, ტყის გაჩეხვით შესაძლებელია ერთი ფიტოცენოზი შეიცვალოს მეორეთი, ან მოხდეს განადგურებული ტყის აღდგენა. ეს პროცესი შემდეგნაირად შეიძლება წარიმართოს: ტყის გაჩეხვის შემდეგ გადარჩებიან ცალკეული ხეები, ბუჩქები, ბალახები, ხავსისა და ლიქენების საფარი. უცვლელად რჩება ნიადაგის ორგანიზმები, დიასპორები. მკვეთრად იცვლება ტყის ტიპური მცენარეების ადგილსამყოფელი; იცვლება მცენარეთა მინერალური კვების პირობები; ხდება ინტენსიური ნიტრიფიკაცია, რაც გამოწვეულია ტყის მკვდარი საფარის გახრწნის შედეგად ამონიუმის წარმოქმნით. მიკროკლიმატისა და ტყის საფარის შეცვლის შედეგად ბევრი ბალახოვანი მცენარე ძლიერ ითრგუნება, ამასთან დაკავშირებით, იზრდება სხვა მცენარეების კონკურენციის უნარიანობა და მათი წილი ამ ცენოზში საკმაოდ იზრდება. გაჩეხილ ტყეში ხე-მცენარეების აღდგენა ვეგეტატიური გამრავლების გზით მიმდინარეობს.

წიწვოვანი ტყეების განადგურების შემდეგ, პირველ წლებში

ჯერ ბალახოვანი მცენარეები ვითარდებიან, შემდეგ იწყებენ თანდათან შემოჭრას წვრილფოთოლა ხეები (არყი, თვანი), ხოლო შემდეგ — ნაძვი და ბოლოს აღდგება ნაძვნარი. ზოგიერთ შემთხვევაში, თუ ვთქვათ, ტერიტორიას სათიბად ან საძოვრად იყენებენ და ტყის აღდგენა არ მიმდინარეობს, მის ადგილზე მდელი ვითარდება.

ცენოზის ფორმირებაში ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს ცეცხლს; ის მცენარეულობაზე მოქმედებს როგორც უშუალოდ, ისე არაპირდაპირ — გარემო პირობების შეცვლის გზით. იქ, სადაც ხანძარი ხშირია, მცენარეებს გამოუმუშავდებათ სპეციალური შეგუებითი თვისებები, რომლებიც განაპირობებენ მათ მდგრადობას ხანძრის მიმართ. მაგალითად, წარმოიქმნენ ისეთი სახეობები, რომელთაც თესლით გამრავლების უნარი აქვთ მხოლოდ მას შემდეგ, როდესაც ჩნდება ხანძრები. ხანძრების შემდეგ იქმნება ხელსაყრელი გარემო თესლების აღმოცენებისათვის და მათი აღმონაცენის გახარებისათვის. ეს პირობებია: განათების გაუმჯობესება, მინერალური ელემენტებით მომარაგება, ასაკოვან მცენარეებთან კონკურენციის ძლიერი შემცირება.

ცნობილია, რომ ფიჭვის განახლება დაკავშირებულია ხანძრებთან. ნაძვნარ-ფიჭვნარ ტყეში ხანძრების შედეგად განათება მატულობს, ბალახოვანი საფარი ისპობა, რაც ხელს უწყობს ფიჭვის აღმონაცენის სწრაფ განვითარებას (ფიჭვი სინათლის მოყვარული მცენარეა) და ნაძვის ამონახარდის დათრგუნვას (ნაძვი ჩრდილის მოყვარული მცენარეა).

ხანძრების ზეგავლენით წარმოიშობა ცენოზების სუქცესიების შემდეგი ციკლები: კლიმაქსური ცენოზი → დემუტაციური (აღდგენითი) ცენოზების სერია, რომელთათვისაც დამახასიათებელია ნაძვის მცენარეებით დასახლება → კლიმაქსური თანასაზოგადოება. ამ ციკლში მოხდება სახეობათა გადარჩევა, რომლებსაც უნარი აქვთ შექმნან დემუტაციური ცენოზები. ალოგენური სუქცესიები ვითარდება აგრეთვე ჭაობების, დაჭაობებული ტყეებისა და მდელოების სოფლის მეურნეობის მიზნებისათვის ამოშრობის შედეგად. თანასაზოგადოებების სწრაფად ცვლა შესაძლებელია მოხდეს მორწყვითაც. ასე, მაგალითად, ადამიანმა მორწყვით უდაბნო შესაძლებელია ოახისად გადააქციოს. ზოგჯერ მორწყვას უარყოფითი შედეგებიც მოაქვს, მაგალითად, თუ სარწყავად გამოიყენება ისეთი წყალი, რომელშიც ჭარბადაა ადვილად ხსნადი მარილები ან ტოქსიკური ნივთიერებები. ხშირად არასწორი მორწყვა ამა თუ იმ ტერიტორიის დაჭაობებას ან დამლაშებას იწვევს. დამლაშება მარილებით მდიდარი გრუნტის წყლების ზედა ფენიდან წყლის გაძლიერებული აორთქლების შედეგად ხდება. ცენოზების ცვლა მიმდინარეობს როგორც წყლის უშუალო ზემოქმედების მიზეზით, ისე მათ კომპონენტებს შორის კონკურენციული ურთიერთობების შეცვლის გამო. ასე,

მაგალითად, მორწყვისას იღუპებიან ადრე გაბატონებული სიმშრალის მოყვარული მცენარეები და მათ ადგილს ნოტიო ადგილსამყოფელის სახეობები იკავებენ. ძალიან ხშირად სარწყავ წყალს მოჰყვებიან და ბატონდებიან ამ ადგილისათვის უცხო მცენარეები.

ეგზოგენური სუქცესიების ერთ-ერთ გამოწვევ ფაქტორს წარმოადგენს ცხოველთა ძოვება. ამ მოვლენაზე შედარებით უფრო დეტალურად შევჩერდებით, ვინაიდან საქართველოს ტერიტორიის ძალიან დიდი ნაწილის მცენარეული საფარი სწორედ გადაჭარბებული ძოვების შედეგადაა შეცვლილი. ძოვება ხდება ყველა ცენოზში: უდაბნოში, სტეპში, ტყეში, მაღალმთიან მდელოზე და სხვა. ვიდრე ადამიანი გამოიყენებდა ამა თუ იმ ტერიტორიას, როგორც საკვებად ვარგის სავარგულს, აქ ბალახნარი იძოვებოდა გარეული ცხოველების, განსაკუთრებით ჩლიქოსნების მიერ. ბუნებრივი გადარჩევის პროცესში ასეთ საძოვრებზე მცენარეებსა და ცხოველებს შორის ჩამოყალიბდა გარკვეული ურთიერთობა, მაგრამ, მიუხედავად ამისა, მაინც აღინიშნებოდა მცენარეულობის დარღვევები და, ამასთან დაკავშირებით, ფიტოცენოზების სუქცესიები. ძოვების შედეგად შეცვლილ ცენოზებს პასტორალური ფიტოცენოზები უწოდეს. გარდა ამისა, რომ ძოვებისას ცხოველი ჭამს ბალახნარს, ის ჩლიქებით ტკეპნის ნიადაგს და მის ზედა ფენებს ამკვრივებს. ძლიერ დაქანებულ ფერდობებზე ჩნდება ბილიკები. ძალიან ხშირად ასეთი ადგილები ეროზიის კერად იქცევა. აღსანიშნავია, რომ ტენიანი კლიმატის პირობებში ნიადაგის ზედა ფენის გამკვრივების შედეგად, მკვეთრად იცვლება მისი წყლის შენარჩუნებისა და აერაციის თვისებები, მცირდება ფორების მოცულობა, წყალტევადობა და სხვა. ბუნებრივია, ასეთ თანასახოგადობებში ხდება მცენარეთა სახეობების შეცვლა. ასე, მაგალითად, კავკასიონის მაღალმთიან მდელოებზე ხშირი ძოვების შედეგად განადგურდა, ან შემცირდა ამ მდელოებისათვის ისეთი ტიპიური მცენარეები როგორიცაა: ბრტყელფოთოლა ნამიკრეფა, ჭრელი შვრიელა და სხვ. მათი ადგილი დაიკავეს საკვებად ყოვლად უვარგისმა ბალახებმა, როგორიცაა: მარმუჭი, მრავალძარღვა, ნარი და სხვ. გარდა სახეობრივი შემადგენლობისა, მკვეთრად იცვლება თვით ფიტოცენოზის სტრუქტურაც. კერძოდ, გაძოვილ მდელოებზე მთელი მცენარეული მასა თავმოყრილია ნიადაგისპირა 0-2 სმ ატმოსფეროს ფენაში, მაშინ, როდესაც გაუძოვარ მდელოზე ბალახნარის სიმაღლე 20-30 სმ-ს აღწევს. საძოვრის ტერიტორიის განაკრძალების შემთხვევაში შესაძლებელია გაძოვილი მდელო დაუბრუნდეს თავის პირვანდელ თანასახოგადობას (ე. ი. მოხდეს დემუტაცია). მაგრამ თუ მცენარეულობის დეგრადაცია ძალიან შორს არის წასული (დარღვეულია მცენარეულობის სტრუქტურა, ნიადაგი), მაშინ არ არის გამორიცხული, რომ ამ სუქცესიამ ვერ დაუბრუნოს ცენოზს საწყისი კლიმაქსური ფიტოცენოზის სახე.

თითქმის ყველა ქალაქსა და დიდ დასახლებებში არსებობს მცენარეულობით დაფარული ტერიტორიები. ბევრი მათგანი ტყის მახლობლადაა გაშენებული. აქაური მცენარეულობა ადამიანის ზეგავლენით მნიშვნელოვნად იცვლება. ასეთ მოვლენას „რეკრეაციული დიგრესია“ უწოდეს. ამ შემთხვევაში მცენარეულობაზე ადამიანის გავლენა იწვევს მცენარეთა მიწისზედა ორგანოების ტრავმირებასა და ნიადაგის გატკეპნვას. ამგვარი რეკრეაციული დატვირთვის შედეგად სუსტდება ტყის ამონახარდი, ბუჩქები და მოზრდილი ხე-მცენარეები იღუპებიან. ამით ტყე ძლიერ მეჩხერდება, იზრდება ბალახოვანი მცენარეებისათვის სინათლის მიწოდება, რის შედეგად გამეჩხერებულ ტყეში იჭრებიან სინათლის მოყვარული კორდის წარმომქმნელი ბალახოვანი (მდელოს) მცენარეები; ტყის ბალახოვანი მცენარეებისათვის კი პირობები არახელსაყრელი ხდება და ისინი თანდათან იღვევებიან.

**ბ — ტექნოგენური სუქცესიები.** ტექნოგენურ სუქცესიებს იწვევს სათბობის წვისას გამოყოფილი ტოქსიკური ნივთიერებები. ეს ნივთიერებები ჰაერში გამოიყოფა აირების, ზოგჯერ კი წვეთოვან-ხსნადი მკვრივი (მტვერი) აეროზოლის სახით.

ბევრი აირი (ფტორის მჟავა, გოგირდოვანი ანჰიდრიდი, აზოტის ქანგები, ნახშირჟანგი, ოზონი) და მკვრივი ნაწილაკები მცენარეებზე მოქმედებენ უშუალოდ. ატმოსფეროში დიდი რაოდენობით გამოიყოფა გოგირდოვანი ანჰიდრიდი ( $SO_2$ ), რომელიც ატმოსფერულ ნალექებში გახსნისას ამჟავებს მათ და უარყოფითად მოქმედებს როგორც ცალკეულ მცენარეზე, ისე მთელ ცენოზზე. ცნობილია, რომ გოგირდოვანი ანჰიდრიდი განსაკუთრებით უარყოფითად მოქმედებს ლიქენებზე. უმაღლესი მცენარეები, განსაკუთრებით კი ყვავილოვანი მცენარეები, ამ ნივთიერების მიმართ შედარებით გამძლენი არიან. გოგირდოვანი ანჰიდრიდის ზემოქმედების ინტენსივობა თანდათანობით სუსტდება დაბინძურების კერიდან მოშორებით. ამასთან დაკავშირებით, იქმნება სუქცესიური რიგი, რომელიც გვიჩვენებს მცენარეულობის დარღვევის თანდათანობით შემცირებას. ასე, წიწვიანი ტყეების გავრცელების რეგიონში ეს რიგი შემდეგნაირად გამოიხატება: ყველაზე უფრო ძლიერი ტექნოგენური ზემოქმედების ადგილებზე წარმომქმნილია ბალახოვანი ცენოზები, შემდეგაა ფოთოლმცვენი ტყე და ბუჩქები, წიწვიანი ტყე.

**დ — ზოოგენური სუქცესიები.** ცენოზებზე ცხოველების ზემოქმედება საკმაოდ კარგად არის გამოხატული თითქმის ყველა კლიმატურ ზონასა და სარტყელში, მაგრამ როგორი ძლიერიც არ უნდა იყოს მათი მოქმედება, ერთი ფიტოცენოზის შეცვლა მეორეთი მაინც არ ხდება. თითქმის ყველა ის ცვლილება, რომელიც ცხოველების აქტიური ცხოველმყოფელობით არის გამოხატული უფრო ფლუქტუაციურ ხასიათს ატარებს, ვიდრე სუქცესიურს. ეს უკანასკნელი აღინიშნება

მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როდესაც რომელიმე ფიტოფაგის მასობრივ გამრავლებასთან დაკავშირებით იღუპება ამა თუ იმ ცენოზის ძირითადი სახეობა. ბიოცენოზებში სუქცესია წარმოიქმნება აგრეთვე ადგილობრივი ფაუნისათვის უცხო ცხოველის გამრავლების შედეგად; მაგალითად, ავსტრალიაში შინშილას შეყვანის შემდეგ ორგანიზმთა შორის არსებული ურთიერთობის დარღვევის გამო ბევრი მცენარე გადაშენდა.

ე — კლიმატოგენური სუქცესიები. დედამიწაზე სიცოცხლე 3 მლრდ. წლის წინათ ჩაისახა. მას შემდეგ დედამიწის კლიმატი მრავალჯერ შეიცვალა. მასთან ერთად შეიცვალა ბიოცენოზებიც. გათბობასთან დაკავშირებით მატულობდა სითბოსმოყვარული ორგანიზმების რაოდენობა, ხოლო აცივება იწვევდა სიცივისმოყვარული მცენარეებისა და ცხოველების რაოდენობის მომატებას.

კლიმატურ სუქცესიებზე ზოგადი წარმოდგენა შეიძლება შეგვექმნას საქართველოს მცენარეულობის ისტორიის განხილვის შედეგად.

პალეოგენში\*, კერძოდ კი, ეოცენურ დროს დღევანდელი საქართველოს ტერიტორიაზე არსებობდა მცენარეული საფარი, მკვეთრად განსხვავებული თანამედროვე ფლორისაგან. ამჟამად მას ალბათ ყველაზე მეტად ჰგავს ინდურ-ავსტრალიური ტროპიკული ფლორა თავისი მარადმწვანე ხეებით, ხისმაგვარი გვიმრებით, პალმებით და სხვ. რელიეფისა და მცენარეული საფარის ცვლილება ბოლო ათეული მილიონი წლის განმავლობაში ძალიან რთულად მიმდინარეობდა.

ჰავის თანდათანობითმა გაცივებამ ტროპიკული ჰავის ფლორის სახეობების მოსპობა გამოიწვია. პლიოცენურ დროს\*\* მთისწინეთისა და მთის ქვედა სარტყელებში გავრცელებული იყო უმთავრესად სუბტროპიკული ტყეები, რომელთა პირველ იარუსში ჭარბობდა ფოთოლმცვენი სახეობები; უფრო ზედა სარტყელში განვითარებული იყო ზომიერი ჰავის ტყეები, სადაც იზრდებოდა ამ ადგილებში ეხლაც გავრცელებული მცენარეული სახეობები. პლიოცენის დასაწყისშივე ხმელეთის იმ ნაწილში, რომელიც ახლა დასავლეთ საქართველოსა და შავი ზღვის სანაპიროს ზოგიერთ მომიჯნავე ტერიტორიას უჭირავს, წარმოიშვა უფრო ძველი მეზოფილური ტყის ფლორის

\* პალეოგენური პერიოდი — დედამიწის გეოლოგიური ისტორიის კაინოზოური ერის პირველი სისტემა, რომელიც დაიწყო 67 მლნ წლის წინათ და გრძელდებოდა 41 მლნ წელი. იყოფა სამ ეპოქად: პალეოცენი, ეოცენი და ოლიგოცენი.

\*\* პლიოცენი — ნეოგენური სისტემის მეორე ეპოქა (მთების წარმოშობის პერიოდი).

რელიქტთა კოლხური რეფუგიუმი (თავშესაფარი). ამ რეფუგიუმის წარმოშობას ხელი შეუწყო ქედების იმგვარმა განლაგებამ, რომელიც უზრუნველყოფდა კოლხეთის ტერიტორიაზე შედარებით თბილი და ტენიანი ჰავის შენარჩუნებას. კოლხეთის რეფუგიუმს უდიდესი მნიშვნელობა ჰქონდა რელიქტური სახეობების შენარჩუნებისათვის პლიოცენსა და, განსაკუთრებით, მეოთხეულ პერიოდში\*, მათ შორის გამყინვარების ეპოქებში. აქ თავშესაფარი პოვა ძველმა სახეობებმა, რომლებიც ასიათასობით და მილიონობით წლის წინათ ამოწყდნენ დასავლეთ ევრაზიის დანარჩენ ტერიტორიაზე. კოლხეთში ჩვენს დრომდე მოაღწევს ისეთმა სახეობებმა, როგორცაა მდევდევვის არყი, პონტური მუხა, იმერული ხეჭრელი, კოლხური სურო, ლაფანი, კავკასიური მოცვი, წყავი, შქერი და ბევრი სხვა. მათთან სისტემატიკურად და ეკოლოგიურად ახლომდგომი მცენარეები ამჟამად იზრდებიან უმთავრესად აღმოსავლეთ და სამხრეთ-აღმოსავლეთ აზიაში, აპალანის მთებში და ნაწილობრივ ატლანტიკაში, აზორის კუნძულებზე; ასეთია, მაგალითად, ეპიგეას გვარის წარმომადგენლები. ამჟამად ამ გვარის მხოლოდ სამი სახეობაა ცნობილი, რომელთაგან ერთი იზრდება იაპონიაში, მეორე ჩრდილოეთ ამერიკაში, მესამე — აჭარასა და ლაზეთში.

მიუხედავად იმისა, რომ საქართველოს ტერიტორიაზე (განსაკუთრებით კოლხეთში) ძველი (გამყინვარებადელი) ფლორის ბევრი რელიქტი შემორჩა, მისი მცენარეული სამყარო მეოთხეულ პერიოდში მნიშვნელოვნად შეიცვალა. ამოწყდა სითბოს მოყვარული სახეობების უმეტესობა; მცენარეულ საფარში მკვეთრად გაიზარდა შედარებით სიცვიევამძლე მცენარეების წილი; მთებში ქვემოთ დაიწია ვერტიკალურმა სარტყელებმა. საქართველოსა და მისი მომიჯნავე ქვეყნების ტერიტორიაზე გაძლიერდა ბორეალური\*\* ფლორის ელემენტების შემოჭრა. მეზობელი ფლორისტული, უმთავრესად აღმოსავლეთ ხმელთაშუაზღვიური და წინააზიური ცენტრების გავლენის გარდა, საქართველოს ფლორის ჩამოყალიბებაში დიდი როლი ითამაშა ადგილობრივმა პროცესებმა, რომლებმაც განაპირობეს ბევრი ენდემური, მათ შორის ვიწროენდემური სახეობების წარმოშობა.

ვ — ედაფოგენური სუქცესიები. ედაფური, ანუ ნიადაგური პირობების შეცვლით ცენოზების ცვლა შეიძლება მოხდეს როგორც ხანგრძლივი დროის მანძილზე და დიდ ფართობზე, ისე შედარებით

\* მეოთხეული პერიოდი — დელამიწის ისტორიის უკანასკნელი პერიოდი, რომელიც ღღესაც გრძელდება.

\*\* ბორეალური ფლორა — (ლათ. borealis — ჩრდილოეთი) მცენარეთა სახეობები, რომლებიც თავისი გავრცელებით დაკავშირებულია ზომიერი სარტყლის ტაიგასთან.

მცირე დროში და ლოკალურ პირობებში.

ხანგრძლივი, ანუ საუკუნოვანი ედაფოგენური სუქცესიები დაკავშირებულია ისეთ პროცესებთან, რომლებიც ფორმას უცვლიან რელიეფს; ასეთია მთის წარმომქმნელი პროცესები. ამგვარი სუქცესიების მიზეზებია ჰიდროლოგიური რეჟიმის, ან მათაა წარმოქმნის შემთხვევაში — საერთო კლიმატის შეცვლა.

ლოკალური ედაფოგენური სუქცესიები შეიძლება მოხდეს ამა თუ იმ ცენოზზე კატასტროფული ედაფური მოვლენების ზემოქმედების შედეგად (მაგ., მეწყერებით მისი ჩამარხვა). ლოკალური სუქცესია შეიძლება გამოიწვიოს აგრეთვე მდინარის კალაპოტის გადაადგილება.

აღსანიშნავია, რომ იმ ადგილებში, სადაც რელიეფი, ნიადაგი, წყლის რეჟიმი და პერიოდული სტრესები (მაგ., ხანძრები) ხელს უშლიან საბოლოო (კლიმაქსური) ცენოზის ჩამოყალიბებას, სუქცესია ედაფური კლიმაქსით მთავრდება.

თუ თეორიულად დავუშვებთ, რომ ტყის თანასაზოგადოება განვითარდა მშრალ ნიადაგზე და დიდი ხნის მანძილზე, მაშინ ის თანდათან გამდიდრდება ორგანული ნივთიერებით და, ამასთან ერთად, გაიზრდება ნიადაგის ტენტევალობა; დროთა განმავლობაში ასეთი გარემო შექმნის პირობებს უფრო ტენისმოყვარული ტყის განვითარებისათვის.

## თ ა ვ ი 2. ბიოგეოცენოზი და ეკოსისტემა

### 2.1. ბიოგეოცენოზი

ბიოცენოზები, კერძოდ კი ფიტოცენოზები, უფრო რთული ბუნებრივი სისტემების — ბიოგეოცენოზების ნაწილს წარმოადგენენ. როგორც ზევით აღინიშნა, ბიოგეოცენოლოგიას, ანუ სწავლებას ბიოგეოცენოზების შესახებ 1940-იან წლებში საფუძველი ჩაუყარა სუკაჩოვმა. მან ბიოგეოცენოზის ასეთი განმარტება მოგვცა: „ბიოგეოცენოზი — ეს არის დედამიწის ზედაპირის გარკვეულ მონაკვეთზე ერთგვაროვანი ბუნებრივი მოვლენების (ატმოსფეროს, დედაქანის, ნიადაგის და ჰიდროლოგიური პირობების, მცენარეულობის, ცხოველთა სამყაროს და მიკროორგანიზმების) ერთიანობა, რომელსაც აქვს ამ შემადგენელი კომპონენტების ურთიერთქმედებისა და, როგორც მათ შორის, ისე ბუნების სხვა მოვლენებს შორის, ნივთიერებებისა და ენერჯიის ცვლის სპეციფიკა. იგი წარმოადგენს შინაგანად წინააღმდეგობრივ ერთიანობას და მუდმივ მოძრაობასა

და განვითარებაში იმყოფება“.

სუკაჩოვის მიხედვით, ტყის ნებისმიერი მონაკვეთი განხილული უნდა იყოს, როგორც განსაზღვრული ბუნებრივი ერთიანობა, სადაც მთელი მცენარეულობა, ფაუნა და მიკროორგანიზმები, ნიადაგი და ატმოსფერო მჭიდრო ურთიერთქმედებასა და ურთიერთდამოკიდებულებაში იმყოფებიან. ცხადია, რომ ასეთი ურთიერთმოქმედება დამახასიათებელია არა მხოლოდ ტყისათვის, არამედ დედამიწის ზედაპირის ნებისმიერი მონაკვეთისათვის.

იდეა ასეთი ერთიანობის არსებობის შესახებ სხვადასხვა ქვეყანაში სხვადასხვა დროს წარმოიშვა და მან სხვადასხვა სახელწოდება მიიღო. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, რუსეთში მას ბიოგეოცენოზი ეწოდა, ხოლო მეცნიერებას მის შესახებ – ბიოგეოცენოლოგია.

საჭიროდ მიგვაჩნია მოკლედ მაინც შევჩერდეთ ამ იდეის წარმოქმნის ისტორიაზე და მის განვითარებაზე. ჯერ კიდევ დოკუჩაევი (1898) აღნიშნავდა, რომ საჭიროა ისეთი მეცნიერება, რომელიც სპეციალურად შეისწავლის დედამიწაზე ბუნების ყველა მოვლენის ურთიერთკავშირს და ურთიერთქმედებას. პირველად ეს იდეა აისახა გეოგრაფიაში, კერძოდ კი მოძღვრებაში გეოგრაფიული ლანდშაფტების შესახებ.

დასავლეთ ევროპაში ამ მოძღვრების განვითარების იდეა დაკავშირებულია პასარგეს სახელთან, ხოლო რუსეთში – ბერგთან. ამ უკანასკნელის განმარტებით, „გეოგრაფიული ლანდშაფტი – ეს არის საგნებისა და მოვლენების ისეთი ერთობლიობა ან დაჯგუფება, რომელშიც რელიეფის, კლიმატის, წყლების, ნიადაგური და მცენარეული საფარის, ცხოველთა სამყაროსა და აგრეთვე ადამიანის მოღვაწეობა შერწყმულია ერთიან ჰარმონიულ მთლიანობაში, რომელიც ტიპურად მეორდება დედამიწის ზონის გარკვეულ მონაკვეთში“. როგორც ვხედავთ, ლანდშაფტის ეს განმარტება ძალიან ახლოა ბიოგეოცენოზის განმარტებასთან. უფრო მოგვიანებით მოცემული იყო ლანდშაფტის კიდევ სხვა განმარტებები. ამ განმარტებების თანახმად, ლანდშაფტი ან ზოგადი ცნებაა, ან უფრო ხშირად ტერიტორიული თვალსაზრისით საკმაოდ ფართო გეოგრაფიული მოვლენაა, რომლის კომპონენტად თვლიან აგრეთვე რელიეფს. ლანდშაფტის მოცულობის დასაზუსტებლად შემოთავაზებული იყო სხვადასხვაგვარი სახელწოდება, მაგალითად, ელემენტარული ლანდშაფტი (პოლინოვი, 1953), მიკროლანდშაფტი (ლარინი, 1926), მიკრო-მეზო-მაკროლანდშაფტი (ჩეტირკინი, 1947) და სხვ. ზოგიერთმა მკვლევარმა საერთოდ უარყო ტერმინი ლანდშაფტი და მის ნაცვლად სხვა ტერმინი შემოიტანა.

ცნობილი მეტყვევე მოროზოვი (1912) აღნიშნავდა, რომ ტყის ნარგავი – ეს არის ბიოცენოზი, რომლის ცნებაში არა მხოლოდ ტყის

ბიოცენოზი იგულისხმება, არამედ მისი საარსებო გარემოც.

ტიმოფეევ-რესოსკი (1961) თვლიდა, რომ ცალკეული ბიოგეოცენოზისათვის დამახასიათებელია ის, რომ მის შიგნით არ გადის არც ერთი მნიშვნელოვანი ბიოგეოცენოლოგიური, გეომორფოლოგიური, ჰიდროლოგიური, კლიმატოლოგიური თუ ნიადაგურ-გეოქიმიური საზღვარი.

სუკაჩოვისა და მისი მოწაფეების აზრით, კითხვა — არის თუ არა ბიოგეოცენოზი ისეთივე მთლიანი ბიოლოგიური სისტემა, როგორცაა ორგანიზმი, არაა სწორად დასმული, რადგან მთლიანი ბიოლოგიური სისტემა უნდა გავიგოთ როგორც ისეთი სისტემა, რომლის შემადგენელ ნაწილებს არ შეუძლიათ დამოუკიდებლად არსებობა და თავისი ფუნქციების შესრულება ამ სისტემის გარეშე. ეს, ორგანიზმისათვის დამახასიათებელი სპეციფიკური, ნიშანი არა აქვს არც თანასახოგადობას და არც ბიოგეოცენოზს. ბიოგეოცენოზის ბევრ ნაწილს თავისუფლად შეუძლია მთლიანისაგან დამოუკიდებლად არსებობა.

ჭაობების დახასიათებისას აბოლინმა განავითარა შეხედულება ე. წ. ეპიგენემის შესახებ; ეპიგენემი ავტორმა უწოდა რელიეფს, გრუნტს, ნიადაგსა და მცენარეულობას, როგორც დედამიწის ზედაპირის ერთმანეთთან შეხამებულ და ურთიერთმოქმედ გარსს.

მე-20 საუკუნის 40-იან წლებში სუკაჩოვი მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ არც ერთი ზემოთ აღნიშნული ტერმინი — „ელემენტარული ლანდშაფტი“, „მიკროლანდშაფტი“, „ეპიგენემა“ და სხვა არ გამოხატავს თავის ძირითად შინაარსს, კერძოდ, დედამიწის ზედაპირზე არსებული მოვლენების ერთიანობას და შემოიტანა ტერმინი „გეოცენოზი“, რომელიც მალე შეცვალა ტერმინით „ბიოგეოცენოზი“.

სუკაჩოვის მიხედვით, ბიოგეოცენოზი შედგება არაცოცხალი გარემოსაგან — ეკოტოპისაგან და ორგანიზმებისაგან, რომლებიც ქმნიან ბიოცენოზს. ეკოტოპი შედგება: კლიმატოპისაგან (ატმოსფეროსაგან) და ედაფოტოპისაგან (ნიადაგ-გრუნტული პირობებისაგან). ბიოცენოზის შემადგანლობაში შედიან: მცენარეულობა (ფიტოცენოზი), ცხოველთა მოსახლეობა (ზოოცენოზი) და მიკროორგანიზმები (მიკრობოცენოზი). რაბოტნოვი თვლის, რომ არ არის მართებული არც მიკროორგანიზმების და არც ცხოველების ცენოზების გამოყოფა, ვინაიდან ამ ჯგუფების ბევრ წარმომადგენელს შორის ურთიერთკავშირი არ არსებობს. გარდა ამისა ის თვლის, რომ ბიოცენოზში ორგანიზმებს შორის ურთიერთქმედება მიმდინარეობს არა ცენოზების დონეზე, არამედ ინდივიდების ან პოპულაციების დონეზე. აქედან გამომდინარე, რაბოტნოვს უფრო მიზანშეწონილად მიაჩნია ბიოგეოცენოზის დაყოფა ორგანიზმთა კვების ხასიათის მიხედვით. კერძოდ, ბიოცენოზის შემადგენლობაში იგი ფუნქციურად განსხვავებულ ორგანიზმების ორ ტროფულ ჯგუფს — ავტოტროფებსა და ჰეტეროტრო-

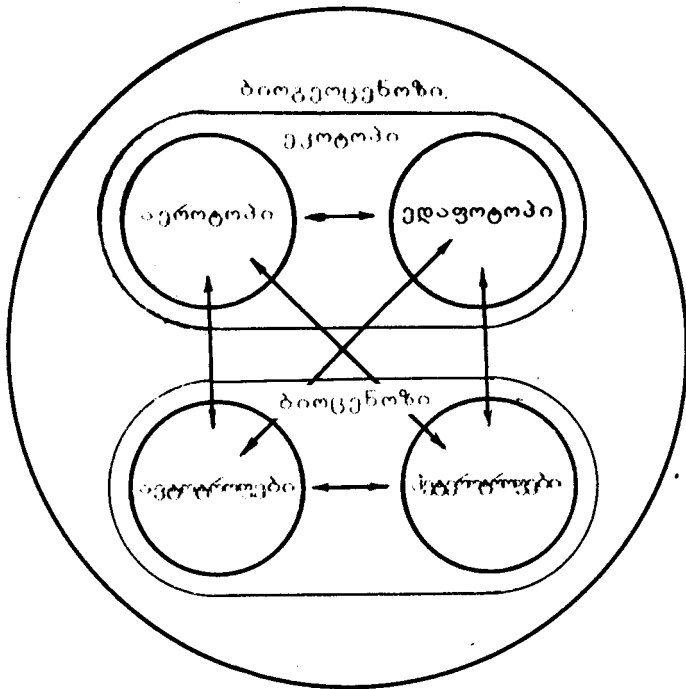
ფებს გამოყოფს (სურ. 58).

ავტოტროფები წარმოდგენილია ძირითადად ფოტოტროფებით (უმეტეს შემთხვევაში მცენარეებით), რომელთაც აქვს უნარი მზის ენერჯიის გამოყენებით შექმნან ორგანული ნივთიერება. უფრო მცირე რაოდენობით არიან ქემოტროფები, მიკროორგანიზმები, რომლებიც იყენებენ აღდგენილი ქიმიური შენაერთების ენერჯიას. ქემოტროფების, როგორც ორგანული ნივთიერების პროდუცენტების, მნიშვნელობა ხმელეთის ბიოგეოცენოზებში უმნიშვნელოა. გარდა ამისა ქემოტროფები, ყოველ შემთხვევაში ზოგიერთი მათგანი, ენერჯიას იღებს ავტოტროფების მიერ შექმნილი აღდგენილი ნაერთების დაჟანგვის შედეგად. მაგალითად, ნიტრიფიკატორები ენერჯიის წყაროდ იყენებენ ამონიუმს, რომელიც წარმოიქმნება ნიადაგში ცილებისა და ამინომჟავების გახრწნის შედეგად. მცენარეების მიერ ცილებისა და ამინომჟავების სინთეზი კი წარმოებს იმ ენერჯიის დახარჯვით, რომელიც მათ დააგროვებს ფოტოსინთეზით. ამ შემთხვევაში ქემოტროფები, რომლებიც ნახშირბადით კვებასთან დაკავშირებით ავტოტროფული იყვნენ, ენერჯეტიკული თვალსაზრისით პეტეროტროფებად ამჟღავნებენ თავს.

პეტეროტროფები (ცხოველები, ბაქტერიები, აქტინომიცეტები, სოკოები, პარაზიტული და სპაროტროფული მცენარეები) ენერჯიის წყაროდ იყენებენ იმ ორგანულ ნივთიერებას, რომელიც შექმნეს ავტოტროფებმა. პეტეროტროფების უმეტესობა ავტოტროფებისაგან იღებენ არა მხოლოდ ენერჯეტიკულ მასალას, არამედ მათ სიცოცხლისათვის აუცილებელ ნივთიერებებს. ამრიგად, პეტეროტროფების არსებობა ავტოტროფების გარეშე, წარმოუდგენელია. მაგრამ, ამავე დროს, ვერც ავტოტროფები შესძლებდნენ პეტეროტროფების გარეშე დიდხანს არსებობას, ვინაიდან პეტეროტროფები, განსაკუთრებით კი სპაროფიტები, ახდენენ მცენარეთა მკვდარი ნაწილების მინერალიზაციას, ხოლო ზოგიერთი მათგანი (კოყრის ბაქტერიები) ატმოსფერული აზოტის ფიქსაციას. მინერალიზაციის შედეგად წარმოქმნილ მინერალურ ნივთიერებებს მცენარეები საკვებად იყენებენ. გარდა ამისა, ორგანული ნივთიერების გახრწნის შედეგად განთავისუფლებულ ნახშირორჟანგს მცენარე ფოტოსინთეზის პროცესის დროს შეითვისებს.

ბიოგეოცენოზში ფიზიკური გარემო (ეკოტოპი) იყოფა ორ კომპონენტად: ნიადაგური და მიწისზედა (ედაფოტოპი და აეროტოპი). წყლის ბიოგეოცენოზებში, რომლის შემადგენლობაში შედიან ფესვიანი მცენარეები წყალზედა ორგანიზმებით, ეკოტოპი იყოფა: ედაფოტოპად, ჰიდროტოპად და აეროტოპად.

ყოველ ბიოგეოცენოზს აქვს თავისი მიკროკლიმატი (ატმოსფეროს მიწისპირა ფენის კლიმატი) და ფიტოკლიმატი, ანუ თვით მცენარეების ტემპერატურული რეჟიმი. ნიადაგი შედგება არაცოცხა-



სურ. 58. ბიოგეოცენოზის კომპონენტების ურთიერთქმედების სქემა; რაბოტნიკის (1983) მიხედვით

ლი გარემოსაგან და მასში დასახლებული ორგანიზმებისა და ყვავილოვან მცენარეთა ფესვებისაგან. ედაფოტოპი ნიადაგის ნაწილს წარმოადგენს. კერძოდ, ეს არის ნიადაგის მხოლოდ არაცოცხალი გარემო, რომელიც გარკვეული ფიზიკური და ქიმიური თვისებებით ხასიათდება. გარდა ამისა, მას აქვს წყლის, ჰაერის, კვებისა და ტემპერატურის თავისებური რეჟიმი.

მცენარეულობა, ნიადაგთან განუწყვეტლივ კავშირში იმყოფება. ნიადაგის ქიმიური შემადგენლობა, ტენი და ფიზიკური თვისებები ზემოქმედებენ მცენარეთა ზრდასა და განვითარებაზე, ნიადაგის ცხოველთა სამყაროსა და მიკროორგანიზმებზე. თავის მხრივ, მცენარეულობა ძლიერ ზემოქმედებას ახდენს ნიადაგზე, კერძოდ, განსაზღვრავს მასში ორგანული ნივთიერების ხარისხსა და რაოდენობას, მის ფიზიკურ და ქიმიურ შემადგენლობას. ნიადაგსა და მცენარეულობას შორის განუწყვეტლივ მიმდინარეობს მინერალური ნივთიერებების გადანაწილება ნიადაგის სხვადასხვა ფენებიდან

მცენარეების მიწის ზედა ნაწილებში, ხოლო შემდეგ კი მათი დაბრუნება ნიადაგში მცენარეული ნარჩენების სახით. ამ პროცესს უწოდებენ ნივთიერებათა ბიოლოგიურ ბრუნვას. აქვე აღსანიშნავია, რომ ბიოგეოცენოზის ფარგლებში ყველა ნივთიერების სრული წრებრუნვა არ ხდება. ნივთიერების ნაწილი ყოველთვის გადის ამა თუ იმ ბიოგეოცენოზიდან, ხოლო ცოცხალი ნივთიერების ნაწილი ყოველთვის შემოდის გარედან. ბიოლოგიური წრებრუნვის მნიშვნელოვან მხარეს წარმოადგენს ის, რომ მას ყოველთვის თან სდევს ენერგიის გადაცემისა და გარდაქმნის პროცესი.

სუკანოვი, გარდა ზემოთ განხილული კომპონენტებისა, გამოყოფდა სხვა ფაქტორებსაც, რომლებიც ზემოქმედებენ ბიოგეოცენოზებზე; მათ შორის აღსანიშნავია: კოსმური (მზის ენერგიის მიწოდება ბიოგეოცენოზში), ატმოსფერული (ატმოსფერული ნალექები, ქარი და სხვ.), ჰიდროლოგიური (წყლის შემოსვლა ატმოსფერული ნალექების გარდა), გეომორფოგენური (დედამიწის ზედაპირის ცვალებადობა, ვულკანების ამოურქვევა, მიწისძვრა, მეწყერი და სხვ.), ბიოგენური (სხვა ბიოგეოცენოზებიდან თესლის, მცენარის მტვრის და სხვ. შემოტანა), ანთროპოგენური (დაკავშირებული ადამიანის ზემოქმედებებთან) და სხვა ფაქტორები. ყველა ეს ფაქტორი ბიოგეოცენოზზე მოქმედებს არა პირდაპირ, არამედ ძირითადი ფაქტორის შეცვლის გზით.

ბიოგეოცენოზი წარმოადგენს ქოროლოგიურ\* ერთეულს, რომელსაც აქვს გარკვეული საზღვრები, რომლებსაც ქმნის თვით მასში შემავალი ფიტოცენოზის საზღვრები.

ბიოგეოცენოზი მთლიანობაში წარმოადგენს იმ ლაბორატორიას, რომელშიც ხდება ენერგიის აკუმულაცია და ტრანსფორმაცია. მასშივე მიმდინარეობს სხვადასხვა ფიზიოლოგიური, ფიზიკური და ქიმიური პროცესები, რომლებიც გავლენას ახდენენ ერთმანეთზე.

ბიოგეოცენოზს აუცილებელია მიეკუთვნოს ატმოსფეროს ის მიწისზედა ფენა, რომლის ფიზიკური და ქიმიური თვისებები ბიოგეოცენოზის სხვა კომპონენტების მიერ იმდენადაა შეცვლილი, რომ ეს ფენა თვისობრივად განსხვავებული ხდება. ბიოგეოცენოზის ქვედა საზღვარი ჩადის იმ სიღრმემდე, სადაც ქანის ქიმიური და ფიზიკური თვისებები შეცვლილია ბიოგეოცენოზის სხვა კომპონენტების მიერ, ისე რომ იგი თვისობრივად უკვე სხვაა.

ბიოგეოცენოზის კომპონენტებიდან ატმოსფერო, დედაქანი და ატმოსფეროსა და ნიადაგის წყალი წარმოადგენენ ამ ბიოგეოცენოზის პირველად „მასალას“, ხოლო მცენარეები, ცხოველები და მიკროორ-

\*

ქოროლოგია — ბოტანიკური გეოგრაფიის დარგი, რომელიც სწავლობს ორგანიზმებისა და მათი თანასაზოგადოებების სივრცობრივი განაწილების კანონზომიერებებს.

განიზმები — ნივთიერებისა და ენერჯის ცვლის ტრანსფორმატორებს.

ბუნებრივია, რომ სხვადასხვა ბიოგეოცენოზებს აქვთ სხვადასხვა ვერტიკალური სიმაღლე (ფენა). ასე, მაგალითად, ტროპიკული ტყის ბიოგეოცენოზების ვერტიკალური სისქე უფრო მეტია, ვიდრე მაღალმთიანეთის ზედა საზღვრის, უდაბნოს, ან ტუნდრის ბიოგეოცენოზებისა.

ყოველი ბიოგეოცენოზი, რომელსაც გარკვეული ადგილი უკავია ბუნებაში, ამა თუ იმ რელიეფის ელემენტებთანაა დაკავშირებული, მაგრამ თვით რელიეფი არ შედის ბიოგეოცენოზის კომპონენტების შემადგენლობაში; რელიეფი მხოლოდ დედამიწის არსებობის ფორმაა, მაგრამ ის იმ მნიშვნელოვან ფაქტორს წარმოადგენს, რომელიც განსაზღვრავს ბიოგეოცენოზების სივრცობრივ განაწილებას და მოქმედებს მისი კომპონენტების ურთიერთგავლენის ხასიათზე. ის გავლენას ახდენს აგრეთვე სხვადასხვა ბიოგეოცენოზის ურთიერთმოქმედებაზე.

ამრიგად, ბიოგეოცენოზის კომპონენტებს სუკაჩოვი და მისი მიმდევრები აკუთვნებენ მხოლოდ მიწისპირა ატმოსფეროს ფენას, მთის ქანს, ნიადაგს, ნიადაგისა და ატმოსფეროს წყალს, ბიოცენოზებს, რომლებიც აერთიანებენ მცენარეებს, ცხოველებს და მიკროორგანიზმებს. რელიეფი, გრუნტის წყლების დონე, ისევე როგორც დედამიწის მიზიდულობის ძალა წარმოადგენენ ბიოგეოცენოზის არსებობის ფაქტორებს. ბიოგეოცენოზის ზოგიერთი კომპონენტი, რომელიც მის საზღვრის იქით იმყოფება, შეიძლება ქმნიდეს ამ ბიოგეოცენოზზე მოქმედ პირობებს. ასე, მაგალითად, საქართველოს მთის ტყის სარტყელში ძალიან ხშირია ხეებით შემოსაზღვრული მდელოს ბიოგეოცენოზები. ხეებს შეუძლიათ იმოქმედონ, როგორც ჰაერის მოძრაობაზე, ისე იმ ჰაერის შემადგენლობაზე, რომელიც მდელოს ბიოგეოცენოზის კომპონენტებს მიეკუთვნება.

ადამიანი წარმოადგენს ერთ-ერთ იმ მძლავრ ფაქტორს, რომელიც ზემოქმედებას ახდენს ბიოგეოცენოზზე და მის ძირეულ ცვლილებებს იწვევს. მაგრამ ადამიანი არ შეიძლება ჩაითვალოს ბიოგეოცენოზის კომპონენტად.

იმისათვის, რომ გავერკვეთ თუ როგორ ხდება ბუნებაში ბიოგეოცენოზების გამოყოფა, პირველ რიგში, საჭიროა რელიეფის ანალიზი, თუმცა, როგორც ზემოთ უკვე იყო აღნიშნული, რელიეფი არ არის ბიოგეოცენოზის კომპონენტი. განსაკუთრებით დიდია რელიეფის მნიშვნელობა ბიოგეოცენოზის გამოყოფაში მთიან პირობებში, ვინაიდან როგორც ცნობილია, მთაში რელიეფის ოდნავი ცვლილებაც კი ბიოგეოცენოზის ეკოლოგიური პირობების მკვეთრ შეცვლას იწვევს. ერთგვაროვანი რელიეფის პირობებში, მაგალითად ვაკე ადგილზე, ყურადღება ექცევა ნიადაგის და მცენარეულობის ერთგვა-

როვნებას. ბიოგეოცენოზის გამოყოფის დროს ამ ორი მაჩვენებლიდან განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია მცენარეული საფარის ერთგვაროვნება. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, თითოეული ბიოგეოცენოზის საზღვარი განისაზღვრება ფიტოცენოზის საზღვრებით. ამის მიზეზია ის, რომ სხვა კომპონენტებს შორის ფიტოცენოზს ყველაზე დიდი მნიშვნელობა აქვს ბიოგეოცენოზისათვის.

ბიოგეოცენოზის ჰორიზონტალური საზღვრების დადგენისას გასათვალისწინებელია პერელმანის შეხედულება ელემენტარული ლანდშაფტის შესახებ. დედამიწის ზედაპირის რომელიმე მონაკვეთის ელემენტარულ ლანდშაფტისადმი მიკუთვნებისას მხედველობაში უნდა იყოს მიღებული მისი გავრცელების მაქსიმალური ტერიტორია. მაგალითად, მაღალმთიანეთში დეკიანის თანასაზოგადოება 10-15 მ<sup>2</sup>-ზე ჩაითვლება ელემენტარულ ლანდშაფტად, ხოლო არყის ერთი ხე, ან ჭიანჭველების მიერ წარმოქმნილი რელიეფის პატარა შემადგენელი, არ შეიძლება იყოს ელემენტარული ლანდშაფტი. ეს კრიტერიუმი მისაღებია აგრეთვე ბიოგეოცენოზის გამოყოფის შემთხვევაშიც.

ბუნებაში არსებული კონკრეტული ბიოგეოცენოზები, ყოველთვის არ არიან ერთმანეთისაგან მკვეთრად გამიჯნული. ხშირად მათ შორის არის ხოლმე თანდათანობითი გადასვლები, რასაც, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, კონტინუუმს უწოდებენ.

## 2.2. ეკოსისტემა

ეკოლოგიური სისტემის (ეკოსისტემის) განხილვამდე საჭიროდ მიგვანჩნია გავიხსენოთ თვით ტერმინ „სისტემის“ განმარტება. მის შინაარსს კარგად გადმოგვცემს უებსტერისეული განმარტება — „მოწესრიგებულად ურთიერთმოქმედი და ურთიერთდამოკიდებული კომპონენტები, რომლებიც წარმოქმნიან ერთ მთლიანობას“\*. ეკოსისტემა ბიოსისტემების ორგანიზაციის იერარქიის ყველაზე მაღალ საფეხურზე იმყოფება.

როგორც შესავალში უკვე აღვნიშნა, ტერმინი „ეკოსისტემა“ ინგლისელ ეკოლოგს ტენსლის (1935) ეკუთვნის. მანვე განავითარა შეხედულებები ეკოსისტემების შესახებ. მაგრამ წარმოდგენა ეკოსისტემაზე ბევრად უფრო ადრე შეიქმნა. როგორც ოდუმში აღვნიშნავს, პირველი ცნობები ორგანიზმებისა და გარემოს ერთიანობის შესახებ შეიძლება ვიპოვოთ ისტორიის უძველეს წერილობით წყაროებში. ჩამოყალიბებული შეხედულებები ამ ერთიანობის შესახებ მხოლოდ მე-19 საუკუნის მეორე ნახევარში გამოიკვეთა. გერმანელმა მეცნიერმა მებიუსმა (1877) გამოაქვეყნა ნაშრომი, რომელშიც

\*

ციტირებულია ოდუმის მიხედვით (1986).

ხამანწკების დაგროვების მაგალითზე აღწერილი იყო ორგანიზმთა თანასახოგადობა, როგორც „ბიოცენოზი“. ამერიკელმა ბიოლოგმა ფორსმა (1887) ტბას „მიკროკოსმი“ უწოდა. დაახლოებით ამავე პერიოდს მიეკუთვნება რუსი მეცნიერების დოკუჩაევისა და მოროზოვის შრომები „ბიოცენოზის“ შესახებ. ამრიგად, ამ დროისათვის უკვე ჩამოყალიბდა აზრი, რომ ბუნება ფუნქციონირებს როგორც ერთიანი სისტემა.

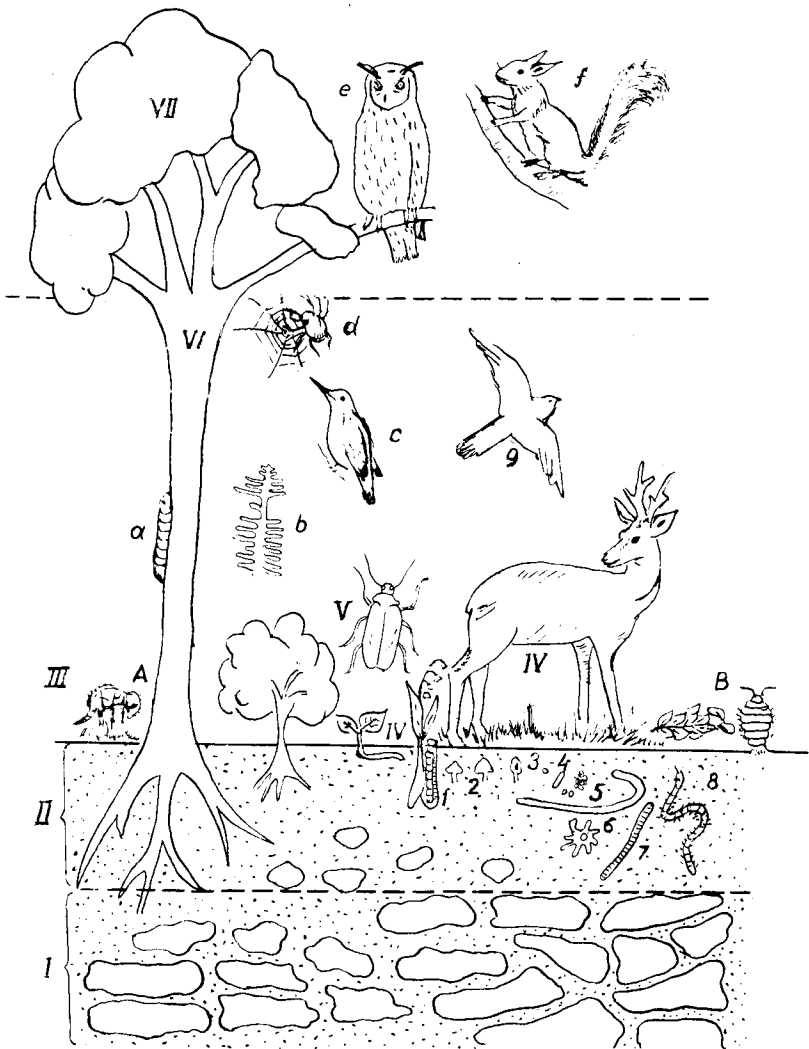
ტენსლი აღნიშნავდა, რომ შეუძლებელია ორგანიზმები მათ გარემომცველ კონკრეტულ გარემოს დავაშოროთ, რადგან ისინი ერთიან ფიზიკურ სისტემას შეადგენენ. დედამიწის ზედაპირზე ასეთი სისტემები ბუნების ძირითად ერთეულებს წარმოადგენენ. სწორედ ამ სისტემებს უწოდა ტენსლიმ ეკოსისტემები. ეკოსისტემებს ის განიხილავდა, როგორც ნაირგვაროვანი ფიზიკური სისტემების ერთ-ერთ კატეგორიას სამყაროდან – ატომამდე. ეკოსისტემა მისი განმარტებით აბსტრაქტული ცნებაა.

ოდუმი (1986) ეკოსისტემის შემდეგ განმარტებებს იძლევა: „თანასახოგადობა და არაცოცხალი გარემო ერთად ფუნქციონირებენ და ქმნიან ეკოლოგიურ სისტემას ანუ ეკოსისტემას“, ან „ეკოსისტემა – ძირითადი ფუნქციური ერთეულია, ვინაიდან მასში შედიან ორგანიზმებიც და არაცოცხალი გარემოც – კომპონენტები, რომლებიც მოქმედებენ ერთმანეთის თვისებებზე და აუცილებელი არიან სიცოცხლის შესანარჩუნებლად იმ ფორმით, რომელიც არსებობს დედამიწაზე“.

ეკოსისტემები, ისევე როგორც ბიოგეოცენოზები, ღია სისტემებს წარმოადგენენ, ამიტომ მათ აქვთ საშუალება მიიღონ და გასცენ ენერჯია და, აგრეთვე, მიიღონ და განდევნონ ორგანიზმები.

ტროფული სტუქტურის თვალსაზრისით ოდუმი ეკოსისტემას ყოფს ორ იარუსად: 1. ზედა ავტოტროფული (დამოუკიდებლად მკვებავი) ანუ „მწვანე იარუსი“, რომელიც შეიცავს ქლოროფილის შემცველ მცენარეებს ან მის ნაწილებს. აქ ხდება სინათლის ენერჯიის ფიქსაცია, მარტივი არაორგანული ნაერთების გამოყენება და რთული ორგანული ნაერთების დაგროვება და 2. ქვედა ჰეტეროტროფული (სხვა ორგანიზმებით მკვებავი) იარუსი, ანუ ნიადაგის, ხრწნადი ნივთიერებების, ფესვების და სხვ., ე.წ. „ყავისფერი სარტყელი“. აქ უკვე ჭარბობს რთული ნაერთების გამოყენება, ტრანსფორმაცია და გახრწნა.

მოკლედ შევხვით ეკოსისტემების იარუსებს, რომლებიც კარგადაა გამოხატული ტყეში (სურ. 59). შტუგერენმა შვიდი სხვადასხვა შრე სამ ჯგუფად გააერთიანა: მიწისქვედა, ნიადაგისაპირა და მიწისზედა. მიწისქვედა ფენა მოიცავს ნიადაგს და მის მოსახლეო-



სურ. 59. შუა ევროპის ფოთლოვანი ტყის იარუსები

I - ნიადაგის ქვედა ფენა; II - ნიადაგის ზედა ფენა: 1) მწერების ღარვები; 2) სოკოები; 3) ბაქტერიოფაგი ვირუსები; 4) ბაქტერიები; 5) ნემატოდები; 6) ამეზები; 7) ჭიაყელები; 8) ხილბოლები; III - ნიადაგისპირა ფენა: A - ხავსის ბალიშები კელფეხიანებით; B - ჩამოცვნილი ფოთლები (იზოპოლები); IV - ბალახოვანი შრე, შველი; V - ბუნქნარი ფენა, ხოჭო; VI - ხემცენარეების შრე, a) მუხლუხო, b) ქერქიჭამიების საკვალეები; c) კოდალა; d- ობობა; VII - ხის ზედა ვარჯი: e - ბუ; f - ციყვი; g - შეკარდენი; B. Stugren-ის (1972) მიხედვით.

ბას. ნიადაგში გამოყოფილია ორი ფენა: 1. ნიადაგის ღრმა ქვედა-მინერალური, სადაც ბევრია არაორგანული ნივთიერება და არაა ორგანული; 2. ზედა ორგანული ფენა, რომელიც მდიდარია ორგანული ნაერთებით და ღარიბია არაორგანულით. ამ ფენაში ბევრია დეტრიტი — ხრწნადი მცენარეების სხვადასხვა ნაწილები, რომელიც შეიცავს ნიადაგის წყალმცენარეებს, ხავსის ბალიშებსა და ფოთლების საფარს. ამავე ფენისათვის სპეციფიკურია სხვადასხვა უხერხემლო ცხოველის სიმრავლე. ნიადაგისპირა ფენა ნიადაგისა და მის ზედა სასიცოცხლო სამყაროს დამაკავშირებელი რგოლია, სადაც მიმდინარეობს ორგანული ნივთიერებების დაშლის პროცესები. მიწისზედა ნაწილში გამოიყოფა ხუთი ფენა: 1. ბალახების, 2. ბუჩქების, 3. ხეების (ღეროები), 4. ვარჯისა და 5. ვარჯისზედა ჰაერის.



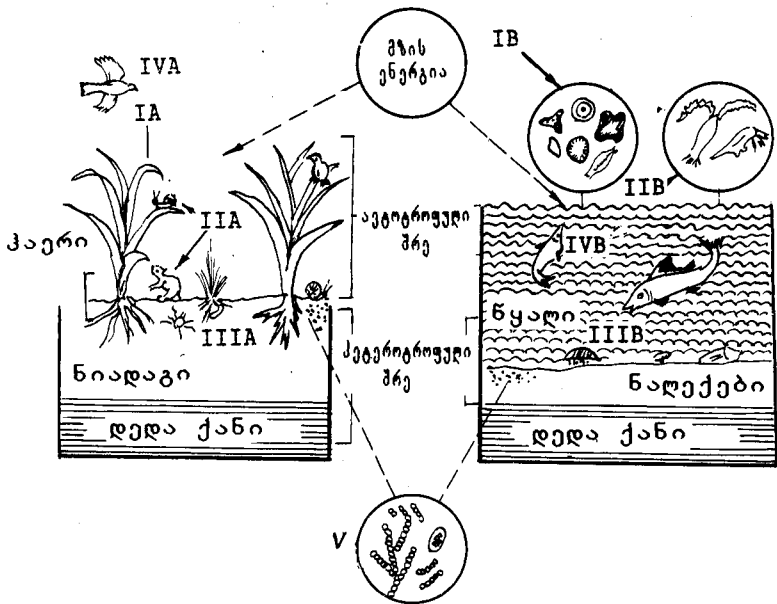
სურ. 60. ტროპიკული წვიმიანი ტყის იარუსიანობა, ბორნეო;  
B. Stugren-ის (1972) მიხედვით.

იარუსთა განსაკუთრებით დიდი როლდენობა აღინიშნება წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში, რაც გამოწვეულია ხე-მცენარეთა სახეობების დიდი რაოდენობით (სურ. 60).

ბიოლოგიური თვალსაზრისით ეკოსისტემის შემადგენლობაში უნდა გამოიყოს შემდეგი კომპონენტები: 1. არაორგანული ნივთიერებები (C, N, CO<sub>2</sub> H<sub>2</sub>O და სხვ.), რომლებიც ჩაბმულნი არიან წრებრუნვებში; 2. ორგანული ნაერთები (ცილები, ნახშირწყლები, ცხიმები, ჰუმუსოვანი ნივთიერებები და სხვ.), რომლებიც აკავშირებენ ბიოტურ და აბიოტურ ნაწილებს; 3. ჰაერის, წყლისა და სუბსტრატის გარემო, რომელიც აერთიანებს კლიმატურ რეჟიმს და სხვა ფიზიკურ ფაქტორებს; 4. პროდუცენტები, ავტოტროფული ორგანიზმები, ძირითადად მწვანე მცენარეები, რომელთაც შეუძლიათ შექმნან საკვები მარტივი არაორგანული ნაერთებისაგან; 5. მაკროკონსუმენტები, ან ფაგოტროფები — ჰეტეროტროფული ორგანიზმები, ძირითადად ცხოველები, რომლებიც იკვებებიან სხვა ორგანიზმებით ან ორგანული ნივთიერების ნაწილაკებით. 6. მიკროკონსუმენტები, საპროტროფები, დესტრუქტორები, ანუ ოსმოტროფები, ჰეტეროტროფული ორგანიზმები, ძირითადად ბაქტერიები და სოკოები, რომლებიც ენერგიას იღებენ ან მკვდარი ქსოვილების გახრწნით, ან ხსნადი ორგანული ნივთიერების შთანთქმით. საპროტროფების ცხოველმყოფელობის შედეგად თავისუფლდებიან კვების არაორგანული ელემენტები, რომელთაც პროდუცენტები (მცენარეები) იყენებენ.

ზოგიერთი მეცნიერი ჰეტეროტროფებს მხოლოდ ორ კატეგორიად ყოფს: ბიოფაგებად ანუ ორგანიზმებად, რომლებიც ჭამენ სხვა ცოცხალ ორგანიზმებს და საპროფაგებად, რომლებიც მკვდარი ორგანული ნარჩენებით იკვებებიან.

ჩვენ განვიხილეთ ეკოსისტემების ფუნქციონირების ძირითადი საკითხები. აუცილებელია შევეხოთ მის სტრუქტურასაც. ოდუმს (1986) მოჰყავს ტბორისა და საძოვარი მდელის ეკოსისტემების სქემატური პროფილები (სურ. 61). ყველა ეკოსისტემის საერთო ნიშანია ავტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების ურთიერთმოქმედება. გარდა ამისა, ნებისმიერი ეკოსისტემის ფუნქციონირებისათვის აუცილებელია შემდეგი კომპონენტები: მზის ენერგია, წყალი, კვების ელემენტები (ძირითადი აბიოტური არაორგანული და ორგანული ნაერთები), რომლებიც შედიან ნიადაგში, ფსკერულ დანალექებში, წყალში და ავტოტროფული და ჰეტეროტროფული ორგანიზმები, რომლებიც წარმოქმნიან ბიოტურ კვებით ქსელს. ხმელეთისა და წყლის ეკოსისტემების შემადგენლობაში შედიან სრულიად განსხვავებული სახეობები. გარდა ამისა, ღრმა წყალსაცავების ეკოსისტემებში მწვანე მცენარეები წარმოდგენილია ძალიან მცირე ზომის, ხშირად მიკროსკოპული ფორმებით (ფიტოპლანქტონით), ხოლო ხმელეთისა და მცირეწყლიანი ეკოსისტემების მცენარეები დიდი ზომისანი



სურ. 61. ხმელეთისა (მდელოს) და წყლის (ტბორის) ეკოსისტემების შედარება. I — ავტოტროფები: A — ბალახები; B — ფიტოპლანქტონი; II — ფიტოფაგები: A — მდელოს თანასაზოგადოების მწერები და ძუძუმწოვრები; B — ზოოპლანქტონი; III — დეტრიტით მკვებავები: A — ნიადაგის უხერხემლოები ხმელეთზე; B — წყლის ფსკერის უხერხემლოები; IV — მტაცებლები: A — ფრინველები და სხვა ცხოველები ხმელეთზე; B — თევზები წყალში; V — საპროფიტები (გამზრწნელი ბაქტერიები და სოკოები); ოლუმის (1986) მიხედვით

არიან. როგორც უკვე იყო აღნიშნული, ორგანიზმები, რომლებიც მონაწილეობენ წრებრუნვის სხვადასხვა პროცესში, სივრცობრივად სხვადასხვა ფენაში არიან განაწილებული; ავტოტროფული პროცესები უფრო აქტიურად მიმდინარეობს ზედა იარუსში („მწვანე სარტყელი“), სადაც უფრო მისაწვდომია მზის ენერგია, ხოლო ჰეტროტროფული პროცესები უფრო ინტენსიურად სრულდება ქვედა იარუსში („ყავისფერი სარტყელი“), სადაც (ნიადაგში და სხვადასხვა დანალექებში) გროვდება ორგანული ნივთიერება. გარდა ამისა, ეკოსისტემების კომპონენტების ეს ძირითადი ფუნქციები განაწილებულია დროშიც, ვინაიდან ავტოტროფული ორგანიზმების მიერ ორგანული ნივთიერების პროდუცირებასა და ჰეტროტროფების მიერ მის მოხმარებას შორის შეიძლება გავიდეს დიდი დრო. ამასთან

დაკავშირებით, ოდუმს მოჰყავს შემდეგი მაგალითი: ტყის ეკოსისტემის კორუმში ძირითად პროცესს წარმოადგენს ფოტოსინთეზი. ამ პროცესის შედეგად შექმნილი პროდუქციის მცირე ნაწილის გამოყენება ხდება ოვითონ მცენარის, მცენარეჭამია ცხოველებისა და პარაზიტების მიერ, რომლებიც იკვებებიან ფოთლებით და სხვა აქტიურად მოზარდი მცენარის ნაწილებით. ძალიან დიდი ნაწილი სინთეზირებული მასალისა (ფოთლები, მერქანი, თესლსა და ფესურებში დაგროვილი საკვები მარაგი) არ გამოიყენება ისე სწრაფად, როგორც სხვა ნაწილები. ისინი გადადიან ნიადაგში და ტყის საფარში (ჩამოცვენილი ფოთლები, ღეროები, ნაყოფები და სხვ.) და ქმნიან დამოუკიდებელ ჰეტეროტროფულ სისტემას. ამ დაგროვილი ორგანული ნივთიერების გამოყენებას კვირა, თვე, წელი და ზოგჯერ ათასწლეულებიც კი სჭირდება (მაგ., სათბობის განამარხებული სახეები, რომლებიც დღეს ასე სწრაფად გამოიყენება).

ეკოსისტემების აბიოტური და ბიოტური კომპონენტები ისე მჭიდროდ არიან გადახლართული ერთ მილიან კომპლექსში, რომ მათი გაყოფა ძალიან ძნელია.

ბიოგენური ელემენტების (ნახშირბადი, აზოტი, ფოსფორი და სხვ.) და ორგანული ნაერთების დიდი ნაწილი გვხვდება ცოცხალ ორგანიზმებში და მათ გარეშე, ბიოელემენტებისა და ნაერთების სახით. მაგრამ ზოგი ნაერთი, მაგალითად, აზოტ (ადენოზინტრიფოსფატი) -- ნივთიერება, რომელიც ენერჯის დიდ მარაგს შეიცავს, გვხვდება ცოცხალ უჯრედებში; კუმულოვანი ნივთიერებები კი, რომლებიც გახრწნის საბოლოო პროდუქტებს წარმოადგენენ, არასოდეს არ გვხვდებიან უჯრედებში. აღსანიშნავია, რომ ეს ნივთიერებები ყველა ეკოსისტემის დამახასიათებელი კომპონენტია და გვხვდება საკმაოდ დიდი რაოდენობით. შეიძლება დავასახელოთ ასევე დნმ (დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა), უჯრედის გენეტიკური მასალა ქლოროფილი, როგორც უჯრედის შიგნით, ისე მის გარეშაც გვხვდება, მაგრამ უჯრედის გარეშე არ ფუნქციონირებს.

როგორც ჩანს ეკოსისტემა და ბიოგეოცენოზი, ფაქტიურად იდენტური ცნებებია, მაგრამ ეკოსისტემას უფრო ზოგად ცნებად თვლიან. ესაა მაგალითად დამჰალი კუნძი ტყეში, ცალკეული ხეები, ტყის ფიტოცენოზი, სადაც ეს ხეები და კუნძია განლაგებული, ტყის დიდი მასივი, რომელშიც მოელი რიგი ფიტოცენოზებია წარმოდგენილი, ოკეანე და სხვა. ბიოგეოცენოზი კი განმარტებულია, როგორც ქრონოლოგიური (სივრცეში განაწილებული) ერთეული, რომელსაც აქვს მკვეთრი საზღვრები, გამოსახული მასში შემავალი ფიტოცენოზის საზღვრის მიხედვით. ზოგიერთი მეცნიერის განმარტებით „ბიოგეოცენოზი -- ეს არის ეკოსისტემა ფიტოცენოზის საზღვრებში“. ეკოსისტემა შეიძლება იყოს არა მხოლოდ ბიოგეოცენოზი, არამედ ბიოგეოცენოზზე დამოკიდებული სხვა ბუნებრივი ცოცხალი სისტე-

მაც, რომელშიც ორგანიზმები მხოლოდ ჰეტეროტროფებითაა წარმოდგენილი. გარდა ამისა, ეკოსისტემას მიაკუთვნებენ ადამიანის მიერ შექმნილ ისეთ ბიოლოგიურ სისტემებს, როგორცაა აქვარიუმი, ორგანიზმებით დასახლებული გემი, ბედელი, რომელშიც მარცვალს ინახავენ და სხვა.

## 2. 3. ეკოსისტემების ენერგეტიკა

ბუნებასა და სამყაროში მიმდინარე ენერგეტიკულ პროცესებს შეისწავლის თერმოდინამიკა. თერმოდინამიკის კანონები ბუნების ყველა სხვა კანონზე უფრო ზოგადია და მათ ემორჩილება აბსოლუტურად ყველა ბუნებრივი მოვლენა, მათ შორის ბიოლოგიური პროცესებიც. ფიზიკის კურსიდან ცნობილია თერმოდინამიკის სამი ძირითადი კანონი, ანუ საწყისი. მათი არსი იმაში მდგომარეობს, რომ ენერგია მუდმივია, იგი შეიძლება მხოლოდ გარდაიქმნას, რის ხარჯზეც შესრულდება მუშაობა, ხოლო მისი გაქრობა ან არაფრისაგან წარმოქმნა შეუძლებელია. ცნობილია, რომ ცოცხალი სისტემები, მათ შორის ეკოსისტემებიც, ღია თვითრეგულირებად (თვითორგანიზებად) სისტემებს მიეკუთვნებიან. ამგვარი სისტემებისათვის დამახასიათებელია ის, რომ მათ შეუძლიათ გარემოდან მიიღონ ენერგია, გარდაქმნან იგი სასარგებლო მუშაობად და ამით შეამცირონ ენტროპია და გაზარდონ საკუთარი შინაგანი სტრუქტურის ორგანიზაციის ხარისხი. ამ პროცესს ენერგიის დისიპაცია ეწოდება. ცხადია, რომ მისი ინტენსივობა დამოკიდებულია თავისუფალი ენერგიის ნაკადზე, რომელსაც მიიღებს ღია თვითრეგულირებადი სისტემა. საბოლოოდ ისეთი წონასწორობა მყარდება, რომ ენერგიის დისიპაციის პროცესში შესრულებული მუშაობა ანახლაურებს თერმოდინამიკური წონასწორობისაკენ სწრაფვას და ენტროპიის მიღწეული დონე უცვლელი რჩება. ღია სისტემის ამგვარ მდგომარეობას სტაციონარული მდგომარეობა ეწოდება. როგორც ვნახეთ, თერმოდინამიკური წონასწორობისაგან სტაციონარული მდგომარეობა იმით განსხვავდება, რომ ენტროპიის უცვლელობა უკანასკნელში აქტიურად, ე. ი. ენერგიის მუდმივი ხარჯვით მიიღწევა, მაშინ როცა თერმოდინამიკური წონასწორობა პასიურად მყარდება და დახურული სისტემის ორგანიზებულობის მინიმუმს შეესაბამება. როგორც აღინიშნა, ბიოლოგიური სისტემები ღია თვითმარეგულირებად სისტემებს ეკუთვნიან და ზემოთ აღნიშნული კანონზომიერებანი მათში სრულად ვლინდება. მაგალითად, ნებისმიერი ბიოლოგიური ობიექტის (უჯრედის, ორგანიზმის) არსებობა შეიძლება წარმოდგენილ იქნეს, როგორც მისი სტაციონარული მდგომარეობა, რომელიც ნივთიერებათა ცვლის პროცესში გარედან მიღებული ენერგიის

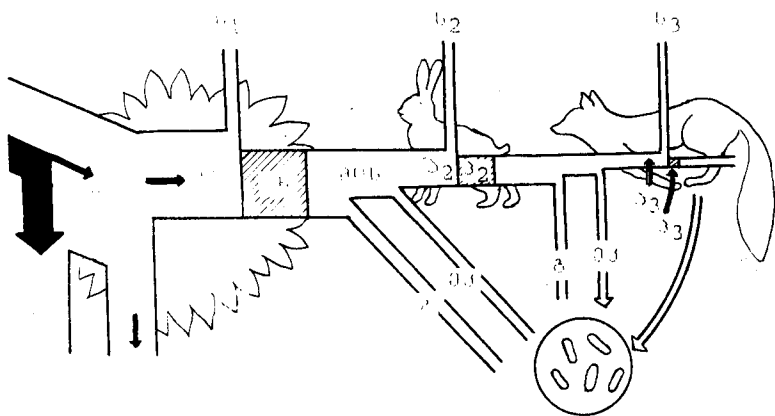
დისიპაციის ხარჯზე შენარჩუნდება. იგივე ითქმის ეკოსისტემებზეც. მაგალითად, სტაციონარულ მდგომარეობად ჩაითვლება კლიმაქსური ან ეკოსისტემების განვითარების რომელიმე ხანგრძლივად მიმდინარე სუქცესიური სტადია. ენერჯის დისიპაცია, რაც თვითორგანიზებასა და სტრუქტურის შენარჩუნებას ემსახურება, ეკოსისტემის კვებით ქსელში ნივთიერებათა წრებრუნვის გზით ხორციელდება. ეს პროცესები კვემოთ უფრო დეტალურად იქნება განხილული.

ეკოსისტემაში ენერჯის ნაკადი სხვადასხვა კვებით (ტროფულ) დონეებს გაივლის. 62-ე სურათზე სქემატურადაა გამოხატული ენერჯის ნაკადი, რომელიც მარტივი კვებითი ჯაჭვის სამ დონეს მოიცავს.

მწვანე მცენარეების მიერ შთანთქმული მზის სხივური ენერჯის (ე) მხოლოდ მცირე ნაწილი გამოიყენება ნახშირწყლების სინთეზისათვის, ამ გზით ფიქსირებული ენერჯია წარმოადგენს ეკოსისტემების ჯამურ (ბრუტო) პროდუქციას (პბ). სინთეზირებული ორგანული ნივთიერების დიდ ნაწილს მცენარეები ხარჯავენ სუნთქვის (ს) პროცესში. ნაწილი კი ხმარდება მცენარის ზრდას, ფოთლების, ყვავილების, ნაყოფების და ა. შ. წარმოქმნას. სუფთა (ნეტო) პროდუქცია (პნ) უტოლდება ჯამურ პროდუქციას სუნთქვაზე დანახარჯების გამოკლებით:

$$პნ = პბ - ს_1$$

უფრო ადვილია განისაზღვროს პნ (ფაქტიურად კვლევის პერიოდში შექმნილი ბიომასა და  $s_1$  (გამოყოფილი  $CO_2$ -ის რაოდენო-



სურ. 62. ენერჯის ნაკადი მარტივი კვებითი ჯაჭვის სამ დონეზე

ბის მიხედვით) სიდიდეები. მაშინ პროდუცენტების ჯამური პროდუქცია გამოისახება ასე:

$$პ_2 = პ_1 + ს_1$$

პროდუცენტების მიერ შექმნილი ნივთიერებების ნაწილმცენარის მჭამელი ცხოველების საკვებია (მცხ), დანარჩენი ნაწილი კი გამოუყენებელი (გ) რჩება, იგი საბოლოოდ კვდება და მას ბიორედუცენტები ითვისებენ. როდესაც ცხოველი ჭამს მცენარეს, იგი საკვებში არსებული ნივთიერების ნაწილის ასიმილაციას ( $ა_2$ ) ახდენს, დანარჩენ ნაწილს კი გამოყოფს ექსკრემენტების (ეკ) და სხვ. სახით.  $ა_2$ -ის სახით ასიმილირებული საკვების მხოლოდ ნაწილი გამოიყენება მცენარის მჭამელ ცხოველთა ბიომასის შესაქმნელად. დანარჩენი ნაწილი კი იხარჯება სუნთქვის პროცესზე.

მაშასადამე, მეორადი პროდუქტიულობა (მცენარის მჭამელ ცხოველთა დონეზე) განისაზღვრება ფორმულით:

$$პ_2 = ა_2 - ს_2$$

ენერჯის ნაკადი, რომელიც გაივლის კვებითი ჯაჭვის პირველ დონეს, ასე გამოისახება:

$$ა_2 = პ_2 + ს_2$$

მტაცებლები მსხვერპლისაგან მიღებული საკვების ნაწილს ბიომასის შესაქმნელად იყენებენ, სხვა ნაწილი კი სუნთქვითი ენერჯისათვის იხარჯება.

ენერჯის ნაკადი, რომელიც ხორცის მჭამელთა კვებით დონეზე გაივლის, განისაზღვრება ფორმულით:

$$ა_3 = პ_3 + ს_3$$

როგორც ჩანს, გარკვეულ პერიოდში შექმნილი პროდუქცია ანუ ასიმილირებული ნივთიერება (მშრალ წონაზე გადაანგარიშებით) შეიძლება გამოვხატოთ გრამებში.

ეკოსისტემაში განვლილი ენერჯის ნაკადი ასიმილირებულია ორგანული ნივთიერებების სახით. ენერჯის აღნიშნული ნაკადის გაზომვისათვის საჭიროა ორგანული ნივთიერებების რაოდენობა გამოვხატოთ ერთნაირ ერთეულებში — კალორებში.

კალორია — ეს სიტყვა ის რაოდენობაა, რომელიც აუცილებელია 1 გრამი წყლის 1 გრადუსით გასათბობად, კილოკალორია (კკალ) = 1000 კალ. ჩვეულებრივ იყენებენ შემდეგ თანაფარდობას: 1 გ

ნახშირწყლები — 4 კკალ, ცილები — 4, ლიპიდები — 9, ხის მერქანი — 4,5, ცოცხალი ფოთლები — 4,7, ტყის ჩამონაცვენი — 4,5 კკალ.

სურ. 62 კარგად გამოხატავს ცნობილ მოვლენას: ცოცხალი ორგანიზმები დიდი დანაკარგებით, ახდენენ ენერჯის ტრანსფორმირებას. ენერჯის ნაკადი, ანუ კვების ჯაჭვებში ასიმილირებული ნივთიერებები, კვებითი ჯაჭვების ყოველ მომდევნო დონეზე მცირდება. სხვა სიტყვებით, რომ ვთქვათ, კვებითი ჯაჭვების რგოლებში განვლილი ენერჯის ტრანსფორმაციას აქვს დაბალი მარჯიმედების კოეფიციენტი.

## 2. 4. ეკოსისტემების პროდუქტიულობა

### 2. 4. 1. პირველადი და მეორადი პროდუქტიულობა

პროდუქტიულობა — ეს არის ბიომასის წარმოქმნის სისწრაფე. ბიომასას უწოდებენ ორგანიზმების ერთობლიობას ეკოსისტემაში, რომელიც გამოხატულია ინდივიდების რაოდენობით, წონით ან ენერჯის ერთეულებით (კალორიებით).

პირველადი პროდუქტიულობა ეწოდება იმ სისწრაფეს, რომლითაც პროდუცენტები (მწვანე მცენარეები) ფოტოსინთეზის დროს შთანთქავენ ენერჯიას და მას ორგანული ნივთიერებების სახით იმარაგებენ.

პირველად ჯამურ პროდუქტიულობას უწოდებენ ფოტოსინთეზის მთლიან პროდუქციას, რომელშიც შედის ის ნივთიერებაც, რომელიც დაიხარჯა ფოტოსინთეზის განსახდერის პერიოდში სუნთქვის დროს. სუფთა პირველადი პროდუქტიულობა კი ეს არის — ფოტოსინთეზის პროდუქცია გამოკლებული სუნთქვაზე დახარჯული ნივთიერება. სუფთა პროდუქცია — ეს არის ნივთიერება, რომელიც შეიძლება აიწონოს მოსავლის აღების დროს.

მეორადი პროდუქტიულობა გამოიხატება იმ ბიომასით, რომელიც წარმოიქმნება კონსუმენტების ან დამშლელი (გამხრწნელი) ორგანიზმების მიერ.

ტყე, მდელო, ჭაობი და სხვა ეკოსისტემები ასრულებენ კარხნის ფუნქციას, სადაც ორგანული მასალა ბუნებრივი ტექნოლოგიის საფუძველზე იქმნება. პროდუქცია იქმნება ორი ერთმანეთზე მომქმედი სხვადასხვა ბიოლოგიური პროცესით: ინდივიდთა რაოდენობის გაზრდითა (გამრავლებით) და ინდივიდთა ზრდით.

პროდუქციის მაღალი სისწრაფე (მაღალი პროდუქტიულობა) იმ ბუნებრივ და ხელოვნურ ეკოსისტემებში აღინიშნება, სადაც

ხელსაყრელი ფიზიკური ფაქტორებია და განსაკუთრებით კი იქ, სადაც დამატებითი ენერგია შემოდის გარედან, რითაც მცირდება ეკოსისტემების საკუთარი დანახარჯები სიცოცხლისუნარიანობის შესანარჩუნებლად. ასეთი დამატებითი ენერგია შეიძლება მიწოდებულ იქნეს სხვადასხვა სახით: ტროპიკულ წვიმიან ტყეში — ქარის და წვიმის მოქმედების ფორმით, ესტუარებში\* ზღვის მოქცევის ენერჯის ფორმით, სასოფლო-სამეურნეო ნათესებში — ადამიანისა და ცხოველის მიერ შესრულებული სამუშაოსა და განამარხებული სათბობის ნარჩენების ფორმით (ტექნიკის გამოყენებისას). ეკოსისტემების პროდუქტიულობის შეფასებისას აუცილებელია მხედველობაში იქნეს მიღებული როგორც მოსავლის აღებასთან, გარემოს დაჭუჭყიანებასთან, არახელსაყრელი კლიმატური პირობების დადგომასთან და სხვა სტრესული მოვლენების ზემოქმედებასთან დაკავშირებული ენერჯის დაკარგვა, ისე ენერჯის მიღება, რომელიც ზრდის პროდუქტიულობას და ხელს უწყობს სუნთქვის დროს დაკარგული ენერჯის აღდგენას. ყოველივე ეს აუცილებელია ბიოლოგიური სტრუქტურის შესანარჩუნებლად.

„პროდუქტიულობა“ და „პროდუცირების სისწრაფე“ ურთიერთშემნაცვლელი ტერმინებია. საერთოდ, „პროდუქტიულობა“ მიუთითებს ეკოსისტემის სიმდიდრეზე. მდიდარ ანუ პროდუქტიულ ეკოსისტემაში შეიძლება იყოს მრავალგვარი ორგანიზმი. მაგრამ ორგანიზმთა მრავალფეროვნება არაა აუცილებელი ეკოსისტემის სიმდიდრისათვის. ძალიან ხშირად მრავალკომპონენტიანი ეკოსისტემები უფრო დაბალი პროდუქტიულობით ხასიათდებიან, ვიდრე მცირეკომპონენტიანი. მაღალპროდუქტიულ ანუ მდიდარ საძოვარზე, რომელიც ინტენსიურად იძოვება, ბალახნარის მოსავალი უფრო ნაკლები იქნება, ვიდრე ნაკლებპროდუქტიულ საძოვარზე, რომელზედაც დაკვირვების პერიოდში საქონელი არ იყო გაშვებული, ანუ რომელიც არ იძოვებოდა.

არ უნდა ავურიოთ ერთმანეთში არსებული ბიომასა ანუ მოსავალი და პროდუქტიულობა. პროდუქტიულობის განსაზღვრა არ შეიძლება მხოლოდ ორგანიზმების დათვლით ან აწონვით. ბიომასა ან ფიტომასა (მცენარის მასა) კი უნდა განისაზღვროს ორგანიზმების შეგროვების, ან აჭრის შედეგად მათი დათვლით ან აწონვით. პროდუქტიულობის განსაზღვრისას აუცილებლად უნდა გავითვალისწინოთ დრო, კერძოდ, მხედველობაში უნდა იყოს მიღებული დროის გარკვეულ პერიოდში ფიქსირებული (დაგროვილი) ენერჯის რაოდენობა.

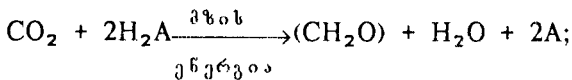
მეორადი პროდუქტიულობის განსაზღვრა შრომატევადია, მისი რეალიზაციისათვის აუცილებელია წინასწარ ვიცოდეთ მცენარეჭამია

---

\* ესტუარები — მდინარის ძაბრისმაგვარი შესართავი, რომელიც ფართოვდება ზღვის მიმართულებით.

ცხოველების სახეობრივი შემადგენლობა, მათი რიცხოვნობა და საკვების ზუსტი რაციონი.

ქიმიური თვალსაზრისით, ფოტოსინთეზის პროცესის შედეგად მზის ენერგიის ნაწილი მარაგად იქცევა საკვების ანუ პოტენციური ენერგიის სახით. ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციის საერთო განტოლება შეიძლება შემდეგნაირად გამოიხატოს:

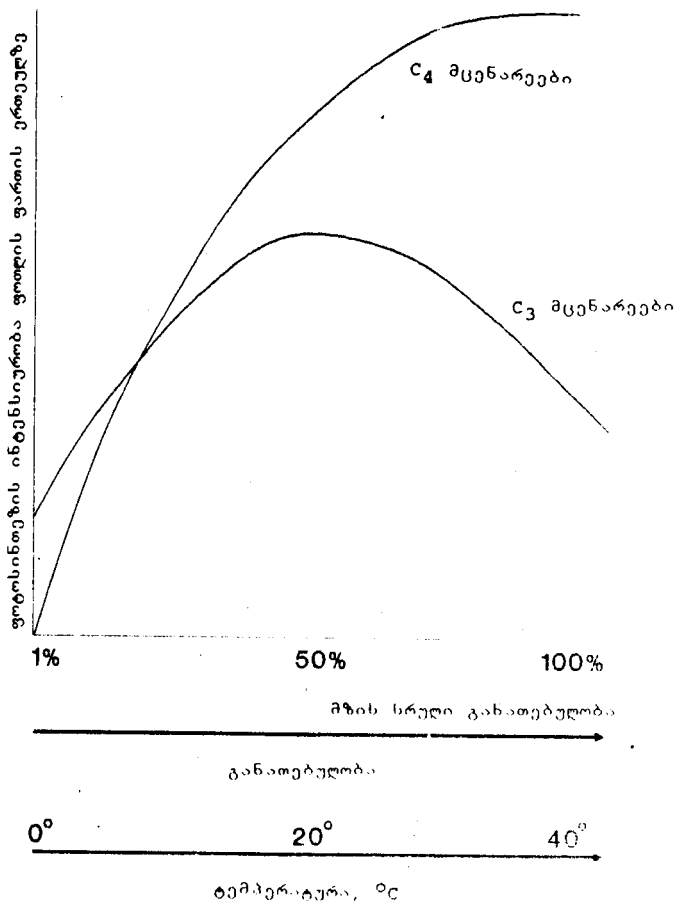


(მწვანე მცენარეებისათვის A არის ჟანგბადი), წყლის დაჟანგვისას ჟანგბადი გამოიყოფა გაზის სახით, ხოლო ნახშირორჟანგი აღდგება ნახშირწყლებამდე ( $\text{CH}_2\text{O}$ ), წყლის გამოთავისუფლებით.

ბაქტერიული ფოტოსინთეზის შემთხვევაში, პირიქით  $\text{H}_2\text{A}$  (აღმდგენელი) წყალი კი არ არის, არამედ აღმდგენელი ან გოგირდის არაორგანული შენაერთია, (მაგალითად გოგირდწყალბადი  $\text{H}_2\text{S}$  მწვანე და მეწამული გოგირდოვან ბაქტერიებისთვის), ან ისეთი ორგანული შენაერთი, როგორც აქვთ მეწამულ და წაბლა არაგოგირდოვან ბაქტერიებს. ამ ჯგუფების ბაქტერიული ფოტოსინთეზის დროს ჟანგბადი არ გამოიყოფა.

ფოტოსინთეტიკოსი ბაქტერიები ძირითადად წყლის (ზღვის და მტკნარი წყლის) ორგანიზმებია და ორგანული ნივთიერების შექმნაში უმნიშვნელო მონაწილეობას იღებენ. სამაგიეროდ მათ შეუძლიათ არსებობა იმ პირობებში, რომლებიც მწვანე მცენარეებისათვის ექსტრემალურია. მაგალითად, მწვანე და მეწამული გოგირდბაქტერიები ასრულებენ მნიშვნელოვან ფუნქციას გოგირდის წრებრუნვაში. ეს ობლიგატური ანაერობები, რომლებიც აქტიურად ცხოვრობენ, იმყოფებიან მხოლოდ უჟანგბადო გარემოში, მხოლოდ ისეთ გარემოში გვხვდებიან, სადაც სინათლე თითქმის არ აღწევს (ღრმა წყლების დანალექში). არაგოგირდოვანი ფოტოსინთეტიკოსი ბაქტერიები, პირიქით, წარმოადგენენ ფაკულტატურ აერობებს. მათ შეუძლიათ ფუნქციონირება როგორც ჟანგბადიან, ისე უჟანგბადო გარემოში. სიბნელეში ისინი იქცევიან როგორც ჰეტეროტროფები. ამრიგად, ბაქტერიული ფოტოსინთეზი სასარგებლო იქნება დაჭუჭყიანებულ და ორგანული და მინერალური ნივთიერებებით მდიდარ წყლებში, მაგრამ მას არ შეუძლია შეცვალოს „ნამდვილი“ ფოტოსინთეზი, რომლის დროსაც გამოიყოფა ჟანგბადი.

ამ უკანასკნელ პერიოდში აღმოჩნდა, რომ უმაღლეს მცენარეებში ნახშირორჟანგის აღდგენა სხვადასხვა ბიოქიმიური გზით ხდება, რომელთაც ეკოლოგიური თვალსაზრისით ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვთ. ცნობილია, რომ მცენარეთა უმეტესობაში ნახშირორჟანგის ფიქსაცია მიმდინარეობს  $\text{C}_3$  - პენტოზოფოსფატური გზით,



სურ. 63.  $C_3$  და  $C_4$  მცენარეების ფოტოსინთეზი განათებულობისა და ტემპერატურის ზრდასთან კავშირში; ოლუმის (1986) მიხედვით

ანუ კალვინის ციკლით; ფოტოსინთეზის ეს გზა მრავალი წლის განმავლობაში ითვლებოდა ერთადერთად. მიმდინარე საუკუნის 60-იან წლებში აღმოაჩინეს, რომ ზოგიერთ მცენარეს ნახშირორჟანგის აღდგენის კიდევ სხვა, კერძოდ,  $C_4$ - დიკარბონულ მჟავათა ციკლის გზა აქვს. ამ მცენარეებს გამტარი კონების (ფოთლის ძარღვებს შორის) შემომფენ უჯრედებში აქვთ მსხვილი ქლოროპლასტები, რომლებიც განსაკუთრებულ ფიზიოლოგიურ როლს ასრულებენ. აღმოჩნდა, რომ მცენარეები დიკარბონულ მჟავათა ციკლით სრულიად

სხვანაირად რეაგირებენ სინათლეზე, ტემპერატურაზე, წყალზე (სურ. 63). ასე მაგალითად,  $C_3$  - მცენარეების ფოტოსინთეზის მაქსიმალური ინტენსიურობა აღინიშნება ზომიერი განათებისა და ტემპერატურის პირობებში, ხოლო ჭარბი განათება და მაღალი ტემპერატურა ამ მცენარეებში თრგუნავენ ფოტოსინთეზს;  $C_4$  - მცენარეები კი შეგუებული არიან ძლიერ განათებასა და მაღალ ტემპერატურას. ასეთ პირობებში მათი პროდუქტიულობა ბევრად აღემატება  $C_3$  - მცენარეების პროდუქტიულობას. გარდა ამისა, პირველი ჯგუფის მცენარეები უფრო ევქიტურად იყენებენ წყალს, ვიდრე მეორე. ასე, მაგალითად, 1 გ მშრალი ნივთიერების შესაქმნელად მათ სჭირდებათ 400 გრამამდე წყალი, ხოლო  $C_3$  - მცენარეებს 400-დან 1000 გრამამდე.  $C_4$  - მცენარეების ფოტოსუნთქვა საგრძნობლად დაბალია, რის გამოც განათების გაზრდით ფოტოსინთეზის პროცესის შედეგად დაგროვებული პროდუქტები არ იხარჯება სუნთქვაზე. აღსანიშნავია, რომ  $C_4$  - მცენარეები ჭარბობენ უდაბნოში, სტეპებში და სხვა თბილი და ტროპიკული კლიმატის პირობებში; ისინი იშვიათად არიან ტყეებში, ჩრდილოეთში, ტენიან მაღალმთიანეთში, კერძოდ, ალპებში, კავკასიაში.

ამ ცოტა ხნის წინ აღმოსენილ იქნა ფოტოსინთეზის კიდევ ერთი საშუალება, რომელიც შეგუებულია უდაბნოს პირობებთან - ე.წ. CAM-მეტაბოლიზმი (შემოკლებული ინგლისური სიტყვები Crasulacean acid metabolism, ანუ ბოტანიკური ოჯახის - მსუქანასებრთა მეჯვური მეტაბოლიზმი). ამ ტიპის მეტაბოლიზმის მქონე მცენარეები უდაბნოს სუკულენტებია, მათ შორის კაქტუსები, რომელთა ბაგეები ცხელი დღის განმავლობაში დახურულია და იღება მხოლოდ გრილ ღამეს. ნახშირორჟანგი, რომელიც შთაინთქმება ბაგეების მიერ, გროვდება ორგანული მეჯვას (აქედან წარმოსდგება სახელწოდება) სახით და ფიქსირდება ნახშირწყლებში მხოლოდ მეორე დღეს. ფოტოსინთეზის ამ გზით დაყოვნება მნიშვნელოვნად ამცირებს წყლის დღიურ დანაკარგს და ამით ინარჩუნებს სუკულენტური მცენარეებისათვის დამახასიათებელ წყლის ბალანსს და მარაგს.

## 2.4.2. პირველადი პროდუქტიულობა სხვადასხვა ეკოსისტემაში

მზის ენერჯიის საერთო რაოდენობა, რომელიც დედამიწაზე აღწევს წელიწადში  $510 \cdot 10^{18}$  კკალ შეადგენს. ამ ენერჯიის დიდი ნაწილი ატმოსფეროს მიერ აირეკლება ან შთაინთქმება წყლის ორთქლით. მცენარეებისათვის მისაწვდომი ენერჯიის საერთო რაოდენობა დედამიწის გეოგრაფიულ განედზეა დამოკიდებული.

ყოველ წელს მწვანე მცენარეების მიერ დედამიწაზე იქმნება

დაახლოებით 100 მლრდ ტ ორგანული ნივთიერება. დროის ამავ  
მონაკვეთში ორგანიზმთა სუნთქვის შედეგად იჟანგება და ნახში-  
რორჟანგად და წყლად გარდაიქმნება დაახლოებით ამავ რაოდენობის  
ცოცხალი ნივთიერება. როგორც ცნობილია, კემბრიულიდან დაწყებულ  
გეოლოგიური ისტორიის ძალიან დიდ მონაკვეთზე (600 მლნ - 1 მლრდ  
წლის წინათ) ორგანული ნივთიერების საკმაოდ დიდი ნაწილი არც  
სუნთქვაზე იხარჯებოდა და არც იხრწნებოდა; ნაწილი ინახებოდა  
ანაერობულ (უჟანგბადო) დანალექებში, ხოლო ზოგიერთ შემთხვევა-  
ში, ხდებოდა ნივთიერების მთლიანი განამარხება. არის მოსაზრე-  
ბა, რომ ორგანული ნივთიერების უფრო ჭარბი სინთეზი (ვიდრე მისი  
ხარჯვა სუნთქვაზე) გახდა ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის შემცირე-  
ბისა და ჟანგბადის დაგროვების ძირითადი მიზეზი. როგორც ცნო-  
ბილია, ამ მოვლენამ განაპირობა სიცოცხლის უმაღლესი ფორმების  
ეკოლუცია და არსებობა. პალეონტოლოგიური გამოკვლევებით დადას-  
ტურებულია დედამიწაზე ორგანული ნივთიერების პროდუქციის გან-  
საკუთრებით დიდი სიჭარბე, დაახლოებით 300 მლნ წლის წინათ,  
რამაც განაპირობა ამ დროის ნალექებში განამარხებული სათბობის  
წარმოქმნა. უკანასკნელი 60 მლნ წლის განმავლობაში შეიქმნა  
ატმოსფეროში ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის სტაბილური მდგომა-  
რეობა, რომელიც გამოწვეულია ბიოტური ბალანსის გაუმჯობესებით,  
ვულკანური აქტიურობის მერყეობით, მთის ძირითადი ქანების გამო-  
ქარვით, დანალექი ქანების წარმოქმნითა და მზის სხივური ენერ-  
გიის ინტენსიური მიწოდებით. ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის რაო-  
დენობის ცვალებადობასთან არის დაკავშირებული კლიმატის გათბობა  
და აცივება. უკანასკნელი 50 წლის განმავლობაში ატმოსფეროს  
შემადგენლობაზე მნიშვნელოვანი ზეგავლენა მოახდინა ადამიანის  
სამეურნეო საქმიანობამ, რამაც საგრძნობლად გაზარდა ატმოსფერო-  
ში ნახშირორჟანგის კონცენტრაცია. ამან კი შექმნა კლიმატის  
გლობალური შეცვლის სერიოზული პრობლემა.

ვიდრე გადავიდოდეთ ცალკეული ეკოსისტემების პროდუქტიულო-  
ბაზე, საჭიროდ მიგვაჩნია აღვნიშნოთ, რომ სუფთა პირველადი  
პროდუქცია ტოლია იმ პროდუქციისა, რომელიც გამოიყენა ბიოტრო-  
ფებმა, მიმატებული მცენარეებიდან ჩამონაცვენი, რომელიც  
საპროტროფების „განკარგულებაში“ გადადის და ფიტომასის ის  
რაოდენობა, რომელიც მცენარეთა ზრდის შედეგად დაგროვდა  
(ფაქტობრივი სუფთა პროდუქცია). გარდა ამისა, არჩევენ სუფთა  
პროდუქციას ეკოსისტემების (ბიოგეოცენოზების) ღონეზეც; ის  
განისახლვრება საერთო პროდუქციის აღრიცხვის გზით და მისი  
ფოტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების სუნთქვაზე დანახარჯით. მყარი  
ფიტოცენოზების სუფთა პროდუქცია შეიძლება იყოს მნიშვნელოვანი,  
ხოლო ბიოგეოცენოზების (ეკოსისტემების) სუფთა პროდუქცია -  
უმნიშვნელო ან ნულთან ახლოც კი, ვინაიდან ფოტოტროფების მიერ

შექმნილი მასა იხარჯება ბიოცენოზში შემაჯავლი ორგანიზმების სუნთქვაზე.

ცნობილია, რომ ყველაზე დაბალი პროდუქტიულობით გამოირჩევიან ღია ზღვები და უდაბნოები ( $0.1 \text{ გ/მ}^2$  დღე-ღამეში); ბალახოვან ქსეროფილურ მცენარეულობას, ღრმა ტბებს, მაღალმთიანეთის ტყეებს უკავიათ მეორე ადგილი ( $0,5 - 3 \text{ გ/მ}^2$  დღე-ღამეში); ტენიანი ტყეების, არცთუ ღრმა ტბების პროდუქტიულობა შედარებით უფრო მაღალია ( $3-10 \text{ გ/მ}^2$  დღე-ღამეში). ყველაზე მაღალ მაჩვენებლებს ( $10-20 \text{ გ/მ}^2$  დღე-ღამეში) აღწევენ ესტუარიები, მარჯნის რიფები, მდინარის პირებზე განვითარებული მცენარეული ფორმაციები. პირველადი პროდუქტიულობა, დამოკიდებულია ძირითად მაღიმიტირებულ ფაქტორებზე - წყლის რაოდენობაზე, საკვებ ნივთიერებებზე, მზის სხივური ენერჯის ინტენსიურობაზე და სხვ. ასე, უდაბნოს ეკოსისტემებში მნიშვნელოვანია წყალი, ღრმა ტბებსა და ზღვებში - სინათლე და საკვები, მარილების რაოდენობა და ა.შ.

35-ე ცხრილში შეჯამებულია მონაცემები მსოფლიოს ეკოსისტემების პირველადი პროდუქტიულობისა და ბიომასის შესახებ.

მიუხედავად იმისა, რომ ხმელეთის ფართობი დედამიწის მხოლოდ  $1/3$ -ს შეადგენს და მისი მნიშვნელოვანი ნაწილი დაფარულია ტუნდრისა და უდაბნოს მცირედ პროდუქტიული მცენარეულობით, ხმელეთის ყოველწლიური საერთო პირველადი პროდუქცია ორჯერსამჯერ უფრო მეტია ოკეანეს პროდუქციაზე. ყველაზე მაღალი პროდუქტიულობით ხასიათდება წვიმიანი ტროპიკული ტყეები. პროდუქტიულობა ტროპიკული ტყეებიდან ზომიერი ზონის, ხოლო შემდეგ ბორეალური ზონის ტყეებისაკენ გადასვლისას, კანონზომიერად მცირდება. კულტივირებული მიწების პროდუქტიულობა კონტინენტების მცენარეულობის პროდუქციის მხოლოდ  $9\%$ -ს შეადგენს.

არქტიკული უდაბნოდან (უკიდურეს ჩრდილოეთით განვითარებული მცენარეულობა), დაწყებული ფართოფოთლოვანი ტყეების ზონამდე პროდუქტიულობა, ისე ბიომასის საერთო მარაგი იზრდება. სამხრეთისაკენ ბალახოვან, ბუჩქოვან და, განსაკუთრებით, უდაბნოს მცენარეულობაზე გადასვლისას ბიომასა და პროდუქტიულობა მცირდება. მცენარეულობის პროდუქცია და მცენარეული ბიომასის საერთო მარაგი განისაზღვრება, პირველ რიგში, ტემპერატურით და მცენარეების წყლით მომარაგებით.

განვიხილოთ მონაცემები საქართველოს მაღალმთიანეთის ბალახოვანი ეკოსისტემების (ბიოგეოცენოზების) მცენარეულობის პროდუქტიულობისა და ბიომასის შესახებ. ყაზბეგის სუბალპურ სარტყელში (1900-2100 მ ზ.დ.) მიწისზედა ორგანული მასის საერთო მარაგი 3-დან 9 ტ/ჰა-მდე აღწევს, ხოლო ბიომასა -  $0,4$ -დან  $4$  ტ/ჰა-მდე. სუბნივალურ სარტყელში დაახლოებით  $20$ -ჯერ

სუფთა პირველადი პროდუქცია და ბიომასა ღვამიწის  
სხვადასხვა ეკოსისტემაში

ტემპერატურული სარტყლები და ბიოკლიმატური ოქტები	ფარ თობი $10^6 \text{კმ}^2$	პირველადი პროდუქცია (მშრალი ნივთიერება)		ბიომასა (მშრალი ნივთიერება)	
		საშუალო	სულ	საშუალო	სულ
		ტ/კა წე- ღიწადში	$10^9 \text{ტ წე-}$ ღიწადში	ტ/კა წე- ღიწადში	$10^9 \text{ტ წე-}$ ღიწადში
პილარული	8.05	1.6	1.33	17.1	13.77
ბორეალური	23.20	6.5	15.17	189.2	439.06
სუბბორეალური:					
ჰუმიდური <sup>1)</sup>	7.39	12.6	9.34	342.0	253.58
სემიარიდული <sup>2)</sup>	8.10	8.2	6.64	20.8	16.85
არიდული	7.04	2.8	1.99	11.7	8.24
ჯამი	22.53	7.9	17.99	123.6	278.67
სუბტროპიკული:					
ჰუმიდური	6.24	25.5	15.92	366.1	228.42
სემიარიდული	8.29	13.8	11.49	98.7	81.90
არიდული	9.73	7.3	7.14	13.9	13.58
ჯამი	24.26	14.2	34.55	133.5	323.90
ტროპიკული:					
ჰუმიდური	26.50	29.2	77.32	440.4	1166.17
სემიარიდული	16.01	14.1	22.59	107.4	171.96
არიდული	12.84	2.0	2.62	7.0	9.01
ჯამი	55.35	18.5	102.53	243.3	1346.1
ნმელეთი (მყინვარების, ტბების, მდინარეების გამოკლებით)	133.4	12.8	171.54	18.1	2402.5
კონტინენტები (მთლიანად)	149.3	11.5	172.54	160.9	2402.54
ოკეანეები	361.0	1.7	60.0	0.005	0.17
პლანეტა (მთლიანად)	510.3	4.5	232.54	47.1	2402.71

1. ჰუმიდური — ტენიანი კლიმატი, რომელშიც ნალექები ჭარბობენ აორთქლებას.

2. სემიარიდული — ჰუმიდურსა და არიდულს შორის გარდამავალი კლიმატი.

3. არიდული — მშრალი კლიმატი, რომელშიც აორთქლება ჭარბობს ნალექებს.

უფრო მცირე მასა გროვდება, ვიდრე სუბალპურში. მკვდარი ორგანული მასის რაოდენობა ამავე რეგიონში 1,4-დან 8,1 ტ/ჰა-მდე აღწევს. მკვდარი მასა ყველაზე დიდი რაოდენობით გროვდება ცივ და ტენიან ჩრდილოეთისა და დასავლეთის ექსპოზიციის კალთებზე წარმოდგენილ ეკოსისტემებში.

პროდუქციის ინტენსივობის მიხედვით სუბალპურ სარტყელში მკაფიოდ გამოიყოფა ორი პერიოდი: აქტიური (გაზაფხულის პერიოდი) და პასიური (ზაფხულის პერიოდი). წლიური ამონაზარდი, ანუ იგივე პროდუქტიულობა 3 ტ/ჰა-ს აღწევს, ხოლო დღიური პროდუქცია უდრის 1.24-3.0 გ/მ<sup>2</sup>. აღსანიშნავია, რომ სუბალპურ სარტყელში ყველაზე მაღალი პროდუქტიულობით ნოტიო ეკოტოპის პირობებში წარმოდგენილი ეკოსისტემები გამოირჩევიან. საგულისხმოა, რომ მცენარეულობის წლიური ჩამონაცვენი თითქმის ტოლია, წლიური ამონაზარდისა. როგორც ზემოთ უკვე იყო აღნიშნული, მცენარეულობის პროდუქციის დახასიათება შესაძლებელია აგრეთვე მასში ენერჯის შემცველობის მიხედვით.

ცნობილია, რომ დედამიწის მცენარეული საფარი ყოველწლიურად აფიქსირებს 687.10<sup>18</sup> კალ მზის სხივურ ენერჯიას, მათ შორის კონტინენტების მცენარეულობა 426.10<sup>18</sup> კალ, ხოლო ოკეანის მცენარეები 261.10<sup>18</sup> კალ. ხმელეთის მცენარეულობის მიერ მზის ენერჯის გამოყენების ხვედრითი წონა შემდეგნაირად ნაწილდება: ტყეების - 65 %, ბუნებრივი ბალახოვანი მცენარეულობის - 14 %, კულტურული ნათესებისა - 9 %. თუ მხედველობაში მივიღებთ, რომ ყოველ წელს ჩვენი პლანეტის ზედაპირამდე 510.10<sup>18</sup> კკალ მზის ენერჯია აღწევს, მაშინ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ მისი მხოლოდ 0,13 % შთაინთქმება მცენარეების მიერ. ხმელეთის მცენარეულობა გამოიყენებს 0,3 %-ს, ხოლო ოკეანის მცენარეები - 0.07 %-ს. ფიტომასის კალორიულობა ცვალებადობს კლიმატთან და მცენარის სახეობასთან კავშირში. საერთოდ, ეს პარამეტრი ზომიერი სარტყლის ტყეებში უფრო მაღალია, ვიდრე ტროპიკებში; ფარულთესლოვან მცენარეებში კი უფრო დაბალი, ვიდრე შიშველთესლოვანებში. მიწისზედა და მიწისქვეშა ორგანოების შესაქმნელად ბალახოვანი მცენარეები ხეებზე უფრო ეკონომიურად ხარჯავენ ენერჯიას.

ტყეებში ენერჯის საერთო მარაგი ძირითადად თავმოყრილია მერქანში. ფოთლებსა და წიწვებში ენერჯის შემცველობა დაბალია.

### 2.4.3. ორგანული ნივთიერების ხრწნა

ბუნებაში ორგანული ნივთიერების ხრწნის ჰეტეროტროფული პროცესი დაახლოებით ათანაბრებს ავტოტროფულ მეტაბოლიზმს. ხრწნა ფართო გაგებით - ეს არის ნებისმიერი ბიოლოგიური დაჟანგ-

ვა, რომელიც ენერგიას იძლევა ამავე დროს ის არის როგორც აბიოტური, ისე ბიოტური პროცესების შედეგი. ხანძრები, რომლებიც ძალიან ხშირია ტყისა და სტეპების ეკოსისტემებში, ორგანული ნივთიერების დაშლის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან ფაქტორს წარმოადგენს. მათი საშუალებით ატმოსფეროს უბრუნდება ნახშირორჟანგის და სხვა გაზების საკმაოდ დიდი რაოდენობა, ხოლო ნიადაგს — მინერალური ნივთიერებები. ორგანული ნარჩენების მექანიკური დანაწევრება ხდება გაყინვისა და გაღვლივის პროცესების და გამდინარე წყლის ძალის ზემოქმედების შედეგად, მაგრამ ორგანული ნივთიერებების საბოლოო დაშლა ხორციელდება ჰეტეროტროფული მიკროორგანიზმების, ან საპროფაგების მეშვეობით. ეს პროცესი თავისთავად წარმოადგენს ბაქტერიებისა და სოკოების მიერ საკვების მოპოვების შედეგს და აუცილებელია სიცოცხლისათვის. მისი შეწყვეტა გამოიწვევდა ყველა ბიოგენური ელემენტის მკვდარ ნარჩენებში დარჩენას და სიცოცხლის გაგრძელება შეუძლებელი იქნებოდა. ბაქტერიულ უჯრედებში და სოკოს მიცელიუმში არიან ფერმენტთა ჯგუფები, რომლებიც ხელს უწყობენ ხრწნის პროცესის დროს სპეციფიკური ქიმიური რეაქციების მსვლელობას. ეს ფერმენტები გამოიყოფა მკვდარ ნივთიერებაში, რომლის ხრწნის ზოგიერთი პროდუქტი გამხრწნელი ორგანიზმების მიერ გამოიყენება საკვებად, ხოლო ნაწილი რჩება გარემოში. აღსანიშნავია, რომ საპროტროფის არც ერთ სახეობას არ შეუძლია მკვდარი ნარჩენების სრული გახრწნა. მაგრამ, როგორც წესი, დამშლულების კომპლექსი ბიოსფეროში შედგება მრავალრიცხოვანი სახეობებისაგან, რომლებიც აწარმოებენ სრულ დაშლას. მცენარისა და ცხოველის სხვადასხვა ნაწილები სხვადასხვა სისწრაფით იშლება. მაგალითად, ცხიმები, შაქრები და ცილები იხრწნება სწრაფად, მაგრამ მცენარეული უჯრედისი (ცელულოზა), მერქნის ლიგნინი, ქიტინი, თმა და ძვალი ძალიან ნელა იშლება.

გახრწნის მიხედვით ყველაზე მყარ პროდუქტს წარმოადგენს ჰუმუსი. ჰუმუსი მუქი ფერის, ხშირად მოყვითალო-ყავისფერი ამორფული ან კოლოიდური ნივთიერებაა, გაურკვეველი ქიმიური შემადგენლობით. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ეს ნივთიერება ყველა ეკოსისტემის აუცილებელი კომპონენტია. მისი გახრწნის სამი სტადია გამოიყოფა: 1. დეტრიტის დანაწევრება ფიზიკური და ბიოლოგიური ზემოქმედების შედეგად, რასაც თანხდევს ხსნადი ორგანული ნივთიერების განთავისუფლება; 2. ჰუმუსის შედარებით სწრაფი წარმოქმნა და საპროტროფების მიერ ხსნადი ორგანული ნივთიერებების განთავისუფლება; 3. ჰუმუსის შედარებით ნელი მინერალიზაცია.

გახრწნის ძირითად ფუნქციად ყოველთვის ითვლებოდა ორგანული ნივთიერების მინერალიზაცია. მაგრამ, როგორც ოდუმბი

აღნიშნავს, ამ უკანასკნელ დროს მას მეორე ფუნქციასაც მიაწერენ. კერძოდ, გახრწნის დროს გამოყოფილ ორგანულ ნივთიერებებს შეუძლიათ ძლიერ იმოქმედონ ეკოსისტემის სხვა ორგანიზმების ზრდაზე.

ამრიგად, ორგანული ნივთიერებების გახრწნა წარმოადგენს საკმაოდ ხანგრძლივ და რთულ პროცესს, რომელიც აკონტროლებს ეკოსისტემის რამდენიმე მნიშვნელოვან ფუნქციას. როგორც ოდუმი აღნიშნავს, ამ პროცესის შედეგად: 1. ნივთიერებათა წრებრუნვას უზრუნველბიან კვების ელემენტები, რომლებიც მკვდარ ორგანულ ნივთიერებაში არიან; 2. წარმოიქმნიან ხელატური (ნივთიერება, რომელიც მეტალთან ერთად წარმოქმნის კომპლექსურ მარილს) კომპლექსები კვების ელემენტებით; 3. მიკროორგანიზმების მეშვეობით კვების ელემენტები და ენერჯია ბრუნდება ეკოსისტემაში; 4. დეტრიტულ კვების ჯაჭვში ორგანიზმების თანამიმდევრობით რიგისათვის წარმოიქმნება საკვები; 5. წარმოიქმნიან მეორადი მეტაბოლიტები, რომელთაც აქვთ მაინჰიბირებელი, მასტიმულირებელი და ხშირად რეგულაციური მოქმედება; 6. გარდაიქმნიან დედამიწის ზედაპირის ინერტული ნივთიერებები, რის შედეგადაც წარმოიქმნება ისეთი უნიკალური ბუნებრივი სხეული, როგორიცაა ნიადაგი და 7. რეგულირდება ატმოსფეროს შემადგენლობა, რაც ხელს უწყობს ისეთი მსხვილი აერობების სიცოცხლეს, როგორც ჩვენ ვართ თავად.

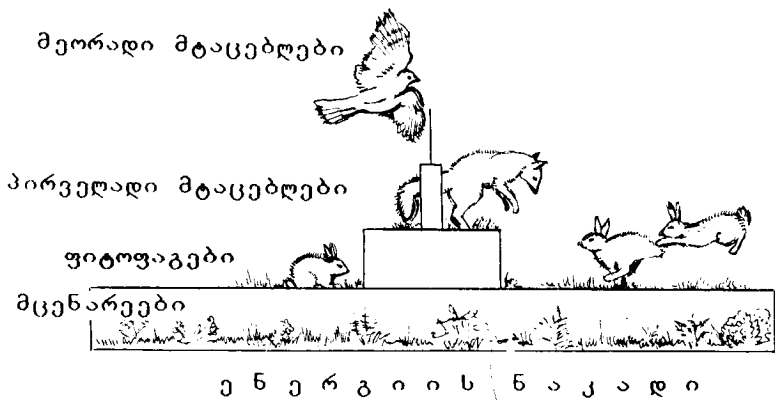
მოკლედ შევჩერდეთ ყაზბეგის მაღალმთიანეთში ჩვენ მიერ ჩატარებულ დაკვირვებებზე. ალპურ სარტყელში, კავკასიონზე ერთ-ერთ ფართოდ გავრცელებულ ისლიან ეკოსისტემაში, შესწავლილ იქნა ფიტომასის დაშლის (გახრწნის) თავისებურებანი. აღმოჩნდა, რომ პირველი შვიდი დღის განმავლობაში გაიხრწნა ფიტომასის 5.9 %, მაშინ, როდესაც მომდევნო 40 დღეში — მხოლოდ 8.1 %, რაც შეადგენს პირველ შვიდ დღეს, დღე-ღამის განმავლობაში დაშლის (გახრწნის) საშუალოდ 0.8 %-ს, ხოლო ორმოცი დღის განმავლობაში — 0.2 %-ს. აღსანიშნავია, რომ ბიომასის გახრწნის სისწრაფე ორჯერ უფრო მეტია, ვიდრე დეტრიტისა (მკვდარი, ჩამოცვნილი მასის). გახრწნის სისწრაფე ექსპოზიციის დროის გაზრდით თანდათან კლებულობს. შესწავლილი ეკოსისტემის ფიტომასის (ბიომასა და დეტრიტი ერთად) გახრწნის სისწრაფე უდრის 30 მგ.გ<sup>-1</sup> დღე-ღამეში, რაც ტიროლის ალპების (ავსტრია) მსგავს ეკოსისტემაში ჩატარებული გამოკვლევების შედეგებს უახლოვდება.

#### 2.4.4. პროდუქტიულობის და ბიომასის პირამიდები

მეტაბოლიზმის პროცესის შედეგად მიღებული ენერჯიის რაოდენობა ყოველ მომდევნო ტროფულ დონეზე მცირდება. მწვანე მცენარე-

ები, პირველადი პროდუცენტები, წარმოქმნიან ყველაზე უფრო პროდუქტიულ ტროფულ დონეს; ნაკლებ პროდუქტიულები არიან მცენარის მჭამელი ცხოველები, კიდევ უფრო ნაკლებ — ხორცის მჭამელი ცხოველები. ყოველი ტროფული დონის პროდუქტიულობა იზღუდება მის წინა დონის პროდუქტიულობით. ვინაიდან მცენარეები და ცხოველები ენერჯის ნაწილს თავისი არსებობის შესანარჩუნებლად ხარჯავენ, ამიტომ სულ უფრო და უფრო მცირე ენერჯია გადაეცემა თითოეულ მის ზემოთ მდგომ ტროფულ დონეს. ცნობილია, რომ მცენარის მიერ ასი-მილიარებული სინათლის ენერჯის 30 %-დან 70 %-მდე გამოიყენება თვითონ მცენარის მიერ სიცოცხლის შესანარჩუნებლად და ბიოსინთეზის პროცესებისათვის. მცენარის მჭამელი და ხორცის მჭამელი ცხოველები უფრო აქტიურ ცხოვრებას ეწევიან, ვიდრე მცენარეები და მცენარეების მიერ ასიმილირებული ენერჯის კიდევ უფრო მეტ რაოდენობას ხარჯავენ. ამის შედეგად, თითოეული ტროფული დონის პროდუქტიულობა შეადგენს წინა დონის მხოლოდ 5-20 %-ს. ენერჯის შედარებით რაოდენობას, რომელიც ერთი ტროფული დონიდან მეორეს გადაეცემა, ბიოცენოზის ეკოლოგიური ეფექტურობა, ანუ კვებითი ჯაჭვის ეფექტურობა ეწოდება.

რიკლეფსს მოჰყავს ეკოლოგიური პირამიდა (სურ. 64), რომელიც გამოხატავს სუფთა პროდუქტიულობას ეკოსისტემის თითოეულ ტროფულ დონეზე. სურათზე ეკოსისტემის თითოეული ტროფული დონე წარმოდგენილია ბლოკის სახით, რომლის სიდიდე ამ დონის პროდუქტიულობას



სურ. 64. ეკოლოგიური პირამიდა, რომელიც ასახავს ტროფულ დონეზე ეკოსისტემის პროდუქტიულობას; რიკლეფსის (1979) მიხედვით

შეესატყვისება, ხოლო შემდეგ ეს ბლოკები, დაწყებული პირველადი პროდუცენტებიდან, ერთმანეთზეა დაწოილი. საბოლოოდ გამოხატულია ეკოსისტემისათვის დამახასიათებელი პირამიდა. ამ პირამიდის სტრუქტურა მერყეობს ცენოზიდან ცენოზისაკენ მისი ტროფული დონეების ეკოლოგიურ ეფექტურობასთან დაკავშირებით. წარმოდგენილ სურათზე ეს ეკოლოგიური ეფექტურობა შეადგენს 20,15 და 10 %-ს. მცენარის მჭამელი ცხოველების (ფიტოფაგების) პროდუქტიულობა შეადგენს მცენარეების პროდუქციის 20 %-ს; პირველი რიგის ხორცის მჭამელების პროდუქცია შეადგენს ფიტოფაგების პროდუქციის 15 %-ს და მცენარეების პროდუქციის მხოლოდ 3 %-ს; მეორე რიგის ხორცის მჭამელების პროდუქცია უდრის მცენარეების პროდუქციის მხოლოდ 0,3 %-ს. ეს მონაცემები ალბათ ბუნებრივ ეკოსისტემების მონაცემებთან შედარებით საგრძნობლად მაღალია. მაგრამ ეს პირამიდა გვიჩვენებს ტროფული დონის მატებასთან ერთად გამოსაყენებლად მისაწვდომი ენერჯის შემცირებას, რაც ჩვეულებრივი მოვლენაა ყველა ცენოზში და, მასთან ერთად, ყველა ეკოსისტემაში.

აღსანიშნავია, რომ ენერჯის რაოდენობის შემცირებას თან ახლავს თითოეულ ტროფულ დონეზე ინდივიდების ბიომასისა და რიცხოვნობის შემცირება. ხმელეთის უმეტესი ეკოსისტემების ბიომასის პირამიდა პროდუქტიულობის პირამიდის მსგავსია. ნებისმიერი მდელის ყველა სწორფრთიანისა და ჩლიქოსნის წონა ბევრად უფრო მცირე იქნება, ვიდრე მცენარეებისა, რომლითაც ისინი იკვებებიან; თავის მხრივ, ამ მცენარის მჭამელი ცხოველების წონა უფრო მეტი იქნება, ვიდრე ფრინველებისა და კატისებრთა წონა, რომლებიც პირველი ხორცის მჭამელების დონეს შეადგენენ, ხოლო ეს უკანასკნელნი უფრო მეტი წონისანი იქნებიან, ვიდრე მტაცებლები, რომლებიც ამ ხორცის მჭამელებით იკვებებიან. ერთი ლომი იწონის საკმაოდ ბევრს, მაგრამ ლომები იმდენად იშვიათნი არიან, რომ მათი წონა გამოხატული გრამებში 1 მ<sup>2</sup>-ზე უმნიშვნელო აღმოჩნდება.

წყლის ეკოსისტემებში, სადაც პლანქტონური დაჯგუფებებია წარმოდგენილი, ზემოთ მოყვანილი ბიომასის პირამიდა შებრუნებულია. წყალმცენარეები უფრო პროდუქტიულები უნდა იყვნენ, ვიდრე უწვრილესი ცხოველები, რომლებიც ამ წყალმცენარეებით იკვებებიან. მაგრამ ფიტოპლანქტონი ზოგჯერ ისეთი სისწრაფით გამოიყენება, რომ მისი რაოდენობა მცენარის მჭამელი ზოოპლანქტონის აქტიურობის გამო, ძალიან დაბალ დონეზეა, ინტენსიური გამოჭამა ამცირებს ფიტოპლანქტონს, მაგრამ წყალმცენარეების (ფიტოპლანქტონის) პროდუქტიულობა იმდენად მაღალია, რომ ოპტიმალურ პირობებში მათ შეუძლიათ გამოკვებონ ის მცენარის მჭამელი ცხოველები, რომელთა ბიომასაც აჭარბებს მათ ბიომასას.

რაოდენობის პირამიდა უფრო ნაკლებ მდგრადია, ვიდრე ბიომასის პირამიდა. პათოგენური მიკროორგანიზმები, კოლოები, ჭიანჭველები და სხვ. უფრო მრავალრიცხოვანნი არიან, ვიდრე ორგანიზმები, რომლებითაც ისინი იკვებებიან.

#### 2.4.5. ეკოსისტემების მაგალითები

ეკოსისტემებს ყოფენ სამ ძირითად ტიპად: 1. მიკროეკოსისტემები—გადაჭრილი ხე, აქვარიუმი და სხვ.; 2. მეზოეკოსისტემები—ტყე, ტბა და სხვ.; 3. მაკროეკოსისტემები—ოკეანე. განვიხილოთ ზოგი მათგანი.

მიკროეკოსისტემების ერთ-ერთ მაგალითს წარმოადგენს გადაჭრილი ხე თავის ამონაყართ (ყლორტებით). ის დამოუკიდებელი ეკოსისტემაა იმიტომ, რომ მას აქვს მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი ავტოტროფული და ჰეტეროტროფული კომპონენტები და მათთან დაკავშირებული აბიოგენური გარემო. ავტოტროფებს წარმოადგენენ ყლორტები და ხეზე დასახლებული ხავსები და ლიქენები, რომლებიც აწარმოებენ ფოტოსინთეზს და ჰქმნიან ორგანულ ნივთიერებას. ამ ორგანული ნივთიერებით იკვებებიან ფიტოფაგები, რომლებიც მჭიდრო კონტაქტში იმყოფებიან გადაჭრილ ხესთან. გარდა ამისა, მასზე სახლდებიან სოკოები, საპროფიტები, მრავალი სხვადასხვა მწერი და სხვ. მიმდინარეობს სხვადასხვა საპროფიტული ორგანიზმების მიერ ხის მკვდარი ნაწილების დაშლა, რის შედეგადაც თავისუფლდება ნახშირორჟანგი, რომელიც ხმარდება ყლორტებისა და ხავსის მიერ წარმოებულ ფოტოსინთეზის პროცესს. ძირითადად ღამის საათებში მიმდინარეობს სუნთქვის პროცესი, რაც ხელს უწყობს ენერჯის განთავისუფლებას.

აქვარიუმიც ზოგიერთი ეკოლოგის თვალსაზრისით მიკროეკოსისტემაა, რადგან აქ წარმოადგენილია ყველა ის ძირითადი კომპონენტი, რომელიც ერთმანეთთან მჭიდრო ფუნქციურ დამოკიდებულებაში იმყოფება. ძირითადი არაცოცხალი გარემოა წყალი; ენერჯის წყაროს წარმოადგენს ოთახის ან ხელოვნური განათება, რომელიც განაპირობებს თევზების არსებობას აქვარიუმში. ჟანგბადით მომარაგება ხდება, ძირითადად, წყლის მცენარეებით ან წყალმცენარეებით, რომელთაც აქტიური ფოტოსინთეზის უნარი აქვთ. ფოტოსინთეზისათვის საჭირო ნახშირორჟანგი გამოიყოფა უმთავრესად თევზების ცხოველქმედებისა და მცენარეების სუნთქვის შედეგად. ზოგი მეცნიერი, მაგალითად, ოდუმი თვლის, რომ, რადგანაც აქვარიუმში არ არსებობს „წონასწორობა“, იმიტომ ის ეკოსისტემად არ ჩაითვლება.

მიკროეკოსისტემების ანუ მიკროკოსმების მაგალითად ოდუშს

მოაქვს ბოთლში ან სხვა ჭურჭელში მოწყობილი ავტონომიური სამყარო. მისი აზრით, ასეთმა მოდელმა შეიძლება შექმნას წარმოდგენა სხვადასხვა ეკოსისტემის ბუნებაზე.

მეზოეკოსისტემების ტიპური მაგალითია ტბა. ტბის ენერჯის წყაროს წარმოადგენს მზის სინათლე. წყალში სხივების გავლისას მათი ერთი ნაწილი შთაინთქმება პლანქტონის მიერ და ფოტოსინთეზის პროცესში გამოიყენება; სინათლის დანარჩენ ნაწილს შთანთქავს წყალი. ამრიგად, სიღრმის მატებასთან ერთად განათება მცირდება. ღრმა ტბებში არსებობს ე.წ. კომპენსაციური დონე ანუ სიღრმე, რომელშიც იმდენი სინათლე აღწევს, რამდენიც საჭიროა მწვანე მცენარეების მინიმალური არსებობისათვის.

სიღრმე, რომელშიც კომპენსაციური დონე იმყოფება, დამოკიდებულია წყლის გამჭვირვალობაზე. ამ სიღრმის ზემოთ მცენარეები გამოყოფენ უფრო მეტ ჟანგბადს, ვიდრე იყენებენ. ეს ზედმეტი ჟანგბადი კი შეუძლიათ მოიხმარონ სხვა ორგანიზმებმა. ამ სიღრმის ქვემოთ ფოტოსინთეზს არ შეუძლია უზრუნველყოს სუნთქვა, ამიტომ ორგანიზმებისათვის მისაწვდომია მხოლოდ ის ჟანგბადი, რომელიც შემოდის წყალთან ერთად ტბის ზედა ფენებიდან. ფესვიანი წყლის მცენარეები, როგორცაა წყლის შროშანები და ლელი, იზრდებიან ტბის წყალმარჩხ ადგილებზე, ამ მცენარეთა შორის თავშესაფარსა და საკვებს პოულობენ თევზები, თავკომბალები, მწერები, მოლუსკები, ჭიები. ტბის ზედაპირზე ვხვდებით თავისუფლადმცურავ მცენარეებს, რომელთაც აუცილებლად სჭირდებათ სინათლე და ცხოველებს, რომელთაც ჭარბი ჟანგბადის გარეშე არსებობა არ შეუძლიათ.

დიდ სიღრმეში, სადაც ჟანგბადი ნაკლებადაა, ხოლო ფოტოსინთეზისათვის საჭირო სინათლე არ არის საკმარისი, ენერჯის ძირითად ნაკადს წარმოადგენენ მკვდარი მცენარეები და ცხოველები, რომლებიც ჩამოეშვებიან ზემოდან. ორგანიზმები — რედუცენტები (გამხრწნელები), აგრეთვე თევზები და უხერხემლოები, რომელთაც შეუძლიათ მცირე ჟანგბადიან გარემოში არსებობა, იკვებებიან ამ ნარჩენებით და ერთმანეთით.

როგორც ადრე იყო აღნიშნული, პროდუქტიულობის მიხედვით ტბები შეიძლება დაიყოს ორ ჯგუფად: ევტროფული — შედარებით წყალმარჩხი, ორგანული და მინერალური ნივთიერებებით მდიდარი და ჟანგბადით ღარიბი და ოლიგოტროფული — შედარებით ღრმა გამჭვირვალე ტბები, რომლებიც ღარიბია საკვები ნივთიერებებით, მაგრამ მდიდარია ჟანგბადით. სრულიად ბუნებრივ მოვლენად უნდა ჩაითვალოს ასეთი ტბის თანდათანობით ამოვსება მკვდარი ორგანული ნივთიერებით და საბოლოოდ მისი ეუტროფიზაცია. იმ შემთხვევაში, თუ ოლიგოტროფული ტბა ღრმაა, ეს პროცესი შეიძლება მიმდინარეობდეს მილიონი წლების განმავლობაში.

ქალაქს იხილავენ როგორც ჰეტეროტროფულ ეკოსისტემას და თვლიან, რომ ის არასრულწევრიანი ეკოსისტემაა, რომელიც ენერჯის, საკვებს, ბოჭკოვან მასალას (ცელულოზას), წყალს და სხვა ნივთიერებებს იღებს იმ დიდი ფართობებიდან, რომელიც მას გარშემო აკრავს. ქალაქი ბუნებრივი ჰეტეროტროფული ეკოსისტემისაგან განსხვავდება შემდეგი ნიშნებით: 1. ფართობის ერთეულზე მეტაბოლიზმის ბევრად უფრო მაღალი ინტენსივობით, რაც მოითხოვს კონცენტრირებული ენერჯის უფრო დიდი ნაკადის შემოსვლას გარედან (ეს ენერჯია ძირითადად შემოდის სათბობის სახით); 2. ნივთიერების გარედან შემოტანის დიდი მოსახონილებით (მაგალითად, ვაჭრობისა და წარმოებისათვის მეტალების შემოტანა). აქ მხედველობაში არ არის მიღებული ის მეტალები, რომლებიც საჭიროა სიცოცხლის არსებობისათვის. 3. უფრო მომუხამველი ნარჩენებით, რომელთა დიდი ნაწილი სინთეზური ნაერთებია და უფრო ტოქსიკური, ვიდრე ბუნებრივი ნედლეული.

ამჟამად ქალაქების უმეტესობას გარს აკრავს „მწვანე სარტყელი“, მაგრამ ამ მწვანე კომპონენტის ორგანულ პროდუქციას არ შეუძლია მნიშვნელოვნად იმოქმედოს ქალაქის ტრანსპორტის, ქარხნებისა და მოსახლეობის მომარაგებაზე. საკვების, საწვავის, ელექტროდენისა და წყლის უზარმაზარი რაოდენობით შემოტანის გარეშე ქალაქის მექანიზმები შეწყვეტდნენ მუშაობას; ხალხი ან შიმშილით დაიღუპებოდა, ან ქალაქიდან გავიდოდა. რა თქმა უნდა, ქალაქის მიმდებარე ტყეებს, მდელოებსა და პარკებს უდიდესი ესთეტიკური და რეკრეაციული მნიშვნელობა აქვთ; ისინი ამცირებენ ქალაქში ტემპერატურის რყევას, ხმაურსა და დაჭუჭყიანებას, ხელს უწყობენ მაგალობელი ფრინველისა და სხვა ცხოველების ადგილსამყოფელობის ჩამოყალიბებას.

ცნობილია, რომ ქალაქის ერთი ჰექტარი 1000-ჯერ უფრო მეტ ენერჯიას იყენებს, ვიდრე იგივე ფართობი სოფლებში. ქალაქის ფუნქციონირების შედეგად წარმოქმნილი სითბო, მტვერი და სხვა დამანაგვიანებელი ნივთიერებები მნიშვნელოვნად ცვლიან ქალაქების კლიმატს. როგორც ცნობილია, ქალაქებში უფრო თბილა, მომატებულია დრუბლიანობა, ნაკლებია მზის სინათლე, მეტია ნისლი, ვიდრე სოფლებსა და მის მიდამოებში.

ოდუმის გამოთქმით, თანამედროვე ქალაქი — თავისი შემოგარენის (სოფლის) პარაზიტია. ქალაქი არ აწარმოებს, ან თითქმის არ აწარმოებს საკვებს ან სხვა ორგანულ ნივთიერებებს, არ ასუფთავებს ჰაერს, არ აბრუნებს, ან თითქმის არ აბრუნებს წრებრუნვაში წყალსა თუ არაორგანულ ნივთიერებებს. მეორე მხრივ, ის იმყოფება სიმბიოზურ დამოკიდებულებაში მის გარემომცველ ადგილთან, ვინაიდან ქალაქი აწარმოებს და ქალაქიდან გადის საქონელი, ფული, კულტურული ღირებულებები და სხვ. ქალაქი,

თავის მხრივ, იღებს საქონელს და აქვს მომსახურების სფერო.

ქალაქი ეკოსისტემად შეიძლება ჩაითვალოს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მხედველობაში მივიღებთ მის ფართო გარემოს ენერჯისა და ნივთიერებების როგორც გასვლით, ისე შემოსვლით.

ქალაქს, როგორც ეკოსისტემას, და ამ საკითხის ირგვლივ არსებულ ლიტერატურას უფრო ფართოდ შეიძლება გაეცნოთ ოდუმის (1986) წიგნში.

ნათესი მინდორიც წარმოადგენს ეკოსისტემას — აგროეკოსისტემას. აქ კარგად არის გამოხატული ორგანიზმების ერთმანეთთან და გარემოსთან დამოკიდებულება. აგროეკოსისტემები უფრო მარტივად არიან ორგანიზებული, ვიდრე ბუნებრივი ეკოსისტემები. ისინი, ბუნებრივი ეკოსისტემებისაგან განსხვავებით, დამატებით ენერჯიას იღებენ ადამიანის „მუშაობის“ და ცხოველების, სასუქების, პესტიციდების, სარწყავი წყლის, მანქანების მუშაობის სახით. აგროეკოსისტემებში ორგანიზმების მრავალფეროვნება ძლიერ შემცირებულია. გაბატონებული სახეობების სელექცია ხელოვნური და არაბუნებრივი გადარჩევის გზით წარიმართება.

აგროეკოსისტემები ისეა ორგანიზებული, რომ საკვები პროდუქტების მისაღებად რაც შეიძლება უხვად იქნეს გამოყენებული მზის ან სხვა ენერჯია. აგროეკოსისტემებს უჭირავთ ხმელეთის 10 %.

## თ ა ვ ი 3. ბიოსფერო

### 3.1. ბიოსფერო

ბიოსფერო ბიოგეოცენოზების ანუ ეკოსისტემების ერთობლიობაა. იგი წარმოადგენს დედამიწის ზედაპირის გარეგან გარსს, რომელიც მას კოსმოსური გარემოსაგან მიჯნავს.

მეცნიერული შეხედულება ბიოსფეროს შესახებ პირველად 1875\* წელს განავითარა ავსტრიელმა გეოლოგმა ზიუსმა. ბიოსფეროს ის განიხილავდა, როგორც სიცოცხლით მოცულ დედამიწის ქერქის განსაკუთრებულ გარსს.

1926 წელს გამოჩენილმა რუსმა მეცნიერმა ვერნადსკიმ ეკოლოგიური თვალსაზრისით განიხილა ბიოსფეროს შესახებ მოძღვრების ძირითადი დებულებები. მისი განმარტებით, ბიოსფერო — ეს არის დედამიწის არა მხოლოდ დღევანდელი ცოცხალი ორგანიზმებით დასახლებული გარეგანი გარსი, არამედ ლითოსფეროს (გამოფიტვის ქერქი) ის ნაწილიც, რომელიც წარსულში დასახლებული იყო უძველ-

\*

ტერმინი „ბიოსფერო“ პირველად გამოიყენა ლამარკმა

სი ორგანიზმებით. ზოგიერთი მკვლევარი მიზანშეწონილად თვლის განასხვავოს მასში ნოოსფერო და პალეობიოსფერო. თვლიან აგრეთვე, რომ თანამედროვე ბიოსფეროს ფარგლებში უნდა გამოიყოს ფოტოტროფოსფერო და გეოსფერო, რომელიც შეიცავს მხოლოდ ფოტოსინთეზის უნარს მოკლებულ ორგანიზმებს (ჰეტეროტროფები, მცენარეთა ფესვები, გამერქნებული ღეროები და სხვ.). ასეთ გეოსფეროს (ან გეოსფეროს ნაწილებს) უნდა მიეკუთვნოს: ატმოსფეროს ის ნაწილი, რომელიც ბიოგეოცენოზის (ეკოსისტემის) ზევითაა წარმოდგენილი; ზღვისა და ოკეანის ღრმა ფენები და გამოფიტვის ქერქისა და ნავთობის დაგროვების შრეები, სადაც ბაქტერიები სახლობენ. ეს სისტემები განხილული უნდა იყოს, როგორც ეკოსისტემები და არა როგორც ბიოგეოცენოზები.

არსებობს ბიოსფეროს ცნების ოდნავ განსხვავებული ინტერპრეტაცია, კერძოდ, რომ ბიოსფერო — ესაა პლანეტის ნაწილი, რომელიც დასახლებულია ცოცხალი ორგანიზმების ერთობლიობით და რომელშიც მუდმივი სიცოცხლეა შესაძლებელი. ამ განმარტებას ასე აზუსტებენ: დედამიწის ზედაპირი ყველგან ერთნაირად ხელსაყრელი არ არის ცოცხალი ორგანიზმებისათვის. უკიდურეს პოლარულ სარტყლებსა და მთების დიდ სიმაღლეებზე, ან ღრმა წყლებში მცენარეებს და ცხოველებს არსებობა არ შეუძლიათ. იქ მხოლოდ ბაქტერიები და სოკოების სპორები არსებობენ. ზოგიერთი ხერხემლიანი ცხოველი (მაგალითად, გადამფრენი ფრინველები) აქ მხოლოდ შემთხვევით შეიძლება მოხვდეს. ასეთ გარდამავალ ზონებს პარაბიოსფეროებს უწოდებენ.

არის ასეთი განმარტებაც: ბიოსფერო არის ჰეტეროგენული ეკოლოგიური სისტემა, რომელიც მოიცავს ცოცხალ სამყაროს და მის სიცოცხლის კვრას. ამისი ილუსტრაცია მოცემულია 65-ე სურათზე.

ბუნებრივი ფიზიკური პირობების მიხედვით ბიოსფეროს ყოფენ სამად:

1. ლითოსფერო (ვიწრო გაგებით) — დედამიწის ზედაპირის ყველაზე ზედა ფენებით შემოსაზღვრული გარემო; ეს არის მატერიკების მკვრივი ზედაპირი.

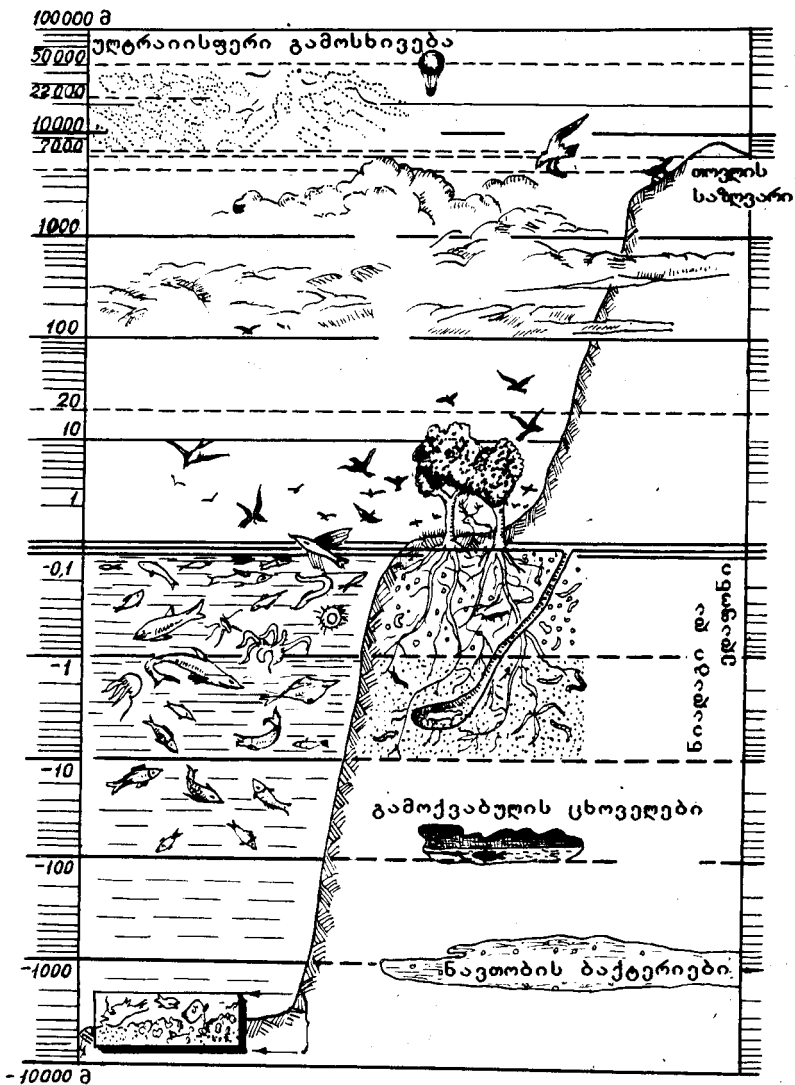
2. ჰიდროსფერო — დედამიწის წყლის გარსი, რომლის მთავარ შემადგენელ ნაწილს წარმოადგენს მსოფლიო ოკეანე; მას პლანეტის ზედაპირის 7/10 უკავია.

3. ატმოსფერო — ჰაერის ფენა, რომელიც წარმოადგენს ჩვენი პლანეტის პერიფერიულ გარსს და ეკვრის პირველ ორ გარემოს.

ბიოსფეროს მრავალრიცხოვანი მახასიათებლებიდან ორს გამოყოფენ:

1. წყალს, რომელიც ყველგან და ყოველთვის თხევად მდგომარეობაშია.

2. მზის რადიაციას, რომელიც განუწყვეტლივ აღწევს ბიოსფე-



სურ.65. სიცოცხლის სივრცობრივი განაწილება ბიოსფეროში;  
 B.Stugren-ის (1972) მიხედვით

როში და ენერჯის ერთადერთ წყაროს წარმოადგენს.

ამ ეკზოგენური ენერჯის წყალობით მცენარეები და, არაპირ-დაპირი გზით, ცხოველებიც, ყველა ორგანულ ნივთიერებას გამოიმუშავებენ, რომელიც აუცილებელია ქიმიური, მექანიკური, ოსმოსური და სხვა ენერჯების მისაღებად, ზრდის, აღწარმოებისა და ფუნქციონალური ურთიერთობებისათვის. ატმოსფეროსთან შედარებით ბიოსფერო თხელი ფენაა. მისი ზედა საზღვარი 10-12 კმ-ს აღწევს, ხოლო ქვედა — 2-3 კმ-ს.

პლანეტის თანამედროვე სახე ცოცხალი არსებების ცხოველყოფილობის შედეგს წარმოადგენს, რაც 3 მლრდ წლის წინათ დაიწყო. ორგანიზმებისა და გარემოს მინერალური ელემენტების განუწყვეტელი ურთიერთქმედების შედეგად მთელი ამ ხანგრძლივი გეოლოგიური ისტორიის მანძილზე ლითოსფერომ, ჰიდროსფერომ და ატმოსფერომ თანამედროვე იერი მიიღო.

როგორც წინა თავებში იყო აღნიშნული, თანამედროვე პირობებში დაგროვილი ორგანულ-მინერალური დანალექები, ანუ ბიოგენური მასა, ცოცხალი ორგანიზმების ცხოველმოქმედების შედეგია.

თანამედროვე ატმოსფეროს შემადგენლობა მკვეთრად განსხვავდება წარსულში არსებული ატმოსფეროს შემადგენლობისაგან. პირველადი ატმოსფერო თითქმის არ შეიცავდა ჟანგბადს, მდიდარი იყო ნახშირორჟანგით, მეთანითა და აზოტის სხვადასხვა ნაერთებით. ავტოტროფული ბაქტერიებისა და, განსაკუთრებით კი, ქლოროფილის შემცველ მცენარეთა ფოტოსინთეზური აქტივობის შედეგად ნახშირორჟანგი ორგანულ ნივთიერებად გარდაიქმნა. ამის შემდეგ, დღევანდლამდე შემადგენლობა თანდათან იცვლებოდა. ატმოსფეროს ჩამოყალიბება დაიწყო 2 მლრდ წლის წინათ, როდესაც მოხდა პირველი ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ორგანიზმებისა და აზოტის მაფიქსირებლების დიფერენცირება. ეს პროცესი ვითარდებოდა მანამ, ვიდრე 0,5 მლრდ წლის შემდეგ არ გაჩნდნენ ეუკარიოტები. ამის შედეგად დაიწყო ჟანგბადის უფრო დიდი რაოდენობით გამოყოფა ატმოსფეროში და, ამასთან ერთად, მისი ნახშირორჟანგით გაღარიბება.

ფიქრობენ, რომ 1 მლრდ წლის წინათ ატმოსფერო შეიცავდა თანამედროვე ჟანგბადის რაოდენობის მხოლოდ 1 %-ს. ამ დროს დიდ როლს ასრულებდა ფიტოპლანქტონის ფოტოსინთეზური აქტიურობაც. ფოტოსინთეზის ინტენსივობის გაზრდასთანაა დაკავშირებული ატმოსფერული ოზონის წარმოქმნა. მისი რაოდენობა ამ პერიოდში უკვე საკმარისი აღმოჩნდა იმისათვის, რომ ულტრაიისფერი სხივების ჭარბი რაოდენობის უარყოფითი ზემოქმედება შეეჩერებინა. ამ საინტერესო ფენომენმა კი ხელი შეუწყო ორგანულ სამყაროს განვითარებას ჯერ წყლის ზედაპირის ზედა ფენაში, ხოლო შემდეგ კი ხმელეთზე.

### 3.2. ბიოგეოქიმიური ციკლები

ბიოსფეროს ერთ-ერთ უმნიშვნელოვანეს ფუნქციას წარმოადგენს ქიმიური ელემენტების, მათ შორის ბიოელემენტების (ციტოპლაზმის ყველა ძირითადი ელემენტის) ბრუნვა გარემოდან ორგანიზმში და ორგანიზმიდან კვლავ გარემოში. ასეთი წრებრუნვა ნახევრადდახურულ გზას წარმოადგენს და მას ბიოგეოქიმიურ ციკლს უწოდებენ.

სიცოცხლისათვის აუცილებელი ელემენტებისა და არაორგანული ნაერთების მოძრაობას შეიძლება ეწოდოს საკვები ელემენტების წრებრუნვა.

ყოველ წრებრუნვაში არსევენ ორ ნაწილს ანუ ორ „ფონდს“:

1. სარეზერვო ფონდი - მიძიედ მოძრავი ნივთიერებების დიდი მასა, რომელიც ძირითადად არაბიოლოგიურ კომპონენტს წარმოადგენს და
2. მოძრავი, ანუ გაცვლითი ფონდი - უფრო მცირე მასის მქონე, მაგრამ უფრო აქტიური, რომლისთვისაც ორგანიზმებსა და მათ უშუალო გარემოს შორის სწრაფი ცვლაა დამახასიათებელი.

განვიხილოთ ძირითადი ნივთიერებებისა და ბიოლოგიური ელემენტების წრებრუნვა.

ნ ა ხ შ ი რ ბ ა დ ი ს წ რ ე ბ რ უ ნ ვ ა. ნახშირბადი ბუნებაში, აზოტისაგან განსხვავებით, დიდი რაოდენობითაა და მრავალი ნაერთის სახით გვხვდება, მაგრამ ცოცხალი ორგანიზმები ნახშირბადს მხოლოდ ხსნად ან გახსიებურ მდგომარეობაში მყოფი ნახშირორჟანგისაგან ითვისებენ. მცენარეებში ნახშირორჟანგი ფოტოსინთეზის პროცესის შედეგად შაქრებად გარდაიქმნება, ხოლო ბიოსინთეზის სხვა პროცესების საშუალებით ხდება მათი გარდაქმნა პროტეიდებად, ლიპიდებად და სხვ. ეს ნივთიერებები წარმოადგენენ ნახშირბადის წყაროს ცხოველებისა და არამწვანე მცენარეებისათვის. მეორე მხრივ, ყველა ორგანიზმი სუნთქვის დროს ნახშირორჟანგის სახით ატმოსფეროში გამოყოფს ნახშირბადს, სიკვდილის შემდეგ საპროფიტები და ბიორედუცენტები შლიან გვამს და კვებით ჯაჭვის საბოლოო პროდუქტს ხშირად წარმოადგენს ნახშირორჟანგი, რომელიც კვლავ ერთვება წრებრუნვაში. ზოგჯერ მკვდარი მცენარეული და ცხოველური ნარჩენები აფერხებენ ნახშირბადის წრებრუნვას.

ნიადაგში არსებული საპროფიტები და საპროფიტული მიკროორგანიზმები ნიადაგის ზედაპირზე დაგროვილ ნარჩენებს ახალ ორგანულ მატერიად, ყავისფერ ან შავ მასა-ჰუმუსად გარდაქმნიან.

ა ზ ო ტ ი ს წ რ ე ბ რ უ ნ ვ ა. მიუხედავად იმისა, რომ აზოტის წრებრუნვა ძალიან რთულია, იგი ბუნებაში წინააღმდეგობების გარეშე და სწრაფად მიმდინარეობს.

ელექტრული განმუხტვის დროს, რაც თან ახლავს ჭექა-

ქუხილს, ატმოსფერული აზოტისა და ჟანგბადისაგან წარმოიქმნება აზოტის ჟანგი, რომელიც წვიმის წყლით ხვდება ნიადაგში. ნიადაგში ხდება აზოტის ქიმიური ფიქსაციაც. მაგრამ აზოტის ყველაზე მეტი რაოდენობა ეკოსისტემებში ხვდება მიკროორგანიზმების — აზოტის ფიქსატორების მოქმედების შედეგად. ხშირად ბაქტერიები სუნთქვის ენერჯის ხარჯზე ატმოსფერულ აზოტს გარდაქმნიან პროტეიდებად. არსებობს აერობული (*Azotobacter*) და ანაერობული (*Clostridium*) ბაქტერიები. მათი ნაშთები ნიადაგს ამდიდრებენ ორგანული აზოტით.

ყველაზე ფართოდაა გავრცელებული ბაქტერიები, რომლებიც სიმბიოზში იმყოფებიან ძირითადად პარკოსან მცენარეებთან. წყალში და ტენიან ნიადაგზე ჰაერიდან აზოტის ფიქსაცია ზოგიერთი ლურჯმწვანე წყალმცენარის საშუალებით ხდება.

სხვადასხვა გზით ფიქსირებული აზოტი ნიტრატების სახით მცენარის ფესვებში ხვდება, საიდანაც გადადის ფოთლებში, იქ კი პროტეინებად გარდაიქმნება. პროტეინები ცხოველების აზოტური კვების საფუძველს წარმოადგენენ. ცხოველური და მცენარეული წარმოშობის პროტეინები ზოგიერთი პარაზიტი ბაქტერიის საკვებია. მეორე მხრივ, დენიტრიფიკატორი ბაქტერიები შლიან ნიტრატებს და მათ მოლეკულურ აზოტად გარდაქმნიან, რომელიც ატმოსფეროში გადადის.

**წყლის წრებრუნვა.** წყალი არა მარტო წყალბადისა და ჟანგბადის წყაროა, არამედ, როგორც უკვე ითქვა, იგი ცოცხალი ორგანიზმების ძირითად შემადგენელ ნაწილს წარმოადგენს. ადამიანის ორგანიზმი შეიცავს 60 % წყალს, მცენარისა — 95 %-მდე.

ცნობილია წყლის დიდი წრებრუნვა მზის ენერჯის საშუალებით. წყლის ზედაპირიდან წყალი ატმოსფეროში ტენის სახით გადადის, სადაც კონდენსირდება ღრუბლებად. ღრუბლების გაცივების შედეგად მოდის ნალექები წვიმისა და თოვლის ფორმით. ნალექები შთანთქმება ნიადაგის მიერ ან ჩადის ზღვებსა და ოკეანეებში.

ეკოსისტემაში ხდება ამ წრებრუნვის 4 ყველაზე მნიშვნელოვანი პროცესი: მცენარეულობის მიერ წყლის შთანთქმა, ევაპორანსპირაცია (აორთქლება მთელი ეკოსისტემიდან), ინფილტრაცია და ჭავლი.

ნალექების ნაწილს ნიადაგში ჩასვლამდე მცენარეულობა შთანთქავს და შემდეგ აორთქლებს ატმოსფეროში. ინფილტრაციული წყლის\* ნაწილი ნიადაგში რჩება და ის მით უფრო მეტია, რაც უფრო ძლიერია ნიადაგის კოლოიდური კომპლექსი (ჰუმუსი და თიხა).

---

\* დედამიწის ქერქის წყალგამტარი ფენების გავლით წყლის გაჟონვა.

წყლის ნაწილი, რომელიც ნიადაგის 20–30 სმ ფენაშია, შეიძლება ზედაპირზე კაპილარებით ამოვიდეს და აორთქლდეს. მცენარეთა ფესვები შთანთქავენ წყალს და ფოთლებით აორთქლებენ ატმოსფეროში (ტრანსპირაცია).

ევაპოტრანსპირაცია არის ატმოსფეროში წყლის გაცემა ეკოსისტემის ან ფიტოცენოზის მიერ. ტრანსპირაციის კოეფიციენტი — ეს არის მცენარის მიერ შთანთქმული წყლის რაოდენობა, რომელიც საჭიროა 1 კგ მშრალი ნივთიერების შესაქმნელად სეზონის განმავლობაში. მაგალითად, 1 ტ (მშრალი წონა) მარცვლის პროდუქციებისათვის საჭიროა 250-დან 550 ტონამდე წყალი.

თუ ნიადაგში მოხვედრილი წვიმის წყლის რაოდენობა მეტია ნიადაგის მაქსიმალურ ტევადობაზე, მაშინ იგი აღწევს გრუნტის წყლებს.

ფოტოსინთეზის წრეებზე. ფოსფორის წრებრუნვა მარტივი ჩაუკეტავი ციკლია. ფოსფორი წარმოადგენს ციტოპლაზმის მნიშვნელოვან და აუცილებელ შემადგენელ ნაწილს. ბიორედუცენტები მკვდარი ორგანიზმების ორგანული ნაერთების ფოსფორს ფოსფატებად გარდაქმნიან, რომლებსაც მცენარე ფესვებით ითვისებს. მთის ქანები შეიცავენ გეოლოგიურ წარსულში დაგროვილი ფოსფორის უდიდეს მარაგს. დაშლის შედეგად ეს ქანები ეკოსისტემებს ფოსფატებით ამარაგებენ. ფოსფატების მნიშვნელოვანი რაოდენობა მონაწილეობს წყალთან ერთად წრებრუნვაში და ზღვებში ხვდება. აქ მათ შთანთქავს ფიტოპლანქტონი და მასთან დაკავშირებული კვების ჯაჭვში შემავალი ორგანიზმები. შემდეგ კი ისინი ხვდებიან ოკეანის სიღრმეებში. მათი ნაწილი ბრუნდება ხმელეთზე ზღვის ფრინველებისა და თევზრეწვის საშუალებით.

გოგირდის წრეებზე. ნიადაგში არსებული გოგირდი წარმოადგენს პირიტების (გოგირდის კოლჩედანი  $FeS_2$ ) პალკოპირიტების (სპილენძის კოლჩედანი  $CuFeS_2$ ) შემცველი მთის ქანების და აგრეთვე მცენარეული წარმოშობის ორგანული ნივთიერებების დაშლის პროდუქტს. ცხოველური ორგანული ნივთიერებები ძალიან მცირე რაოდენობით შეიცავენ გოგირდს.

მცენარის ფესვები შთანთქავენ ნიადაგის გოგირდს, რომელიც შემდეგ მცენარეში გარდაიქმნება გოგირდოვან ამინომჟავებად (ცისტინი, ცისტეინი, მეთიონინი).

მცენარეთა ლპობის შედეგად გოგირდი ბრუნდება ნიადაგში. ეს ხდება მრავალრიცხოვანი მიკროორგანიზმების საშუალებით. ზოგი მათგანი ორგანულ გოგირდს აღადგენს გოგირდწყალბადად და მინერალურ გოგირდად, სხვანი კი დაშლის პროდუქტებს ჟანგავენ სულფატებად. უკანასკნელნი კვლავ შთანთქმებიან მცენარის ფესვებით და ამრიგად, გრძელდება წრებრუნვა.

### 3.3. ბიოქიმიკატივის წრებრუნვა

ჩვენ განვიხილეთ იმ ქიმიური ელემენტების (ნახშირბადი, აზოტი, ჟანგბადი, ფოსფორი, გოგირდი) მიმოქცევა, რომლებიც აუცილებელია ცოცხალი ორგანიზმის ფორმირებისათვის. ორგანიზმთა სიცოცხლე შეუძლებელია, თუ საკმაო რაოდენობით არ იქნება ზოგიერთი კათიონი, კერძოდ, კალიუმი, კალციუმი, მაგნიუმი. ისინი მცენარისათვის საჭიროა დიდი რაოდენობით (მშრალი წონის მესამედი ნაწილი), ამიტომ მათ მაკროელემენტებს უწოდებენ. რკინა, ბორი, თუთია, სპილენძი, მანგანუმი, მოლიბდენი, ქლორის ანიონი კი მცირე რაოდენობითაა (მშრალი წონის მემილიონედი ნაწილი) საჭირო და ისინი მიკრო - ანუ ოლიგოელემენტებად იწოდებიან.

ნიადაგში აღნიშნულ ელემენტთა აბსოლუტური და შეფარდებითი კონცენტრაცია დიდ როლს ასრულებს მცენარეული საფარის შემადგენლობის განსაზღვრაში.

ხმელეთზე ბიოგენური კათიონების ძირითადი წყარო ნიადაგია, რომელიც წარმოიქმნება ქანების დაშლისას. მაგრამ მათი შემოტანა ხდება ატმოსფერული ნალექებითაც, რაზეც მიუთითებს ეპიფიტების განვითარება. კათიონები ადსორბირდებიან ფესვების მიერ, ნაწილდებიან მცენარის სხვადასხვა ნაწილში, ყველაზე დიდი რაოდენობით გროვდებიან ფოთლებში, შემდეგ კი ბალახის მჭამელი ცხოველებით ჩაერთვებიან კვებით ჯაჭვის მომდევნო რგოლში.

ექსკრემენტებისა და გვამების მინერალიზაციის დროს ბიოგენური კათიონები ფესვების განაწილების ზონაში უბრუნდება ნიადაგს. იქმნება შთაბეჭდილება, რომ ციკლი შეიძლება უწყვეტად გაგრძელდეს, თუმცა ხე-მცენარეთა მერქანში, განსაკუთრებით კი ქერქში კათიონების დაგროვება იწვევს ამ პროცესის შეყოვნებას. ამასთანავე, ტენიანი კლიმატის პირობებში ნიადაგში ტუტეების რაოდენობა ძლიერ მცირდება. წვიმის წყალს კათიონები გადააქვს ნიადაგის ჭავლის სისტემაში, იქიდან - ზედაპირულ ჭავლში, ბოლოს კი ზღვებში. ტუტეების ძლიერი შემცირება, პირველ რიგში, იწვევს კოლოიდური მადსორბირებელი კომპლექსის დეგრადირებას (ნიადაგი ვეღარ აკავებს კათიონებს), სუსტდება ფესვთა სისტემა, ამიტომ მეორეული ადსორბიციაც ნელა მიმდინარეობს. ტუტეების შემცირება ავტოკატალიზური პროცესია; რაც უფრო ვითარდება ეს პროცესი, მით მეტად დეგრადირდება ნიადაგის კოლოიდები. კოლოიდებით დეგრადირებულ ნიადაგში კიდევ უფრო მცირდება ტუტეები, ასეთი ნიადაგი თანდათან ღარიბდება მცენარეულობით. მიიმე მდგომარეობა შეიძლება შეიქმნას ტროპიკებში, სადაც ტუტეების

ინტენსიური შემცირების გამო განსაკუთრებით ძნელია ბუნებრივი წონასწორობის შენარჩუნება; ამის მიზეზია კოკისპირული წვიმები და ნიადაგის დაბალი ადსორბციული აქტივობა (მცირე ჰუმუსი).

შაქრის ღერწმის, ყავის, კაკაოს, სიმინდის, არაქისის და სხვა მონოკულტურების გამოფიტული ნიადაგებიდან უფრო მდიდარ ტყის ნიადაგებზე დარგვა არღვევს (მათ მიერ ნიადაგში საკვები ნივთიერებების შემცირების გამო) პროდუქტიული ტყის ეკოსისტემების განვითარებას და თავის შემდეგ ტოვებს დაბალი პროდუქტიულობის ეკოსისტემებს. ნამოყალიბებული ტროპიკული ნიადაგები პრაქტიკულად აღარ შეიცავენ ორგანულ აზოტს, ფოსფორს, კალციუმს და ძლიერ ღარიბი არიან სხვა ბიოგენური კათიონებით, რადგან ამ ელემენტების ნაწილი წვიმით არის ნიადაგიდან გამორეცხილი, ხოლო ნაწილი კი დაგროვილია ბიომასაში. მკვდარი მასის გახრწნისას განთავისუფლებული მინერალური ელემენტები სწრაფად შთაინთქმება მცენარეთა ფესვების მიერ და კვლავ შედის ბიომასის შემადგენლობაში; მიღწეული წონასწორობა არ არის მყარი: თუ ტყეს გაჩეხავენ, ან გადაწვავენ, რათა ნიადაგი გაანთავისუფლონ სასოფლო-სამეურნეო კულტურებისათვის, მაშინ მინერალური ელემენტების ბიოგენური მარაგი სწრაფად შემცირდება და ნიადაგი დაკარგავს თავის ნაყოფიერებას. თუ თესვა დროებით შეწყდება, ნიადაგი კვლავ შეძლებს სიცოცხლე მისცეს მეორად ტყეს, რომელიც უფრო დაბალი სიხშირისა და ბიომასის იქნება, ვიდრე პირველადი ტყე იყო. თუ ანალოგიური ღონისძიებები განმეორდება, ნიადაგი დაიფარება ღარიბი მცენარეულობით, შემცირდება ბიომასის პროდუქტიულობა და მოხდება ბიომების შეცვლა: პირველად განვითარდება სავანა, შემდეგ სტეპი და ბოლოს უდაბნო.

ზომიერ სარტყელში მინერალური საკვების დიდი ნაწილი შეიძლება დაგროვდეს ჰუმუსის სქელ ფენაში; ეს ადაღენს კათიონების წრებრუნვას, რასაც თან ახლავს ნახშირბადისა და აზოტის ცვლა; აქ იქმნება რეზერვი, რომელიც თანდათანობით გარდაიქმნება მცენარის შესათვისებლად ვარგის ფორმად. ასეთ პირობებში ვითარდებიან ნაკლებმომთხოვნი სახეობები: წიწვიანები, მანანასებრნი, არყი, მოცვი და სხვა.

ტყის მასობრივი ჭრის დროს ირღვევა და იძარცვება მინერალური ნივთიერების ისეთი მარაგი, როგორიცაა ჰუმუსი. თანადათანობით ირღვევა ელემენტთა წრებრუნვა, წარმოიქმნება მცენარეულობით ღარიბი ტყე, ან მცენარეულობით დაუსახლებელი ადგილები.

### 3.4. მინერალური ელემენტების გამოტანა

ქანების დაშლისა და აზოტის ფიქსირების წყალობით, მცენარე ნიადაგში პოულობს მისთვის საჭირო ყველა ელემენტს. ეს იმ შემთხვევასაც კი ეხება, როდესაც ელემენტთა წრებრუნვა ჩაკეტილი სქემით მიმდინარეობს (ეკოსისტემის ნიადაგიდან მიღებული ელემენტები უბრუნდება ნიადაგს მკვდარი ფოთლების, ტოტების, გვამების, ექსკრემენტების სახით).

საპროფიტების მიერ კვებით ჯაჭვებში ხდება ორგანული შენაერთებიდან მინერალური ნივთიერებების გამოთავისუფლება, რომელთაც კვლავ ითვისებენ მცენარეთა ფესვები. ელემენტთა წრებრუნვა დამაკმაყოფილებლად ფუნქციონირებს მაშინ, როცა ნიადაგის კოლოიდებს აქვთ უნარი წინააღმდეგობა გაუწიონ ტუტეების შემცირებას.

თანამედროვე სოფლის მეურნეობაში, ნიადაგს ბიომასის მცირე ნაწილი უბრუნდება, დიდი ნაწილი კი გამოიტანება. ადამიანის მოქმედებით ბიოქიმიური ციკლი შეიძლება მნიშვნელოვნად დაირღვეს.

ნიადაგის გამოფიტვის აგრონომიული კვლევით დადგენილია, რომ ზოგიერთი სასოფლო-სამეურნეო კულტურა ძლიერ სწრაფად აღარბებს ნიადაგს. მაგალითად, ჭარხალს, კარტოფილს, ზეთოვან კულტურებს ყოველწლიურად 1 ჰა ნიადაგიდან 300 კგ-დან 700 კგ-მდე მინერალური ნივთიერება გამოაქვთ. ზოგი კი შედარებით ნაკლებად აღარბებს ნიადაგს (ბოსტნეული, ხეხილი, მარცვლოვნები). მოგვყავს რამდენიმე კლასიკური მაგალითი (იხ. ცხრილები 36, 37).

საკვები ნივთიერებები თანდათან იკლებს ზომიერი სარტყლის ტყეებშიც. როცა ტყიდან ქერქგაცლილი ღეროები გამოაქვთ, მაშინ დანაკარგი შედარებით მცირეა, რადგან ქერქი დიდი რაოდენობით

ც ხ რ ი ლ ი 36

ნიადაგიდან ყოველწლიურად გამოტანილი ძირითადი საკვები ნივთიერებების რაოდენობა (კგ/ჰა) საშუალო მოსავლიანობის დროს  
Walter-ის (1960) მიხედვით

კულტურა	N	P	K	Ca
ხორბალი	70	30	50	30
კარტოფილი	90	40	160	76
იონჯა	-	-	-	264

ცხოველთა ძოვების შედეგად ნიადაგიდან ყოველწლიურად გამოტანილი ძირითადი საკვები ნივთიერებების რაოდენობა (კგ/ჰა)  
 Walter-ის (1960) მიხედვით

ერთი ცხოველის წონა კგ	N	P	K	Ca
ხარი, 600	16	5	1	9
ცხვარი, 70	1.6	0.4	0.1	0.6

შეიცავს Ca-ს. მერქანი კი ნაცრის ელემენტებით შედარებით ღარიბია.

დადგენილია, რომ სასოფლო-სამეურნეო კულტურებსა და ტყის მცენარეებს Ca ნიადაგიდან თითქმის ერთნაირი რაოდენობით გამოაქვთ, მაგრამ სასოფლო-სამეურნეო კულტურები ნიადაგს უფრო სწრაფად ფიტავენ.

ტყის ბალახოვანი საფარის თიბვა, ჩამონაცვენის მოგროვება და ძოვება იწვევს ბიოგენური ელემენტების გამოტანას. მრავალჯერ ჩატარებული ასეთი ღონისძიებების შედეგად ეკოსისტემების პროდუქტიულობა მცირდება.

ცნობილია, რომ ზოგიერთი სარტყლის ტყეებში Ca-ის შთანთქ-მა უფრო ინტენსიურად ხდება და ეს დამოკიდებულია ტყის ტიპზე. გამოანგარიშებულია, რომ ფართოფოთლოვანი ტყის თითოეული ჰექტარი 4-ჯერ მეტ კალციუმს შეიცავს, ვიდრე ფიჭვნარი და 2-ჯერ მეტს, ვიდრე წიწვიანთა სხვა სახეობის ტყეები.

სამივე ტიპის ტყეში კალციუმი და კალიუმი ძირითადად გამერქნებულ ქსოვილებში ნაწილდება – ფოთლოვანთა ქერქი და მერქანი შეიცავს კალციუმის მთლიანი რაოდენობის 75 %-ს, ხოლო წიწვოვანების მერქანი და ქერქი 50 %-ს.

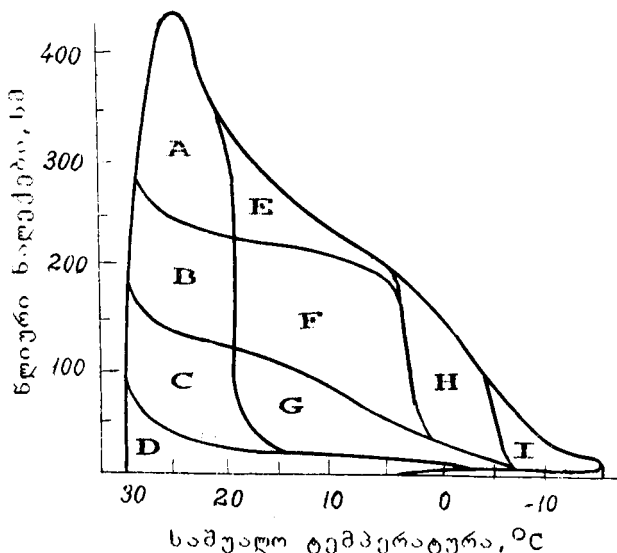
#### თ ა ვ ი 4. ბიომების კლასიფიკაცია

ჩვენ უკვე განვიხილეთ ეკოსისტემების (ბიოგეოცენოზების) სტრუქტურული და ფუნქციური კლასიფიკაცია. არ შეიძლება ყურადღე-ბის გარეშე დავტოვოთ ეკოსისტემების გეოგრაფიული განაწილების კანონზომიერებანი, რისთვისაც უნდა მივმართოთ ბიომების კლასი-ფიკაციას.

ბიომი არის რეგიონალური, ან უფრო მსხვილი გეოგრაფიული

ერთეულის ბიოსისტემა, რომელიც ხასიათდება რომელიმე ძირითადი მცენარეულობის ტიპით და ფაუნით (მაგალითად, ზომიერი სარტყლის ტყეების ბიომი).

ცნობილმა ბოტანიკოსმა უიტკერმა გააერთიანა ფიტოცენოზების სტრუქტურული კლასიფიკაციის რამდენიმე სისტემა და ისტემპერატურისა და ნალექების რაოდენობის გრაფიკის სახით გამოხატა (სურ. 66). ტროპიკული და სუბტროპიკული ზონის ფარგლებში, სადაც საშუალო ტემპერატურა  $20^{\circ}\text{C}$ -დან  $30^{\circ}\text{C}$ -მდეა, მცენარეულობის ტიპები იცვლება ნამდვილი ტროპიკული წვიმიანი ტყეებიდან უდაბნოებამდე. მათ შორის გარდამავალი კლიმატის პირობებისათვის დამახასიათებელია, ერთი მხრივ, ფოთლმცვენი ტყეების არსებობა, რომელთაც ფოთლი სცვივით წლის მშრალ დროს, მეორე მხრივ კი, - დაბალი ტანის ქსეროფილური ხეები, ან ეკლიანი ბუჩქნარი. რაც უფრო მშრალია კლიმატი, მით უფრო შენხვრია ბუჩქნარი და მით უფრო მეტია ნამდვილი უდაბნოებისათვის დამახასიათებელი გამომწვევებული ნიადაგის ფართობები.



სურ. 66. ხმელეთის მცენარეული ტიპების და კლიმატის განაწილების სქემა. A - წვიმიანი ტროპიკული ტყე; B - წლის მშრალ პერიოდში ფოთლმცვენი ტროპიკული ტყე; C - ეკლოვანი ტყე, სავანა, ეკლოვანი ბუჩქნარები; D - უდაბნო; E - ზომიერი ზონის ტყე; G - შენხვრი ტყე, სტეპები, ბუჩქნარები; H - ტაიგა; I - ტუნდრა; უიტკერის (1980) მიხედვით

ზომიერ სარტყელში აღინიშნება ფიტოცენოზების ცვალებადობის იგივე კანონზომიერება, რაც ტროპიკებში. ორივე ოლქში გამოიყოფა ერთი და იმავე მცენარეულობის ტიპი, მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ ცივი კლიმატის პირობებში სხვადასხვა გეოგრაფიული ადგილები ნალექების რაოდენობის მიხედვით იმდენად უმნიშვნელოდ განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან, რომ მცენარეულობის ტიპების დიფერენცირება კლიმატთან კავშირში სუსტადაა გამოხატული. სურათის მიხედვით, ყველგან, სადაც საშუალო წლიური ტემპერატურა  $-5^{\circ}\text{C}$ -ზე დაბალია, მცენარეული ცენოზები გაერთიანებულია ტუნდრაში. ტროპიკებში არსებული ტენიანობის თანდათანობითი ცვალებადობის დიდი გრადიენტი არქტიკაში გამოხატულია სუსტად (სურათზე ვიწრო ზოლად).

ეკოსისტემების ბიომურ კლასიფიკაციას საფუძვლად უდევს მაკროსტრუქტურული ნიშნები. ხმელეთის ბიომებს გამოყოფენ მცენარეულობის ბუნებრივი ნიშნებით, ხოლო წყლის ეკოსისტემებს ფიზიკური და გეოლოგიური თავისებურებებით.

ხ მ ე ლ ე თ ი ს ბ ი ო მ ე ბ ი შ ე მ დ ე გ ი ა:  
 ტუნდრა, ბორეალურული წიწვიანი ტყეები, ზომიერი ზონის ფოთოლცვენია ტყეები, ზომიერი ზონის სტეპები, ტროპიკული სტეპები და სავანები, ჩაპარალი — წვიმიანი ზამთრით და გვალვიანი ზაფხულით, მარადმწვანე ტროპიკული წვიმიანი ტყე, ნახევრად მარადმწვანე ტროპიკული ტყე — ტენიანი და მშრალი სეზონებით, უდაბნო, მაღალმთიანეთი — ზომიერი და ტროპიკული ზონებისა.

მ ტ კ ნ ა რ ი წ ყ ლ ე ბ ი ს ე კ ო ს ი ს ტ ე მ ე ბ ი ს ტ ი პ ე ბ ი:  
 ლენტეხური (გაჩერებული წყლები): ტბები, ტბორები და სხვ.; ლოტური (მიმდინარე წყლები): მდინარეები, ნაკადულები და სხვ.; დაჭაობებული ადგილები: ჭაობები და ჭაობიანი ტყეები.

ზ დ ვ ი ს ე კ ო ს ი ს ტ ე მ ე ბ ი ს ტ ი პ ე ბ ი:  
 ღია ოკეანე, კონტინენტური შელფის წყლები (სანაპირო წყლები), აპველინგის რაიონები (ნაყოფიერი ბიოგენური ელემენტებით და ორგანიზმებით, რაიონები პროდუქტიული თევზჭერით), ლიმანები (ნახევრადშეკრული ზღვისპირა წყალსატევი, რომელიც თავისუფლად უერთდება ზღვას). რა თქმა უნდა ჩვენ ვერ შევძლებთ ყველა ამ ბიომის და ეკოსისტემის დეტალურ, ხოლო ზოგიერთ შემთხვევაში, ზერელე განხილვასაც კი. შევეცდებით მოკლედ დავახასიათოთ ზოგიერთი ფართოდ გავრცელებული ბიომი.

#### 4.1. ტუნდრა

არქტიკული ტუნდრის ზონა ჩვენი პლანეტის ჩრდილოეთ ნაწილშია გადაჭიმული. ის აერთიანებს როგორც ტყე-ტუნდრას, რომელიც გავრცელებულია ამ ზონის სამხრეთით, ისე პოლარულ უდაბნოებს უკიდურეს ჩრდილოეთში.

ჩრდილოეთ ქვეყნების მთიან რეგიონებში ტუნდრას შედარებით მცირე ფართობები უკავია და მას ალპურ ანუ მთის ტუნდრას უწოდებენ.

ტუნდრაში ცოცხალი ორგანიზმების ზრდა-განვითარების ძირითად შემზღუდველ ფაქტორებს წარმოადგენენ დაბალი ტემპერატურა და მოკლე სავგებტაციო პერიოდი. ნალექები ტუნდრაში დიდი რაოდენობით არ მოდის, ხოლო აორსქლება ძალიან მცირეა; ხშირია ძლიერი ქარი. არქტიკული ტუნდრისათვის დამახასიათებელია მუდმივი მზრალობის ზონა, რომელსაც ნიადაგის ქვედა ფენა უკავია. ზაფხულში ამ ფენის მხოლოდ რამდენიმე ათეული სანტიმეტრი ღღვება. აქ ვითარდება არქტიკული მცენარეულობა; ნიადაგის მორიგეობითი გაღლობა (ზაფხულში) და გაყინვა (ზამთარში) იწვევს მისი ზედა ფენის დასკდომას და ე.წ. პოლიგონალური (ამობურცული) რელიეფის განვითარებას.

ტუნდრის მცენარეული საფარი არ გამოირჩევა მდიდარი ფლორისტული შემადგენლობით. მის უკიდურეს ჩრდილოეთით (პოლარულ უდაბნოში) სახეობათა რაოდენობა რამოდენიმე ათეულს არ აღემატება, ხოლო უფრო სამხრეთით სახეობების რიცხვი ორ-სამ ასეულს თუ აღწევს.

აღსანიშნავია, რომ არქტიკაში მცენარეთა, ისევე როგორც ცხოველთა სახეობების მცირე რაოდენობის კომპენსირება მათ ინდივიდთა ძალიან დიდი რაოდენობით ხდება.

არქტიკულ ტუნდრაში გავრცელებულია როგორც წყალმცენარეები, ლიქენები და ხავსები, ისე შიშველთესლოვანი და განსაკუთრებით კი ფარულთესლოვანი მცენარეები; გვიმრების, ლოკოპოდიუმების და შვიტების წარმომადგენლები აქ უმნიშვნელო რაოდენობითაა.

ტუნდრისათვის დამახასიათებელია უტყეო ლანდშაფტი. ამავე დროს, ტყისა და ტუნდრის სარტყლების საზღვარზე, ე.წ. ტყე-ტუნდრაში, გავრცელებულია ხე-მცენარეების თავისებური ფორმები (გართხმული, ნახევრად გართხმული, ხის ძირში დატოტვილი, ხოლო კენწეროში შიშველი). მათ მიეკუთვნებიან: დაურიის და ციმბირის ლარიქსები, ნაძვი, არყი.

ტუნდრაში ფართოდაა გავრცელებული პატარა ფოთოლმცვენი ბუჩქები (ქონდარა არყი, არქტიკის ტირიფი, პოლარული ტირიფი, დრიასი, კამჩატკის როდოდენდრონი და სხვა). მარად მწვანეებიდან

გვხვდება: წითელი მოცვი, დიაპენსია, ლუაზელეურია, ფხიჭას სახეობები და სხვ.

კიდევ უფრო მცირე ზომის (ქონდარა) ბუჩქებიდან აღსანიშნავია: მყინვარული ნოვოსივერსია, ავშნის სახეობები, ელეგანტური მარწყვა-ბალახა. ტუნდრაში ზოგიერთი ბუჩქი საოცრად მინიატურულია და მისი სიმალღე თითქმის არ აღემატება ხავსის საფარს (მაგალითად, ბალახისებრი ტირიფი). არქტიკისათვის დამახასიათებელია აგრეთვე, ე.წ. ბალიშა მცენარეები (უღერო ქოთანა, არქტიკის მინუარცია), რომლებიც თავისებური ბალიშისმაგვარი ფორმით საკუთარ ფიტოკლიმატს ქმნიან და ამით მკაცრი გარემო ფაქტორების ზემოქმედებისაგან იცავენ თავს.

ბალახოვანი მცენარეებიდან ფართოდაა გავრცელებული: წყლის ბამბის სახეობები, ციმბირული ოქროშვრია, ბორეალური მახრჩობელა, დიდყვავილა მსხალიჭა. არქტიკაში ერთწლოვანი მცენარეები ძალიან ცოტაა (ირლანდიური კენიგია, ნივალური ნაღველა, ლაქსმანის მატიტელა).

ტუნდრის ეკოსისტემების ცხოველთა სამყაროსათვის დამახასიათებელია. 1. სეზონური მიგრაციით გამოწვეული რიცხოვნობის განსაკუთრებული ცვალებადობა; 2. მრავალი თავისებური მღრღნელის და მასთან დაკავშირებით თეთრი მელიისა და მტაცებელი ფრინველების რიცხვის მრავალწლიანი ციკლური მერყეობა; 3. თერმულ რეჟიმთან დაკავშირებით ცხოველების ბიოტოპების მკვეთრად გამოხატული არათანაბარი განაწილება.

ტუნდრაში განსაკუთრებული ყურადღება ექცევა შინაური და გარეული ირმების ზეგავლენას მცენარეულობაზე და, ამასთან დაკავშირებით, — საძოვრების ოპტიმალური დატვირთვის განსაზღვრას.

აღსანიშნავია, რომ ნიადაგის უხერხემლო ცხოველების ბიომასა ბევრად აღემატება ხერხემლიანთა ბიომასას (ფართობზე გადაანგარიშებით) და იგი თავმოყრილია ხავსიან-მღიერიან საფარის თხელ ფენაში. ტუნდრის ეკოსისტემებში მეტად მნიშვნელოვან როლს წარმოადგენენ ბაზები და ნამდვილი ბუხები, რომლებიც მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებენ მცენარეთა დამტვერვაში არქტიკის ექსტრემალურ პირობებში.

როგორც ცნობილია, ბიოლოგიური პროდუქტიულობა ეკოსისტემების (ბიოგეოცენოზის) ფუნქციონირების ერთ-ერთ ყველაზე უფრო მნიშვნელოვან ინტეგრალურ მაჩვენებელს წარმოადგენს. დადგენილია, რომ დედამიწის ხმელეთის ფიტომასის მარაგიდან პოლარულ სარტყელზე მოდის 1 %-ზე ნაკლები (2 ტ/ჰა), რაც 13-15-ჯერ უფრო მცირეა, ვიდრე სუბტროპიკულ და ტროპიკულ სარტყელებში. მასის ამ მცირე რაოდენობის ხარჯზე ტუნდრაში არსებობს კონსუმენტების (მომხმარებლების) საკმაოდ დიდი რაოდენობა.

მიუხედავად ხანმოკლე სავეგეტაციო პერიოდისა, ტუნდრაში

გრძელი დღეების გამო ინტენსიური და ხანგრძლივი ფოტოსინთეზის პროცესის შედეგად მცენარეები საკმაოდ აქტიურად აგროვებენ ორგანულ ნივთიერებებს. ზოგიერთ რეგიონში (მაგალითად, ალიასკაზე) პირველადი პროდუქტიულობა მაღალია, იგი 5 გ მშრალ ნივთიერებას აღწევს დღეში.

ტუნდრაში დაბალი ტემპერატურების გამო ორგანული მასის გახრწნა ძალიან ნელა მიმდინარეობს და, ბუნებრივია, რომ ბიოლოგიური წრებრუნვაც აქ საკმაოდ შეფერხებულია.

არქტიკაში ეკოლოგიური დატვირთვა გამოწვეულია სხვადასხვა მინერალური რესურსების, ნავთობისა და სხვათა მოპოვებით. დიდი დატვირთვა აქვს ტუნდრის საძოვრებს ძირითადად შინაური ირმების ინტენსიური მოშენების გამო (ყოფილ საბჭოთა კავშირის ტუნდრის სონაში 3 მილიონზე მეტი შინაური ირმია). ამავე დროს აღსანიშნავია, რომ ძალიან სხელი ცოცხალი საფარის მქონე ტუნდრის ეკოსისტემები უადრესად მგრძნობიარე არიან ეკზოგენური ფაქტორების ზემოქმედების მიმართ. ტუნდრის ეკოსისტემა ადვილად ირღვევა, ხოლო მათი აღდგენა ძალიან ნელა ხდება.

#### 4.2. ჩრდილოეთის ვიწროვანი ტაიგა (ტაიგა)

მთელი ჩრდილოეთი ამერიკისა და ევრაზიის ჩრდილოეთი ნაწილის გაყოლებით ფართო ზოლადაა გადაჭიმული ჩრდილოეთის მარადმწვანე წიწვიანი ტყეები, რომელსაც ტაიგას უწოდებენ. აქ გაბატონებული არიან მარადმწვანე წიწვოვანი მცენარეები: ნაძვი, სოჭი და ფიჭვი; გვხვდება აგრეთვე ფოთოლმცვენია წიწვიანი მცენარე — ლარიქსი. ამ ზონის გარდა ტაიგა წარმოდგენილია აგრეთვე არატროპიკული ქვეყნების მთებში (შუა და სამხრეთი ევროპა, ჰიმალაის მთების ნაწილი, ტიანშანი და სხვ.). არჩევნით ორი ტიპის ტაიგას: დაბურულწიწვიანს, რომელიც ძირითადად ნაძვისა და სოჭისაგან შედგება და ნათელწიწვიანს, სადაც ლარიქსი და ფიჭვი ჭარბობს.

მთელი წლის განმავლობაში ტაიგაში ბინდია, რის გამოც ქუჩქებისა და ბალახოვანი მცენარეების იარუსები ძალიან სუსტადაა გამოხატული.

ტაიგის მწვანე საფარი, რომელიც ქლოროფილს შეიცავს მთელი წლის მანძილზე არსებობს, ამიტომ დაბალი ტემპერატურის მიუხედავად (განსაკუთრებით ექვსი თვის განმავლობაში), მცენარეთა წლიური პროდუქცია საკმაოდ მაღალია. წიწვები ძალიან ნელა იხრწნება, ამიტომ ტაიგისათვის დამახასიათებელია ე.წ. ეწერი ნიადაგების პროფილი. ფოთლოვანი ტყეებისაგან განსხვავებით, ტაიგის ნიადაგებში გაბატონებულია მცირე ზომის ცხოველები.

ტაიგაში მსხვილი ცხოველებიდან აღსანიშნავია: ფოცხვერი, ცხენ-ირემი, კურდღელი, ციყვი, ხოხობი და სხვ.

ისევე როგორც ტუნდრაში, აქაც კარგადაა გამოხატულ მრავალი პოპულაციის სეზონური პერიოდულობა და რიცხოვნობის მერყეობა. ამის კლასიკურ მაგალითს წარმოადგენს კურდღლისა და ფოცხვერის მრავალწლიანი რიცხოვნობის ციკლები. მაგალითად, ფოცხვერის რიცხოვნობის მაქსიმუმი ხშირად მკვეთრი დაცემით იცვლება, კურდღლის ციკლები ანალოგიურია. მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ მისი რიცხოვნობის მაქსიმუმი, როგორც წესი, წელიწადით ან უფრო მეტით უსწრებს წინ ფოცხვერის რიცხოვნობის მაქსიმუმს.

ტაიგის ბიომასა ძალიან მაღალი მანვენებლებით გამოირჩევა - 266.000 კგ/ჰა, ხოლო პროდუქტიულობა სხვა ეკოსისტემებისაგან (მუხნარი ტყე, ტროპიკული წიწვიანი ტყე, უდაბნო და სხვ.) განსხვავებით არ არის მაღალი (7.000 კგ/ჰა წელიწადში).

ტაიგისაგან განსხვავებული წიწვიანი ტყის ტიპი გვხვდება ჩრდილოეთ ამერიკის დასავლეთ სანაპიროს გაყოლებით ცენტრალური კალიფორნიიდან ალიასკამდე, სადაც ტემპერატურა (ტაიგისაგან განსხვავებით) უფრო მაღალია, მისი მერყეობა კი მცირეა და ნალექები მაღალი. აქ გაბატონებულია ცუგა, ტუია და ცრუცუგა, უფრო სამხრეთით გავრცელებულია გიგანტური სექვოია; აქ, ტაიგისაგან განსხვავებით, იმ ადგილებში, სადაც უფრო მეტად აღწევს სინათლე, ტყის ვარჯის შიგნით განვითარებულია ტყის ქვედა იარუსები. პირველადი პროდუქტიულობა ძალიან მაღალია. ამ ტყეებში ეპიფიტური ხავსები განსაკუთრებით კარგად არიან განვითარებული.

ჩრდილოეთის წიწვიანი ტყეებისაგან განსხვავდება აგრეთვე ჩრდილოეთ ამერიკის ქონდრა ფიჭვის და ღვიის, ანუ ე.წ. „ქონდრა წიწვიანებისა“ და ყვითელი ფიჭვის ეკოსისტემები.

### 4.3. ზომიერი კლიმატური ზონის ფოთოლიანების ტიპი

ფოთოლიანებია ტყეები გავრცელებულია ზომიერი ზონის მთელ ტერიტორიაზე, სადაც ზაფხულში უხვი ნალექია და ზამთარში - ცივა. ტემპერატურა აქ ზომიერია, რაც გამოიხატება მკვეთრი სეზონური მერყეობით. ფოთოლიანებია ტყეები ფართოდაა გავრცელებული მთელი ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთით, ევროპაში (სკანდინავიის სამხრეთი ნაწილის გამოკლებით), იაპონიის დიდ ნაწილში, ჩინეთის ცენტრალურ და ჩრდილოეთ რაიონებში, აღმოსავლეთ აზიაში (ყოფილ საბჭოთა კავშირის ფარგლებში). სამხრეთ ნახევარსფეროში ეს ტყეები გვხვდება მხოლოდ ავსტრალიაში, ახალ ზელანდიასა და სამხრეთ ამერიკის სამხრეთ ნაწილში. წარსულში

ეს ტყეები ფართოდ იყო გავრცელებული, დღეს კი ბევრგან მათი ფართობები შემცირდა და ტყე სტეპით შეიცვალა.

ფოთოლცვენია ტყის ეკოსისტემები, ტაიგისა და ტუნდრისაგან განსხვავებით, ერთმანეთისაგან უფრო იზოლირებულია, ბუნებრივია, რომ მათი სახეობრივი შემადგენლობაც ერთმანეთისაგან მკვეთრად განსხვავდება. როგორც ბალახოვანი, ისე ბუჩქოვანი მცენარეების იარუსები აქ უკვე კარგადაა გამოხატული.

ევროპაში ფოთოლცვენია ტყის ეკოსისტემები ძირითადად წარმოდგენილია მუხის, წიფლის, არყის, მურყანის და სხვა სახეობებისაგან შექმნილი ბიოგეოცენოზებით. მათ ერევა ცაცხვი, ნეკერჩხალი, რცხილა და სხვა. ჩრდილოეთ ამერიკაში ეს ეკოსისტემები წარმოდგენილია ჩრდილოეთ ნაწილში – წიფლისა და შაქრის ნეკერჩხლის, აღმოსავლეთ მხარეს – მუხისა და წაბლის, სამხრეთ დასავლეთ ნაწილში – მუხის და ამერიკული კაკლის შერეული ტყეებით.

ზომიერი ზონის ტყის მცენარეულობის ბიომასა საკმაოდ მაღალი მაჩვენებლებით ხასიათდება. მუხნარი ტყეების ბიომასა აღწევს 406.500 კგ/ჰა-ს, ხოლო პროდუქტიულობა – 9.000 კგ/ჰა-ს წელიწადში. ეს მონაცემები მნიშვნელოვნად აღემატება ტუნდრის ბუჩქნარის და ტაიგის ბიომასას და მათ პროდუქტიულობას, მაგრამ ხუთჯერ ჩამორჩება წვიმიანი ტროპიკული ტყეების პროდუქტიულობას.

მრავალფეროვანია ფოთოლცვენია ტყეების ფაუნა. ტროპიკული ტყეებისაგან განსხვავებით, აქ ცხოველები ძირითადად ნიადაგის-პირა ფენაში ცხოვრობენ. 1 ჰა-ზე აღირიცხება სოროში მცხოვრები მღრღნელების, მიწათმთხრელი მწერიჭამიებისა და მტაცებლების (მელა, მაჩვი, დათვი) 500-მდე წარმომადგენელი. ხეზე მცხოვრები ცხოველებიდან აღსანიშნავია ფოცხვერი, გარეული კატა, ციყვი და სხვა.

მცენარის მჭამელი ცხოველებიდან აქ ბინადრობენ ირემები, კერძოდ, ევროპული ირემი. თუმცა ბალახოვანი საფარის დაბალი პროდუქტიულობის გამო მათი ოპტიმალური სიმჭიდროვე აქ დაბალია. (საშუალოდ 1 ჰა ფართობზე აღირიცხება 2 ირემი და 7-15 შველი). ჩრდილოეთ ამერიკის ფოთოლცვენია ტყეებში გავრცელებულია ვირჯინიული ირემი, ნაცრისფერი და შავი ციყვი, ნაცრისფერი მელა, ფოცხვერი, გარეული ინდაური და სხვ.

ფრინველებიდან 15 % მიწაზე ბუდობს, 25 % – ბუჩქებში, 31 % – ღეროებზე ან ფულუროებში და 29 % – ხის წვეროებზე. ფოთოლცვენია ტყეებში ძალიან ბევრია მწერი, რომლებიც იკვებებიან ფოთლებით და მერქნით. ნიადაგის ჭიების რაოდენობა, რომლებიც არსებით როლს ასრულებენ ჰუმუსის შექმნაში, საკმაოდ დიდია – 0,6-1 ტ/ჰა.

ზომიერი ზონის ფოთოლცვენია ტყეები დედამიწის ყველაზე

მნიშვნელოვან ეკოსისტემებს წარმოადგენენ, ვინაიდან სწორედ მათი გავრცელების რაიონებში მიაღწია ცივილიზაციამ განვითარების უმაღლეს საფეხურს, რამაც შემდგომში ამ ეკოსისტემების მნიშვნელოვანი უარყოფითი ეკოლოგიური ცვლილებები გამოიწვია.

#### 4.4. ზომიერი ზონის სტეპები

სტეპის მცენარეულობისათვის დამახასიათებელია ქსეროფილური, ძირითადად მრავალწლოვანი კორდიანი\* მარცვლოვანი მცენარეებისაგან შექმნილი ფიტოცენოზები. სტეპებისათვის ტიპურია შაკიწა და ყავისფერი ნიადაგები, მშრალი კლიმატი, ცხელი ზაფხული და ცივი ზამთარი. ნალექების რაოდენობა სტეპებში 250-დან 750 მმ-მდე მერყეობს.

სტეპებს განსაკუთრებით დიდი ფართობი უკავია ევრაზიასა და ჩრდილოეთ ამერიკაში, გარდა ამისა, ისინი გვხვდებიან სამხრეთ ამერიკასა (არგენტინაში) და ავსტრალიაში. უკანასკნელ წლებში ჩატარებული გამოკვლევებით დადასტურდა, რომ სტეპებში მალიმიტირებულ ფაქტორს წარმოადგენს ნიადაგის ტენიანობა, ვინაიდან ტენი ხელს უწყობს მიკრობების მიერ ორგანული ნივთიერების გახრწნას და ამის შედეგად ბიოგენური ელემენტების დაბრუნებას ნივთიერებათა წრებრუნვაში.

სტეპებში ტყე არ არის. ევროპულ-აზიური მატერიკის სტეპური მცენარეულობისათვის დამახასიათებელია კორდიანი მარცვლოვანი მცენარეების — ვაციწვერას, ქუჩის, კეწეწურას და სხვათა დომინირება. ჩრდილოეთ ამერიკაში ფართოდაა გავრცელებული ურო, არისტიდა, ბიზონის ბალახი და სხვა.

აღნიშნულ ფიტოცენოზებში მოკლე სავგებეტაციო პერიოდის მქონე მცენარეებია, კერძოდ, ეფემერები — ერთწლოვანი მცენარეები და ეფემეროიდები — მრავალწლოვანი მცენარეები, რომელთა ხანმოკლე ვეგეტაცია დაკავშირებულია წლის რომელიმე, მათთვის ხელსაყრელ პერიოდთან — გაზაფხულთან, შემოდგომასთან ან ორივესთან ერთად.

სტეპებში გაბატონებული მარცვლოვანი მცენარეების გარდა გვხვდება აგრეთვე ბოლქვოვანი და ორლებნიანი მცენარეები, მათ შორის ბევრია ბუჩქი და ნახევრადბუჩქი.

ამ ბიომის მცენარეული საფარი მეტეოროლოგიური პირობების (განსაკუთრებით ნალექების) მიხედვით მკვეთრად იცვლება. ძლიერი გვალვისას კორდის მქონე მარცვლოვანი მცენარეებიც კი ითრგუნე-

\* კორდი — ნიადაგის ზედა ფენა გადაზღვრული ცოცხალი და მკვლარი ფესვებით, ფესურებით, მიწისქვეშა ღეროებით.

ბიან, ხოლო უხვი ნალექების დროს ფართოდ ვრცელდებიან სხვადასხვა ორლებნიანები და ერთწლოვანი მცენარეები.

სტეპის მცენარეებს ღრმა ფესვთა სისტემა აქვთ. მათი მიწისქვედა მასა ბევრად აღემატება მიწისზედას. მცენარეულობის ბიომასა ძლიერ ცვალებადობს ნალექების რაოდენობის მიხედვით (7-დან 50 ტ/ჰა-მდე).

სტეპური ეკოსისტემებისათვის დამახასიათებელია, ერთი მხრივ, მცენარის მჭამელი ჩლიქოსნები და, მეორე მხრივ, მსხრელი მღრღნელები. პირველი ჯგუფიდან აღსანიშნავია ბიზონი და ანტილოპები; მღრღნელებიდან — ზახუნა, მინდვრის თაგვები: ჭრელა, თრია და სხვა. ყველა ეს ცხოველი უაღრესად დიდ ზეგავლენას ახდენს სტეპის მცენარეულ საფარზე. კერძოდ, ბალახნარის ნორმალური გაძოვება ხელს უწყობს სტეპის მცენარეულობის ოპტიმალური სტრუქტურის ჩამოყალიბებას. მსხრელები თავიანთი სოროებით მკვეთრად ცვლიან სტეპის ლანდშაფტს. ძალიან ხშირად, მათი „დემოგრაფიული აფეთქების“ პერიოდში, ეს ცხოველები ანადგურებენ სტეპის დომინანტების კორდს და ამით ხელს უწყობენ სხვა მცენარეების შემოჭრას.

ზოგ ქვეყანაში ადამიანის არარაციონალურმა ზემოქმედებამ სტეპების ეკოსისტემების განადგურება და ზოგიერთ შემთხვევაში გაუდაბნობაც კი გამოიწვია. მათი აღდგენა (დემუტაცია) დღეს უკვე შეუძლებელია. სტეპებში ხე-მცენარეებისა და ბუჩქების განვითარებას ხელს უშლის პერიოდული ხანძრებიც.

სტეპებს სხვადასხვა ქვეყანაში სხვადასხვა დასახელება აქვს: მაგ., უნგრეთში სტეპებს პუშტას უწოდებენ, ჩრდილოეთ ამერიკაში — პრერიას, სამხრეთ აფრიკაში — ვამპასს, საქართველოში — ველს და ა.შ. საქართველოში სტეპები გავრცელებულია მხოლოდ მის აღმოსავლეთ ნაწილში. ჩვენ მათ გავეცნობით საქართველოს ბიომების განხილვის დროს.

#### 4.5. ტროპიკული სტეპები და სავანები

ტროპიკული სავანები — იგივე სტეპებია მეჩხურად განლაგებული ხეებით. ისინი გავრცელებულია იმ თბილ მხარეში, სადაც წელიწადში ნალექების რაოდენობა 1000-1500 მმ-ს აღწევს, მაგრამ აღინიშნება ერთი ან ორი ხანგრძლივი გვაღვიანი პერიოდიც. ამ დროს აქ ჩნდება ხოლმე ხანძარი, რომელიც სტეპებისა და სავანებისათვის მნიშვნელოვანი ეკოლოგიური ფაქტორია. ამ ბიომს ყველაზე დიდი ფართობი უკავია ცენტრალურ და აღმოსავლეთ აფრიკაში, თუმცა არანაკლებ ფართოდაა გავრცელებული სამხრეთ-ამერიკასა და ავსტრალიაში. ვინაიდან აქ ძირითადად ის ხე და მარცვლოვანი

მცენარეები ხარობენ, რომლებიც „გამძლენი“ არიან ხანძრისა და გვალვის მიმართ, ამიტომ ამ ეკოსისტემების ფლორისტული შემადგენლობა არ გამოირჩევა სახეობათა დიდი მრავალფეროვნებით, რითაც მკვეთრად განსხვავდება მეზობლად გავრცელებული ეკვატორული ტყეებისაგან.

გვინეის სავანები, რომელთაც ხეებიან სავანებს უწოდებენ, გავრცელებულია იქ, სადაც ნალექების საშუალო რაოდენობა წელიწადში 1200 მმ-ს აღემატება. მას ჩრდილოეთით მოსდევს სუდანის ბუჩქნარი სავანები, შემდეგ კი სტეპური ტიპის სავანები, რომელიც უფრო ღარიბია ხე-მცენარეებით. ეკვატორიდან დაშორებით სავანებში თანდათან მცირდება ბუჩქნარი და ხე-მცენარეების რაოდენობა.

აფრიკულ სავანებში მარცვლოვანებიდან გაბატონებულია: ურო, თემედა, იმპერატა და სპილოს ბალახი. ხეებიდან და ბუჩქებიდან აღსანიშნავია — ბაობაბის ხე, ხისმაგვარი რძიანები, პალმები, მრავალი ეკლიანი აკაცია და სხვა.

სავანები ცხოველთა სამყაროს განსაკუთრებული სიმდიდრით გამოირჩევა, მათ შორის აღსანიშნავია: ანტილოპას სხვადასხვა სახეობები, გაზელა, ზებრა, ჟირაფი, ლომი, ვეფხვი და სხვა. მტაცებელი მწერები აქტიურდებიან წვიმიან პერიოდში, რეპტილიები პირიქით — გვალვიან თვეებში. აღსანიშნავია, რომ სეზონურობა აქ განისაზღვრება წვიმებით და არა ტემპერატურით.

სავანური ტიპის მცენარეულობა საქართველოში წარმოდგენილია ვაშლოვანის სახელმწიფო ნაკრძალში (აღმოსავლეთ საქართველო, კახეთი).

#### 4.6. ხეშეშფოთლიანი ტყეები და ჩაპარალი

ხეშეშფოთლიანი ტყეები ძირითადად გავრცელებულია ხმელთაშუაზღვისპირა ქვეყნებსა და მათ მიმდებარე რეგიონებში (მაროკო, საფრანგეთის სანაპირო, საბერძნეთი, ალჟირი, ტუნისი, პალესტინა, ლიბანი, დასავლეთ და სამხრეთ ანატოლია, კავკასიის შავი ზღვის სანაპიროს ნაწილი და სხვა). თითქმის ყველგან, სადაც ეს ეკოსისტემებია განვითარებული, ჰავა ზომიერი კლიმატის მსგავსია: ზაფხული მოკლე გვალვიანი პერიოდებით, ზამთარი და გაზაფხული — ნოტიო.

ხეშეშფოთლიანი ტყის ეკოსისტემებს ქმნიან ხე და ბუჩქი მცენარეები, რომელთაც სქელი, ხეშეში მარადმწვანე ფოთლები აქვთ, კერძოდ, მარადმწვანე მუხები, ზეთის ხე, მარწყვის ხე, კეთილშობილი დაფნა და სხვა.

ტყეების ამ ტიპისაგან განსხვავდებიან მარადმწვანე

ხეშეშფოთლიანი ბუჩქები და დაბალი ტანის ხეები, მაგალითად, მირტი, ოლენდრე, ღვია და სხვა. ამ მცენარეების ერთობლიობას ხმელთაშუაზღვისპირა ქვეყნებში მაკვისს უწოდებენ.

გარდა ამისა აღსანიშნავია, რომ ხეშეშფოთლიანი ტყეებისა და ბუჩქების ეკოსისტემებთან ერთად ხშირადღა გავრცელებული ფიჭვნარი ტყეების ცენოზები.

მაკვისის მსგავსია ე.წ. ჩაპარალი, რომელიც ძირითადად გავრცელებულია კალიფორნიისა და მექსიკის სანაპიროებზე. ბოტანიკოსთა განმარტებით ჩაპარალი — ეს არის სუბტროპიკული მარადმწვანე ბუჩქნარი მცენარეულობა, რომლის ძირითადი წარმომადგენლები არიან: ჩამისო, დათვის კენკრა, მუხის ზოგიერთი სახეობა და სხვა. ჩაპარალი გავრცელებულია ავსტრალიის სამხრეთ სანაპიროებზე. ეკოსისტემების ეს ტიპი ითვლება „პიროგენული ეკოსისტემების“ ერთ-ერთ საუკეთესო მაგალითად, ვინაიდან ხანძარი ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორია, რომელიც ხელს უწყობს ბუჩქნარის და არა ხე-მცენარეების განვითარებას. წვიმიანი პერიოდი, რომლის დროსაც ხდება მცენარეთა ზრდა, გრძელდება ნოემბრიდან მაისის ჩათვლით. ჩაპარალში ამ დროს ბინადრობს შავკუდა ირემი და მრავალი ფრინველი. ცხელი გვაღვიანი პერიოდის დადგომისას ისინი ინაცვლებენ ჩრდილოეთისაკენ. აქ მუდმივად მცხოვრები ხერხემლიანები ცოტაა. მათ აქვთ დამცველობითი შეფერვა და ჰარმონიულად არიან შერწყმული დაბალტანიანი მცენარეებისაგან შექმნილ ტყესთან. ამ ცხოველებს მიეკუთვნებიან: პატარა შინშილა ბახმანა, ხის ვირთაგვები, ხვლიკები, პატარა ბელურასებრნი და სხვ. სავებეცაცით პერიოდის ბოლოს საგრძნობლად მატულობს ბუდისმკეთებელი ფრინველების და მწერების პოპულაციები. მცენარეების ხმობასთან ერთად, პოპულაციათა რიცხოვნობა მცირდება. სწორედ ამ პერიოდში ჩნდება ხოლმე ხანძრები, რის შედეგადაც მცენარეებისაგან სწრაფად თავისუფლდება ფერდობები. ხანძრის შემდეგ, პირველი წვიმების მოსვლისთანავე ბუჩქები იწყებენ ინტენსიურ ზრდას და უკვე 15-20 წლის ასაკში მაქსიმალურ სიმაღლეს აღწევენ.

#### 4.7. უდაბნოები

სივრცეებს, სადაც კლიმატის სიმშრალის გამო მცენარეული საფარი ძალიან სუსტადაა განვითარებული უდაბნოები ეწოდება. უდაბნოს ბიომების გავრცელების არეში ნალექების რაოდენობა წელიწადში 250 მმ-ს არ აღემატება. ზოგჯერ უდაბნოებს შედარებით უხვ ნალექებიან რეგიონებსაც აკუთვნებენ, სადაც ნალექები წლის განმავლობაში არათანაბრადაა განაწილებული, რაც უარყოფითად

მოქმედებს ნორმალური ბიოცენოზის ჩამოყალიბებაზე. ნალექების სამცირეს რამდენიმე მიზეზით ხსნიან: 1. მაღალი ატმოსფერული წნევით (საქარა, ავსტრალიის უდაბნოები), 2. გეოგრაფიული მდებარეობით, ე.წ. „წვიმის ჩრდილის“ ზონაში (წვიმის ღრუბლები გადაუვლიან ვიწრო ხეობებს და ამის გამო ამ ხეობებში განვითარებული ეკოსისტემები რჩება მშრალი; ასეთია მაგალითად, ჩრდილოეთ ამერიკის დასავლეთი ნაწილის უდაბნოები), 3. ზღვის დონიდან ძალიან მაღალი მდებარეობით ( ტიბეტი, ბოლივია, პამირი და სხვ.).

არსებობს ზომიერი სარტყლის უდაბნოს ზონა და ტროპიკული სარტყლის უდაბნოს ზონა.

უდაბნოს კლიმატი მკვეთრად კონტინენტურია, იგი ხასიათდება ტემპერატურის დიდი დღე-ღამური მერყეობით ( $30-40^{\circ}\text{C}$ ), ჰაერის დაბალი შეფარდებითი ტენიანობით, ძლიერი აორთქლებით და ნიადაგის ზედაპირის მაღალი ტემპერატურით ( $70^{\circ}\text{C}$ -მდე). უდაბნოს ნიადაგის ტიპებია: კვიანი, ხირხატიანი, კვიშნარი და თიხნარი. აქ ჭარბობს გამოქარვის პროცესები, ძალიან ბევრგან ქარისაგან წამოდებული ქვიშა ქმნის ბორცვებს ანუ დიუნებს. ნახევარმთვარის მსგავს დიუნებს ბარხანები ეწოდებათ.

ტროპიკული სარტყლის უდაბნოების ზონის კლიმატი ზამთარში  $0^{\circ}\text{C}$ -ზე ზევითაა, ზომიერი ზონის კლიმატი კი ძალიან მკაცრია. აქ აბსოლუტური მინიმუმები —  $40^{\circ}\text{C}$ -მდეა. ყველაზე მცირე ნალექი მოდის ცენტრალური საქარას უდაბნოში, ხოლო ჩილეს ჩრდილოეთ ნაწილის უდაბნოში ნალექები ფაქტიურად არ მოდის.

სრულიად ბუნებრივია, რომ უდაბნოს ეკოსისტემებში შემზღუდველ ფაქტორს წყალი წარმოადგენს. მაგრამ იქ, სადაც ხდება უდაბნოს მორწყვა, განმსაზღვრელი ფაქტორია ნიადაგი. ეს იმიტომ ხდება, რომ უდაბნოში წყლის ნაკადის გატარება დიდი რაოდენობითა და სიჩქარით არ ხდება. აორთქლების დიდი სისწრაფის გამო ნიადაგში გროვდება მარილები, რომლებიც ხელს უშლიან მცენარეების განვითარებას.

უდაბნოს მცენარეულობა შედგება მრავლწლიანი და ერთწლიანი ბალახებისაგან, ბუჩქებისაგან, ხეებისაგან, ხავსებისაგან, ლიქენებისა და ნიადაგის წყალმცენარეებისაგან. განსაკუთრებით ფართოდაა გავრცელებული ერთწლიანი ბალახები (ეფემერები) და მიწაზე გართხმული ნახევრადბუჩქები. ეფემერები ძირითადად გაზაფხულის წვიმიან პერიოდში ვითარდებიან, ნახევრადბუჩქები კი — ზოგჯერ გვიან შემოდგომამდე. ისინი სიმშრალეს ეგუებიან სხვადასხვა გზით, მაგალითად, ძლიერ დატოტვილი ფესვთა სისტემის განვითარებით, ტრანსპირაციის ეკონომიით და სხვა. მცენარეთა უმეტესობა კი ვერ უძლებს წყლის დეფიციტს და გადადის სვენების მდგომარეობაში. მცენარეთა განსაკუთრებული ტიპი ვითარდება

მლაშნარ და ბიცობ ნიადაგებზე. ისინი შეგუებული არიან არა მხოლოდ უწყლო პირობებთან, არამედ ძლიერ დამლაშებასთანაც; მათ ჰალოფიტებს, ანუ მარილის ამტანებს უწოდებენ. ასეთ მცენარეებს უვითარდებათ ხორციანი ღეროები (აფილური მცენარეები) და ფოთლები. ამერიკის და აფრიკის უდაბნოებში გავრცელებულია მცენარეები — სუკულენტები: კაკტუსები, რძიანები, ხის მაგვარი იუკები, აგავები და სხვ., რომლებიც ივითარებენ სქელ, ეკლიან ხორციან ორგანოებს და ამით თავისებურ ჰაბიტუსს იძენენ. ამ ორგანოებში გროვდება წყალი, რომელსაც მცენარე დიდი ეკონომიით ხარჯავს. ამავე მცენარეებს აქვთ CAM — ფოტოსინთეზი. ქვიშიან უდაბნოებში წყლის რეჟიმი შედარებით უკეთესია (ქვიშიან სუბსტრატში გროვდება წყალი), რაც ხელს უწყობს სხვადასხვა ბუჩქის და პატარა ხეების განვითარებას.

უდაბნო, ისეთი ადგილსამყოფელია, სადაც მცენარეები იმყოფებიან სიცოცხლის ზღვარზე. ასეთი პირობები განსაკუთრებით მკვეთრადაა გამოხატული: ქვიშიან-ბარხანებზე, ძლიერ დამლაშებულ ნიადაგებზე, მშრალ ქვიან სუბსტრატზე და სხვ.

უდაბნოს მცენარეულობა იყოფა ქვიშნარ, ქვიან, თიხნარ და მლაშნარ ტიპებად. ქვიშნარი უდაბნოს მცენარეულობა შედარებით მდიდარია სახეობებით. ბევრი მათგანი შეგუებულია ქვიშით გადაფარვას (წაყრას). შუა და ცენტრალური აზიისათვის დამახასიათებელია საქსაულის ტყე; ბუჩქებიდან აღსანიშნავია ჯუზუნის, შვიტა, ამოდენდრონი და სხვ.

ქვიან უდაბნოში მცენარეები ცოტაა. აქ ძირითადად გავრცელებულია დაბალი ბუჩქები და გართხმული ნახევრადბუჩქები. ლიტერატურაში ამ ტიპის უდაბნოს ჰამადას უწოდებენ (გვხვდება შუა აზიაში, აფრიკაში). ჩრდილო ამერიკის, აზიის და აფრიკის უდაბნოს ქვიანი ეკოსისტემები წარმოდგენილია ავშნით და სხვადასხვა ჩარანით. სამხრეთ აფრიკის და ჩრდილოეთ ამერიკის უდაბნოებისათვის დამახასიათებელია კაკტუსები (მექსიკა), რძიანები, მსუქანასებრნი; სამხრეთ აფრიკაში გავრცელებულია ველვიჩია, სამხრეთ ავსტრალიის ქვიან უდაბნოში — კაზუარინა და ქსანტორეა.

თიხნარი უდაბნოები, ძირითადად, დაბლობზე მდებარეობენ. მათვე ეკუთვნით ე.წ. თაყირები — თიხნარი ნალექით დაფარული ბრტყელი დადაბლებები ( $1-12\text{კმ}^2$ ), რომლებიც წვიმების ან წყალდიდობების დროს წყლით იფარება. აორთქლების შემდეგ თიხა მკვრივი ქერქისებური ხდება და სკდება. უმაღლესი მცენარეები აქ არ იზრდებიან. საერთოდ, თიხნარ უდაბნოებში არსებობას ყველაზე კარგად ეფემერები ეგუებიან.

მლაშნარი მცენარეულობა (ჰალოფიტები) გავრცელებულია მლაშე წყლებით ძლიერ გაჟღენთილ ტერიტორიებზე. ჰალოფიტების წარმომადგენლებია: ღურღენი, თათაბო, ხვარხვარა და სხვა.

უდაბნოს მცენარეულობის მასა ძალზე მცირეა (21.900 კგ/ჰა), პროდუქტიულობა კი საკმაოდ მაღალია (9.500 კგ/ჰა წელიწადში, ე.ი. 4-ჯერ უფრო მაღალია, ვიდრე ტუნდრაში). აღსანიშნავია, რომ სხვა ეკოსისტემებისაგან განსხვავებით უდაბნოს ეკოსისტემებში მასის ყველაზე მცირე რაოდენობა (1%) ღეროებსა და ყლორტებზე მოდის.

დადგენილია, რომ უდაბნოში მშრალი მასის წლიური პროდუქცია პირდაპირაა დამოკიდებული ნალექების რაოდენობაზე.

მიუხედავად უდაბნოს ექსტრემალური პირობებისა, ცხოველთა სამყარო აქ საკმაოდ მდიდარია. ქვიშნარ უდაბნოებში, სადაც მცენარეული საფარი შედარებით კარგადაა განვითარებული, ფაუნა მდიდარია, ყველაზე უფრო ღარიბი ცხოველთა სამყარო ქვიან უდაბნოებში და მცენარეებით მცირედ დასახლებულ მოძრავ ქვიშნარ ადგილებშია. უდაბნოში ცხოვრობენ მხოლოდ ის ცხოველები, რომელთაც ადაპტაციის განსაკუთრებული მორფო-ფიზიოლოგიური მექანიზმები და სიცოცხლის თავისებური ნირი და ქცევა ახასიათებთ.

უდაბნოში მობინადრე ცხოველები სწრაფად გადაადგილებიან წყლის საძებნელად, საჭმლის მოსაპოვებლად და მტაცებლებისაგან თავის დასაცავად. ბევრ მათგანს განვითარებული აქვს ქვიშის სათხრელი წარმონაქმნები, მაგალითად, ჯაგრისები, სხვადასხვა გამონაზარდები კიდურებზე, გრძელი და მაგარი ბრჭყალები და სხვ. ძუძუმწოვრებიდან აქ გავრცელებულია კარგად მხტომი და სწრაფად მორბენალი ფორმები, მაგალითად, მიწის კურდღელი, ანტილოპები, გარეული ცხენები; აქ მრავალი ხელიკი და გველია. უდაბნოს ფრინველები (მაგ., გნოლქათამა) სწრაფად ფრენენ წყლის საძებნელად, იგივე ითქმის მორბენალ და მფრინავ მწერებზეც. უდაბნოს ცხოველების უმეტესობას ახასიათებს ე.წ. „უდაბნოს“ შეფერვა (რუხი, ყვითელი, ნაცრისფერი), რის გამოც, ისინი ნაკლებ შესამჩნევი ხდებიან უდაბნოს ქვიშნარი ან თიხნარი ნიადაგის ფონზე. უდაბნოს ცხოველთა უმეტესობა ზაფხულში მხოლოდ დამითაა აქტიური. ზოგიერთი მათგანი კი ზამთარში დღის განმავლობაშიცაა აქტიური. არიან ცხოველები (მაგ., თრია), რომლებიც ზაფხულობით ძილქუშში გადადიან და აგრძელებენ მას ზამთარშიც. ეს მოვლენა დაკავშირებულია ამ პერიოდში მცენარეულობის ხმობასა და წყლის დეფიციტთან. სტეპის კუს აქტიური ცხოვრების პერიოდი უდაბნოში არ აღემატება 2,5-3 თვეს წელიწადში და დაკავშირებულია ეფემერული მცენარეულობის განვითარებასთან.

ქვეწარმავლებს აქვთ გაუმტარი საფარი, რომელიც ამცირებს სხეულიდან სითხის აორთქლებას; გარდა ამისა, ისინი უკეთ გამოყოფენ მყარ ექსკრეტებს (შარდის მუავას და გუანინს). ანალოგიურ საფარს ივითარებენ უდაბნოს მწერები. მრავალ ძუძუმწოვარ ცხოველს შეუძლია დიდხანს იარსებოს წყლის გარეშე.

ასეთები არიან მდრღნელები, კენგურუს ვირთაგვა, ჯიბიანი თაგვი, მიწის კურდღელი. უწყლობის მიმართ დიდი გამძლეობა აქვს აქლემს.

საქართველოში უდაბნოს მცენარეულობა მხოლოდ ფრაგმენტულად არის წარმოდგენილი.

#### 4.8. მარადმწვანე ტროპიკული მცენარეული ტყეები

ბიოლოგიური მრავალფეროვნება თავის კულმინაციას აღწევს წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში. ისინი გადაჭიმულია ეკვატორის გასწვრივ, სადაც ნალექების რაოდენობა წელიწადში 5500 მმ-ს აღწევს. წვიმიანი ტყეები ძირითადად 3 რეგიონშია გავრცელებული, ესენია: 1. სამხრეთ ამერიკა — ამაზონისა და ორინოკოს აუზები და ცენტრალური ამერიკის ყელი. 2. კონგოს, ნიგერიის და ზამბეზის აუზები ცენტრალურ და დასავლეთ აფრიკაში და მადაგასკარი. 3. ინდომაღალია და ბორნეო-ახალი გვინეა. ყველა ეს რეგიონი ერთმანეთისაგან განსხვავდება მცენარეთა სახეობრივი შემადგენლობით, მაგრამ მსგავსია ტყეების ეკოლოგიით და სტრუქტურით. ტემპერატურის წლიური ცვალებადობა მათ უფრო სუსტად აქვთ გამოხატული, ვიდრე დედამიწაში. მზის სხივური ენერჯიის ნაკადის მიწოდება აქ მთელი წლის განმავლობაში თითქმის თანაბარია და მაღალ სიდიდეებს აღწევს. ამ ტყეების განვითარებისათვის აუცილებელია განსაკუთრებული ეკოლოგიური პირობები, კერძოდ, ჭარბი და რეგულარული ნალექები მთელი წლის განმავლობაში, ფოთლების განუწყვეტელი გაშლის შესაძლებლობა, მცენარეთა ზრდის ადრეულ სტადიაში სუსტ განათებასთან შეგუება (მაღალი ხეები სინათლის უდიდეს ნაწილს შთანთქავენ). წვიმიან ტროპიკულ ტყეებს ჩვენი პლანეტის უძველეს მცენარეულ ტიპს მიაკუთვნებენ. უძველესი ნიადაგები განვითარებულია პლუტონურ (მაგმურ) დედაქანებზე. აქ გაბატონებული ხე-მცენარეების სიმაღლე საშუალოდ 30-40 მ აღწევს. ამ ბიომის მცენარეთა და ცხოველთა სამყარო ჯერ კიდევ არ არის ბოლომდე შესწავლილი. მაღალიზიის ტყეებში 2000-ზე მეტი სხვადასხვა სახეობის ხე იზრდება, კოტ დივუარის სანაპიროზე — 600-ზე მეტი სახეობაა. მდ. ამაზონის აუზის ტყეებში 13ა-ზე საშუალოდ 423 ხე მოდის, რომელშიც 87 სახეობას მიეკუთვნება. ამავე ფართობზე ინდო-მაღალიზიაში 200 სახეობაზე მეტია. ამ ტყეების მცენარეებს მარადმწვანე — ხეშეში ფოთლები აქვთ.

წვიმიანი ტყეებისათვის დამახასიათებელია ენდემური ოჯახების სიმრავლე. ასე, მაგალითად, მადაგასკარის ფლორისტულ ოლქში აღინიშნება ცხრა ენდემური ოჯახი და 300 ენდემური გვარი. სახეობათა რიცხვის მიხედვით ამ ოლქში გამოირჩევა ჯადვარისებრთა ოჯახი. აქვეა ისეთი საინტერესო მწერიჭამია მცენარე,

როგორცაა ნეპენტესი და სხვ. ინდო-მაღალიზიაში ფართოდაა გავრცელებული დიპტეროკარპისებრთა ოჯახი, აგრეთვე გიგანტური ფიკუსები, პალმები, პანდანუსები, გვიმრები და სხვ.

განსაკუთრებით მდიდარია ტროპიკული ტყე ამაზონის ფლორის-ტულ ოლქში (ამაზონის აუზის დაბლობები, ბრაზილიისა და გვიანის სანაპიროები და ზოგიერთი კუნძული). მიუხედავად იმისა, რომ აქ მხოლოდ ერთი ენდემური ოჯახია, იგი შეიცავს 500 ენდემურ გვარსა და 3000-მდე ენდემურ სახეობას. ამაზონის აუზში გავრცელებულია ისეთი მცენარეები, როგორცაა კაუჩუკის შემცველი ჰევეა, შოკოლადის ხე, ბანანი. აღსანიშნავია აგრეთვე სამხრეთ ამერიკის წვიმიან ტყეებში ბრომელიასებრთა ოჯახის წარმომადგენლებს ფართო გავრცელება.

წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში ყველაზე დიდ სიმაღლეს (40-60 მ) აღწევენ დიპტეროკარპისებრთა ოჯახის ხე-მცენარეები: შორეა, დიპტეროკარპუსი და დრიობალანოფსა.

წვიმიან ტყეებისათვის დამახასიათებელია მხვიარა ლიანების სიუხვე, რომელთა სიგრძე 100 მ-ს აღწარბებს და მცენარე-ეპიფიტების (ხავსების, გვიმრების, ორქიდეების) მრავალფეროვნება. ხეების ტოტებზე და ღეროებზე ისინი ქმნიან მკვრივ საფარს. ეპიფიტები, იმის მიხედვით თუ სად არიან განვითარებული (ხეების ვარჯის ზემოთ, შუაში თუ ქვევით), ეგუებიან განათების ნაირგვარ პირობებს.

წვიმიან ტყეებში არსებული ბალახოვანი საფარი შეგუებულია სუსტ განათებას და ძლიერ გამჭიხრებულია. აქ ვხვდებით ისეთ პარაზიტ მცენარეს, როგორცაა, მაგალითად, რაფლეზია.

წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში (სურ.60) ხეები რამდენიმე იარუსს ქმნიან. პირველს ქმნიან შედარებით იშვიათად განლაგებული ძალიან მაღალი ხეები, რომლებიც ფარავენ მთელი ტყის საფარს. მეორეს წარმოადგენს საფარი, რომელსაც 25-35 მ სიმაღლეზე ქმნის მთლიანი მარადმწვანე ტყის ფენა, და შესამე, ქვედა იარუსი, რომელიც შეკრულია მხოლოდ იქ, სადაც ტყის საფარში აღწევს სინათლე.

მხოხავი მცენარეები, კერძოდ, მერქნიანი ლიანები და ეპიფიტები აქ იმდენად უხვია, რომ ისინი ხშირად ფარავენ ხეების კონტურებს. ლიანებსა და ხე-მცენარეებს შორის მხოლოდ მექანიკური ურთიერთობა არსებობს, ხშირად ლიანები იმდენად იზრდებიან და ძლიერდებიან, რომ ისინი „ახრჩობენ“ იმ მცენარეს, რომელზედაც არიან შემოხვეული. ინდოეთში განვითარებულ ასეთ ტყეებს ჯუნგლები ეწოდებათ.

აღნიშნული ბიომის ხეების ფესვთა სისტემა სუსტადაა განვითარებული. მაგალითად, კოტ დი-ვუარის ტყეში ფესვთა სისტემის მოცულობის 95% განაწილებულია ნიადაგის ზედა ფენაში

1,3 მ სიღრმეზე. ფესვთა სისტემის სუსტი განვითარებით აიხსნება ამ ტყეებში ხეთა ძალიან ხშირი წაქცევა. დიდ ინტერესს იწვევს ე.წ. ფიცრისებური ფესვთა სისტემის განვითარება, რომელიც ღეროს ქვედა ნაწილის გამონაშვერიდან ვითარდება. ამ ფესვების ნაირსახეობაა ე.წ. ოხოფებებისებური ფესვები. გარდა ამისა, წვიმიანი ტყის ხეები ხშირად პნეკმატოფორებს ანუ სასუნთქ ფესვებსაც ივითარებენ. ბოტანიკოსთა აზრით, ფესვის ასეთი სახეცვლილებები ხელს უწყობენ მცენარეთა შეგუებას ძლიერ ტენიან გარემოსთან (ნიადაგთან, ტყის ქვედა ფენასთან) და ხშირად წყალდიდობასთანაც კი, როდესაც წყლის სიმაღლე 9 მ აღწევს ხოლმე.

წვიმიანი ტყის ხეებისათვის დამახასიათებელია კაულიფლორია ანუ „ღეროს ყვავილობა“ — ისეთი მოვლენა, როდესაც ყვავილები ვითარდებიან პირდაპირ ღეროებზე. ასეთებია კაკაოს ხის, პურის ხის, კოლას სხვადასხვა სახეობები, ხურმა, ფიკუსი და სხვა.

მარადმწვანე ტროპიკული ტყეების ბიომასა დედამიწაზე ყველაზე მაღალი მაჩვენებლებით ხასიათდება (საშუალოდ 525.000 კგ/ჰა); მაგალითად, ტაიგის ტყეების ბიომასაზე იგი ორჯერ უფრო მეტია. განსაკუთრებით აღსანიშნავია მისი მაღალი პროდუქტიულობა (35.000 კგ/ჰა წელიწადში), რაც 4-5-ჯერ უფრო მეტია, ვიდრე ტაიგისა და ფართოფოთლოვანი ტყეების პროდუქტიულობა. ორგანული მასის დაშლა წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში სწრაფად მიმდინარეობს.

როდესაც ზომიერი ზონის ტყეებს ვიხილავდით, აღვნიშნეთ, რომ იქ ცხოველები ძირითადად ნიადაგისპირა ფენაში ბინადრობენ. წვიმიან ტყეში კი ცხოველების ძალიან დიდი ნაწილი ტყის ზედა იარუსებში ცხოვრობს. ასე, მაგალითად, ბრიტანეთის გვიანაში ხეებზე ცხოვრობს ძუძუმწოვრების 50%. ამ ტყეებში შემორჩენილია ისეთი პრიმიტიული ჯგუფები, როგორიცაა პირველადტრაქეიანები. ძალიან ბევრია წყლის ცხოველები; სხვადასხვა სახეობის ტერმიტები თავის „სახლებს“ აშენებენ ნიადაგის ღრმა ფენებში, დიდი ხეების ტოტებზე; ბევრია ე.წ. მოხეტიალე ჭიანჭველა, კოდოს სახეობები. ხეებზე მცხოვრები ცხოველებიდან აღსანიშნავია: მაიმუნები, მღრღნელები, მტაცებლები, ჩანთოსნები. ცხოველები აქტიურნი არიან მთელი წლის განმავლობაში. ტყეში დღისით შედარებით სიწყნარეა, შებინდებისთანავე იწყება ცხოველების ხმაური. ცხოველების გამრავლება ყველაზე მეტად დაკავშირებულია ტენიან პერიოდთან. არიან ისეთი ცხოველებიც (კალიმანტანა), რომელთა შეუღლება მიმდინარეობს მინიმალური ნალექების პერიოდში. ტროპიკულ ტყეებში ცხოველების ძირითად საკვებს მცენარეთა ნაყოფები და ტერმიტები წარმოადგენენ. ფრინველების სიუხვის ერთ-ერთი მიზეზია მცენარეებით კვება. მაგალითად, ნაყოფებით იკვებებიან: თუთიყუშები, ჩიტო მარტორქა, ტუკანები, სამოთხის ჩიტები, კოტინგები და სხვ. ჭარბად დასახლებულ ჯუნგლებში

ძალიან ბევრი ფრინველი ჩამოკიდებულ ბუდეს ქსოვს, ხოლო მწერები ჩამოკიდებულ პარკებს აგებენ, რაც იცავს მათ ჭიანჭველებისა და სხვა მტაცებლებისაგან. ბევრ ცხოველს დამის ცხოვრების ნირი ახასიათებს.

ტროპიკების მთიან რაიონებში გავრცელებულია მთის წვიმიანი ტყე, რომელიც ბარის წვიმიანი ტყის ერთ-ერთ ნაირსახეობას წარმოადგენს. მთის მიმართულებით ტყე სულ უფრო დაბალი ხდება, ეპიფიტების რაოდენობა ავტოტროფების საერთო მასაში მნიშვნელოვნად იზრდება. ეს ტენდენცია თავის კულმინაციას აღწევს ე.წ. მთის პილეს (ბერძ. *hyle* - ტყე) ჯუჯა ტყეში. წვიმიანი ტყის კიდევ ერთ ნაირსახეობას წარმოადგენს ე.წ. „გალერეის“ ტყეები, რომლებიც მდინარის პირებზეა გადაჭიმული.

ტროპიკული წვიმიანი ტყის განადგურების შემთხვევაში მის ადგილს იკავებენ წიწვიანი ხეები, მაგალითად, მუსანგა (აფრიკა), ცეკროპია (ამერიკა) და მაკორანგა (მალაიზია). კლიმაქსური ტყის აღდგენა ძალიან ნელა მიმდინარეობს.

ბევრი მეცნიერი თვლის, რომ ტროპიკული ტყისათვის დამახასიათებელია ცვალებადობისა და სახეობათა წარმოქმნის დიდი სისწრაფე, ამიტომაც გახდა ეს ტყეები ბევრი ახალი სახეობის წარმოქმნის კერა.

#### 4.9. მთის ეკოსისტემა

ზემოთ განხილული ბიომებისაგან განსხვავებით, მთის ეკოსისტემები არ არიან დაკავშირებულნი გარკვეულ კლიმატურ ზონასთან. ამიტომ მათ აზონალურ ბიომებს ან ორობიომებს (ბერძ. *oreo* - მთა) უწოდებენ. აღსანიშნავია, რომ მთის ეკოსისტემები წარმოდგენილია თითქმის ყველა განედსა და ზონაში, არქტიკიდან მოყოლებული ტროპიკებამდე.

მაღალმთიანი ეკოსისტემების ერთ-ერთ ყველაზე უფრო მკვეთრად გამოხატულ თავისებურებას წარმოადგენს ის, რომ ტერიტორიის მცირე მონაკვეთზეც კი აქ აღინიშნება ერთმანეთისაგან სრულიად განსხვავებული სასიცოცხლო პირობები. მთაში სიმაღლის მატებასთან ერთად მკვეთრად იცვლება კლიმატური პირობები. ზღვის დონიდან ყოველი 100 მ სიმაღლის მომატებასთან ერთად მთაში ტემპერატურა ეცემა  $0,55^{\circ}\text{C}$ -ით (ალპები, კავკასიონი და სხვ.) და  $0,75^{\circ}\text{C}$ -ით (ტროპიკების მაღალმთიანეთი).

დედამიწის ყველა მაღალმთიანეთისათვის ეკოტიპის საერთო ნიშნებია: მზის მაღალი რადიაცია (პოლარულ მთებში - გრძელი დღე ზაფხულში), ტემპერატურათა მკვეთრი დღელამური მერყეობა, ძლიერი ქარი, ნახშირორჟანგისა და წყლის ორთქლის დაბალი პარცია-

ლური წნევა, ულტრაიისფერი სხივების დიდი რაოდენობა. ამასთან, ალპების, კავკასიონის, პიმალის, პამირის, პოლარული და ტროპიკული მაღალმთიანეთის კლიმატური პირობები საკმაოდ მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. მაგალითად, ტროპიკული მაღალმთიანეთის ეკვატორული ანდები, კილიმანჯაროს და კენიის მწვერვალები და სხვ., კავკასიის და ალპების კლიმატისაგან განსხვავდება მკვეთრად გამოხატული დღელამური და სუსტ წლიურ ტემპერატურათა მერყეობით, ნათელი დღეების სიუხვით და უთოვლობით. ტროპიკულ მაღალმთიანეთში ცივი ნიადაგი ვერტიკალური სარტყლების მიხედვით ზღუდავს მცენარეთა გავრცელებას. მშრალი მაღალმთიანეთის, კერძოდ, პამირის კლიმატი ნალექების უმნიშვნელო რაოდენობით, ჰაერის ძლიერი სიმშრალით და განსაკუთრებულად ძლიერი მზის რადიაციით გამოირჩევა. მთიანი ტუნდრები, ალპებისა და კავკასიონისაგან განსხვავებით, ვეგეტაციის პერიოდში ხანგრძლივი დღიური განათებით, მზის დაბალი რადიაციით, მცირე ან ზომიერი თოვლის საფარით, ძლიერი ღრუბლიანობით, ძალიან დაბალი ტემპერატურებით და მუდმივი მშრალობით ხასიათდებიან.

მაღალმთიანეთში, ადგილსამყოფელების ეკოლოგიურ კონტრასტულობის გაზრდასთან ერთად, ეკოსისტემებში სხვადასხვა მცენარეთა სახეობებისა და სასიცოცხლო ფორმების განაწილება არათანაბარია. ამ მხრივ განსაკუთრებით გამოირჩევა ტროპიკების მაღალმთიანი ეკოსისტემები, მაგალითად, ანდებში გიგანტურ, ბალახოვან მცენარეებთან ერთად, როგორცაა გვარი ესპელეცია, იზრდება ე.წ. „ხშირბეწვიანი მცენარეები“ ნახევრად ბუჩქები, ბალიშა მცენარეები (აზორელას სახეობები), კაქტუსები (მაგ. ტეფროკაქტუსი და სხვა).

აფრიკის მთებში (4000 მ სიმაღლეზე და უფრო ზევით) გავრცელებულია მარცვლოვნების უზარმაზარი კორდები, აგრეთვე „მეგაფიტები“ — ხისმაგვარი ბალახები (თავევითელას, ლობელიას სახეობები). ყველა ეს მცენარე მაღალსპეციალიზებული სასიცოცხლო ფორმის მქონეა და დღე-ღამის განმავლობაში ტემპერატურათა მკვეთრ მერყეობას კარგად ეგუება.

აფრიკის ტროპიკული მაღალმთიანეთი გამოირჩევა ნიადაგის ფაუნის სიმდიდრით და სპეციფიკურობით. აღსანიშნავია აგრეთვე ხოჭოების დიდი სიმრავლე. მწერები აქ განსაკუთრებით არიან დაკავშირებულნი მცენარეებთან. ასე, მაგალითად, მცენარე იეგერის ფილიპიაზე შეგროვილია 5 სახეობის, ხოლო ხავსის საფარში — 24 სხვადასხვა სახეობის მწერი. 1135 სმ<sup>3</sup> მოცულობის ნიადაგში ფიქსირებულია 124 ცხოველი, რომელიც 24 სხვადასხვა სახეობას მიეკუთვნება. ძალიან მაღლაც კი (4420 მ ზ.დ.) საკმაოდ მდიდარი ნიადაგის ფაუნაა გამოვლენილი. კილიმანჯაროს მთებში ბინადარი ძუძუმწოვრებიდან აღსანიშნავია: ლეოპარდი, სპილო, ანტილოპა,

წითელი თხა, გარეული კამენი და სხვა; ფრინველებიდან: კაკანა, ნიბუხა, თეთრხურგა ყვავი, კანარის ჩიჭი და სხვა.

ზღვის დონიდან 2800 მ სიმაღლეზე კენიის მოეებში ჯერ კიდევ კარგადაა წარმოდგენილი პოლოკარპუსის და ბამბუკის ტყეები. ტყის ზედა საზღვარი აქ აღწევს 3500 მ ზ.დ.

მშრალ მაღალმთიანეთში, მაგალითად, პამირზე, მცენარეთა ასეთი დიდი მრავალფეროვნება არ არის. აქ ძირითადად გაბატონებულია ცივი უდაბნოს მცენარეულობა, კერძოდ, ისეთი ბალიშა ბუჩქოვანი მცენარეები, როგორცაა ტერესკენი, ზღარბა, გლერძა და სხვა. ყველაზე ტენიან ხეობებში გავრცელებულია ისლისა და კობრეხიას მდელოები ანუ ე.წ. სახები. ხებუჩქნარი (ტირიფი, არყი და სხვ.), რომელიც მხოლოდ ზოგიერთ ხეობაშია წარმოდგენილი, ზღვის დონიდან 3900 მ—მდე აღწევს. ფაუნა ღარიბია, ძირითადად გვხვდება: არხარი, ვირზახუნა, ტიბეტური კურდღელი, ტიბეტური ყვავი და სხვა.

ზომიერი ზონის ტენიანი (ჰუმიდური) კლიმატის მთის (მაგალითად, ალპების, კავკასიონის) ეკოსისტემებისათვის დამახასიათებელია ძირითადად მენხერი და ტანბრეცილი ტყე, ბუჩქნარი მცენარეულობა, მდელოები. აქვე კარგადაა გამოხატული ვერტიკალური სარტყლები: ნივალური (3500–3700 მ ზ.დ. და უფრო მაღლა), სუბნივალური (2900–3500 მ ზ.დ.), ალპური (2300–2900 მ ზ.დ.), სუბალპური (1800–2500 მ ზ.დ.), ხშირად სარტყლების ანალოგიური სახელწოდებები ამერიკელ, ინგლისელ და სკანდინაველ ბოტანიკოსებს გადააქვთ პოლარული ტროპიკების, ძლიერ კონტინენტური და მშრალი მაღალმთიანეთის პირობებისათვის, რაც არ არის მიზანშეწონილი. ზემოთ აღნიშნული სარტყლების დაყოფის პრინციპი და სახელწოდებები მიესადაგება მხოლოდ ზომიერი სარტყლის ტენიანი კლიმატის მთის სისტემებს (ძირითადად ალპებს, ჰიმალაის, პირენეებს, კარპატებს, კავკასიონს).

ჰუმიდურ მაღალმთიანეთში, განსაკუთრებით ალპებში, ალპურ სარტყელს გამოყოფენ მენხერი და ტანბრეცილი ტყის ზედა საზღვრიდან, სადაც ეს ტყე ბალახოვან მცენარეულობას — მდელოებს ემიჯნება. ამ ზოლს ევროპელი ბოტანიკოსები „ბრძოლის სარტყელს“ უწოდებენ. საერთოდ, ტყის ზედა საზღვარი სხვადასხვა მაღალმთიანეთში სხვადასხვა სიმაღლეზეა და პოლუსებისაკენ ის პროგრესულად დაბლა იწევს. მაგალითად, ევროპაში ტყის ზედა საზღვარი ზღვის დონიდან 1500—დან 2300 მ—მდე მერყეობს, კავკასიაში — 2200—დან 2700—მდე, ძლიერ მშრალ და კონტინენტურ ტიბეტის მთებში ტყის საზღვარი 4000 მ და უფრო მაღლა ვრცელდება, პოლარულ მთებში ტყის საზღვარი მხოლოდ 250—მდე აღწევს (ნრდ., ნორვეგია).

ევროპის ალპებში ტყის ზედა საზღვარს (სუბალპური სარტყელი) ჰქმნიან ძირითადად ნაძვი, სოჭი და ლარიქსი. ევროპის

მთების სუბალპურ სარტყელში უმთავრესად გაბატონებულია გართხმული ბუჩქები: როდოდენდრონი, მთის ფიჭვი, ღვია, ქონდარა ბუჩქები — მოცვი, კალუნა და სხვ.

ცხოველებიდან აღსანიშნავია ჩლიქოსნები: შველი, ევროპული ირემი, გარეული ღორი; მტაცებლები: მგელი, გარეული კატა, კვერნა, ყარყუმი და სხვ. ფრინველები: ყვავი, კოდალა, წიწკანა, როჭო და სხვ.

ალპური სარტყლისათვის დამახასიათებელია ძირითადად დაბალბალახეული ალპური მდელოები ისლისა და მარცვლოვანი მცენარეების ფართო მონაწილეობით. კლდეებზე იზრდება ფხიჭას სახეობები, კლდის დაფნა და სხვ. ძუძუმწოვრებიდან გავრცელებულია: არჩვი, ალპური თხა, ალპური ზაზუნა, მემინდვრია; ფრინველებიდან ცნობილია მთის არწივი, ალპური ჭკა, ჭილყვავი და სხვ.

ქვემოთ უფრო დაწვრილებით შევვხებით საქართველოს მაღალმთიანეთის ეკოსისტემებს.

## თ ა ვ ი 5. საქართველოს ძირითადი ბიომების მოკლე დახასიათება

საქართველოს შედარებით მცირე ტერიტორიაზე მრავალფეროვანი ეკოსისტემებია განვითარებული, აღმოსავლეთ საქართველოს მშრალი რაიონების ნახევრადუდაბნოებიდან და კოლხეთის ტენიანი, თითქმის სუბტროპიკული კლიმატის დაბურული ტყეებით დაწყებული, ვიდრე მთების მკაცრი კლიმატის თავისებურ ეკოსისტემებამდე. რელიეფის დანაწევრებამ და ქედების რთულმა კონფიგურაციამ საქართველოში განაპირობა ეკოსისტემების გეოგრაფიული და ეკოლოგიური იზოლაცია.

ადამიანის საქმიანობამ არსებითი ცვლილებები შეიტანა საქართველოს ეკოსისტემებში: ძლიერ შემცირდა ტყეებისა და სემიარიდული (ნახევრადმშრალი) მთისწინების მცენარეულობის ფართობი; გაჩნდა ტყის შემდეგი მდელოები, კულტურულ მცენარეთა ნათესები და ნარგავები; ერთი მხრივ, ფლორა გამდიდრდა კულტურულ მცენარეთა ინტროდუცირებული სახეობებით, მეორე მხრივ, — ადვენტური (შემთხვევით შემოტანილი) და სარეველა მცენარეებით.

აღმოსავლეთ და დასავლეთ საქართველოს კლიმატის არსებითმა განსხვავებამ განაპირობა ბიომების სხვადასხვაგვარობაც, რაც ვერტიკალური სარტყლიანობის სტრუქტურაშიც ვლინდება. დასავლეთ საქართველოში საერთოდ არ არის სემიარიდული და არიდული, ანუ მშრალი მცენარეულობის სარტყელი; ტყეებით დაფარულია ვაკეები და მთისწინების ფერდობები ზღვის ნაპირიდანვე. დასავლეთ საქართვე-

ლოში მხოლოდ 5 ძირითადი სარტყელია: ტყის (ზ.დ. 1900 მ-მდე), სუბალპური (1900-2500 მ), ალპური (2500-3100 მ), სუბნივალური (3100-3600 მ) და ნივალური (>3600 მ).

აღმოსავლეთ საქართველოში ვერტიკალური სარტყლიანობა უფრო რთულია. აქ 7 სარტყელია: ნახევრადუდაბნოების, მშრალი ველებისა და არიდული მენხერი (ნათელი) ტყეების (150-600 მ), ტყის (600-1900 მ), სუბალპური (1900-2500 მ), ალპური (2500-3000 მ), სუბნივალური (3000-3500 მ) და ნივალური (>3500 მ). სამხრეთ საქართველოს მთიანეთის ტყისა და სუბალპურ სარტყლებში ალაგ-ალაგ განვითარებულია აგრეთვე სემიარიდული ეკოსისტემების უტყეო ფორმაციები, რომლებშიც ჭარბობს მთის მცენარეულობა.

აღმოსავლეთ საქართველოს დაბლობებსა და მთისწინებში ტყეები გვხვდება მხოლოდ მდინარეების მკვერის, ივრის, ალაზნისა და ქციის ქვემო წელის გასწვრივ. აქ ჭარბობს: მუხა, ტირიფი, ზოგან თუთა, თელა, ქაცვი და სხვ. ალაზნის დაბლობის ტყეებისათვის დამახასიათებელია აგრეთვე ლაფანი. ეს ტყეები მდიდარია ლიანებით (ეკალიქი, ღვედკეცი, კარბარდა და სხვ.), განათებულ ადგილებში უხვად იზრდება მაყვალი.

აღმოსავლეთ საქართველოს დაბლობები (ელდარის და სხვ.) უჭირავთ ნახევრადუდაბნოებს, რომლებშიც ალაგ-ალაგ წართულია უდაბნოს ფრაგმენტები.

რამდენადმე მაღლა, ნაკლებად მშრალი კლიმატის პირობებში განვითარებულია მშრალი ველების სტეპების სამხრეთული ვარიანტები, უმთავრესად უროიანები; უფრო იშვიათია აბზინდიან-ვაციწვერიანი და წივანიან-ვაციწვერიანი ველები. დამახასიათებელია აგრეთვე არიდული (მშრალი, ქსეროფილური) ნათელი ტყეები, რომლებშიც უფრო ხშირად ჭარბობს საკმეველის ხე და ღვიები, ზოგან - აკაკი, ქართული ნეკერჩხალი, ბერყენა, ბროწეული და სხვ. ნათელი ტყეები ამჟამად განანაგებულია. მათი ნაშთები დაცულია ვაშლოვანის ნაკრძალსა და შირაკის რამდენიმე ხევხმელში (ლეკისწყალი, ბულათმოედანი).

აღმოსავლეთ საქართველოს სტეპური (ველის) მცენარეულობის კერძოდ, უროიანი ცენოზების ფიტომასის რაოდენობა საკმაოდ მაღალია (13-18 ც/ჰა). იგივე არ ითქმის ამავე მცენარეულობის დეტრიტის (გაუხრწნელი მასის) შესახებ, რომლის მანვენებლებიც მაღალმთიანეთის, არქტიკის, ტაიგის ეკოსისტემების დეტრიტის რაოდენობასთან შედარებით ძალიან დაბალია (0,73-1,3 ც/ჰა). გაუხრწნელი მასის მცირე რაოდენობა ნახევრად მშრალ აღმოსავლეთ საქართველოს ველის ეკოსისტემებში მკვდარი ორგანული მასის ინტენსიური დაშლის მანვენებელია. როგორც ცნობილია, ორგანული მასის დაშლა ბუნებრივ ეკოსისტემებში ხელს უწყობს ბიოლოგიურ და მინერალურ ნივთიერებათა აქტიურ წრებრუნვას და ნიადაგის

საკვები ნივთიერებებით გამდიდრებას.

მშრალი ველებისა და ნათელი ტყეების სარტყელში გავრცელებულია ჯაგეკლიანები — ბუჩქნარები, რომლებიც შექმნილია ძირითადად ძეძვის, ზოგან შავჯაგას, კოწახურისა და გრაკლასაგან. ეს ბუჩქნარები უმეტესად მშრალი (ქსეროფილური) ტყეების ნაშთებია.

აღმოსავლეთ საქართველოს ტყეები მრავალნაირია. ისინი იცვლებიან ვერტიკალური პროფილის, რელიეფის პირობებისა და ბიოტოპის ტენიანობის შესაბამისად. ტყის სარტყლის ქვედა ნაწილში ჭარბობს მუხნარი, რომლის მეორე იარუსში იზრდება ჯაგრცხილა, ზოგან აგრეთვე ზღმარტლი, კუნელი, ტყემალი, თამელი, ასკილი, გრაკლი, თრიმლი და სხვ. ალაზნის მარცხენა სანაპიროს უფრო ტენიან პირობებში გავრცელებულია აგრეთვე წაბლი, რცხილა, ბოკვი, ურთხელი და სხვ. ხეობებში ქვეტყეში იზრდება ჯონჯოლი, უცვეთელა, თხილი, სურო და სხვ.

ზემოთ ეს ტყეები იცვლება მუხნარ-რცხილნარით, რცხილნარით, რცხილნარ-წაბლნარით. ტყის სარტყლის შუა და ზედა ნაწილებში (განსაკუთრებით, ჩრდილო ექსპოზიციის ფერდობებზე) გაბატონებულია მონოდომინანტური\*, მაღალი პროდუქტიულობის ტყეები, რომლებიც აღმოსავლური წიფლისაგანაა შექმნილი. ზოგან წიფელს ერევა თელა, ცაცხვი, ნეკერჩხალი, იფანი და სხვ. სამხრეთ ექსპოზიციის ფერდობებზე, ზ.დ. 1500 მ-ზე მაღლა, ალაგ-ალაგ ვითარდება მაღალმთის მუხისაგან შექმნილი ტყეები. აღმოსავლეთ საქართველოს დასავლეთ რაიონებში, წიფლნართან ერთად, ტყის შუა და ზედა ნაწილებში ფართოდაა გავრცელებული ნაძვნარი, რომელსაც ზოგან (უმთავრესად უფრო განათებულ ფერდობებზე) ენაცვლება ფიჭვნარი. ბორჯომის სამხრეთ-დასავლეთ მთებში იგი დომინირებს კიდევაც. ფიჭვნარი გაბატონებულია თუშეთშიც.

აღმოსავლეთ საქართველოს ტყის სარტყლის ბუნებრივი მცენარეულობა ძალიან დაზარალდა ადამიანის სამეურნეო საქმიანობით. განსაკუთრებით ძლიერი უარყოფითი ზეგავლენა განიცადა ტყის სარტყლის ქვედა ზოლის მცენარეულობამ; ამჟამად მათი ადგილი თითქმის მთლიანად უჭირავს ბალ-ვენახებს, სახნავ-სათესებსა და სათიბ-საძოვრებს.

აღმოსავლეთ საქართველოს სტეპებსა, ნახევრადუდაბნოებში და მთისწინების ტყეებში ძუძუმწოვრებიდან გავრცელებულია: ქურციკი, რომელიც გადაშენების გზაზეა; ჩვეულებრივი მემინდვრია, ველის თაგვი, რუხი ზაზუნა, კავკასიური წითელკუდა მექვიშია; კახეთის ტყეებსა და მტკვრისპირა ჭალებში — გარეული ღორი, შველი,

---

\* მონოდომინანტური — ერთი სახეობის დიდი სიმრავლითა და დაფარულობით შექმნილი ცენოზი.

ირემი, კავკასიური თხუნელა, გრძელკუდა და მცირე თეთრკუდები. თბილისის მიდამოებში ბინადრობს ცნობილი, ყველაზე პატარა ძუძუმწოვარი — ფულუ. აღმოსავლეთ საქართველოს სტეპებში მრავლად არიან. მღამიობები, მეღამურები; ელდარისა და სამგორის სტეპებში ბინადრობს კავკასიური წითელკუდა მექვიშა. აღმოსავლეთ საქართველოს სტეპებში ფართოდაა გავრცელებული წყლის მემინდვრია, ამიერკავკასიური მაჩვი, წავი; მცირე რაოდენობითაა ჭრელტყავა, რომელიც გადაშენების გზაზეა; თითქმის ყველგანაა მგელი, ამიერკავკასიური ველის მელა, იშვიათად, მაგრამ მაინც გვხვდება სტეპის მგელი, ზოლებიანი აფთარი და ამიერკავკასიური ჯიქი, რომლებიც ამოწყდომის გზაზე არიან. აღმოსავლეთ საქართველოს სტეპებში ფრინველებიდან აღსანიშნავია: მწყერი, კაკაბი, გნოლი; ივრის ხეობის მცირე მონაკვეთზე ცხოვრობს დურაჯი. ზოგან გვხვდება ხოხობი, გარეული მტრედი, ქედანი, წყალსატევების მახლობლად ბინადრობენ გვრიტი, მელოტა და სხვ. მიმოფრენისას შეიძლება შევხვდეთ ვარხვს; გვხვდება ლაკლაკი, ოყარი, მიმინო, ძერქორები. ფართოდ არიან გავრცელებული: გუგული, ბოლოკარკაზი, ალკუნე, კვირიონი, კაჭკაჭი, შროშანი, ჭვინტა, ნარჩიტა და სხვანი.

ქვეწარმავლებიდან აღსანიშნავია: კავკასიური ჯოჯო, კლდის ხვლიკები; გველებიდან გავრცელებულია: ველის მახრჩობელა, ბოხმეჭა, წენგოსფერი და ყვითელმუცელა მცურავები, კატისთვალა გველი, ცხვირქოსანი გველგესლა, ზოგიერთ ადგილას ბინადრობს გიურზა. ამფიბიებიდან აღსანიშნავია ტრიტონები, ტბორის ბაყაყი, მცირეაზიური ბაყაყი, გომბეშოები, ვასაკა, ყოტი, ჯვარულა. უხვად არიან წარმოდგენილი მწერები, ობობასნაირნი, მოლუსკები და ჭიები.

მაღალმთიან ველებზე (ჯავახეთი, მესხეთი) ძუძუმწოვრებიდან გავრცელებულია: ევროპული ზღარბი, ევროპული თხუნელა, მცირე ბიგა, მულუ, ღამურები, ძილგუდა. ახალქალაქის მახლობლად და ჯავახეთის ზოგიერთ სხვა რაიონში ბინადრობს ბრუცა. მდინარეების სანაპიროზე გვხვდება წყლის ბიგა, წავი. ყველგანაა მელა, ზოგან ტყის კატა, ფოცხვერი, მურა დათვი, გარეული ღორი. აქა-იქ გვხვდება შველი და ირემი.

ფრინველებიდან აღმოსავლეთ საქართველოს მთიან ველებზე გავრცელებულია: კავკასიური როჭო, კასპიური და კავკასიური შურთხები, კაკაბი, ჩხურუშტი, ჩხართვი, კლდის შაშვები და სხვ. ქვეწარმავლებიდან ყველაზე ფართოდაა წარმოდგენილი: კავკასიური ჯოჯო, ბოხმეჭა, ხვლიკები, მცურავები. ამფიბიებიდან აღსანიშნავია: კავკასიური სალამანდრა, კავკასიური ჯვარულა, ვასაკა და სხვ.

დასავლეთ საქართველოში კოლხეთის დაჭაობებულ დაბლობზე

ზღვის დონიდანვე იწყება მურყნარები და ლაფნარები. ნაკლებად ტენიან ადგილებში გავრცელებულია: მუხნარები, რცხილნარები, წაბლნარები. ეს ტყეები მდიდარია ლიანებით, უმთავრესად ეკალიძით.

აფხაზეთში, შავი ზღვის სანაპიროზე, იზრდება ბიჭვინთის ფიჭვი. ბიჭვინთის კონცხის უნიკალური ფიჭვნარი დაცულია, როგორც ბუნების ძვირფასი ძეგლი. იქვე გვხვდება ხმელთაშუაზღვისპირეთის ფლორის სხვა წარმომადგენლებიც, მათ შორის საქართველოსათვის ისეთი იშვიათი მცენარეები როგორიცაა: ხემარწყვა, ხისმაგვარი მანანა, ზღვის შროშანი და სხვ.

კოლხეთის მთისწინეთის ლანდშაფტებიც ძლიერაა შეცვლილი ადამიანის ზემოქმედებით; ველური მცენარეულობა აქ თითქმის აღარ შემორჩა. უკანასკნელ ათწლეულებში კოლხეთის დაბლობზე (ზოგიერთი ჭაობიანი ნაკვეთის გამოკლებით) და მთისწინებზე დიდი ფართობი დაეთმო ინტროდუცირებულ სუბტროპიკულ ხეხილს და ტექნიკურ კულტურებს (ჩაი, ციტრუსები, ტუნგო, დაფნა, ეთერზეთოვანი და სხვა მცენარეები). დეკორატიული მიზნით აშენებენ ევკალიპტს, პალმას, ოლენდრს და სხვ.

ტყის სარტყლის ქვედა ნაწილში (500–600 მ-მდე) აუთვისებელი ფერდობები უჭირავს მუხნარს, რომელსაც ქმნის ქართული და კოლხური მუხა, წაბლნარსა და რცხილნარს, უფრო მაღლა – ძირითადად წიფლნარს, ხოლო 1000 მ-დან – წიფლნარ-მუქწიწვოვან\* ტყეებს, რომლებშიც ჭარბობს ნაძვი და სოჭი. ხელუხლებელი წიფლნარები და მუქწიწვოვანი ტყეები ამჟამად შემორჩენილია მხოლოდ ნაკრძალებში და ძნელად მისაღვამ ადგილებში.

დასავლეთ საქართველოს ტყეებისათვის დამახასიათებელია რელიქტური გართხმული ბუჩქების, მათ შორის მარადმწვანეების – შქერის, წყავისა და ბაძვისაგან შექმნილი ხშირი ქვეტყე. აფხაზეთისა და სამეგრელოს კირქვიან მთებში გვხვდება ბზა, რომელიც უმთავრესად ხეობების ტყეთა მეორე იარუსში იზრდება.

როგორც აღმოსავლეთ, ისე დასავლეთ საქართველოს ტყიან მთებში ხშირად გვხვდება ისეთი ძვირფასი ხე-მცენარეები, როგორიცაა უთხოვარი, დათვისთხილა, უხრავი. ბაწარას ხეობაში, ალაზნის ზემო დინებაში, შემორჩენილია კარგად შენახული უთხოვრიანები. აქ შეხვდებით 30 მ-ზე მაღალ და 1,5 მ სისქის უთხოვარს.

ტყეს საქართველოს ტერიტორიის 38,6% უკავია. ტყით დაფარულია 2,69 მლნ ჰა. აქედან 95%-ზე მეტი ნიადაგდამცველი და წყალმარეგულირებელი ტყეებია, სადაც ტყის ჩვეულებრივი ექსპლუატაცია დაუშვებელია. 461 000 ჰა ძალზე გამენახებელი და დეგრადირებულია. 1,027 მლნ ჰა წიფლის ტყეა, 0,41 მლნ ჰა წიწვოვანი (ნაძ-

\*

მუქწიწვოვანი ტყე ეწოდება ნაძვნარ და სოჭნარ ტყეებს.

ვი, სოჭი, ფიჭვი), დანარჩენი ტერიტორია სხვა ფოთლოვნებს უჭირავს.

დასავლეთ საქართველოს ტყის სარტყელში ძუძუმწოვრებიდან ბინადრობენ: ევროპული ზღარბი, ევროპული თხუნელა, დიდი კბილთეთრა. ფართოდაა გავრცელებული მცირე ცხვირნალა, ყურგაძელა მღამიოები (ზუგდიდთან), კავკასიური ციყვი, მეღამურები, ღნავი, ტყის თაგვი, პონტოური წითური მემინდვრია, ამიერკავკასიური მაჩვი, თეთრყელა და ყვითელყელა კვერნები, დედოფალა, კავკასიური წავი. ძალიან ცოტაა მგელი, ხშირად ვხვდებით ტურას, მელას, მურა დათვს, იშვიათად ტყის კატას, ფოცხვერს, გარეულ ღორსა და შველს.

ფრინველებიდან ამ სარტყელისათვის დამახასიათებელია კოლხური ხოხობი; ფართოდაა გავრცელებული მწვერი, ქედანი, გვრიტი, მელოტა, თოლიები, თევზიყლაპიები, კოკონები, რუხი ბატი, ჩვამები. მიმოფრენისას იშვიათად გვხვდება ხუჭუჭა ვარხვი, აგრეთვე წითური, რუხი და თეთრი ყანჩები. ფართოდაა აგრეთვე გავრცელებული ქორი, მიმინო, ზარნაშო, ბუები, გუგული, ბულბული და სხვა. თითქმის უკვე გადაშენებულია შევარდენი.

ქვეწარმავლებიდან ბინადრობენ ხვლიკები, სპილენძა, კავკასიური გველგესლა და სხვა. ამფიბიებიდან აღსანიშნავია ჩვეულებრივი სალამანდრა, სავარცხლიანი და მცირეაზიური ტრიტონები, ტბორის ბაყაყი, ვასაკა და სხვა.

საქართველოს მაღალმთიანეთში კარგადაა გამოხატული სუბალპური, ალპური, სუბნივალური და ნივალური სარტყელები. სუბალპური სარტყელის მცენარეული საფარი განსაკუთრებით მდიდარია სახეობებით. აქ სიმაღლის მატებასთან ერთად მცირდება ხეებისა და ბუჩქნარების რაოდენობა. სუბალპური სარტყლის ქვედა საზღვარი 1800–2000 მ-ია. მას ზემოთ ტყე თანდათანობით უთმობს პოზიციებს მეჩხერ „პარკულ“ კორომებს (არყები, მაღალმთის ბოყვი, ცირცელი), ტანბრეცილ ტყეებს, მაღალბალახეულ ფორმაციებს და მდელოებს. ტყის ხე-მცენარეთაგან სუბალპურ სარტყელს აღწევს არყი, წიფელი, სოჭი, ნაძვი, ფიჭვი, აღმოსავლური მუხა და სხვ. სუბალპური სარტყლის ზედა საზღვარი გადის დაახლოებით ხე-მცენარეების გავრცელების კლიმატურ მიჯნაზე. ადგილობრივი ფიზიკურ-გეოგრაფიული პირობების მიხედვით ეს მიჯნა 2350–დან 2650 მ-მდე მერყეობს. ადამიანის ზეგავლენის შედეგად სუბალპურ სარტყელში ამჟამად ტყის მცენარეულობა ბევრგან თითქმის მოსპობილია. აღმოსავლეთ საქართველოში სუბალპური მუხნარები უმეტესად გავრცელებულია ნათელ და მშრალ ფერდობებზე. ამ ტყეებში ბალახოვანი საფარი შედგება მდელოს მცენარეებისაგან. მისთვის დამახასიათებელია აგრეთვე სახეობები, რომლებიც ტყის პირებზე იზრდება. იქ, სადაც ტყის მცენარეულობა განადგურებულია, განვითარებულია სუბალპური მდელოები.

საქართველოს სუბალპური სარტყლისათვის ძლიერ დამახასიათებელია მაღალმთის ტანბრეცილი ტყეები, უმთავრესად არყნარები და ცირცელნარ-არყნარები. ნაკლებადაა გავრცელებული ტანბრეცილი წიფლნარები, რომლებიც ძირითადად დასავლეთ საქართველოში გვხვდება. სუბალპურ ტყეებს თავისებური იერი აქვთ — ხეები გადახრილია ფერდობის მიმართულებით. ზამთრობით თოვლის დაწოლის შედეგად ისინი მიწას განერთხმიან და ასე იზამთრებენ. იმ ადგილას, სადაც ღერო ნიადაგს ეხება, ვითარდება ფესვები. ეს ხელს უწყობს ხე-მცენარეების ვეგეტაციურ გამრავლებას. მეჩხერი ტყეებისაგან განსხვავებით, ტანბრეცილი ტყეები ტყის მცენარეულობის გავრცელების უკიდურეს საზღვრებს აღწევს (2400–2500 მ ზ.დ.) ალაგ-ალაგ კი (განსაკუთრებით თოვლის ზედა ნაწილის მოძრაობის გზებზე) დაბლა ეშვება და ტყის სარტყელში იჭრება. დასავლეთ საქართველოს მთებში გავრცელებულია რელიქტური, ენდემური ხეებითა და ბუჩქებით (მედედევის არყი, პონტური მუხა, იმერული ხეჭრელი და სხვ.) შექმნილი სუბალპური ნახევრად გართხმული, მეჩხერი ტყეები.

მაღალმთის გართხმულ ბუჩქნარებს საქართველოში ქმნის დეკა და ღვიის ზოგიერთი სახეობა. დეკიანს სუბალპურ სარტყელში ძირითადად 2100–2200 მ ზევით დიდი ფართობები უჭირავს და ალპურ სარტყელშიც აღის. დეკიანები გავრცელებულია ჩრდილოეთ ფერდობებზე, ღვიიანები — კარგად განათებულ სამხრეთ ფერდობებზე.

მაღალბალახეულობა ვითარდება უმთავრესად სუბალპური სარტყლის ქვედა ნაწილში, შედარებით ნაკლებად დაქანებულ ფერდობებზე, ნოყიერ, ტენიან ნიადაგებზე. ხშირად ის ხეებითა და ხრამებით ტყის სარტყელშიც ჩამოდის, ზოგჯერ მაღალბალახეულობა ვითარდება გაჩეხილი და გამეჩხერებული ტყის ადგილას. მაღალბალახეულობას ძირითადად ქმნის ქოლგოსანთა (განსაკუთრებით დიყი, დუცი) ან რთულყვავილოვანთა (თავყვითელა, დათვიმხალა, მზიურა და სხვა), ან კიდევ ბაიასებრთა (დეზურა, ტილჭირი) სახეობები. მაღალბალახეულობაში ბევრია ენდემური სახეობები. საქონლის ნაბინავრებზე წარმოიქმნება მეორეული მაღალბალახეულობა. მის შექმნაში მონაწილეობს ლაშქარა, ჩვეულებრივი დოლო, ჭინჭარი და ქოლგოსანთა ზოგიერთი სახეობა.

სუბალპური მდელოები გავრცელებულია როგორც მაღალი მთის გამეჩხერებულ ტყეებში, ისე ტყის ზედა საზღვართან. აქ არსებობს ძირითადად პარკოსან-მარცვლოვან-ნაირბალახოვანი (ნამიკრეფია, შვრიელა, სამყურა, მარმუჭის სახეობები და სხვ.), მარცვლოვანი (ბრძამი და სხვ.) და ფართოფოთლოვან-ნაირბალახოვანი (უძოვარა, ფრინტა, ბაიას სახეობები და სხვ.) მდელოები. პირველი ტიპის მდელოები ვითარდება შედარებით მშრალ ადგილებში, მეორე და მესამე კი — ტენიან ადგილებში. ამავე სარტყელში ალპური სარტყლი-

დან იჭრება ძიგვიანები და ჭრელწიგანიანები. სუბალპური მდელოე-  
ბი ხშირად წარმოიქმნებიან ნატყევეარებზე.

სამხრეთ საქართველოს ზოგიერთ რაიონებში სუბალპურ სარტყელში განვითარებულია მთის ველები და მთის ქსეროფილური მცენარეულობა.

ალპური სარტყლისათვის, რომელიც საქართველოში 2400-2500 მ-დან 3000-3100 მ-მდეა, დამახასიათებელია ბალახოვანი და ბუჩქნარი მცენარეულობა. უფრო ხშირია მკვრივკორდიანი მარცვლოვანებისაგან შექმნილი თანასაზოგადოებები: ძიგვიანები-ძირითადად ნაკლებად დაქანებულ ფერდობებზე და გავაკებულ ადგილებზე; ჭრელწიგანიანები - სამხრეთის ციცაბო, მშრალ ფერდობებზე; კობრეხიანები, გართხმულწიგანიანები და ისლიანები - ქედების თხემებზე, საიდანაც ზამთრის ქარი თოვლს ხვეტავს.

უარსიოდაა გავრცელებული აგრეთვე ნაირბალახოვანი მდელოს ფორმაციები, რომლებსაც ქმნის ქართული ნემსიწვერა, მთის ბარისპირა, მზიურა. კავკასიონის დასავლეთ ნაწილისათვის დამახასიათებელია ნიგვზის ძირა (კირკვიანებზე) და შიშველდროიანი ნემსიწვერა (ჩრდილო-დასავლეთ ფერდობებზე).

ალპური სარტყლის ზედა ზოლში, სწორ რელიეფზე, ძველ მყინვარულ „ცირკებზე“\* განვითარებულია ალპური ხალები - დაბალი მცენარეული თანასაზოგადოებები, რომლებსაც ქმნის: მარმუჭები, მანიტები, ფესკმაგარები და სხვ. და თითქმის არ გვხვდება მარცვლოვნები.

გართხმული ბუჩქნარები - დეკიანები, მოცვიანები, კეწერიანები, ტირიფიანები - ალპურ სარტყელში გავრცელებულია ჩრდილოეთ და დასავლეთ ფერდობებზე. ზამთარში გაყინვისაგან მათ თოვლის საფარი იცავს. სამხრეთ ფერდობებზე, სადაც თოვლი დიდხანს არ ჩერდება, ვითარდება ღვიიანები. სუბალპურ და ალპური მდელოები გამოყენებულია სათიბად და საძოვრად.

სუბნივალური სარტყელი აღმოსავლეთ და ცენტრალურ კავკასიონზე მდებარეობს 2900-3100 მ-დან მუდმივი თოვლის ხაზამდე. დასავლეთ კავკასიონზე (აფხაზეთის მაღალმთიანეთი) თოვლის ხაზი ძალიან დაბლაა დაწეული და აქ სუბნივალური სარტყელი თითქმის არ არის გამოხატული. სამხრეთ საქართველოს მთიანეთში სუბნივალური ხარტყელი არსებობს მხოლოდ ზოგიერთ ყველაზე მაღალ ქედსა და შწვევრვალზე. ამ სარტყლისათვის დამახასიათებელია ღორღიანი ეკოტოპები პრიმიტიული ნიადაგებით, მენხერი მცენარეულობა, ძლიერ სპეციალიზებული სასიცოცხლო ფორმები (გართხმული, ძლიერ შებუსვლილი, სუკულენტურფოთლებიანი, ბაქიშისმაგვარი მცენარეები). აქ იზრდება კავკასიური ენდემური გვარები, მაგალითად,

\* ამჟამათ არის მაგვარი რელიეფი.

სიმიოლომა, პსეუდოვეზიკარია, ტრიგონოკარიუმი.

საქართველოს მაღალმთიანეთში ძუძუმწოვრებიდან ფართოდაა გავრცელებული: დაღისტნური და კავკასიური ჯიხვები, რომლებიც კავკასიურ ენდემებს წარმოადგენენ. პირიქითა ხევესურეთსა და თუშეთში ბინადრობს ნიამორი, რომელიც გადაშენების გზაზეა. კავკასიონსა და სამხრეთ საქართველოს მთიანეთში გავრცელებულია არჩვი. ალპურ მდელოებზე გვხვდება: პრომეთეს მემინდვრია, კავკასიური ბიგა, გრძელკუდა კბილეთრა. ფრინველებიდან — კავკასიური შურთხი, კოჭობა, ჩხურუშტი, ზოგან — კაკაბი, მთის არწივი, სვავი, კრავიჭამია, ორბი და სხვა; ქვეწარმავლებიდან აღსანიშნავია კავკასიური კლდის ხელიკი, მთის გველგესლა და სხვ.

ნივალური სარტყელი საქართველოში იწყება 3500–3700 მ-დან. ამ სარტყლის მცენარეული სამყარო ძალიან ღარიბია. თოვლისა და ყინულისაგან თავისუფალ ადგილებში იზრდება ხავსები, ლიქენები და თითო-ოროლა ყვავილოვანი მცენარე.

კლდე-ნაშალთა მცენარეულობა საქართველოში გვხვდება ყველა სარტყელში, მთისწინებიდან დაწყებული ნივალური სარტყლით დამთავრებული. ქვედა სარტყლებში კლდე-ნაშალის მცენარეულობას შედარებით მცირე ფართობი უჭირავს, აქ იგი ხშირად ეროზიის შედეგად ვითარდება. ალპურ, სუბნივალურ და ნივალურ სარტყლებში კლდე-ნაშალთა მცენარეულობა უმეტესად პირველადია და ფართოდ არის გავრცელებული.

მაღალმთიანეთში კლდეებსა და კლდოვან ნაშალზე ბევრი ენდემური სახეობა იზრდება. მათ შორის აღსანიშნავია საოცარი მაჩიტა, რუპრენტის მინუარცია, ყაზბეგის ცერასტიუმი, ოსეთის დიეი და სხვ.

წყლისა და ჭაობის ეკოსისტემები საქართველოში განსაკუთრებით ფართოდაა გავრცელებული კოლხეთის დაბლობზე. არც ისე დიდი ხნის წინათ აქ დიდი ფართობი ეჭირა დაჭაობებულ მურყნარებს, აგრეთვე ისლიან-თეთრხავსიან (სფაგნუმიან) ჭაობებს. ამჟამად მურყნარები ძირითადად გაჩეხილია, ჭაობები ამოშრობილია. ტბის ნაპირები და თხელი წყლები კოლხეთში დაფარულია ლერწმის, ლაქაშის და სხვათა რაყებით. მდგრად და მდორე წყლებში, გარდა წყალ-მცენარეებისა, იზრდება დუმფარა, წყლის ვაზი, წყლის კაკალი, წყლის ბაია; ჭაობებში — ისლისა და ჭილის სახეობები, წყლის ზამბახი და სხვ. აქ გვხვდება მეტად საინტერესო რელიქტური მცენარე — სამეფო გვიმრა და მწერიჭამია მცენარე — დროხერა.

ადმოსავლეთ საქართველოს დაბლობებში, წყალსატევების დაჭაობებულ ნაპირებზე გავრცელებულია ლერწმისა და ლაქაშის რაყები. ნახევრად უდაბნოების სარტყელში, ტენიან ადგილებში იზრდება მარილის ამტანი მცენარეები (ჰალოფიტები).

მთებში წყლისა და ჭაობის მცენარეულობას შედარებით ნაკლე-

ბი ფართობი უკავია; აქ იგი გავრცელებულია უმთავრესად ტაფობებში და ლავურ პლატოებზე, განსაკუთრებით სამხრეთ საქართველოს ვულკანურ პლატოზე. სიმაღლის მატებასთან ერთად წყლისა და ჭაობის მცენარეულობა თანდათანობით ღარიბდება, ალაგ-ალაგ გვხვდება ისლიანი და თეთრხავსიანი — ისლიანი მცირე ზომის ჭაობები.

## თ ა ვ ი 6

### **საქართველოს მაღალმთის ეკოსისტემების ღახახათობა (ცენტრალური კავკასიონის მაგალითზე)**

საქართველოში მაღალმთის მცენარეულობა ძირითადად გავრცელებულია მთის ტყის სარტყლის ზედა საზღვრიდან, სადაც ტყე ბუნებრივად უკვე გამეჩხერებულია, მუდმივ ყინულებამდე (დაახლოებით 1900–2000 მ-დან 3500–3700 მ-მდე ზღვის დონიდან). გამეჩხერებული ტყის ანუ სუბალპურ ტყის ზოლში ფართოდაა შეჭრილი ბალახოვანი მცენარეულობა (მაღალბალახეულობა, მდელოები). ჯერ კიდევ გასულ საუკუნეში ევროპელმა ბოტანიკოსებმა ამ სარტყელს ტყისა და ბალახოვანი მცენარეულობის კონკურენციის ანუ „ბრძოლის სარტყელი“ უწოდეს. სამხრეთ საქართველოს მთიანეთში, კერძოდ ჯავახეთში, ტყე საერთოდ არ არის გავრცელებული.

საქართველოს მაღალმთის მცენარეული საფარი საქართველოს არა მხოლოდ მატერიალური და ჰუმანიტარული სიმდიდრის ნაწილია, არამედ საერთოდ ქართველი ერის არსებობის ერთ-ერთ განმსაზღვრელ ფაქტორს წარმოადგენს. საქართველოს მაღალმთის მცენარეულობის თანამედროვე ეკოლოგიური მდგომარეობა უნდა შეფასდეს როგორც კრიზისული, ხშირ შემთხვევაში — კატასტროფულიც. მისი მიზეზებია, პირველ რიგში, ამ უკანასკნელ რამდენიმე ათეული წლის მანძილზე მთის ტყის უდიერი ექსპლუატაცია და საძოვრების ექსტენსიური გამოყენება (ჭარბი ძოვება). სამწუხაროა, რომ ამ ბოლო დროს ამას ემატება კიდევ რიგი ეკოლოგიურად გაუმართლებელი გიგანტური მშენებლობის წამოწყება.

ისეთი მთიანი ქვეყნისათვის როგორც საქართველოა, აუცილებელია მაღალმთის ეკოსისტემების სტაბილურობის აღდგენა; მაღალმთის მცენარეული საფარის, როგორც მეცხოველეობის საკვები ბაზის, გაუჯობესება და რაციონალური გამოყენება; მაღალმთის მცენარეუ-

ლობის, როგორც რეკრეაციული რესურსის რაციონალური გამოყენება; საქართველოს მაღალმთის, როგორც უმნიშვნელოვანეს საწარმოო მცენარეთა „საკავის“ გამოყენების ოპტიმიზაცია; საქართველოს მაღალმთის ორიგინალური ფლორისა და მცენარეულობის, როგორც მსოფლიოს ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ერთ-ერთი ძირითადი შემადგენელი ნაწილის დაცვა.

კუმიდურ მთიან ქვეყნებში როგორც მთის, ისე ბარის ეკოლოგიური სიტუაცია, პირველ რიგში, დამოკიდებულია ტყის ზედა საზღვრის, კერძოდ, სუბალპური სარტყლის ტყეების მდგომარეობაზე. ამ სარტყელთანაა დაკავშირებული როგორც ვერტიკალური, ისე ჰორიზონტალური ატმოსფერული ნალექების ყველაზე დიდი რაოდენობა, რაც მკვეთრად აისახება წყალმოვარდნების ხაერთო რეჟიმზე. წყალმოვარდნებთან კი დაკავშირებულია ისეთი სტიქიური მოვლენები, როგორცაა სელური ღვარები, ღვარცოფები და სხვ. ტყის ზედა საზღვარი, რომელიც აგრეთვე თოვლის ძლიერ აკუმულატორს წარმოადგენს, განსაზღვრავს ზეგეების სიხშირეს და სიძლიერეს. მთის მდინარეთა წყალშემკრები აუზების სათავეებში გავრცელებული ტყეები შემარბილებელ ზეგავლენას ახდენენ სტიქიურ მოვლენებზე და მათ დაცვას განსაკუთრებული რეჟიმი ესაჭიროება.

ტყის ზედა საზღვარი საქართველოში, ისევე როგორც მთელ კავკასიაში, მკვეთრადაა შეცვლილი. ტყის მცენარეულობის გავრცელების ზედა კლიმატური ზღვარი საქართველოში მდებარეობს 2200 მ-დან 2650 მ-მდე ზღვის დონედან, მაგრამ მისი თანამედროვე საზღვარი მკვეთრად არის დაწეული. საქართველოში ტყის ზედა საზღვარი ჩრდილოეთ ფერდობებზე საშუალოდ დაწეულია 300 მეტრით, ხოლო სამხრეთ ფერდობებზე 450 მ-ით. ზოგიერთ რეგიონში კი, როგორცაა მაგალითად ხევი, ეაზბეგის მთელი რაიონი, ტყე თითქმის აღარ არსებობს. ხაზი უნდა გაესვას იმ გარემოებასაც, რომ ტყის ზედა სარტყლის (სუბალპური) ეკოსისტემები განსაკუთრებული სიმდიდრით გამოირჩევა. საკმარისია დავასახელოთ კავკასიის ისეთი ბუნებრივი ფენომენი, როგორცაა სუბალპური მაღალბალახეულობა — 2 მ-ის და უფრო მაღალი ბალახებისაგან შექმნილი დაჯგუფება (ცენოზი).

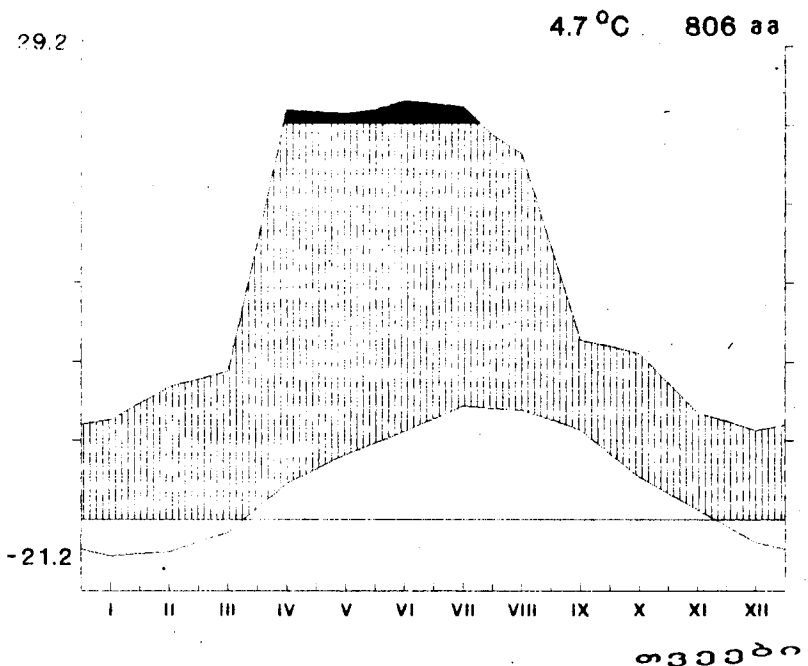
ტყის ზედა საზღვრის ზემოთ ალპურ სარტყელში გადაჭიმულია ბალახოვანი მცენარეული საფარი, რომელიც ისეთი მთიანი ქვეყნისათვის, როგორც საქართველოა, უმდიდრეს საკვებ სავარგულს წარმოადგენს. მაგრამ მარტო ამას არ არის საქმე. კავკასიის, კერძოდ, საქართველოს მაღალმთიანეთის ეს ნაწილი შეიცავს არა მხოლოდ ამ რეგიონის აბორიგენული ფლორის უმდიდრეს გენოფონდს, არამედ ხმელთაშუაზღვეთის, წინააზიის, ალპების, არქტიკის და სხვა ფლორის მრავალ საინტერესო წარმომადგენელსაც. მრავალი წლის უსისტემო ექსპლოატაციამ მძიმე დავი დაასვა საქართველოს

მაღალმთის ამ ნაწილის ბალახოვან მცენარეულობასაც.

საქართველოს მაღალმთიანეთის მცენარეულობის ეკოლოგიას განვიხილავთ ცენტრალური კავკასიონის, კერძოდ, ყაზბეგის რეგიონის მაგალითზე.

კავკასიონის ცენტრალური ნაწილი ყველაზე მაღალი და, ამასთან, რელიეფურად ყველაზე რთული რეგიონია კავკასიაში. აქ განვითარებულია როგორც ვულკანური, ისე მყინვარული რელიეფი. აქვე ძლიერ არის გამოხატული ეროზიული პროცესები. რელიეფის დანაწევრების სიღრმე ცენტრალურ კავკასიონზე ყველაზე ძლიერია. მაღალმთის ეს ნაწილი აგებულია მეზოზოური და უფრო ძველი ქანებით.

ცენტრალური კავკასიონის მაღალმთიანეთისათვის დამახასია-



სურ. 67. ყაზბეგის (1850 მ ზ.დ.) კლიმადიკრაფა.

მარცხენა ორდინატზე — ჰაერის საშუალო ტემპერატურა, აბსოლუტური მინიმუმი, აბსოლუტური მაქსიმუმი °C-ში. მარჯვენა ორდინატზე — ნალექების რაოდენობა მმ-ში; მარჯვენა კუთხეში — წლის საშუალო ტემპერატურა და ნალექები (დიაგრამა შედგენილია ბოლო 10 წლის მონაცემებით, ვალტერის მიხედვით)

თებელია ზომიერად ტენიანი ჰავა ცივი ზამთრითა და გრძელი ზაფხულით (სურ.67). სუბალპურ სარტყელში ნალექების წლიური რაოდენობა საშუალოდ 700 - 800 მმ-ია. მათი მაქსიმუმი მოდის გაზაფხულის თვეებზე. ყველაზე თბილი თვეების (ივლისი - აგვისტო) საშუალო ტემპერატურა 14-დან 18°C -მდე მერყეობს. მაქსიმალური ტემპერატურა 30°C -ს აღწევს. ზაფხულში ჰაერის ფარდობითი ტენიანობა 2-ჯერ მეტია, ვიდრე ზამთარში. ყაზბეგის რაიონში ზაფხულის მეორე ნახევარში ხშირია სიმშრალე, ტემპერატურა იზრდება (28-30°C-მდე), ძლიერ ეცემა ჰაერის ფარდობითი ტენიანობა (20-30%-მდე), ხშირია თბილი ქარები (ფიონები), მკვეთრად ეცემა ნიადაგის წყლის შემცველობა, ძლიერ ხურდება კლდეები და შიშველი ეროზირებული ფერდობები. გაზაფხულსა და შემოდგომაზე აღინიშნება არც თუ ისე ძლიერი ყინვები.

ცენტრალურ კავკასიონზე არის კავკასიონის მაღალმთის თითქმის ყველა ტიპის ნიადაგი. მათგან ყველაზე უფრო მეტად გავრცელებულია მთა-მდელოს ნიადაგები. მათ აქვთ სუსტი ან საშუალო მჟავიანობა და ისინი ჰუმუსისა და ღორღის მაღალი შემცველობით ხასიათდებიან.

ამა თუ იმ რეგიონის ან კლიმატური ზონის ეკოსისტემების განხილვის დროს, პირველ რიგში, მათ ავტოტროფულ კომპონენტს, კერძოდ, მცენარეულობას უნდა მიექცეს ყურადღება. შესწავლილი რეგიონის მცენარეულობა საკმაოდ რთულ ეკოლოგიურ სიტუაციაში ვითარდება. გარდა იმისა, რომ აქ სრულიად მოხსნილია ეკოლოგიური დამაბულობის ისეთი შემარბილებელი ფაქტორი, როგორცაა ტყე, ამას ემატება აგრეთვე ინტესიური ძოვების შედეგად ბალახოვანი საფარის თითქმის სრული რედუქცია. ადამიანის მიერ ისედაც დარღვეული ბუნებრივი მცენარეულობა ვითარდება საკმაოდ რთულ პირობებში: აქ ძლიერ დანაწევრებული რელიეფია, კლდეებისა და ნაშალების სიმრავლე, ხშირად ზაფხულის მეორე ნახევარი გვაღვიანია, მშრალი ქარებითა და მაღალი ტემპერატურით. პირველი, რაზედაც აისახა ყაზბეგში ანთროპოგენური ზემოქმედება, ესაა ბუნებრივი მცენარეული სარტყლების სრული ნიველირება. თითქმის აღარ არის სუბალპურ სარტყელში მაღალბალახეულობა და მეზოფილური ფართოფოთლოვანი მდელოები. მათ ადგილს იკავებს ძირითადად ექსტრემალური პირობებისადმი გამძლე ხეშეშფოთლიან მარცვლოვანთა და ისლისებრთა სახეობების მიერ შექმნილი თანასახოგადობები.

საერთოდ, კავკასიონის ცენტრალური ნაწილის სუბალპური სარტყელი მდიდარი ფლორისტული შემადგენლობითა და ფიტოცენოზების მრავალფეროვნებით ხასიათდება. ამ სარტყელში წარმოდგენილია ტანბრეცილი და მეჩხერი ტყის, გართხმული ბუჩქნარის, მთის ქსეროფიტების, ჭაობისა და მდელოების ეკოსისტემები.

სუბალპური სარტყლის, კერძოდ, ყაზბეგის მიდამოების მდელოს

ეკოსისტემები ძირითადად მეჩხერკორდიანი\*, ნაირბალახოვან-მარცვლოვანი და უფრო ნაკლებად ნაირბალახოვანი მდელოებითაა წარმოდგენილი. აქვე საკმაოდ დიდი ფართობები უკავია მკვრივკორდიან მარცვლოვან და ისლისებრთა მცენარეების მიერ შექმნილ მდელოებს.

მეჩხერკორდიანი მდელოებიდან აღსანიშნავია ჭრელი თივაქასრას, ბრტყელფოთოლა ნამიკრეფიას, იისფერი ქერის და სხვათა ფიტოცენოზები, მკვრივკორდიანი მდელოებიდან — ჭრელი წივანას და ძიგვას თანასაზოგადოებები, ნაირბალახოვანი მდელოებიდან კი — ქართული ნემსიწვერას და ფრინტას ცენოზები.

აღპურ სარტყელში გაბატონებულია ძირითადად ჭრელი წივანას, ისლის, კობრეზიას, ქუჩის ცენოზები. კობრეზიანი და ისლიანი ეკოსისტემები ძირითადად მკვრივკორდიანი მცენარეებითაა შექმნილი და ქედების თხემებსა და ამობურცულ რელიეფზეა განვითარებული. აქედან ზამთარში ქარი თოვლს ხვეტს, რის გამოც აქ არსებული ორგანიზმები საკმაოდ სტრესულ სიტუაციაში იხამთრებენ.

მ ც ე ნ ა რ ე თ ა ს ა ს ი ც ო ც ხ ლ ო ფ ო რ მ ე ბ ი . ეკოსისტემების (ბიოგეოცენოზების) დახასიათებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს მათი სასიცოცხლო ფორმების — განსხვავებული პაბიტუსისა და ბიოეკოლოგიის მქონე მცენარეების გამოვლინებას. როგორც წარსულის, ისე თანამედროვე ეკოლოგიური პირობები და კავკასიონის რელიეფის ხასიათი ხელს უწყობს საქართველოს მაღალმთიანეთში ნაირგვარი სასიცოცხლო ფორმების ჩამოყალიბებას.

თითოეული ბიოცენოზი (ეკოსისტემა) შედგება სხვადასხვა სასიცოცხლო ფორმების მცენარეებისაგან. მათი მრავალფეროვნება დამოკიდებულია მცენარეთა ზრდის ფორმის, ფესვთა სისტემის ნიადაგის სიღრმეში განაწილების, გამრავლების თავისებურების, ვეგეტატიური ორგანოების განვითარების რიტმის, გადაზამთრების ხასიათის და სხვ. ნაირგვარობაზე.

ცენოზების მცენარეთა სასიცოცხლო ფორმების შემადგენლობა — სახეობათა ხანგრძლივი ბუნებრივი გადარჩევის შედეგია. მათ შეუძლიათ ერთად არსებობა ცენოზში მხოლოდ სხვადასხვა ეკოლოგიური ნიშის დაკავების შემთხვევაში.

სუბალპური ეკოსისტემების მცენარეულობის სპექტრი საკმაოდ მრავალფეროვანია და იგი ძირითადად ბალახოვანი მცენარეებითაა წარმოდგენილი. ღეროს ზრდის მიმართულების მიხედვით აქ ჭარბობენ სწორმდგომი ღეროს მქონე მცენარეები, ხოლო ცოტაა ისეთი სახე-

\* მეჩხერკორდიანი ეწოდება ისეთ მდელოს, სადაც მცენარეების მიწისქვეშა ფესურებზე ბარტყობის მუხლები (საიდანაც ახალი ღერო ვითარდება) მეჩხრად აქვთ განვითარებული, მკვრივკორდიან მდელოზე კი — მცენარეთა მიწისქვეშა ორგანოებზე ბარტყობის მუხლები ერთმანეთთან ახლოს ვითარდება და მიწის ზემოთაა ამოწეული.

ბები, რომელთა წარმომადგენლებს მხოხაყი ან მიწაზე გართხმული ღერო აქვთ. მიწისზედა ღეროზე ფოთლების განლაგების მიხედვით სახეობათა უმრავლესობა ნახევრადროზეტული (ფოთლების უმეტესი ნაწილი განლაგებულია ფესვთან ახლოს, ღეროზე კი ფოთლები ცოტაა) ან უროზეტო (ფოთლები ღეროზე თანაბრადაა განაწილებული) მცენარეებია. ამ სარტყელში ყველაზე ფართოაა გავრცელებული ფესურიანი და ფესურიან — მთავარღერძიანი მცენარეები (ივითარებენ როგორც ფესურას, ისე ფესვს); შედარებით ნაკლებადაა წარმოდგენილი მთავარღერძიანი მცენარეები, ხოლო ბოლქვის მქონე სახეობები — ძალზე ცოტაა. სუბალპური მდელოს დომინანტებს ძირითადად ფუნჯაფესვიანი მარცვლოვნები წარმოადგენენ.

ყაზბეგის რეგიონში ძლიერ დანაწევრებული და დაქანებული ფერდობების არსებობის გამო ფართოაა გავრცელებული ე.წ. ხიონოფობი მცენარეები (მცენარეები, რომლებიც ზამთარს თოვლის საფარის გარეშე ატარებენ).

ალპურ სარტყელში ძირითადად მინიატურული მცენარეები გვხვდება. ხიონოფიტების რიცხვი აქ საგრძნობლად იზრდება. ღეროები ძირითადად ორგანოთა პორიზონტული (პლაგიოტროპული) განლაგებით ხასიათდება. ამ სარტყელში ჭარბობს როზეტული და ნახევრადროზეტული ღეროების ტიპები, მაგალითად ბაბუაწვერა, მრავალძარღვა, ვერონიკა და სხვ. ალპურ სარტყელში უკვე საკმაო რაოდენობითაა ე.წ. ბალიშა მცენარეები, რომელთა ღეროს დიდი ნაწილი ნიადაგშია განლაგებული. მაგალითად, მინუარცია, სიბალღია და სხვ. მცენარეთა საინტერესო ფორმას წარმოადგენენ შპალერისებური, ანუ მიწაზე გართხმული ღეროების მქონე მცენარეები, მაგალითად, გართხმული მინუარცია. ალპურ სარტყელში უმეტესად გაბატონებულია ისეთი მცენარეები, რომელთაც ფუნჯა და მთავარღერძიანი ფესვთა სისტემა აქვთ; ასეთებია, ფრინტა, ბაია, მაჩიტა და სხვა. ბევრია აგრეთვე მთავარღერძიან-ფესურიანი ფესვთა სისტემის მქონე სახეობები. ამ სარტყელში ლანდშაფტის ძირითადი შემქმნელია დაბალი ტანის მარცვლოვანი მცენარეებისა და ისლის თანასაზოგადოებები. ამ სახეობებს ახასიათებთ მკვირივკორდიანი ფესვთა სისტემა. ბუჩქებს (დეკა), ნახევრად ბუჩქებს (მოცვი, კეწერა) და ქონდარა ბუჩქებს (დრიასი, მაჯადვერი) — საკმაოდ დიდი ადგილი უჭირავს ალპური სარტყლის ეკოსისტემებში.

გ ა ნ ვ ი თ ა რ ე ბ ი ს რ ი ტ მ ი. მთის პირობებში ნახშირბადის დაგროვების, ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობის და მცენარეთა პროდუქტიულობის შეზღუდვის ერთ-ერთი მიზეზია ამ პროცესების რიტმის დარღვევა.

მცირეთოვლიან თბილ გაზაფხულზე სუბალპური სარტყლის მდელოს მცენარეთა მასობრივი ვეგეტაცია იწყება აპრილის პირველ რიცხვებში; ამასთან, ვეგეტაციის ფაზაში მყოფი სახეობების უმრავლესობა

ბა მოდის მაისსა და იენისზე (სურ.55). შემდეგ, მთელი რიგი მოკლე სავეგეტაციო პერიოდის მქონე სახეობების დაღუპვის შედეგად, ვეგეტაციის მრუდი დაბლა ეშვება და ოქტომბრიდან ვეგეტაციის სტადიაში მყოფი სახეობების მკვეთრი შემცირება აღინიშნება. მაღალმთის მცენარეთა ერთ-ერთი მთავარი თვისებაა თითქმის ყველა მცენარის ერთდროული (20 დღის განმავლობაში) შესვლა ვეგეტაციის ფაზაში. ალპურ სარტყელში ვეგეტაცია დაახლოებით მაისის ბოლოს იწყება. მაღალმთის სახეობების უმრავლესობა ხანგრძლივი ვეგეტაციის მქონე სახეობებს მიეკუთვნება, ხოლო შედარებით მცირე ნაწილი — ხანმოკლე ვეგეტაციის მქონე სახეობებს (ძირითადად ადრე-გაზაფხულის ეფემეროიდები: ფურისულეხი, ენკელები, ნადველები და სხვა). სიცოცხლის ხანგრძლივობის მიხედვით წლის სხვადასხვა დროს ბატონობენ მცენარეთა განსხვავებული სახეობები. მაღალმთის მდელოებზე მარადმწვანე ბუჩქების (დეკა, წითელი მოცვი) ხვედრითი წილი მცირეა.

მრავალი წლის განმავლობაში მდელის მცენარეთა ყვავილობაზე დაკვირვების შედეგად აგებული მრუდის (სურ.56) ანალიზი გვიჩვენებს, რომ მოყვავილე სახეობების პროცენტი უდიდესია ივლისის მესამე დეკადაში, შემდეგ კი მკვეთრად მცირდება და ოქტომბრის მეორე ნახევარში თითქმის 0-მდე ჩამოდის. ტენიანი ადგილსამყოფელის ფიტოცენოზების მცენარეთა ყვავილობის მრუდები უფრო თანაბარია, ვიდრე მშრალი ადგილსამყოფელისა, რაც ტენიან პირობებში განვითარების ყველა ფაზის, კერძოდ, ყვავილობის გახანგრძლივებით აიხსნება.

სუბალპური მდელისათვის დამახასიათებელია ასპექტების (ფიტოცენოზების გარეგანი იერი) დიდი სიჭრელე, რაც, უპირველეს ყოვლისა, ამ მდელოების ფლორისტული შემადგენლობის სიმდიდრის შედეგია. მაღალმთის მდელოები ამ მახასიათებლით საკმაოდ მკვეთრად განსხვავდებიან დაბლობის მდელოებისაგან. მთაში, ზღვის დონიდან სიმაღლისა და ადგილსამყოფელის ტენიანობის ზრდასთან ერთად, ასპექტების რიცხვი მცირდება, რაც, პირველ რიგში, ამ სარტყელში მცენარეთა მრავალი სახეობის ერთდროული (ეუკრონული) ყვავილობით, ხოლო, მეორე მხრივ, — ცენოზების ფლორისტული შემადგენლობის თანდათანობითი გაღარიბებით აიხსნება.

მ ც ე ნ ა რ ე უ ლ ო ბ ი ს კ რ ო დ უ ქ ტ ი უ ლ ო ბ ა .  
პროდუქტიულობა — ორგანიზმების ან მათი ერთობლიობის უნარი შექმნან ორგანული ნივთიერება — ბიოგეოცენოზების (ეკოსისტემების) ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თვისებაა და წარმოადგენს მათში შემავალი სახეობების სიცოცხლისუნარიანობის შედეგს.

როგორც ცნობილია, მაღალმთიანეთი მრავალფეროვანი ადგილსამყოფელოებით ხასიათდება, რაც, ბუნებრივია, სხვადასხვანაირად

მოქმედებს მაღალმთის ეკოსისტემების ფორმირებასა და მათ პირველად ბიოლოგიურ პროდუქტიულობაზე. სუბალპურ სარტყელში ბალახეული მცენარეულობის მიწისზედა საერთო ორგანული ნივთიერებების მარაგი 3.0-დან 9.0 ტ/ჰა-მდე მერყეობს, ხოლო ცოცხალი მასისა — 0.4-დან 4.0 ტ/ჰა-მდე. მაღალმთის მდელოს თანასახოგადობებს შორის მიწისზედა საერთო მცენარეული მასის ყველაზე მეტი მარაგით ჭრელწივანიანი მდელო გამოირჩევა, რომელიც თანაბრად გაავრცელებული როგორც ტენიან ჩრდილო-დასავლეთის ფერდობებზე, ისე სამხრეთისაზე. მდელოებს შორის ყველაზე მცირე ფიტომასით გამოირჩევა სამხრეთის ექსპოზიციის მშრალი, ძლიერ დახრილ ფერდობებზე არსებული მდელოები. ფიტოცენოზების მიერ დაგროვილი მიწისქვეშა მასის მიხედვით საწინააღმდეგო კანონზომიერება შეიმჩნევა. სუბალპებში სამხრეთ ფერდობზე წარმოდგენილი თანასახოგადობა 7-ჯერ მეტ მიწისქვეშა მასას წარმოქმნის, ვიდრე მაღალპროდუქტიული ჭრელწივანიანი მდელო.

საერთოდ, სუბალპურ სარტყელში მიწისქვეშა მასა საერთო ფიტომასის დაახლოებით 75—80% შეადგენს. მკვდარი მცენარეული მასა (დეტრიტი) სუბალპურ სარტყელში ფიტოცენოზების მიხედვით 1.4-დან 8.1-ტ/ჰა-მდე მერყეობს. მისი ყველაზე მეტი რაოდენობა უფრო ცივ და ტენიან ფერდობებზე აღინიშნება. ზაფხულში დეტრიტი მთელი მიწისზედა მასის 44%-ს შეადგენს. მასის წლიური ამონაზარდი (პროდუქცია) 1.86-დან 3.0 ტ/ჰა-მდე მერყეობს. ამავე სარტყელში ფიტომასის მაქსიმალური რაოდენობა შუა ივლისში გროვდება, შემდეგ შეიმჩნევა მისი რამდენადმე შემცირება. შემოდგომაზე კვლავ ხდება მარაგის ზრდა. მდელოს მცენარეულობის მწვანე მასა მკვეთრად მცირდება მხოლოდ ოქტომბრის ბოლოს. შემოდგომის მწვანე მასის 20 — 24% (მაქსიმალური მასის 11—15%) თოვლის ქვეშ რჩება. აპრილში მწვანე მასის 82—90% მოდის მოზამთრე მცენარეებზე, ხოლო 10—18% მიმდინარე წლის მასაზე.

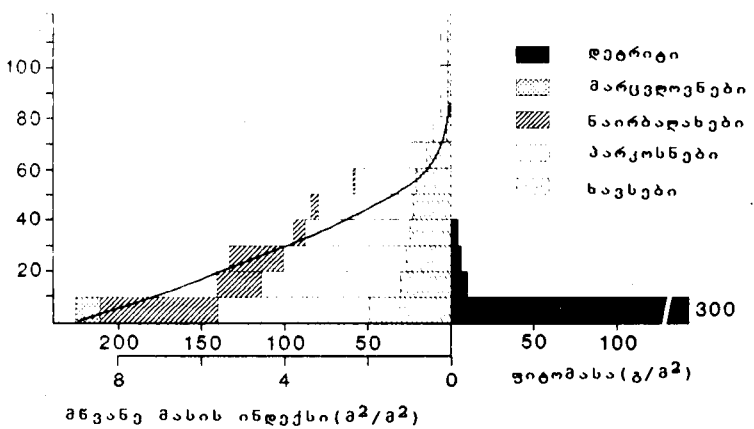
ალპური სარტყლის მდელოები მიწისზედა საერთო ფიტომასის საკმაოდ დიდ რაოდენობას წარმოქმნიან (5—11 ტ/ჰა), მაგრამ ამ ფიტომასაში მწვანე მასის წილი მცირეა (20—25%) და უმეტესი ნაწილი ძნელადხრწნადი დეტრიტის სახით გროვდება. ინტენსიურმა და არარაციონალურმა ძოვებამ მნიშვნელოვნად შეცვალა ბალახოვანი მცენარეულობის სტრუქტურა (სურ.68). აღმოჩნდა, რომ ყაზბეგის მაღალმთიანეთში ტერიტორიის დიდ ნაწილზე ბალახნარის თითქმის მთელი მასა თავმოყრილია 0—2 სმ ატმოსფეროს შრეში, სადაც მწვანე მასა საერთო მასის მხოლოდ 30%—ს შეადგენს. ფოთლის ფართის ინდექსი\* კი, რომელიც მცენარეულობის სტრუქტურის ყველაზე

\* ფოთლის ფართის ინდექსი — ფოთლის ფართობი, გამოხატული მ<sup>2</sup>-ში ნიადაგის ზედაპირის 1 მ<sup>2</sup>-ზე.

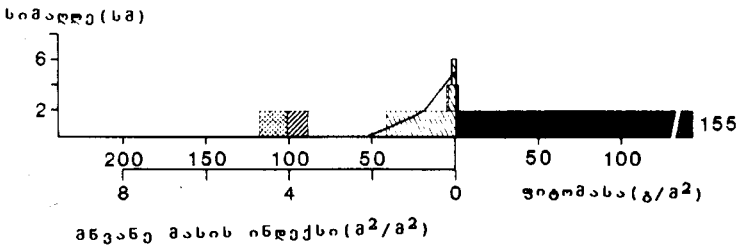
კარგი მანვენებელია, მხოლოდ  $2,9 \text{ მ}^{-2}\text{გ}^{-2}$  უდრის, ნორმალურად განვითარებული მდელოს ინდექსი კი თითქმის ორჯერ უფრო მაღალი უნდა იყოს. აღსანიშნავია, რომ მოელი მასის 80% მოდის მხოლოდ სამ სახეობაზე (სამყურა, მრავალძარღვა, მარმუჭი), რომელთაგან ბოლო ორი სახეობა მეურნეობაში არ გამოიყენება.

ეს მცირე, სულ რაღაც ორსაჩემიკერიანი მიწისზედა ფენა, წარმოადგენს ეროზიის და სხვა ეკოზოგენური პროცესების შემარ-

### საკრძალი

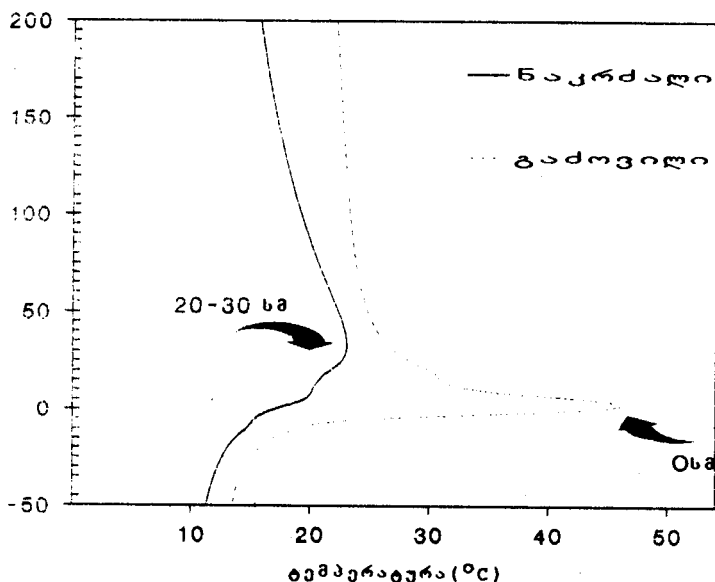


### გაძოვილი



სურ. 68 ფიტომასის კერტიკალური განაწილება გაძოვილ და საკრძალ ცენოზებში (ცენტრალური კავკასიონი, 1850 მ ზ.დ.); გამყურელიძის (1986) მიხედვით.

სიმაღლე (სმ)



სურ. 69 ნიადაგისა და ქაერის ტემპერატურების ვერტიკალური ცვალებადობა ნაკრძალ და გამოვილი ცენოზებში (ცენტრალური კავკასიონი, 1850 მ ზ.დ.); გამყრელიძის (1986) მიხედვით.

ბილებელ ფაქტორს. ამ ფენის სტაბილურობა ბევრადაა დამოკიდებული ეკოსისტემების დატვირთვაზე, მათი გამოყენების ოპტიმიზაციაზე.

ფ ი ტ ო მ ა ს ი ს დ ა შ ლ ა ( გ ა ხ რ წ ნ ა ).

თანასაზოგადოებაში დაგროვებული მკვდარი ორგანული მასის (დეტრიტის) დაშლას ანუ დესტრუქციას ეკოსისტემის ფუნქციონირებისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს. გახრწნის შედეგად გამონთავისუფლებული მინერალური ნივთიერებები და ნახშირორჟანგი ჩაერთვებიან ეკოსისტემების ბიოლოგიურ წრებრუნვაში, ფოტოსინთეზის პროცესში და ამით ცოცხალი ორგანიზმების ფუნქციონირებას წარმართავენ.

ცნობილია, რომ სტაბილურ ეკოსისტემებში, სადაც ადამიანის ზემოქმედება ჯერ კიდევ უმნიშვნელოა, გახრწნილი დეტრიტის წლიური რაოდენობა მცენარეულობის წლიური პროდუქციის ტოლია. სულ სხვა სურათია ანთროპოგენულ დესტაბილიზებულ ეკოსისტემებში, საიდანაც წლიური პროდუქციის ინტესიური ხარჯვა მიმდინარეობს. აქ აღინიშნება მიკროორგანიზმების აქტიურობის მკვეთრი დაცემა

და დაშლის პროცესის საგრძნობი შეზღუდვა.

ალპურ სარტყელში (2600 მ ზ. დ.) ჩატარებულმა დაკვირვებებმა დაგვანახვა, რომ პირველი 7 დღის განმავლობაში ისლიან მდელზე გაიხრწნა ფიტომასის თითქმის 6%, მაშინ, როდესაც მომდევნო 40 დღის განმავლობაში 8,1%; პირველ წელს წარმოქმნილი მწვანე მასის გახრწნა ორჯერ უფრო სწრაფად მიმდინარეობს, ვიდრე წლების განმავლობაში დაგროვებული მკვდარი მასისა.

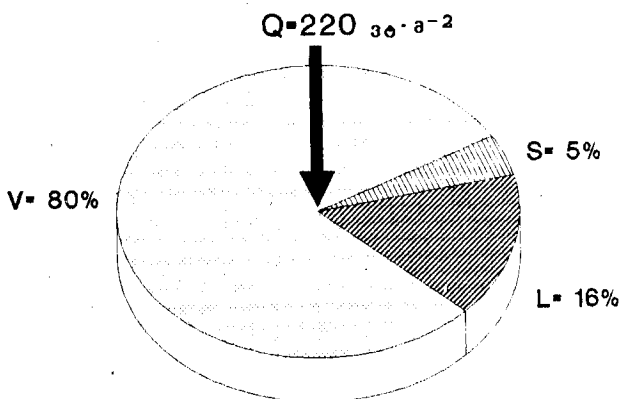
მ ა ლ ა მ თ ი ს ე კ ო ს ი ს ტ ე მ ე ბ ი ს მ ი კ -  
რ ო კ ლ ი მ ა ტ ი დ ა ე ნ ე რ გ ე ტ ი კ უ ლ ი ბ ა ლ ა ნ -  
ს ი. ამა თუ იმ ეკოსისტემების მიკროკლიმატი მნიშვნელოვნადაა დამოკიდებული ფიტოცენოზების სტრუქტურაზე (მცენარეების სიმალღზე, მათ სიხშირეზე და ნიადაგის ზედაპირის მცენარეებით დაფარულობაზე). მაგალითად, ჩვენ მიერ აღნიშნული იყო, რომ ძლიერ გაძოვილ მდელოებზე მთელი ფიტომასა თავმოყრილია ნიადაგის ზედაპირის 0 - 2 სმ შრეში.

სიცოცხლის ამ მცირე ფენის არსებობის უარყოფით მხარეს წარმოადგენს ის, რომ ასეთი სტრუქტურის შემთხვევაში ცენოზზე დაცემული მზის ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაცია სუსტად გამოიყენება იმ დროს, როდესაც ნორმალურად განვითარებული მდელის მიერ გამოიყენება ამ რადიაციის 80%; გაძოვილ მდელზე რადიაციის მხოლოდ 50% შთაინთქმება. ამის მიზეზი კი შემდეგია: გაძოვილ მდელზე მზის სხივების შთანთქმა ხდება ნიადაგისპირა ფენის მიერ, რომელიც ძალიან მდიდარია მკვდარი მცენარეული ნარჩენებით, მაშინ, როდესაც ჩვეულებრივი მდელი მზის ენერგიას ადსორბირებს ფიტოცენოზის ზედა შრეებში. სრულიად ბუნებრივია დაისვას კითხვა: რატომ არ იკარგება მზის ფიზიოლოგიურად აქტიური ენერგიის უფრო დიდი ნაწილი (არა მხოლოდ 50%) ისეთი რედუცირებული მწვანე მასის შემთხვევაში, როგორც ანთროპოგენულ მდელზე აღინიშნება? ამის მთავარი მიზეზი ისაა, რომ ანთროპოგენულ ცენოზში გვხვდება ფოთლების ე. წ. პლანოფილური ორიენტაცია, როდესაც მცენარეს აქვს საშუალება მაქსიმალურად გამოიყენოს დაცემული მზის სხივები და ამით გაზარდოს ექსტინქციის კოეფიციენტი\*.

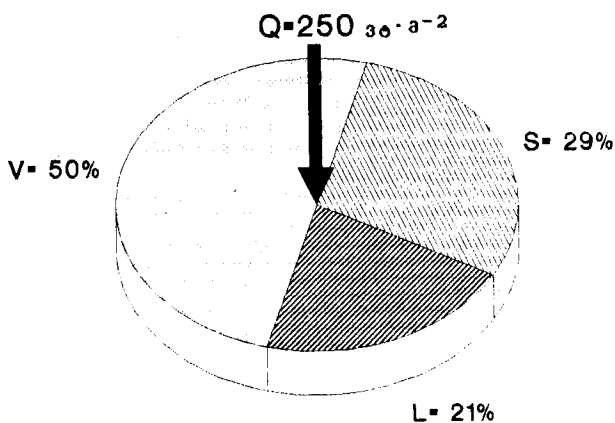
მაღალმთის ეკოსისტემების ანთროპოგენული დატვირთვა მკვეთრად აისახება აგრეთვე ფიტოცენოზების ჰაერისა და ნიადაგის

---

\* მზის რადიაცია მცენარულ საფარში (ეკოსისტემაში, ბიოგეოცენოზში) გაკლისას ფოთლების სხვადასხვა შრეს გადაკვეთს. ექსტინქციის კოეფიციენტი არის ბიოცენოზში (ეკოსისტემაში) განათების ვერტიკალური გრადიენტის მახასიათებელი. მაღალი ექსტინქციის კოეფიციენტი ხელს უწყობს ფოთლის დაბალი ინდექსის მქონე ანუ სტრუქტურულად მარტივი ფიტოცენოზების მიერ მზის რადიაციის საკმაო რაოდენობით შთანთქმას.



ნაკრძალი



გამოვილი

სურ. 70. ენერგეტიკული რეჟიმი ნაკრძალ და გამოვილი ცენოზებში (ცენტრალური კავკასიონი, 1850 მ ზ. დ.); გამყრელიძის (1986) მიხედვით.  $Q$  — მზის რადიაციის ბალანსი;  $V$  — ევაპოტრანსპირაცია;  $L$  — სითბოს რაოდენობა, რომელიც იხარჯება ჰაერისა და ბალახნარის გათბობაზე;  $S$  — ნიადაგის სითბური ნაკადი.

ტემპერატურებზე. როგორც წარმოდგენილი ტაუტოზონებიდან ჩანს (სურ.69), მდელის ნორმალური ექსპლუატაციის შემთხვევაში ენერჯის აქტიური ცვლა მიმდინარეობს 20 – 30 სმ შრეში, მაშინ როდესაც ძლიერ გადაძვირებულ მდელზე ეს შრე უშუალოდ ნიადაგის ზედაპირზე (0 – 1 სმ) მდებარეობს. მცენარის ფოთლების საშუალო ტემპერატურა კრიტიკულს უახლოვდება; ძლიერ იზრდება აგრეთვე ვარიაციის კოეფიციენტიც (დაახლოებით 2 – 3 – ჯერ), რაც სტრესების გახშირებაზე მიუთითებს. აღსანიშნავია, რომ ანთროპოგენული მდელიდან უფრო მეტი რადიაცია აირეკლება, ვიდრე სათიბი მდელიდან. ეკოლოგიური წონასწორობის დარღვევის შედეგად (სურ.70) საძოვარ მდელზე მზის რადიაციის უფრო მეტი რაოდენობა ხმარდება ჰაერის გათბობას, ვიდრე სათიბ მდელზე და, რაც მთავარია, ენერჯის სამჯერ უფრო დიდი რაოდენობა გადადის ნიადაგში, რაც იწვევს ნიადაგის გადახურებას და მასში წყლის შემცველობის მკვეთრ დაცემას.

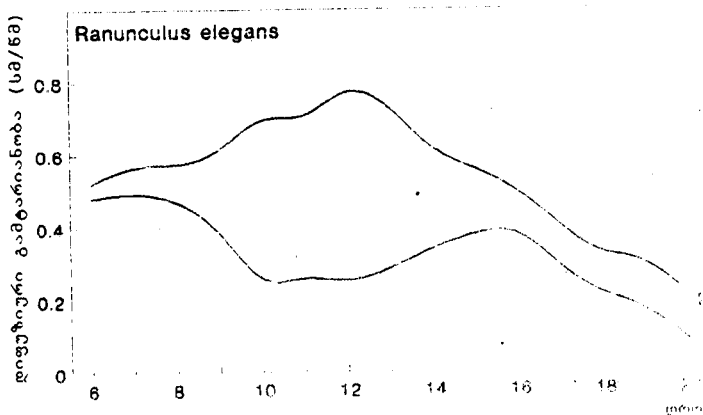
წყლის რეჟიმი. მაღალმთის მცენარეებისა და ფიტოცენოზების წყლის რეჟიმის გაცნობასთან დაკავშირებით შევეხებით ყაზბეგის რეგიონის ნიადაგების წყლის რეჟიმს. ამ მაღალმთიანეთის მდელის ეკოსისტემების ნიადაგების წყლის შემცველობა ფერდობის ექსპოზიციისა და ნიადაგის მექანიკური თვისებების შესაბამისად საკმაოდ დიდ დიაპაზონში (10.5 – 35.2%) იცვლება. ნიადაგში წყლის შემცველობის მკვეთრი დაკლება აღინიშნება ძირითადად ზაფხულის მეორე ნახევარში (ივლისის ბოლო, აგვისტო), როდესაც მცირდება ატმოსფერული ნალექების რაოდენობა, იწვევს ჰაერის ტემპერატურა და იზრდება აორთქლება.

ამავე პირობებში ხდება მცენარეთა წყლის რეჟიმის რეგულირების რამდენადმე გაუარესება. ეს მოვლენა განსაკუთრებით მკვეთრად გამოიყვანდა დესტაბილიზებულ ანთროპოგენულ ეკოსისტემებში.

საერთოდ ზემოთ აღნიშნული მაღალმთიანეთის მდელის მცენარეთა წყლის მარაგი საკმაოდ ფართო დიაპაზონში (55 – 93%) მერყეობს. მდელის მცენარეთა წყლის ბალანსის რეგულირებაში დიდ როლს ასრულებს ფოთლის დიფუზიური წინააღმდეგობა\*, რაც ყველაზე მკვეთრად ზაფხულის მშრალ პერიოდში ნიადაგის ტენიანობის ძლიერი შემცირებისას ვლინდება. დიფუზიური წინააღმდეგობის გაზრდის შედეგად ბაგეები იხურება და მცენარის მიერ წყლის კარგვა მცირდება.

დაბალბალახიან და ძლიერ გაძვირებულ მდელზე ბაგეების გამტარიანობა საშუალოდ ორჯერ მეტია, ვიდრე უფრო მაღალბალახიან მდე-

\* წყლის ან ნახშირორჟანგის ფოთოლში გატარებისას მათ ხელეხებით სხვადასხვა წინააღმდეგობა, როგორც ფოთლის ზედაპირზე, ისე მის შიგნით.



სურ. 71. ფოთლების დიფუზიური გამტარიანობის დღიური დინამიკა ნაკრძალ (1) და გათიბულ (2) მდელოებზე (ცენტრალური კავკასიონი, 1850 მ ზ. დ.). სანადირაძის (1986) მიხედვით.

ლოზე (სურ. 71). უნდა აღინიშნოს, რომ მშრალი ქარის (ფიონის) დროს დღის განმავლობაში ბაგეები იხურება და მთელი ფიტოცენოზის წინააღმდეგობა წყლის კარგვის მიმართ ძლიერ იზრდება.

მდელოს ბალახთა შორის წყლის ყველაზე მცირე გამტარობით მარცვლოვნებისა და ისლების სახეობები გამოირჩევიან, ამავე მცენარეებს ახასიითებთ ბაგეებით წყლის რეგულირების ყველაზე დიდი უნარი.

მაღალმთის ეკოსისტემები წყლის საკმაოდ დიდ რაოდენობას აორთქლებენ. მათი ევაპოტრანსპირაციის (წყლის აორთქლება როგორც ნიადაგიდან, ისე ბიოცენოზიდან) მაქსიმალური მაჩვენებელი აღწევს 5.0 – 5.5 მმ-ს დღეში. მაღალბალახეული მდელოები 20 – 25% -ით მეტს აორთქლებენ, ვიდრე დაბალბალახეული თანასაზოგადოებები. ასეთი მცირე სხვაობის მიზეზი ისაა, რომ მცენარეები, რომლებიც დაბალბალახეულ ან ძლიერ გაძოვილ მდელოზე იზრდებიან ფოთლის ფართის ერთეულიდან ორჯერ მეტ წყალს აორთქლებენ, ვიდრე იგივე მცენარეები ნორმალურად განვითარებულ ფიტოცენოზებში. სხვაობის მიზეზია ის, რომ ღია ცენოზში მოზარდ მცენარეებს ბაგეების დიფუზიური წინააღმდეგობა დღის განმავლობაში ორჯერ უფრო ნაკლები აქვთ, ვიდრე შეკრულ ცენოზებში. ფაქტიურად დესტაბილიზებულ ეკოსისტემებში ირღვევა მცენარეთა ფიზიოლოგიური რეგულაციის უნარი.

ფოტოსინთეზი. კავკასიონის მდელის ბალახები ჭეშმარიტი და ხილული ფოტოსინთეზის საკმაოდ მაღალი მანვენებლებით ხასიათდებიან. მათ შორის განსაკუთრებით გამოირჩევიან პარკოსანი მცენარეები.

მდელის მცენარეების CO<sub>2</sub> ასიმილაციის უნარი დღის განმავლობაში იცვლება, რაც დაკავშირებულია ნახშირორჟანგის კონცენტრაციის დღიურ ცვლილებებთან, განათებასთან და რიგ სხვა ფაქტორებთან, აგრეთვე ფოთლების ბაგეების მიერ წყლის ორთქლისა და ნახშირორჟანგის გამპარუნარიანობასთან. კავკასიონის მთებში დღის განმავლობაში ასიმილაცია საგრძნობლად იზრდება (სურ.52) და მაქსიმალურ მანვენებლებს შუადღის წინა საათებში (10 - 12 სთ) აღწევს; შუადღეს (12 - 15 სთ) და შუადღის შემდგომ პერიოდში ფოტოსინთეზის ინტენსივობა რამდენადმე მცირდება და 20 საათისათვის თითქმის ყოველთვის წყდება. ჭეშმარიტი და ხილული ფოტოსინთეზის მაქსიმუმები უმეტესად არ ემთხვევა ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაციის აბსოლუტურ მაქსიმუმებს და მზის რადიაციის ზრდის მიუხედავად, ფოტოსინთეზის ინტენსივობა ხშირად მცირდება, ხოლო ზოგჯერ წყდება კიდევ. ამ მოვლენას ადგილი აქვს ზაფხულის მშრალ პერიოდში ნიადაგის ზედაპირის ძლიერი გახურების, მიწის ზედა შრის მაღალი ტემპერატურის, ჰაერის დაბალი ფარდობითი ტენიანობის და ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაციის მაღალი ინტენსივობის დროს (სურ.52). მდელის ზოგიერთ ბალახს ფოტოსინთეზის დღიური პროდუქტიულობა მაღალი აქვს, მაგალითად, ცხვრის სამყურას, დვალურას, ზოგს კი (მაგალითად, ჭაობის და ძლიერ ტენიანი მდელის მცენარეს - პარნასურას) ძალიან დაბალი. საერთოდ, ბალახებს ფოტოსინთეზის დღიური პროდუქტიულობის უფრო მაღალი მანვენებლები ახასიათებთ, ვიდრე ბუჩქებს და ხეებს.

ანთროპოგენულ, დესტაბილიზებულ ეკოსისტემებში ფოტოსინთეზის მანვენებლები ორჯერ და უფრო მეტად დაბალია, ვიდრე ეკოლოგიურად სტაბილურ ცენოზებში. გვალვიან დღეებში ეკოლოგიური დაძაბულობა იქამდე მიდის, რომ შუადღისას მთელი ეკოსისტემის ფოტოსინთეზის რედუქცია თითქმის 60%-ს აღწევს. ასეთივე გარემო პირობებში, მზის მაღალი რადიაციისა და ტემპერატურის დროს, აღინიშნება ცალკეულ მცენარეთა ფოტოსინთეზის სრული დეპრესია და ხშირად სინათლეზე ნახშირორჟანგის გამოყოფაც (სურ.52).

ფოტოსინთეზზე სინათლის ზეგავლენის ექსპერიმენტულმა შესწავლამ დაგვიჩვენა, რომ მდელის მცენარეებიდან ყველაზე სინათლის მოყვარული მცენარეებია: ცხვრის სამყურა, ცერცველა, ქუჩი, ხოლო მთის ბუჩქები (დეკა, მოცვი, მაჯადვერი) ყველაზე ჩრდილის ამტანი მცენარეებია. აღსანიშნავია, რომ ცხვრის სამყურას ფართო არეალი აქვს, თუმცა მაღალბალახოვან მდელოზე ის ყოველთვის დანაგროვლია. ბუჩქები კი, წარმოადგენენ რა ძირითადად

ბიონოფიტებს, უმთავრესად ჩრდილოეთსა და დასავლეთის ექსპოზიცი-  
ის ფერდობებს არიან შეგუებული.

**ჰ ე ტ ე რ ო ტ რ ო ფ ე ბ ი.** ყაზბეგის რაიონში ზოოლოგების  
მიერ ჩატარებულმა გამოკვლევებმა გამოავლინა ბიოტოპების მიხედ-  
ვით ორნითოფაუნისა და ძუძუმწოვრების გავრცელების კანონზომი-  
ერებანი. ყაზბეგის მაღალმთიანეთში გავრცელებულია ძუძუმწოვრე-  
ბის დაახლოებით 35 და ფრინველების 80 სახეობა. ორნითოფაუნის  
უმეტესობა ბელურასნაირთა წარმომადგენელია. ქათმისნაირთა შორის  
აღსანიშნავია: კავკასიური შურთხი, მწყერი, კავკასიური როჭო,  
გნოლი; შევარდნისნაირებიდან — ორბი, სვაგი, ყაჯირი, მთის  
არწივი, კრავიჭამია. მაგრამ ადამიანის ზემოქმედების შედეგად  
მათი რაოდენობა და სიმჭიდროვე საკმაოდ დაბალია.

სუბნივალურ სარტყელში აღრიცხულია ფრინველების 15 სახეო-  
ბა; მათგან ყველაზე მეტია ალპური ჭვინტაკა, მელორდიები, მთის  
მწყერჩიტა, ყვითელნისკარტა და წითელნისკარტა მაღრანი, ალპური  
ჭკა; ძუძუმწოვრებიდან — კავკასიური ჯიხვი.

ალპურ სარტყელში ბინადრობენ იგივე ფრინველები, მაგრამ  
მათი რაოდენობა აქ უფრო მაღალია. ძუძუმწოვრებიდან აღსანიშნა-  
ვია: არჩვი, ჯიხვი, გუდაურის მემინდვრია, თოვლა მემინდვრია,  
პრომეთეს მემინდვრია.

სუბალპურ მდელოებზე გვხვდება იგივე ფრინველები, რომლებიც  
ზემოთ იყო აღნიშნული, მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ ამ სარტყე-  
ლში მათი სიმჭიდროვე კიდევ უფრო მატულობს. დეკიანში ბინადრობს  
კავკასიური როჭო, დიდი კოჭობა, ჩხურუშტი, მარცვლოვან-  
ნაირბალახოვან მდელოებზე — დაღისტნისა და გუდაურის მემინდვრი-  
ები.

ძლიერ გაძოვილი სუბალპური მდელოები ღარიბია ძუძუმწოვრე-  
ბით. დასარეკლიანებული სახეუმცვლილი მდელოები გამოირჩევა ფრი-  
ნველების ჭარბი დასახელებით. აქ აღინიშნება მათი 32 სახეობა.  
ყველაზე ფართოდაა გავრცელებული ალპური მწყერჩიტა, ხოლო მის  
შემდეგ მთის ჭვინტა. მრავალია მელორდიები, რქოსანი ტოროლები,  
ჩხურუშტები და ჩიტბატონები გაძოვილ სუბალპურ მდელოებზე, აღსა-  
ნიშნავია აგრეთვე ჩვეულებრივი კოჭობა, შავი ბოლოცეცხლა, რქო-  
სანი ტოროლა.

ყაზბეგის სუბალპურ და ალპურ მდელოებზე გვხვდება პრომეთეს  
მემინდვრია. მისი სიმრავლე იწვევს ბუნებრივი საკვები სავარგუ-  
ლების ძლიერ დასარეკლიანებას (სოროების გათხრისას მიწაყრილე-  
ბის გაჩენის გამო).

შემორჩენილი ტყის კორომებში მობინადრე ფრინველებიდან  
აღსანიშნავია: მწვანე ყარანა, წიწკანები, ბოლოცეცხლები,  
სტვენია და სხვ. კლდეებთან შეგუებულნი არიან: ჩხიკვი, მეკი-  
რიე, კლდეცოცია და კლდის მერცხლები; ტყის გაჩეხვამ საგრძნობ-

ლად შეამცირა ტყის ცხოველების რაოდენობა, ინტესიურმა ძოვებამ გააღარბა მდელის ეკოსისტემების ფაუნა, სამაგიეროდ გამდიდრდა ქვიანი ბიოტოპები. ანთროპოგენული ფაქტორების ზემოქმედების შედეგია ისიც, რომ მთაში შემოჭრილი არიან სტეპის და დაბლობის სხვადასხვა ეკოსისტემის ფაუნის წარმომადგენლები. პირველადი ფაუნა შემორჩენილია მხოლოდ ბუნებრივ ნაშალებსა და ტანბრეცილ არყნარ ტყეებში.

ქ ი რ ი თ ა ღ ი ლ ი ტ მ რ ა ტ უ რ ა

ბ. ქ ა ჯ ა ი ა. ცხოველთა პოპულაციური ეკოლოგია. თბუ გამომცემლობა, 1990.

Г о р ы ш и н а Т. К. Экология растений. М., 1979.

Д а ж о Р. Основы экологии. М., 1975.

Л а р х е р В. Экология растений. М., 1978.

Н а у м о в Н. П. Экология животных. М., 1975.

Н а х у ц р и ш в и л ი Г. შ. /ред./, Экология высокогорий. Тб., 1989.

Н а х у ц რ ი შ ვ ი ლ ი Г. შ., Г а м ц е მ ლ ი დ ზ ე ჯ. Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. М. — Л., 1986.

Н о в и к о в Г. А. Основы общей экологии и охраны природы. Л., 1979.

О д у м Ю. Основы экологии. М., 1979.

О д у м Ю. Основы экологии, тт. 1,2. М., 1986.

П и а н к а Э. Эволюционная экология. М., 1981.

Р а б о т н о в Т. А. Фитоценология. М., 1984.

Р а д к е в и ч В. А. Экология. Минск, 1977.

Р и к л е ф с Р. Основы общей экологии. М., 1979.

С у к а ч е в В. Н. /ред./, Основы лесной биогеоценологии. М., 1964.

Ч е р н о в а Н. М., Б ы л о в а А. М. Экология. М., 1981.

Ш в а р ц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969.

## საგანთა საძიებელი

- აბისალი 28  
 აგრეგაცია 108,111,116,118,126  
 -კოეფიციენტი 115  
 აგროეკოსისტემა 295  
 ადაპტაცია 16,28,35,45,47,49,  
 97,143  
 -ანატომიურ-მორფოლოგიური 4  
 -ეთოლოგიური 57  
 -ეკოლოგიური 48  
 -მორფოლოგიური 55,56  
 -ფიზიოლოგიური 48,56  
 ადგილსამყოფელი 6,10,16,19,20,  
 51  
 აერობები 18,74,281  
 -ფაკულტატური 281  
 -ობლიგატური 281  
 აერთობი 265  
 ავტოტროფები 81,212,213,  
 215-217,264,274,292  
 ალელპათია 222,224,227  
 ამენსალიზმი 90-92  
 ანაბიოზი 43,48,58  
 ანაერობები 74,87  
 ანემოფილური მცენარეები 79  
 ანემოზორია 229  
 ანემოზორული მცენარეები 75  
 ანთროპოზორია 229  
 ანტაგონიზმი 126  
 ანტიბიოზი 227  
 არეალი 28,95,96,101  
 არიდული ადგილსამყოფელი 64  
 არიდულობა 33  
 ასაკობრივი პირამიდა 172  
 აუტეკოლოგია 4,5,7,23  
 ბიოგარემო 20  
 ბიოგენური ნივთიერება 5  
 ბიოგეოგრაფია 15  
 ბიოგეოქიმიური ციკლი 299  
 -აზოტის 299  
 -ბიოელემენტების 302,303  
 -გოგირდის 301  
 -ნახშირბადის 299  
 -ფოსფორის 301  
 -წყლის 300  
 ბიოგეოცენოზი 5,8,20,262-264,  
 267-270,275,284,295  
 ბიოგეოცენოლოგია 8,11,262,263  
 ბიოეკოლოგია 10  
 ბიოელემენტები 302  
 ბიოკლიმატი 24  
 ბიოლოგიური ნული 44  
 ბიომასა 89,150-158,279,280,  
 285,291  
 ბიომი 305-307  
 -აზონალური 323  
 -ზღვის 307  
 -მტკნარი წყლის 307  
 -ხმელეთის 307  
 ბიოსფერო 3,14,295,296,298  
 ბიოცენოზი 7,8,12,93,165-169,  
 189,210,220,229,263  
 -ღიდი, ანუ ძირითადი 210  
 -დინამიკა 233  
 -დისკრეტული 211

-კონტინუუმი 211  
 -მცირე 210  
 -პროდუქტიულობა 169  
 -ფუნქციური სტრუქტურა 211  
 ბიოტა 210  
 ბიოტომი 12,19,79,105,151  
 ბიოტროფები 214,284  
 ბიოტური პოტენციალი 12,163,189,  
 192  
 ბიოფაგები 273  
 ბიოცენოლოგია 8  
 გადარჩევა 230,231  
 -ანთროპულ-ზოოგენური 231  
 -ანთროპულ-ეკოტოპური 231  
 -ბიოტოპური 230  
 -ბუნებრივი 6  
 -ზოოგენური 231  
 -ეკოტოპური 230  
 -ფიტოცენოზური 230  
 -ცენობიოტური 231  
 გადარჩენის უნარი (ორგანიზმთა)  
 164,166,168  
 გადაშენება 17  
 განგური 40  
 გამძლეობის კანონი 24  
 გარემო 3,4,6,15,17,  
 -აბიოტური 7,9,12  
 -ბიოტური 18  
 -ბიოცენოტური 18  
 -დროებითი 19  
 -ეკზალური 18  
 -ინტერსტიციალური 18  
 -ინტრალური 18  
 -მოქმედი 18  
 -მუდმივი 19  
 -საარსებო 7,10  
 -ტევალობა 168-174  
 -ცენობიონტების 18  
 -წინააღმდეგობა 12  
 გაუსუს პრინციპი 224  
 გეოგრაფიული ლანდშაფტი 263  
 გეოსფერო 296

გეოცენოზი 264  
 გრაფიტაციული წყალი 65  
 გუნდი 123, 140  
 დემეკოლოგია 7  
 დემოგრაფია 12, 176  
 დემოგრაფიული მაჩვენებლები 174,  
 182  
 -სტრუქტურა (პოპულაციის) 102,  
 138,172,174  
 დესტრუქტორები 273  
 დეტრიტი 212,288  
 დეტრიტოფაგები 82  
 დიაპაუზა 15,41,58,140  
 დიასპორა 229,230,249  
 დისიპაცია 276,277  
 დისპერსია (შიგამოპულაციური)  
 109,111,126  
 -თანაბარი 110-114  
 -შემთხვევითი 110-114  
 -ჯგუფური 110-114  
 ელაფოტომი 264-266  
 ევაოტრანსპირაცია 233,300  
 ევრიბიონტები 95  
 ევრიოტომული ორგანიზმები 54  
 ევრიფაგია 85,86  
 ევრიფოტური ცხოველები 39  
 ევრიპალინური ორგანიზმები 62  
 ევტროფიკაცია 255,293  
 -ანტროპოგენური 256  
 ეთოლოგია 10  
 ეპზოგენური სუქცესიები 255,258  
 -ფაქტორები 248  
 ეკოგენეზი 11  
 ეკოგეოგრაფიული წესები 56  
 ეკოელემენტი 146,147  
 ეკოკლიმატი 29  
 ეკოლოგია 3-7  
 -ადამიანის 8  
 -გამოყენებითი 3,14,25  
 -გლობალური 13  
 -თანაზოგადობათა 5,7,  
 -თეორიული 3

- ისტორიული 17
- კოსმიური 17
- ლანდშაფტური 17
- მიკროორგანიზმების 8
- მცენარეთა 8,15
- ორგანიზმების 5,7,23
- პოპულაციების 4,5,7,12,13,93
- სამრეწველო 3
- საინჟინრო 17
- სახეობათა 7
- ხოფლის მეურნეობის 3,17
- სოციალური 3
- ფიზიოლოგიური 15
- ფუნდამენტური 3
- ცხოველთა 8
- ეკოლოგიური ექსპერტიზა 14
- კრიზისი 14
- პირამიდა 290, 291
- ბიომასის 291
- პროდუქტიულობის 289,290
- რაოდენობრივი 292
- რეკოლუცია 9
- ფაქტორები 26-27,89,138
- აბიოტური 26,29
- ანტროპოგენური 152
- არაპერიოდული 26,27
- ბიოტური 23,26
- მეორადი 27
- პერიოდული 27
- პირველადი 27
- ეკოსისტემა 7,20,148,270,323, 327,335
- ენერგეტიკა 276
- მაღალმთის 335,336
- ბალახოვანი 285
- მდელოს 338
- მთის 323-325
- ქსეროფიტების 338
- პიროგენული 316
- სემიარიდული 327
- ჭაობის 338
- პეტეროტროფული 294
- ეკოტოპი 8,16,18,230,265,287, 288
- ეკოტოპური გადარჩევა 330
- ეკრისტროფი 214,215,223
- ემიგრაცია 136,163,167
- ენდემი 95,261
- ენტროპია 276
- ეპიფიტები 66,214
- ესტივაცია 58
- ეფემერები 48
- ეფემეროიდები 36,226
- ექსპონენტიალური ზრდა (პოპულაციის) 189
- მრული 189
- ექსტინქციის კოეფიციენტი 345
- ექსტრაარიდული ადგილსამყოფელი 64
- ვალენტოვნება ეკოლოგიური 24
- ზოოფაუნები 82,84
- ზოოცენოზი 211,264
- ზოოცონია 229
- თანასაზოგადოება 6-8,11-13,21მ
- თერმოპერიოდისმი 50
- თერმოფილური ორგანიზმები 47,54
- იარუსი 270,273
- იზოლატი 97
- გეოგრაფიული 97,101
- იზოლაცია 96,97,101,126
- ბიოლოგიური 147
- გენეტიკური 147
- სქესობრივი 96
- ტერიტორიული 96,121
- ფიზიოლოგიური 147
- იმიგრაცია 136,163,167
- ინდექსი სახეობათა მრავალ-გვარობის 232
- გათანაბრების 232
- ინდეკატორი მორფო-ფიზიოლოგიური 13
- ინვაირონმენტოლოგია 3
- ინფილტრაცია 300
- ინფორმაცია 126,132,133

-მხედველობითი 132  
-სიანიოთი 132  
-ყნოსკითი 132,133  
კ-საალიზი 02,121,138,146  
კასტა 139  
კლიმატი არიდული 286  
-სემიარიდული 286  
-კუმიდური 286,325  
კლიმატობი 264  
კლიმაქსი 250  
-ანთროპული 250  
-ედაფური 250,262  
-ზოგენური 250  
-კლიმატური 250  
-პიროგენული 250  
-ტოპოგრაფიული 250  
კოაქცია 89-91  
კოლონია 102,116,121,123  
-მამრობითი 121  
-მდედრობითი 121  
-შერეული 121  
კომენსალიზმი 90-92,216,217  
კონგრეგაციული განაწილება  
ორგანიზმების 110  
კონკურენცია 26,90,92,110,115,  
218-220  
-ექსპლუატაციური 223-225  
-ინტერფერენციული 223,224  
-სახეობათაშორისი 218,219  
-შიგასახეობრივი 218  
კონკურენციული გამოთიშვის  
პრინციპი 224,225  
კონსორტი 214,220  
კონსორტული სისტემა 212  
კონსორცია 213,215  
-დეტერმინანტი 213,214  
კონსუმენტები 82,214  
კონტინუუმი 99,100,269  
კოპერაცია 119  
კოპროფაგები 82  
კრიობლანქტონი 50  
კრიოფილური მცენარეები 47

ლანდშაფტი ელემენტარული 264  
ლიოსფერო 296,298  
ლოგისტური ზრდა რიცხოვნობის 194  
-მრული 194  
მაკროკლიმატი 29  
მაკროკონსუმენტი 273  
მასობრივი ეუქეტი 120  
მაღალმთიანეთი 238  
მაღალმთის ეკოსისტემები 335  
-მიკროკლიმატი 343  
-მცენარეები 340  
--განვითარების რიტმი 340  
--ვეგეტაცია 341  
--პროდუქტიულობა 341  
--სასიცოცხლო ფორმები 339  
--ფოტოსინთეზი  
--წყლის რეჟიმი 347  
მდელოები 338  
-მენხერკორდიანი 338  
-ნაირბალახოვანი 338  
-ნაირბალახოვან-მარცვლოვანი 338  
მეგაეკოლოგია 9  
მეგათერმული ორგანიზმები 47  
მეგაფიტები 324  
მეზოკლიმატი 26,29  
მეზოფილები 47,60  
მეზოფიტები 59  
მეზოპალნიური ორგანიზმები 63  
მემკვიდრულობა 17  
მეტაბოლიზმი 287  
-ავტოტროფული 287  
-ჰეტეროტროფული 287  
მეტამორფოზი 15  
მიგრაცია 16,40,149,160,167  
მიკრობოცენოზი 211,264  
მიკროთერმული მცენარეები 47  
მიკროკლიმატი 26,29,116,345  
მიკროკოსმი 12  
მიკროლანდშაფტი 263,264  
მიკროპოპულაცია 118,128,147,148  
მიკროსიმბიოტროფია 216  
მინიმუმის კანონი 23

მონოფაგები 28,83,196,197  
 მორფა 141-144  
 მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფი 146,147  
 მტაცებლები 227,228  
 მტაცებლობა 26,91,92,195  
 მუტუალიზმი 90-92,217,227  
 ნაყოფიერება 176  
 ნახევრადსაკანები 238  
 ნეიტრალიზმი 90-92  
 ნეკროფაგები 82  
 ნიში 20  
 -ეკოლოგიური 20,226  
 --სივრცობრივი 20  
 --ტროფიკული 20  
 --ჰიპერსივრცობრივი 20  
 -რეალიზებული 21  
 -ფუნდამენტური 21  
 ნოოსფერო 14,296  
 ოლიგოტროფული ტბა 75,293  
 ოლიგოფაგა 28  
 ოლიგოჰალინური ორგანიზმები 63  
 ოლის პრინციპი 118-120  
 ორობიომი 323  
 ოსმოტროფები 273  
 ოჯახი 121  
 პალეობიოსფერო 296  
 პანტოფაგია 85,86  
 პარაბიოსფერო 296  
 პარაზიტიზმი 26,90-92,195,196  
 პარტელა 148  
 პლაგოტროფული ზრდა 49  
 პლანქტონი 153  
 პოიკილოთერმიული ცხოველები 44,51  
 პოიკილოზომოსური ორგანიზმები 63,70  
 პოიკილოპიდრიდული მცენარეები 67  
 პოლიკლიმაქსი 250  
 პოლიკლიმაქსური თეორია 250  
 პოლიმორფიზმი 134-148  
 პოლიფაგია 85,86

პოლიფეხიზმი  
 პოლიჰალინური ორგანიზმ- 63  
 პოპულაცია 4,7,8,12,93,148<sup>ა</sup>,  
 162  
 -ადგილობრივი (ელემენტარული)  
 102,103  
 -ასაკობრივი სტრუქტურა 135  
 -გეოგრაფიული 161,03  
 -დინამიკა 12,162<sup>ა</sup>,196  
 -ეკოლოგიური 2,103  
 -რიცხოვნობა 2  
 -სქესთა თანაბრობა 135  
 პრეფერენცია 24  
 პროლექტობა ეკოსისტემების  
 33,2<sup>ა</sup>,283,305,309,312  
 -მეორადი 297  
 -პირველადი 279,283-285  
 -სუფი 284  
 პრომიცენტები 81,227,273  
 პროციტიზმის სისწრაფე 280  
 პროტოკოპერაცია 90,119  
 რღვევები 214  
 რელიქტი 95,261  
 რეფუგიუმი 261  
 რიზოზფერო 223  
 რიცხოვნობა 89,102,113,148-158  
 172-178  
 -რეგულირება 12,168  
 საარსებო გარემო 17,19  
 -პირობები 17,19  
 სავანები 238,314,315  
 სპორტროფები 214,273  
 სპოროფაგები 82,215,273  
 სარტყელები 326,327,338,342  
 -ალპური 289,326,327,332-334,  
 339,342  
 -არიდული ტყეების 327,328  
 -მშრალი ველების 327,328  
 ნახევრადუდაბნოების 327  
 -ნივალური 327,331,334  
 -სუბალპური 285,326,327  
 331-333,334

-საკვალური 285,327,331,333  
 სასიკვლავო ფორმები (მცენარეთა  
 17,339  
 სემიარი ლი ადგილსამყოფელი 65  
 სიკვდილობა 23,84,89,131,  
 135,167,176-186  
 -რგვალური (ოლოგიური) 164  
 სიმბიოზი 26,90,216,217  
 სიმბიონტი 214,90  
 სიმჭიდროვე პოლატიის 26,  
 148-158,189,1202-206  
 --ეკოლოგიური 155,55,159  
 --საშუალო 153-155,9  
 -სახეობათა 232  
 სინეკოლოგია 5,7,210  
 სკლეროფიტები 60,68  
 სტენოფაგები 85,86  
 სტენოფიტური ცხოველები 39  
 სტენოპალინური ორგანიზმები 60  
 სტეპები 307,313,314  
 -ზომიერი ზონის 307,313,314  
 -ტროპიკული 307,314  
 სტრესული სიტუაციები 215  
 სუკულენტები 60  
 სუქცესიები 28,248,256  
 -ალოგენური 255,257  
 -ანთროპოგენური 256  
 -აუტოგენური 255  
 -ელაფოგენური 256,261  
 -ზოგენური 256,259  
 -კლიმატოგენური 256,260  
 -მეორადი 253  
 -პირველადი 252  
 -ტექნოგენური 259  
 სციოფიტები 34  
 ტაუტოზონები 347  
 ტაქსისი 16  
 ტბები 293  
 -ეკტროფული 293  
 -ოლიგოტროფული 293  
 ტელერგონები 133  
 ტერიტორიულობა 89,126,130,167

ტოლერანტობა 20,24,43,51,81  
 ტოპური კავშირები 214  
 ტრანსპირაციული ურთიერთობა 222  
 ტრანსპირაცია 233,234  
 ტროგლობიონტები 38,60  
 ტროპიზმები 16  
 ტროფული დონე 290,291  
 -კავშირები 210,214  
 -სტრუქტურა 270  
 -ჯგუფები 264  
 ტუნდრა 285,308,309  
 ტყეები 305,310-312,328  
 -ფოთოლცვენია 311-312  
 -მარამწვანე ტროპიკული 320-323  
 -მეჩხერი 325,332  
 -მონოდომინანტური 328  
 -ტანბრეცილი 325,332  
 -ქსეროფილური 328  
 -ჩრდილოეთის წიწვოვანი 310,311  
 -ხეშუფოთლიანი 305,315  
 ფაგოტროფები 273  
 ფენოლოგიური რასა 147  
 -სპექტრი 240  
 ფენორიტომოტიები 239,240  
 ფერომონები 133  
 ფიტოგეოგრაფია 15  
 ფიტოკლიმატი 265  
 ფიტომასა 280,342,344  
 ფიტოპარაზიტები 214  
 ფიტოტროფები 265,284  
 ფიტოფაგები 82-84,214,231,  
 260,291  
 ფიტოფაგია 227  
 ფიტოცენოზი 94,211,220,259,262,  
 275,285,313  
 ფიტოცენოლოგია 8  
 ფლუქტუაცია 162,244  
 -ანთროპოგენური 244  
 -ეკოტოპური 244  
 -ზოგენური 224,246  
 -ფიტოპარაზიტული 244,246  
 -ფიტოციკლური 244,245

ფორეზია 91  
 ფოტოპერიოდიზმი 36,40  
 ფოტოპერიოდული რეაქციები 23  
 ფოტოსინთეზი 17,49,233,237,  
 281-283  
 -დღიური დინამიკა 236  
 ფოტოტროფოსფერო 296  
 ფოტოფილები 39  
 ფოტოფობები 39  
 ფსევდოპოპულაცია 107  
 ქემოავტოტროფები 81  
 ქემოტროფები 265  
 ქოროლოგია 267  
 ქსეროფილები 60,285  
 ქსეროფიტები 15,60,67  
 ქცევა 10,16,124,128  
 -ტერიტორიული 89  
 შემზღვევლი ფაქტორები 24  
 შობადობა 23,107,135,163-167,  
 172,174,189,197  
 -მაქსიმალური 163-165  
 -რეალური (ეკოლოგიური) 163,165  
 ჩაპარალი 307,315,316  
 ჩლიქოსნები 17  
 ცენობიოტური გადარჩევა 330,331  
 ცენოზი 8,210-212,229,230,243  
 -ავტოტროფული კომპონენტები 211  
 -დემუტაციური 257  
 -დღელამური დინამიკა 233  
 -კლიმაქსური 249,257,262  
 -სეზონური დინამიკა 239  
 -ფლუქტუაციური ცვალებადობა 240,  
 244  
 -ცხოველური კომპონენტების 212  
 -პეტეროტროფული კომპონენტების  
 211

ძილქუში 44,58,135  
 წრებრუნვა ნივთიერებათა 9  
 ხროვა 123  
 -ექვიპოტენციალური 123  
 -ლიდერიანი 123  
 ჯგუფის ეფექტი 80,116,120,126,  
 133,168  
 ჯოგი 16,102,124-126  
 კალოფიტები 318  
 კელიოფიტები 34,60  
 კემიპოპულაცია 107  
 კეტეროთერმული ცხოველები 57  
 კეტეროტიპური რეაქცია 89,90  
 კეტეროტროფები 81,212,215-217,  
 264,265,274,284,292  
 კეტეროფილია 62  
 კიბერნაცია 58  
 კიგროფილები 60  
 კიგროფიტები 59  
 კიდატოფიტები 59,60  
 კიდრობიონტები 14,18,60,63,70,  
 76,83  
 კიდროსფერო 296,298  
 კიდროფიტები 59  
 კიდროქორია 229  
 კომეოსტაზი 108,196  
 კომეოსტატიკური მდგომარეობა 249  
 კომეოპიდრიდული მცენარეები 67  
 კომოიოთერმული (კომოთერმული)  
 ცხოველები 44,54  
 კომოიოოსმოსური ორგანიზმები 63  
 კომოტიპური რეაქციები 89,90  
 კუმიდური ადგილსამყოფელი 64  
 კუმუსი 288

შ ი ნ ა ა რ ს ი

წინახიტყვაობა..... 3

შესავალი (ი. ელიავა)..... 6

1. რა არის ეკოლოგია? მისი ობიექტი და ძირითადი პრინციპები..... 6

2. ეკოლოგიის მოკლე ისტორია..... 10

3. ეკოლოგიის კავშირი მეცნიერების სხვა დარგებთან..... 15

4. გარემო და საარსებო პირობები..... 17

I ნ ა ფ ი ლ ი — ორგანიზმთა ეკოლოგია (ავტაეკოლოგია)  
(ი. ელიავა)..... 23

თ ა ვ ი 1. ეკოლოგიური ფაქტორები და მათი მოქმედება ორგანიზმზე..... 23

1.1. ეკოლოგიურ ფაქტორთა ზოგადი დახასიათება..... 23

1.2. ეკოლოგიურ ფაქტორთა კლასიფიკაცია..... 25

თ ა ვ ი 2. აბიოტური ფაქტორები..... 29

2.1. მზის სხივური ენერგია..... 33

2.2. ტემპერატურა..... 41

ა. ტემპერატურის გავლენა მცენარეთა და ცხოველთა ცხოველქმედებასა და განვითარებაზე..... 44

ბ. მცენარეთა ტემპერატურული ადაპტაციები..... 45

გ. ცხოველთა ტემპერატურული ადაპტაციები..... 50

2.3. წყალი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი..... 58

2.4. ჰაერი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი..... 74

თ ა ვ ი 3. ბიოტური ფაქტორები.....	80
3.1. საკვები როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი.....	81
3.2. საკვები ბაზა და ცხოველთა ნორმალური ცხოველქმედება.....	86
3.3. საკუთრივ ბიოტური ფაქტორები.....	88
3.3.1. კომპოტიბური რეაქციები.....	89
3.3.2. პეტეროტიბური რეაქციები.....	90
II ნ ა წ ი ლ ი – აოპულაციების ეკოლოგია (გ. ქაჯაია) ..	93
თ ა ვ ი 1. პოპულაციების ზოგადი დახასიათება.....	93
1.1. პოპულაცია, როგორც სახეობის არსებობის ფორმა.....	93
1.2. სახეობის არეალი და პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება.....	97
1.3. პოპულაციების არაერთგვაროვნება.....	102
თ ა ვ ი 2. პოპულაციების სივრცობრივი სტრუქტურა.....	108
2.1. ორგანოზმთა განაწილების ხასიათი პოპულაციებში.....	108
2.2. აგრეგაცია და ჯგუფის ეფექტი.....	116
2.3. იზოლაცია, ტერიტორიულობა, ურთიერთინფორმაციის საშუალებები.....	126
თ ა ვ ი 3. პოლიმორფიზმი და შიგაპოპულაციური ეკოლოგიური ჯგუფები.....	134
თ ა ვ ი 4. პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე.....	148
4.1. რიცხოვნობის დადგენის ზოგიერთი მეთოდი.....	158
ა. უშუალო ათვლის მეთოდი.....	159
ბ. ნიშანდების მეთოდი პეტერსენის მიხედვით.....	159
გ. შემთხვევითი ნაკვეთების მეთოდი.....	160
დ. სინჯების მეთოდი.....	160
თ ა ვ ი 5. პოპულაციების დინამიკა.....	162
5.1. პოპულაციის რიცხოვნობის განმსაზღვრელი ფაქტორები.....	163
5.2. რიცხოვნობის რეგულირება. გარემოს ტევადობა.....	168

5.3. პოპულაციის ზრდის უნარის დაღვენა.	172
5.3.1. ასაკობრივი პირამიდები.	172
5.3.2. დემოგრაფიული ტაბულები.	176
5.3.3. ლესლის მატრიცული სისტემა.	182
5.4. პოპულაციების რაოდენობრივი ცვალებადობა.	189
5.5. რაოდენობრივი მერყეობა ბუნებრივ პოპულაციებში.	194

### III ნ ა ვ ი ლ ი. ბიოცენოზების ეკოლოგია

(სინეკოლოგია) (გ. ნახუცრიშვილი) 210

თ ა ვ ი 1. ბიოცენოზი (თანახზოგადოება)	210
1.1. დისკრეტულობა და კონტინუულობა.	211
* 1.2. ბიოცენოზების ფუნქციური სტრუქტურა.	211
1.3. ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების ტიპები ბიოცენოზში.	212
1.3.1. კონსორციები.	213
1.3.2. სიმბიოზი.	216
1.3.3. კომენსალიზმი.	216
1.3.4. მუტუალიზმი.	217
1.3.5. კონკურენცია.	218
1.3.6. კონტაქტური ურთიერთმოქმედებები.	221
1.3.7. ალელოპათია.	222
1.4. ექსპლუატაცია და ინტერფერენცია.	223
1.5. კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპი.	224
1.5.1. კონკურენტი სახეობების თანაარსებობის პირობები.	225
* 1.5.2. კონკურენცია და სახეობათა განაწილება ბუნებაში.	226
1.6. მტაცებელი — მსხვერპლი.	227
1.7. ბიოცენოზის სახეობრივი შემადგენლობა.	229
1.8. ბიოცენოზის დინამიკა დროში.	233
1.8.1. ცენოზის დელამური დინამიკა.	233
1.8.2. ცენოზის სეზონური დინამიკა. ფენორიტმოტიპები.	239
1.8.3. ფლუქტუაციური ანუ წლიური ცვალებადობები	244
ა — ეკოტოპური ფლუქტუაციები.	244
ბ — ფიტოციკლური ფლუქტუაციები.	245
გ — ზოოგენური ფლუქტუაციები.	246
დ — ფიტოპარაზიტული ფლუქტუაციები.	246
ე — ანთროპოგენური ფლუქტუაციები.	246
1.9. სუქცესიები.	248
1.9.1. პირველადი სუქცესიები.	248

1.9.2.	პირველადი სუქცესიები გარემო პირობების შეცვლის დროს.	252
1.9.3.	მეორადი სუქცესიები.	253
1.9.4.	სუქცესიების ტიპები.	254
ა	— აუტოგენური სუქცესიები.	255
ბ	— ალოგენური სუქცესიები.	255
გ	— ტექნოგენური სუქცესიები.	259
დ	— ზოგენური სუქცესიები.	259
ე	— კლიმატოგენური სუქცესიები.	260
ვ	— ედაფოგენური სუქცესიები.	261
<b>თ ა ვ ი</b>	<b>2. ბიოგეოცენოზი და ეკოსისტემა.</b>	<b>262</b>
2.1.	ბიოგეოცენოზი.	262
2.2.	ეკოსისტემა.	269
2.3.	ეკოსისტემების ენერგეტიკა.	276
2.4.	ეკოსისტემების პროდუქტიულობა.	279
2.4.1.	პირველადი და მეორადი პროდუქტიულობა.	279
2.4.2.	პირველადი პროდუქტიულობა სხვადასხვა ეკოსისტემაში.	283
2.4.3.	ორგანული ნივთიერების ზრუნა.	287
2.4.4.	პროდუქტიულობის და ბიომასის პირამიდები.	289
2.4.5.	ეკოსისტემების მაგალითები.	292
<b>თ ა ვ ი</b>	<b>3. ბიოსფერო.</b>	<b>295</b>
3.1.	ბიოსფერო.	295
3.2.	ბიოგეოქიმიური ციკლები.	299
3.3.	ბიოელემენტების წრებრუნვა.	302
3.4.	მინერალური ელემენტების გამოტანა.	304
<b>თ ა ვ ი</b>	<b>4. ბიომების კლასიფიკაცია.</b>	<b>305</b>
4.1.	ტუნდრა.	308
4.2.	ჩრდილოეთის წიწვოვანი ტყეები (ტაიგა).	310
4.3.	ზომიერი ზონის ფოთოლცვენის ტყეები.	311
4.4.	ზომიერი ზონის სტეპები.	313
4.5.	ტროპიკული სტეპები და სავანები.	314
4.6.	ხმელეთოთლიანი ტყეები და ჩაპარალი.	315
4.7.	უდაბნოები.	316
4.8.	მარადმწვანე ტროპიკული წვიმიანი ტყეები.	320
4.9.	მთის ეკოსისტემები.	323

თ ა ვ ი 5. საქართველოს ძირითადი ბიომეგობის მოკლე დახასიათება.....	326
თ ა ვ ი 6. საქართველოს მაღალმთის ეკოსისტემების დახასიათება (ცენტრალური კავკასიონის მაგალითზე).....	335
ძირითადი ლიტერატურა.....	352
საგანთა საძიებელი.....	353