574(0758)
ე-56

საქართველოს მეცნიერებათა ეროვნული აკადემია

ირ. ელიავა, გ. ნახუცრიშვილი, გ. ქაჯაია

ეკოლოგია

574(075.8)
ე-56

საქართველოს მეცნიერებათა ეროვნული აკადემია

ირ. ელიავა, გ. ნახუცრიშვილი, გ. ქაჯაია

ეკოლოგია

სსიპ „გათვის ირის რუსთაველის სახელმწიფო უნივერსიტეტი"
ბიბლიოთეკა
№ 39498

თბილისი, 2018

წიგნში ასახულია ტრადიციული ეკოლოგიის მიზნები, ამოცანები, ძირითადი პრინციპები, კავშირი მეცნიერების სხვა დარგებთან. იგი შედგება სამი ძირითადი ნაწილისაგან, რომლებიც შეესაბამება კლასიკური ეკოლოგიის თანამედროვე მიმართულებებს. ეკოლოგიური ფაქტორების დახასიათების შემდეგ, აღწერილია პოპულაციური ეკოლოგიისა და თანასაზოგადოებათა ეკოლოგიის აქტუალური საკითხები. აღწერილია მოსალოდნელი კლიმატური ცვლილების ზოგიერთი ეკოლოგიური შედეგი.

წიგნი გათვალისწინებულია როგორც ეკოლოგებისათვის, ისე ფართო პროფილის სხვა ბიოლოგთათვის, რომელთა სამეცნიერო საქმიანობა მეტ-ნაკლებად დაკავშირებულია ეკოლოგიის საკითხებთან - მეცნიერ მუშაკებისათვის, დოქტორანტებისათვის, მაგისტრანტებისათვის. იგი აგრეთვე გამოადგება ზოგადსაგანმანათლებლო სკოლების საბუნებისმეტყველო საგნების პედაგოგებს, ეკოლოგიის საკითხებით დაინტერესებულ ფართო მკითხველს.

რეცენზენტები: ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი,
პროფესორი **ოთარ აბდალაძე;**
ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი,
პროფესორი **გიორგი ბახტაძე**

იბეჭდება საქართველოს მეცნიერებათა ეროვნული აკადემიის საგამომცემლო-სარედაქციო საბჭოს გადაწყვეტილებით

ISBN 978-9941-8-000-7-8

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 ადგილ-სამყოფელში. ვინაიდან ეკოლოგია ძირითადად სწავლობს ორგანიზმთა ბიოლოგიას და აგრეთვე ხმელეთსა, ზღვებსა და 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 თანასაზოგადოებებს. შესაბამისად, როგორც ამერიკელი ეკოლოგი პიანკა (1981) აღნიშნავს, მიზანშეწონილია ეკოლოგიური პრობლემები განვიხილოთ ევოლუციურ ასპექტში, ხოლო ევოლუციური პრობლემები კი ეკოლოგიის თვალსაზრისით.

ადამიანის მოღვაწეობის სპეციალიზაციის ეპოქაში, ცალკეულ დისციპლინებში არსებული ინფორმაციის სიუხვის გამო, ხშირად უგულვებელვყოფთ 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.

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, ენერგიის ნაკადის გამოყენებას ცოცხალ ბუნებაში, ელემენტებისა და ნივთიერებათა წრებრუნვას.

ეკოლოგი რთული ამოცანის წინაშე დგას. კვლევისას იგი ეყრდნობა სხვა მეცნიერებათა მონაცემებს, ზოგჯერ ეკოლოგიურ კანონზომიერებათა შესასწავლად იჭრება კიდეც ამ მეცნიერებათა სფეროში. ინგლისელი ეკოლოგის მაკფედიენის (1965) მახვილგონივრულ გამოთქმას თუ მივმართავთ, ეკოლოგი დიპლომირებული თავისუფლად მოაზროვნეა, რომელიც „უნებართვოდ დახეტიალობს 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, როგორიცაა, 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 განვი-

თარების 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 ექსპლუატაციის, ბუნებრივი რესურსების შენარჩუნებისა და აღდგენის, ადამიანის საარსებო გარემოს დაცვისა და თვით კაცობრიობის გადარჩენის უზრუნველყოფის მეცნიერულ საფუძველს.

2. 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 ვარგისი 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 ატმოსფეროს შედგენილობა, რითაც ხელი შეუწყვეს აერობების გაჩენას და მათ ევოლუციას.

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

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

ყოველ ორგანიზმს თავისი საარსებო გარემო აქვს, რომელიც სხვა ორგანიზმისათვის შეიძლება სრულიად გამოუსადეგარი 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 არა ფუნქციურ გაგებას; ამ უკანასკნელისთვისაა სწორედ შემოთავაზებული ტერმინი „საარსებო პირობები". იმის აღსანიშნავად, რომ გარემოში ამა თუ იმ ორგანიზმისათვის ნამდვილად არის საარსებო პირობები, ხშირად იყენებენ ტერმინს „მოქმედი გარემო".

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

თუ ჩვენ ვიტყვით, რომ თეთრი დათვი არქტიკაში ცხოვრობს, ამით მივუთითებთ მხოლოდ მის კავშირზე არქტიკასთან. ეკოლოგისათვის კი პირველ რიგში არსებითია არა ის, თუ სად ცხოვრობს სახეობა, არამედ ის, თუ რა სჭირდება მას და გარემოს რა ფაქტორებია მისთვის აუცილებელი. ამიტომ „საარსებო პირობები" გაცილებით უფრო კონკრეტული ცნებაა, ვიდრე „საარსებო გარემო". საარსებო პირობები, როგორც ამას რუსი ეკოლოგი კაშკაროვი (1938) აღნიშნავდა, ყოველთვის ხანგრძლივი 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 ორგანულ ნივთიერებებშიც. ზოგ შემთხვევაში ორგანიზმები ისეთ პირობებში ბინადრობენ, რომელიც, ერთი შეხედვით, სრულიად უვარგისია სიცოცხლისათვის. მაგალითად, ზოგიერთი ნემატოდა ძმარში ცხოვრობს, ზოგი ბუზის მატლი – ნავთობში და ა.შ. 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 მოვეღოდეთ ამ 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. სხაგვარად ბიოტოპი არის ბიოგეოცენოზის არაცოცხალი ნაწილი, რომელიც განაპირობებს ორგანიზმების არსებობას მოცემულ ტერიტორიაზე.

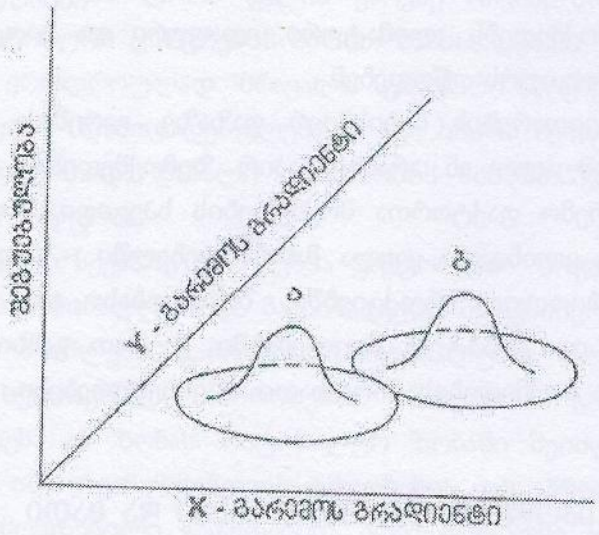
ამერიკელი და ინგლისელი ეკოლოგები ტერმინ „ბიოტოპის" ნაცვლად ხმარობენ ტერმინს „ადგილსამყოფელი" (habitat). კაშკაროვი (1938) თვლის, რომ ტერმინი „ადგილ-სამყოფელი" სახეობის ეკოლოგიურ მახასიათებელს გამოხატავს და არა სასიცოცხლო არენას, რომელსაც ბიოტოპი წარმოადგენს. უნდა ვიგულისხმოთ, რომ ადგილსამყოფელად ითვლება 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 თანასაზოგადოებაში. ამერიკელმა მეცნიერმა ელტონმა იგივე ტერმინი გამოიყენა თანასაზოგადოებაში ორგანიზმის ფუნქციური სტატუსის გამოსახატავად. აქედან ჩანს, რომ ეკოლოგიური ნიშის ცნება მოიცავს არა იმდენად ფიზიკურ სივრცეს, რომელსაც ორგანიზმები იკავებენ, არამედ იმ ფუნქციურ როლს აღნიშნავს, რომელსაც ესა თუ ის ორგანიზმი ასრულებს თანასაზოგადოებაში. არსებობს ეკოლოგიური ნიშის რამდენიმე ასპექტი: სივრცობრივი, ტროფიკული, ჰიპერსივრცობრივი. ზოგ მკვლევარს მოაქვს ასეთი ანალოგია: ადგილსამყოფელი არის ორგანიზმის „მისამართი", ხოლო ეკოლოგიური ნიში, ბიოლოგის ენაზე, მისი „პროფესიაა". გერმანელი მეცნიერი კარგი (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 **„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.



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

ჰატჩინსონი აღნიშნავდა ეკოლოგიური ნიშების გადაფარვის შესაძლებლობას. აქ განიხილება რამდენიმე შემთხვევა: 1) ორი ფუნდამენტური ნიში შეიძლება იყოს იდენტური (ნაკლებად შესაძლებელი ვარიანტი), მაშინ ერთი სახეობა განდევნის მეორეს; 2) ერთი ფუნდამენტური ნიში მთლიანადაა მოთავსებული მეორეში და მაშინ კონკურენციის შედეგები დამოკიდებულია კონკურენტების შესაძლებობებზე; 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 ფოტოპერიოდულ რეაქციებში, შობადობასა და სიკვდილიანობაში, სიცოცხლის ხანგრძლივობასა და ადაპტურ მოვლენებში. ქვემოთ განხილულია ორგანიზმებზე ეკოლოგიურ ფაქტორთა მოქმედების ძირითადი თავისებურებები.

თავი I. ეკოლოგიური ფაქტორები და მათი მოქმედება ორგანიზმებზე

1.1. ეკოლოგიურ ფაქტორთა ზოგადი დახასიათება

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

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

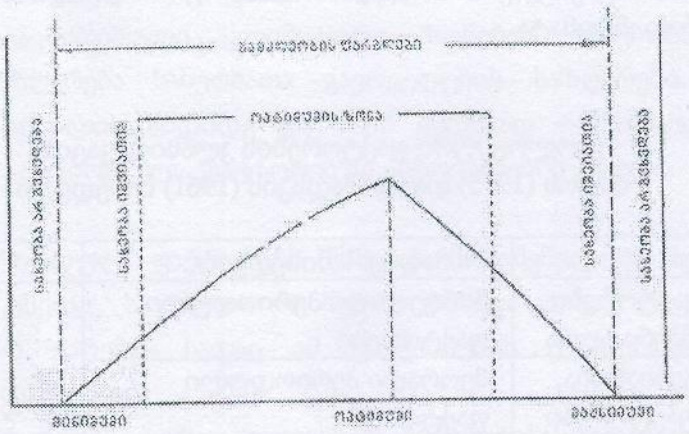
ქიმიის ანალოგიურად, ეკოლოგიაში დამკვიდრდა ვალენტოვნების ცნება. სახეობის ეკოლოგიური ვალენტოვნება არის მისი უნარი, დაიკავოს ესა თუ ის გარემო, რომელიც ეკოლოგიური ფაქტორების ინტენსივობის გარკვეული მერყეობით ხასიათდება. სახეობა, რომელსაც დაბალი ეკოლოგიური ვალენტოვნება აქვს, ეკოლოგიური ფაქტორების მხოლოდ უმნიშვნელო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

ეკოლოგიური ვალენტოვნება შეიძლება იცვლებოდეს ცალკეული სახეობების ინდივიდუალური განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე. მაგალითად, ზრდადამთავრებული მუცელფეხიანი მოლუსკი Littoria 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 გამოვყოთ ოპტიმალური ზონა, რომელშიც ორგანიზმის არსებობისათვის ხელსაყრელი პირობებია. სახეობის გამძლეობის (ტოლერანტობის) საზღვრები სცილდება ამ ზონას. ოპტიმალურ ზონაში შეიძლება გამოიყოს ის პირობები, რომლებიც ამა თუ იმ ორგანიზმისთვის უმჯობესია. მას **„პრეფერენდუმს“** უწოდებენ.

მაკფედიენის მოხდენილი გამოთქმით, პრეფერენდუმი არის ის პირობები, რომელსაც ორგანიზმი ამოირჩევდა, მას რომ ამის შესაძლებლობა ჰქონდეს.



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

ეკოლოგიური კვლევის უმნიშვნელოვანესი ამოცანაა არა ორგანიზმზე მოქმედ ფაქტორთა აღრიცხვა, არამედ ისეთი ფაქტორების გამოვლენა, რომლებიც უშუალოდ მოქმედებენ ორგანიზმებზე, პოპულაციებზე და თანასაზოგადოებებზე და განაპირობებენ მათ არსებობას. როგორც ითქვა, თუ რომელიმე სახეობისათვის დამახასიათებელია ამა თუ იმ ფაქტორის მიმართ გამძლეობის უმნიშვნელო საზღვრები, მაშინ იგი შეიძლება ჩაითვალოს შემზღუდველ ანუ **მალიმიტირებელ** ფაქტორად. ამავე დროს შედარებით მუდმივად მოქმედი ფაქტორი, რომლის მიმართ სახეობა გამძლეობის ფართო დიაპაზონით ხასიათდება, ვერ შეასრულებს შემზღუდველის როლს. 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. ეკოლოგიურ ფაქტორთა კლასიფიკაცია

თანამედროვე ეკოლოგიაში კლასიკურად ითვლება ეკოლოგიურ ფაქტორთა დაყოფა აბიოტურ და ბიოტურ ფაქტორებად. პირველი ჯგუფი აერთიანებს კლიმატურ ფაქტორებს, ნიადაგის თვისებებს, წყლის ქიმიურ თავისებურებებს და სხვა, მეორე კი – ორგანიზმების ურთიერთობის ფორმებს – კონკურენციას, მტაცებლობას, პარაზიტიზმს, 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.

ცხრილი 1

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

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

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 შემთხ-

ვევაში, 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 დამოუკიდებულ 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 თავისებურებებს 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 ხანგრძლივი 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 უკუქცევა. განათებულობის სეზონურ ცვლასთანაა დაკავშირებული ფოტოპერიოდული რეაქციები. პირველად პერიოდულ ფაქტორებთანაა დაკავშირებული კლიმატური ზონების არსებობა; ამავე ფაქტორების მოქმედებით განისაზღვრება სახეობათა გავრცელების საზღვრები. თუ ეს ფაქტორები იცვლება, იცვლება არეალის სიდიდე და ამის შედეგად – რიცხოვნობაც. ორგანიზმების რეაქცია პირველად პერიოდულ ფაქტორებზე ცხოველების ყველა ჯგუფში მსგავსია და არასპეციფიკური.

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

ექსპერიმენტულ-ეკოლოგიური კვლევების ჩატარებისას აუცილებელია ამ ფაქტორთა გათვალისწინება. თუ ცხოველზე ექსპერიმენტს ხელოვნურ (სტაბილურ) პირობებში ვატარებთ, შედეგი მნიშვნელოვნად იქნება განსხვავებული ბუნებრივ პირობებთან შედარებით. შელფორდისა და სხვა ეკოლოგების მიერ ნაჩვენებია ფუნდამენტური ეკოლოგიური კანონზომიერება, რომელიც იმაში გამოიხატება, 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 დღე-ღამური და სეზონური პერიოდულობით ხასიათდება. მეორად პერიოდულ ფაქტორებს მიეკუთვნება მცენარეული საკვები, რომლის პერიოდულობა დაკავშირებულია კლიმატურ ციკლთან. ამ ჯგუფის ფაქტორებს შეიძლება მივაკუთვნოთ აგრეთვე წყლის გარემოში ჟანგბადის შემცველობა, მარილიანობა, სიმღვრიე, ჰორიზონტალური და ვერტიკალური ცირკულაცია, წყლის დონის მერყეობა და სხვა.

დაბოლოს, შიგა სახეობრივი 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, ელჭექი, ხანძარი და სხვა. აქვე უნდა განვიხილოთ ადამიანის ზემოქმედების სხვადასხვა ფორმები, მტაცებლის მოქმედება, პარაზიტებისა და პათოგენური ცხოველების ზეგავლენა, ე.ი. ბიოტური ფაქტორები, ოღონდ ერთი სახეობის ინდივიდთა ურთიერთქმედების გამოკლებით. პარაზიტზე მასპინძლის მოქმედება უნდა ჩაითვალოს 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 გამოიმუშავებს (იმუნიტეტი, საკვების ცვლა პარაზიტებისაგან გასანთავისუფლებლად და ა.შ.). არაპერიოდული ფაქტორების მოქმედება გარკვეულ ტერიტორიაზე ძირითადად ინდივიდთა რიცხვის ცვლაში გამოიხატება. იგი, როგორც წესი, არ ცვლის არეალს, ინდივიდუალური განვითარების ციკლს, სახეობის ბიოლოგიის ძირითად მაჩვენებლებს.

თავი 2. აბიოტური ფაქტორები

აბიოტურ ფაქტორთა რიცხვს, გარდა ე.წ. კლიმატური ფაქტორებისა (დედამიწის მიერ მიღებული მზის სხივური ენერგია, ტემპერატურა, შეფარდებითი 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 ჭიანჭველასთვის 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 სპეცი-

ალური აპარატურით, რომლის მეშვეობით შეისწავლება ტემპერატურა, ტენიანობა და სხვა ფაქტორები.

ვიდრე ცალკეული ფაქტორის როლს შევეხებოდეთ, ზოგადად განვიხილოთ ამ ფაქტორთა ძირითადი მაჩვენებლები. დედამიწის მიერ მიღებული სხივური ენერგია მზიდან მოდის. მზისგან დედამიწაზე მოემართება სხივთა კონა, რომლის ტალღების სიგრძე მიკრომეტრის მეათედებიდან (მკმ = 10^{-6} 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).

ცხრილი 2

რადიაციის სიდიდე სხვადასხვა ზონაში დაჟოს (1975) მიხედვით

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

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 კვლევისათის ამ უკიდურესი ტემპერატურების აღრიცხვას დიდი მნიშვნელობა აქვს.

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

ს ს ი ვ ..გ ა თ უ მ ი ს შ ო თ ა რ უ ს თ ა ვ ე ლ ი ს
ს ა ხ ე ლ მ წ ი ფ ო უ ნ ი ვ ე რ ს ი ტ ე ტ ი ..
ბ ი ბ ლ ი ო თ ე კ ა
№_____

დღე-ღამის ხანგრძლივობა დედამიწის სხვადასხვა ნაწილში სხვადასხვაგვარია, შესაბამისად სხვადასხვაგვარია განათებული პერიოდის ხანგრძლივობაც. მაგალითად, პოლარული წრეების იქით 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 მიახლოებასთან ერთად კი უწყვეტი 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. შედარდებითი 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 ტემპერატურებისთვისაც.

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 რაიონი, სადაც 10 წლის განმავლობაში სულ 1,8 მმ ნალექი მოდის. ტროპიკებს გარდა, დიდი რაოდენობის ნალექები აღინიშნება მთის მასივებში – ალპებში, პირენეებში, 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:

$$i = P / (T + 10), \text{ სადაც}$$

P - ნალექების წლიური რაოდენობაა,

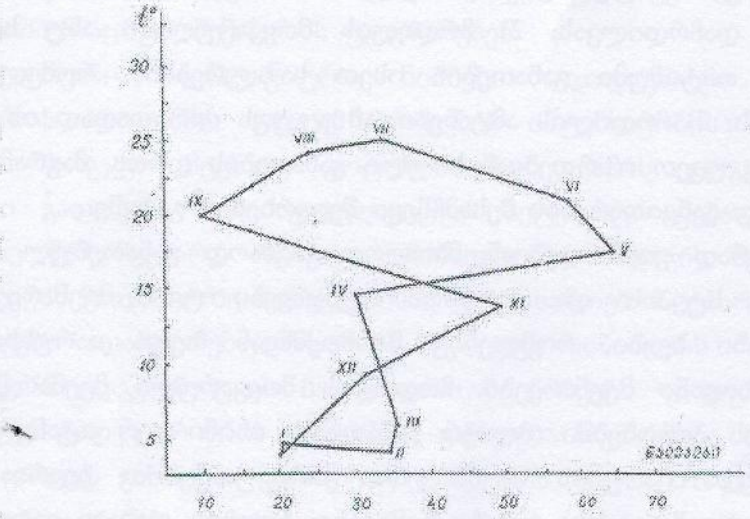
T - წლიური საშუალო ტემპერატურა.

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. მზის სხივური ენერგია

მზის 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. მზის ენერგია უშუალო მოქმედებას ახდენს ორგანიზმებში მიმდინარე პროცესებზე.



სურ. 3. გარდაბნის კლიმაგრამა 1984-1988 წლებისათვის (გასაშუალოებული)

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.

მზის 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, როგორიცაა 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 მცირე **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, ჰაერის დაბინძურებასთან დაკავშირებით, განათებულობა 5-15%-ით დაბალია, ვიდრე ქალაქგარეთ.

სინათლის რეჟიმი მრავალფეროვანია; კარგად განათებული ტერიტორიების გარდა არის ადგილებიც, სადაც სინათლე მინიმალურია. ამასთან დაკავშირებით მცენარეებს გამოუმუშავდათ შეგუებანი, რომლებიც აძლევს მათ საშუალებას იცხოვრონ სხვადასხვა განათების პირობებში. სინათლისადმი დამოკიდებულების მიხედვით მცენარეები სამ ძირითად ჯგუფად იყოფა: 1) სინათლის მოყვარულნი ანუ **ჰელიოფიტები**, რომლებსაც განვითარების ოპტიმუმი აქვთ სრული განათების დროს. ისინი სრულიად ვერ იტანენ, ან ძალიან ცუდად იტანენ დაჩრდილვას; 2) ჩრდილის მოყვარულები ანუ **სციოფიტები**, რომელთა განვითარების ოპტიმუმი განათების ისეთ საზღვრებშია, რომელიც სრული განათების 1/10-1/3-ს უდრის; 3) ჩრდილის ამტანები. 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 მაჟალო, მაისურა, მახრჩობელა, ხარისთვალა და სხვა.

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

ჩრდილის ამტანი მცენარეები, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, სინათლის მოყვარულთა ჯგუფს მიეკუთვნებიან. ამ ჯგუფის მცენარეებია: მდელოს თივაქასრა, წითელი წივანა, სათითურა, მარწყვი, შოთხვი, ნაძვი და სხვა.

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

სინათლის და ჩრდილის მოყვარულ მცენარეთა 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 ფოთოლი შებუსვილია, ან მკვრივი კუტიკულითაა დაფარული, რაც ამცირებს სხივების ზემოქმედებას. ასიმილაციური ქსოვილების აგებულებაც განსხვავებულია. მაგალითად, ჰელიოფიტების ზოგიერთ წარმომადგენლებში მესრისებრი ქსოვილი განვითარებულია როგორც ფოთლის ზედა მხარეზე, ისე ქვედაზე. მეზოფილის უჯრედები კი წვრილია და კომპაქტურადაა განლაგებული.

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

გარდა მორფო-ანატომიური ადაპტაციებისა, ცნობილია ფიზიოლოგიური ადაპტაციებიც. ასე, განათების ნაკლებობის დროს ზრდა-განვითარების პროცესების შენელება ჰელიოფიტებში უფრო მკვეთრადაა გამოხატული, ვიდრე ჩრდილის მოყვარულებში; ასევე მეტია ქლოროფილის რაოდენობა ჩრდილის მოყვარულ მცენარეთა ფოთლებში. ხშირად ამ მოვლენას კომპენსაციურ მექანიზმს უკავშირებენ.

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

მცენარეები ადაპტირებული არიან აგრეთვე სინათლის რეჟიმისადმი. ამის ნათელ მაგალითს წარმოადგენენ ტყის ბალახოვანი მცენარეები. გაზაფხულზე, როდესაც ხეებზე კვირტებს 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. **ეფემეროიდებისათვის**, რომლებიც მრავალწლიან ბალახოვან მცენარეებს წარმოადგენენ. სულ რამდენიმე კვირიანი ვეგეტაციის შემდეგ ისინი ხანგრძლივი სვენების მდგომარეობაში გადადიან. როგორც კი ტყეში თოვლი დადნება, ისინი იწყებენ აქტიურ ცხოველმყოფელობას 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, ხარისჩლიქა, ტყის ჩიტისთვალა და სხვ.) ტყეში ყველაზე დაჩრდილულ ადგილებს იკავებენ.

მცენარეებს ახასიათებთ **ფოტოპერიოდული რეაქციები (ფპრ)**, რისი არსიც იმაში მდგომარეობს, რომ მცენარეები დღის ხანგრძლივობის ცვლილებებს ზრდა-განვითარებისა და ცხოველმყოფელობის ინტენსივობის ცვლით პასუხობენ. მოვლენები, რომლებიც დღის ხანგრძლივობის ცვლილებათა საპასუხო რეაქციებს წარმოადგენენ, **ფოტოპერიოდიზმის**

სახელითაა ცნობილი. ფოტოპერიოდიზმის მოვლენა აღმოჩენილი იყო 1920 წელს გარნერისა და ალარედოს მიერ. ისინი მუშაობდნენ თამბაქოს სელექციის დარგში და წააწყდნენ უცნაურ ფაქტს: თამბაქოს ერთ-ერთი ჯიში სათბურში გაზაფხულზე და შემოდგომაზე ყვავილობდა, ხოლო ღია გრუნტის პირობებში მხოლოდ შემოდგომაზე.

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

ფოტოპერიოდიზმი გეოგრაფიული მოვლენაა, რადგან განათებული პერიოდის ხანგრძლივობა განპირობებულია 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 დღეღამურ რიტმთანაა დაკავშირებული.

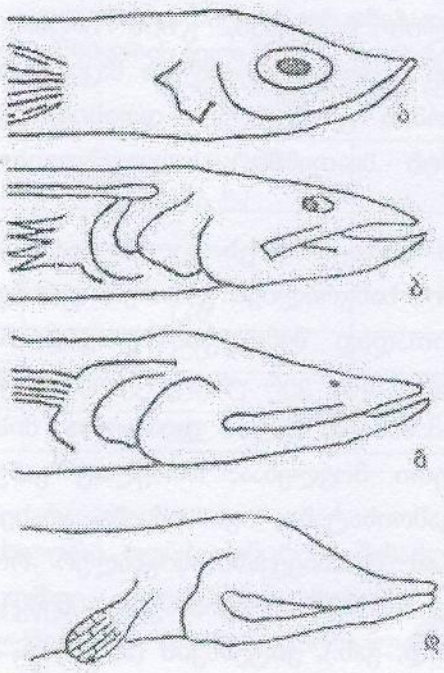
მცენარეებს, რომელთა განვითარებისათვის გრძელი დღეა საჭირო, **გრძელდღიანებს** უწოდებენ. მათ მიეკუთვნებიან ჭვავი, ხორბალი, მრავალი სამყურა, ვარდკაჭაჭა, ზამბახი, კესანე და მრავალი სხვა. მცენარეებს, რომელთა განვითარება მოკლე დღის პირობებში მიმდინარეობს, **მოკლედღიანს** უწოდებენ (მატიტელა, ასტინა, ფეტვი, მზესუმზირა,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

მზის ენერგიას დიდი მნიშვნელობა აქვს ცხოველებისათვისაც. ერთი მხრივ იგი განაპირობებს ენერგეტიკულ პროცესებს ორგანიზმში, მეორე მხრივ კი დიდი როლი აქვს ცხოველების ცხოველქმედების, ორიენტაციის, ქცევისა 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 შეფერილობის შესუსტება ან სრული დაკარგვა. მათ მხედველობა ან სულ არა აქვთ, ან მხედველობის ორგანოები ძლიერ რედუქციას განიცდიან (მაგ. თხუნელა). ღრმა წყლების თევზებში შეიმჩნევა კორელაცია მხედველობის ორგანოების რედუქციის ხარისხსა და 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 **ევრიფოტურებს** უწოდებენ. მაგრამ არიან ისეთებიც, რომლებიც განათების ძლიერ ვიწრო დიაპაზონს არიან შეგუებული; მათ **სტენოფოტურები** ეწოდებათ. ე.წ. „ბინდის“ ცხოველები (თაგვები, მემინდვრიები) პირდაპირ განათებას მხოლოდ 5-30 წუთს უძლებენ, მაგრამ თვით სინათლის მოყვარულებიც კი ნაკლებად უძლებენ მზის პირდაპირი სხივების ხანგრძლივ მოქმედებას, რადგან მათი სხეულის ტემპერატურა სწრაფად მატულობს 50-55°-მდე და ცხოველები შეიძლება დაიღუპონ (მაგ. ზოგიერთი ხვლიკი).



სურ. 4. თევზების მხედველობის ორგანოების რედუქცია ადგილსამყოფელის სიღრმესთან კორელაციაში; გ, დ – დიდ სიღრმეებზე მცხოვრები თევზები

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

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 ხედმეტ დასხივებას გაურბიან. ისინი იმალებიან სოროებში, თავს აფარებენ დაჩრდილულ ადგილებში და ა.შ. განათებულობის დღეღამური 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, კოღოები (Culicidae) და მოსკიტები გვარ Phlebotomus-იდან აქტიური არიან საღამოსა და ღამის საათებში, მინიმალური განათების დროს. მაისის ღრაჭა ფრენას იწყებს საღამოს 9-10 საათზე, ხოლო მარტის ღრაჭა – ნახევარი საათის განმავლობაში მზის ჩასვლის შემდეგ; კავკასიური მარმარილოს ღრაჭა ფრენას იწყებს მზის ჩასვლიდან 5-6 წუთის შემდეგ.

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

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 პოულობდეს. მაგალითად, მცირე ზომის ფრინველები დღისით საკვებს ტყის სიღრმეში ეძებენ, ხოლო დილისა და საღამოს საათებში – ღია ადგილებში. ასევე იქცევიან კოდალები, წივწივები და სხვა.

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

ზოგიერთი ცხოველისათვის დამახასიათებელია **დიაპაუზა**. მისი მთავარი ფაქტორია ფოტოპერიოდულობა. დიაპაუზა ისეთი მოვლენაა, რომელიც განვითარების ხანგრძლივ შეჩერებაში ან სრულ შეწყვეტაში გამოიხატება. იგი იწყება არახელსაყრელი პირობების დადგომამდე. ფოტოპერიოდულობა ამ შემთხვევაში სიგნალერ როლს ასრულებს. მაგალითად, დადგინდა, რომ პეპლის Acronicta rumicis დიაპაუზის შეწყვეტისათვის აფხაზეთის (43° ჩრდ. განა.), ბელგოროდის (50° ჩრდ. განა.), ვიტებსკის (55° ჩრდ. განა.) და პეტერბურგის (60° ჩრდ. განა.) პირობებში საჭიროა დღის სხვადასხვა ხანგრძლივობა – შესაბამისად 14 ს. 30წ., 16 ს. 30 წ., 18ს. და 19 ს. ჩრდილო განედის თითოეულ 5°-ზე დიაპაუზიდან გამოსვლისათვის საჭირო დღის ხანგრძლივობა საშუალოდ 1 ს. 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 დიაპაზონის სხივებს მნიშვნელობა აქვთ მათი ორიენტაციისათვის.

2.2. ტემპერატურა

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

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

ცხრილი 3

კოლორადოს ხოჭოს მიერ ჟანგბადის მოხმარების ინტენსივობის ცვლა 7-30° C-ზე; მარცუხის მიხედვით შმიდტ-ნიელსენიდან (1982)

ტემპერატურა °C	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

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°C-დან 50°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°C-საც კი აღწევს. ცნობილია ისეთი ორგანიზმები, რომლებიც ცხოვრობენ თბილ წყლებში, რომელთა ტემპერატურა 50°C-ს აღწევს. თუ გარემოს ტემპერატურა გასცდა აქტიური ცხოველქმედების ტემპერატურულ ფარგლებს, ორგანიზმები ამ მოვლენას სხვადასხვაგვარად პასუხობენ: ნაწილი იღუპება, ნაწილმა კი შეიძლება გაუძლოს ტემპერატურის მერყეობას. ამ უკანასკნელთ ტემპერატურის ცვლილებებისადმი ტოლერანტულ ფორმებს უწოდებენ.

ექსპერიმენტებით დადგინდა, რომ გამშრალ მდგომარეობაში მცენარის თესლი, მტვერი და სპორები, აგრეთვე ისეთი ცხოველებიც, როგორიცაა ციბრუტელები, ნემატოდები, უმარტივესების ცისტები, უძლებენ ისეთ დაბალ ტემპერატურას, რომელიც ახლოა აბსოლუტურ ნულთან (–271,16°C-მდე) და არ კარგავენ აქტიური ცხოველქმედების უნარს.

მაღალი ტემპერატურისადმი გამძლეობა გაცილებით უფრო ნაკლებადაა გამოხატული. მიუხედავად ამისა, ცნობილია ბაქტერიები, რომელთა სპორები რამდენიმე წუთის განმავლობაში უძლებენ +150°C.

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

ვინადიდან 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 მაჩვენებლები, 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°C-ზე დაბლა (მთიანი ოლქების გარდა). ყველაზე ცივი თვის საშუალო ტემპერატურა უდრის 15-20°C. ტემპერატურის წლიური ცვლა გათანაბრებულია და ამპლიტუდა არ აღემატება +5°C-ს. სარტყელში მცენარეთა ვეგეტაცია მთელი წლის მანძილზე მიმდინარეობს და ცხოველები მუდმივად აქტიურნი არიან (გვალვიანი ოლქების გარდა).

2. **სუბტროპიკული სარტყელი**. ყველაზე ცივი თვის საშუალო ტემპერატურა +4°C-ზე მაღალია, ხოლო ყველაზე თბილისა +20°C-ზე მეტი. მინიმალური ტემპერატურა ეცემა 0°C-ზე დაბლა, მაგრამ არა ყოველწლიურად. შეიძლება იყოს ხანმოკლე ყინვები, მაგრამ ისინი იშვიათად აღწევენ −15°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.

ა) **ტემპერატურის გავლენა მცენარეთა და ცხოველთა ცხოველქმედებასა და განვითარებაზე**. მცენარეთა და ცხოველთა განვითარებისათვის საჭიროა სითბოს გარკვეული რაოდენობა, რასაც **ეფექტურ ტემპერატურათა ჯამს** უწოდებენ. ეს სამართლიანია ე.წ. **პოიკილოთერმული** ორგანიზმებისათვის, ე.ი. იმ ორგანიზმებისათვის, რომელთაც არა აქვთ სხეულის 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. **ჰომოიოთერმულ** 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. სიცივის გამძლე მცენარეები-

სათვის ბიოლოგიური ნული დაახლოებით +5°C უდრის, ზომიერი სარტყლის მცენარეებისათვის +10°C, ხოლო სითბოს მოყვარულთათვის +15°C და მეტსაც. ევროპაში გავრცელებული ბაყაყისათვის (Rana fusca) ბიოლოგიური ნული ახლოა 0°C-თან, ხოლო გომბეშოსათვის (Bufo lentiginosa) უდრის +6°C-ს.

განვითარებისა და სიცოცხლის ქვედა ზღვრულ ტემპერატურებს შორის შეიძლება დიდი ინტერვალი იყოს. მაგალითად, ქათმის განაყოფიერებული კვერცხი, რომელიც გასტრულის სტადიაში გადადის, ტემპერატურის +4°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 სვენებაზე კარგადაა ილუსტრირებული ჭიამაიას (Coccinella semptempunctata) მაგალითზე. რომელიც შესწავლილი იყო გერმანელი მეცნიერის ბოდენჰეიმერის მიერ სხვადასხვა გეოგრაფიულ წერტილში (იხ. ცხრილი 4).

თუ ვიცით ადგილის ტემპერატურის ცვლა, შეგვიძლია გამოვთვალოთ განვითარების ფაზა ან გენერაციის 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 ენერგიის შთანთქმასა და გაცემაზე, რაც პირდაპირ კავშირშია როგორც გარემოს თვისებებთან, ისე თვით მცენარეთა თავისებურებებთან. მათთვის ტემპერატურის რეგულირებაში უპირველესი მნიშვნელობა **ტრანსპირაციას** აქვს.

მცენარეთა ტემპერატურა, როგორც წესი, მეტ-ნაკლებად განსხვავდება გარემოს ტემპერატურისაგან. იგი შეიძლება უფრო მაღალიც იყოს გარემოს ტემპერატურაზე. ასეთი შემთხვევა ხშირია ისეთ რეგიონებში, სადაც გარემოს ტემპერატურა საკმაოდ მაღალია და მცენარეებს აქვთ მასიური ორგანოები, ხორკლიანი ღეროები და ფოთლები (მაგ. კაქტუსი, რძიანა და სხვ.). მზეზე 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 მიმართული 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 არჩევენ 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 ტემპე-

რატურები; 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.

ცხრილი 4

ჭიამაიას განვითარება სხვადასხვა გეოგრაფიულ წერტილში; დაჟოს (1975) მიხედვით

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

— განვითარება
. . ზაფხულის დიაპაუზა
– – ზამთრის დიაპაუზა

ეფექტურ ტემპერატურათა ჯამს (X) შემდეგი ფორმულით ადგენენ:

$$X=(T-c)t,$$ სადაც

T – გარემოს ტემპერატურაა,

c – განვითარების ზღვრული ტემპერატურა ანუ ბიოლოგიური ნული,

t – იმ საათების ან დღეების რაოდენობა, როდესაც გარემოს ტემპერატურა ზღვრულზე მაღალია.

კოაგულაცია და ციტოპლაზმის დაშლა. მაშინ, როდესაც ასეთ კატასტროფულ მოვლენებს არა აქვთ ადგილი, სიცივე არ ღუპავს მცენარეს, მაგრამ აფერხებს მასში მიმდინარე ფიზიოლოგიურ პროცესებს (ზრდა-განვითარებას, ფოტოსინთეზს, წყლის ცვლას და ა.შ.), ამცირებს სუნთქვის ენერგეტიკულ ეფექტურობას; უარყოფითად მოქმედებს მცენარეებზე აგრეთვე ნიადაგის გადაცივებაც, რის გამოც ფესვები კარგავენ წყლის 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, როგორიცაა მცირე ზომები, ზრდის განსაკუთრებული ფორმები. მრავალი პოლარული და მაღალმთიანი ბიომის მცენარე სულ რამდენიმე სანტიმეტრის სიმაღლისაა, აქვს ძლიერ დაახლოებული მუხლთშორისები და ძალიან მცირე ზომის ფოთლები (**ნანიზმის მოვლენა**). მაგალითად, ცნობილია ჯუჯა არყის ხე (Betula nana). ხშირია **პლაგიოტროპული** (ჰორიზონტალური) ზრდა, როდესაც მცენარეები ნიადაგზეა გართხმული (Pinus pumila, Juniperus depressa და სხვა). ხშირია აგრეთვე ე.წ. ბალიშა-მცენარეების ფორმების წარმოქმნაც.

გაცილებით უფრო სრულყოფილია სიცივისაგან მცენარეთა დაცვის ფიზიოლოგიური მექანიზმები. სიცივეგამძლე მცენარეებისათვის დამახასიათებელია უჯრედის წვენის კონცენტრაციის ზრდა (ძირითადად ხსნადი ნახშირწყლების ხარჯზე) გარემოს ტემპერატურის თანდათანობითი დაცემის დროს. სახამებლის ხსნად შაქრად გადაქცევის გზით ამ მცენარეებს შეუძლიათ გაუძლონ გაცივებას იმ ტემპერატურამდე, 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 გალღობის შემდეგ გაზაფხულზე კვლავ აგრძელებენ ყვავილობას. ცდით დადასტურდა, რომ ლიქენი კლადონია ორ წელზე მეტი ხნით გაყინვის შემდეგ (–15°C-ზე) მაინც სიცოცხლისუნარიანი აღმოჩნდა.

არახელსაყრელი დაბალი ტემპერატურების პირობებში ფოტოსინთეზის ტემპერატურული ზღვარი დაბალი აქვთ ისეთ მცენარეებს, როგორიცაა წიწვიანები, ალპური და ანტარქტული ლიქენები. არახელსაყრელ ტემპერატურულ პირობებში არსებობისას დიდი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე სუნთქვის დონის შენარჩუნებას. პამირის მცენარეებს საკმაოდ მაღალი დონის სუნთქვა აქვთ –6°C-დან –10°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°C-ზე, მაგრამ უძლებენ ძლიერ დაბალ ტემპერატურებსაც (–60°C-მდე).

ძალიან სუსტი სიცივეგამძლეობა აქვთ ტროპიკულ და სუბტროპიკულ მცენარეებს, ხოლო თერმოფილური ობის სოკოები (Mucor, Anaxia) ცუდად უძლებენ +15°C, +17°C-საც კი.

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.

გ) **ცხოველთა ტემპერატურული ადაპტაციები.** როგორც ითქვა, ცხოველთა აქტიური ცხოვრება შესაძლებელია ტემპერატურის მხოლოდ ვიწრო დიაპაზონში – 0°C-დან დაახლოებით +50°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°C. მეორე უკიდურესობას წარმოადგენს ცხოველები, რომლებიც ცხელ წყლებში, დაახლოებით 50°C პირობებში ბინადრობენ. მაგრამ გადარჩენა და სიცოცხლის უნარის შენარჩუნება ხდება აღნიშნული დიაპაზონის გარეთაც. ექსპერიმენტის პირობებში ცხოველებს შეუძლიათ გაუძლონ თხიერი ჰაერის ტემპერატურას (დაახლოებით –190°C) და თხიერი ჰელიუმის ტემპერატურასაც კი (–269°C), მაღალი ტემპერატურისადმი გამძლეობა კი ნაკლებადაა გამომუშავებული.

პ ო ი კ ი ლ ო თ ე რ მ უ ლ ი ც ხ ო ვ ე ლ ე ბ ი.

პოიკილოთერმულ ცხოველთა უმრავლესობის სხეულის ტემპერატურა გარემოს ტემპერატურას უახლოვდება. ყოველდღიურ ცხოვრებაში ასეთ ცხოველებს **ცივსისხლიანებს** 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-ის მატლები გაუწყლოებულ, მშრალ მდგომარეობაში 1 წუთის განმავლობაში უძლებენ +102°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 განსაზღვრულ გარემოში მათი ევოლუციის დაღს ატარებენ. ზღვის უხერხემლოების უმრავლესობა სხეულის გათბობას უძლებს მხოლოდ 30-32°C-მდე, იშვიათად 38°C-მდე (აქტინიები). მტკნარი წყლის ცხოველების გამძლეობა უფრო მაღალია, იგი 41-44°C აღწევს (ტბორულა, მწვანე ბაყაყი).

Ephidridae-ს ოჯახის ბუზების მატლები ცოცხალი რჩებოდნენ მაშინაც, როდესაც წყლის ტემპერატურა აღწევდა 55-65°C. კალიფორნიის ცხელ წყლებში ცხოვრობს პატარა თევზი Cyprinidom macularis, რომელიც უძლებს 52°C და უფრო მაღალ ტემპერატურასაც კი. ასეთ ტემპერატურაზე მუდმივი ცხოვრება თითქმის შეუძლებელია. ხმელეთის უხერხემლოები უფრო გამძლენი არიან, ვიდრე ჰიდრობიონტები; ცნობილია ხოჭოები, პეპლის მუხლუხოები, რომლებიც საკმაოდ დიდხანს არსებობენ 40-45°C-ის პირობებში.

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

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

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

მწერების სხეულში ზამთრის პირას ხშირად მნიშვნელოვნად იზრდება გლიცერინის კონცენტრაცია. მაგალითად, პარაზიტულ კრაზანას (Bracon cepi) სხეულში ზამთრისათვის გლიცერინის კონცენტრაცია აღწევს 5 მოლს 1 კგ წყალზე (დაახლოებით 30%). ამიტომ მისი ჰემოლიმფის გაყინვის ტემპერატურა ეცემა –17°C-მდე. გაცივების წერტილი კიდევ უფრო ეცემა და შეიძლება გადაცივებულ იქნეს ყინულის წარმოქმნის გარეშე –47,2°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 გვ/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).

პოიკილოთერმულ ცხოველებს მაწილობრივ მაინც შეუძლიათ სხეულის ტემპერატურის რეგულირება ქცევის ცვლის მეშვეობით. უდაბნოს ქვეწარმავლებს ახასიათებთ აქტივობის მკაცრი დღეღამური 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°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).

ცხრილი 5

ხვლიკის რეაქცია ტემპერატურის ცვლილებაზე ბეტსონის (1972) მიხედვით

t°	
50	თუ მზეზე მოხვდა, იღუპება
40	იმალება ჩრდილში
30	თბება მზეზე, გამოდის თავშესაფრიდან
20	
10	შეშდება
0	

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

ჰ ო მ ო ი ო თ ე რ მ უ ლ ი (ჰ ო მ ო თ ე რ მ უ ლ ი) ც ხ ო ვ ე ლ ე ბ ი. 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°C, ხოლო ძუძუმწოვრებში 1-2°C. ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების სხვადასხვა სახეობის სხეულის საშუალო ტემპერატურა განსხვავებულია (იხ. ცხრილი 6). ყველაზე მაღალი საშუალო და ლეტალური ტემპერატურა ახასიათებთ ბეღურასნაირთა წარმომადგენლებს.

არქტიკის პირობებში, უძლიერესი ყინვის დროსაც კი (–80°C-მდე), ძუძუმწოვრების ტემპერატურა მათთვის დამახასიათებელ საშუალო ფარგლებში რჩება. ამრიგად, ჰომოთერ-

მიის დროს ორგანიზმი გარემოს ტემპერატურის მერყეობაზე ნაკლებადაა დამოკიდებული. ეს განპირობებულია მოძრაობის ორგანოების, სისხლის მიმოქცევის სისტემის, საფარველის და ცხიმოვანი ქსოვილის კარგი განვითარებით. ჰომოიოთერმულ ცხოველებს ახასიათებთ მეტაბოლიზმის მაღალი ინტენსივობა. აღმოჩნდა, რომ ჟანგბადის გამოყენება დამოკიდებულია ცხოველის სხეულის სიდიდეზე. დაახლოებით ასი წლის წინ გერმანელი ფიზიოლოგი მაქს რუბნერი სწავლობდა სხვადასხვა სიდიდის ძაღლების მეტაბოლიზმის ინტენსივობას. მან დაადგინა, რომ სხეულის წონის ერთეულზე 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

ცხრილი 6

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

ცხოველის დასახელება	სხეულის ნორმალური ტემპერატურა	სხეულის ლეტალური ტემპერატურა
ერთგასავლიანები (ექიდნა)	30-31	37
ჩანთოსნები	35-36	40-41
მწერიჭამიები (ზღარბი)	34-36	41
ადამიანი	37	43
უმაღლესი ძუძუმწოვრები	36-38	42-44
ფრინველები (კივი)	38	-
ფრინველები (ბეღურასნაირთა გარდა)	39-40	46
ფრინველები (ბეღურასნაირნი)	40-41	47

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°C-ის ფარგლებს გარეთ. ყველაზე მცირე ზომის სახეობა Spheniscus mediculus (სიგრძე 50 სმ) კი ცხოვრობს გალაპაგოსის კუნძულებზე, ეკვატორთან ახლოს.

ცნობილია, აგრეთვე, **ალენის** წესი. იგი ბერგმანის წესიდან გამომდინარეობს. ცივ კლიმატში მცხოვრებ ძუძუმწოვრებს ყურებისა და კუდის ზედაპირი შემცირებული აქვთ, კისერი და თათები დამოკლებული. ამის კარგ მაგალითს წარმოადგენენ მელიები: ფენეკს (Megalotis zerba), რომელიც ცხელ უდაბნოებში ცხოვრობს, ძალიან გრძელი ყურები აქვს; ჩვეულებრივი მელას (Vulpes vulpes) ყურები შედარებით უფრო მოკლეა, ხოლო ყარსაღის (Alopex lagopus) ყურები კიდევ უფრო პატარაა. მას დრუნჩიც 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 აქვს **ფიზიოლოგიურ ადაპტაციებს**, რომლებიც ნივთიერებათა ცვლის თავისებურებებში გამოიხატება. ეს ადაპტაციები ჰომოიოთერმულ ცხოველებს კარგად აქვთ განვითარებული. არქტიკულ ძუძუმწოვრებში ძლიერდება ნივთიერებათა ცვლა, როდესაც ტემპერატურა –30°C-მდე ეცემა; ტემპერატურის აწევის შემთხვევაში კი, პირიქით, ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობა მნიშვნელოვნად კლებულობს და იზრდება აორთქლება. 10°C-დან 25°C-მდე ტემპერატურის ცვლილების დროს ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობის შემცირება სუბტროპიკებში გავრცელებული ტურასათვის უდრის დაახლოებით 4%, 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, ჰომოიოთერმული და აგრეთვე გარდამავალი ტიპის (**ჰეტეროთერმული**) ცხოველებისათვის.

მაღალი ანდების კოლიბრი ბუდეებს კლდეზე იშენებს და კლდის მიერ დღისით დაგროვილ სითბოს იყენებს. საზოგადოებრივ მწერებს გამოუმუშავდათ ტემპერატურის კოლექტიური რეგულაციის უნარი: როგორც უკვე ითქვა, ფუტკრებს აქტიური მოძრაობით შეუძლიათ ასწიონ სკის ტემპერატურა თავისი სხეულის სითბოს ხარჯზე. 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.

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

დაბალი ტემპერატურის დროს, შემოდგომაზე, თაგვები და მემინდვრეები მიგრირებენ დასახლებული პუნქტებისაკენ. ცნობილია აგრეთვე ცხოველების ერთ ადგილას თავმოყრა ექსტრემულ ტემპერატურულ პირობებში. ასეთი მოვლენა დამახასიათებელია ანტარქტიკაში გავრცელებული იმპერატორის პინგვინისათვის, რომელსაც აქვს უნარი ბარტყები ზამთრის პერიოდში გამოჩეკოს. მდედრები დებენ თითო კვერცს, მამრი თათებზე იდებს ამ კვერცხს და ათბობს მას. ასე 2 თვეზე მეტ ხანს დგას მამრი –30 –40°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 ტემპე-

რატურამდე 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 არის ძილგუდები, ზაზუნები, ღამურები, ზღარბები.

ძილქუშის მსვლელობაში და გამოღვიძებაში განსაკუთრებულ როლს ასრულებს ე.წ. მურა ცხიმი, რომელიც გულის არეში, დიაფრაგმაში და ხერხემლის გასწვრივ გროვდება. იგი წარმოადგენს მაღალი ინტენსივობის ჟანგვის 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) სოროში რჩება და ა.შ. ხელფრთიანები შეიძლება დღეში რამდენიმეჯერ გადავიდნენ ესტივაციის მდგომარეობაში. ზაფხულის ესტივაცია განსაკუთრებით ფართოდაა გავრცელებული უხერხემლოებში.

2.3. წყალი როგორც ეკოლოგიური 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 ძირხვენებში, 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 არჩევენ შემდეგ ჯგუფებს: 1) **ჰიდატოფიტები** – წყალმცენარეები და წყლის მცენარეები, მთლიანად 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 განათებული ადგილსამყოფელოების 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 ტყეების 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 დაჭკნენ; ფესვების შემწოვი ძალა რამდენიმე ათეულ ატმოსფეროს უდრის. უწყლობის პირობებში მკვეთრად ეცემა ტრანსპირაცია.

მცენარეთა ანალოგიურად, წყლისადმი დამოკიდებულების მიხედვით ცხოველებიც შეიძლება გაიყოს რამდენიმე ეკოლოგიურ ჯგუფად. წყალში მცხოვრებ ცხოველებს **ჰიდროფილებს** ან **ჰიდრობიონტებს** უწოდებენ. **ჰიგროფილებს** მიეკუთვნებიან მხოლოდ ძლიერტენიანი ადგილსამყოფელის ბინადარნი (მოზრდილი ამფიბიები, ხმელეთის მუცელფეხიანი მოლუსკები, ჭიაყელები, ნიადაგის ფაუნის სხვა წარმომადგენლები, აგრეთვე **ტროგლობიონტები** 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 სიმკვრივით ხასიათდება. განსხვავებულია წყალში მზის სხივების შეღწევა და განათება, მნიშვნელობა აქვს მარილიანობას, სითბოტევადობასა და დინებებს, გახსნილ გაზთა რაოდენობას და ა.შ. ყოველივე ეს განაპირობებს წყალში მობინადრე მცენარეებისა და ცხოველების შეგუებებს, მათ ბიოლოგიურ თვისებებს.

ჰიდატოფიტების ცხოვრების ნირი დამოკიდებულია იმაზე, მთლიანად არიან ისინი წყალში ჩაძირული, თუ აქვთ წყლის ზედაპირზე მოტივტივე ნაწილები. ჩაძირულ მცენარეთა შორის ნაწილი გრუნტზე ფესვებითაა დამაგრებული, ნაწილი კი წყლის სისქეში ტივტივებს, პირველ ჯგუფს მიეკუთვნება ხერხფოთოლა და სპირალური ვალისნერია, მეორე ჯგუფს – ჩაძირული რქაფოთოლა, ჩვეულებრივი ბუშტოსანა და მრავალი პლანქტონური წყალმცენარე. ნამდვილ წყლის მცენარეებს უახლოვდება სანაპიროს მცენარეები, რომელთაც წყალხმელეთას უწოდებენ. ისინი **ჰელოფიტების** სახელით არიან ცნობილი (ისარა, წყლის მრავალძარღვა, ზღვის ლიტორალის ბინადარნი – ბიცობის ასტრა, წყალმცენარეები გვარებიდან Fucus, Ascopyllum 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 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_2-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 (‰) გამოიხატება, რითაც აღინიშნება მარილების შემცველობა გრამებით 1 ლიტრ წყალში. მსოფლიო ოკეანეში მარილიანობა დაახლოებით 35%-ს უდრის, შავ ზღვაში – 19%-ს, ხოლო მეწამულ ზღვაში 41%-ს აღწევს.

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.

ცხრილი 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

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

პირველი ჯგუფის წარმომადგენლებში ზღვის წყლის **იზოტონურნი** მხოლოდ ღრუნაწლავიანები და კანეკლიანები არიან, დანარჩენები კი – ოდნავ **ჰიპერტონული** ან **ჰიპოტონურნი**. პოიკილოოსმოსური 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.

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

მტკნარი წყლის ბინადართა სხეულში ნორმალური ოსმოსური წნევის შენარჩუნება ზედმეტი წყლის გამოდევნით ხდება. მაგალითად, ამებაში ასეთი ფუნქცია აკისრია მფეთქავ 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 ლაყუჩების ფირფიტებზე კრისტალების სახით გამოყოფენ. ამგვარად, მათი გამომყოფი სისტემა მიმართულია სხეულში წყლის შენარჩუნებისაკენ.

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

მრავალი ცხოველი მკვეთრად რეაგირებს იონური შემადგენლობის ცვლაზე. მაგალითად, ინფუზორია Stentor coerulus ცხოვრობს pH-ის ცვლის მცირე დიაპ ზონში (7.7-8.0). მაგრამ არიან ისეთი სახეობები, რომლებიც მოითხოვენ მჟავე 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, **არიდულს** უწოდებენ. აქ მცენარეები სავეგეტაციო პერიოდის უმეტეს დროს ტენის ნაკლებობას განიცდიან. რეგიონებს, სადაც ნალექები ჭარბობს აორთქლებას, **ჰუმიდურს** უწოდებენ. ამ ორი ტიპის ადგილსამყოფელთა შორის გარდამავალია **სემიარიდული** ადგილსამყოფელი; ისეთ ადგილებს კი, სადაც ძლიერი გვალვიანობაა, **ექსტრაარიდულს** 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 **ბმული** წყალი. **გრავიტაციული** – მოძრავი წყალია, რომელიც ნიადაგის ნაწილაკებს შორის ავსებს ფართო სივრცეებს და ჟონავს სიმძიმის ძალის მოქმედებით, სანამ არ მიაღწევს გრუნტის წყლებს. **კაპილარული** წყალი ავსებს უმცირეს სივრცეებს ნიადაგის ნაწილაკებს შორის და კაპილარული შეჭიდულობის ძალებითაა ნიადაგში დამაგრებული; აორთქლების გავლენით კაპილარული წყალი შეიძლება ზემოთკენ მოძრაობდეს და ქმნიდეს აღმავალ ჭავლს; შესაძლებელია, აგრეთვე, კაპილარული წყლის ჰორიზონტალური გადაადგილებაც მენისკური ძალების ზეგავლენით. **ბმული** წყალი დაკავშირებულია ნიადაგის ნაწილაკების ზედაპირთან ადსორბციული ძალებით. მისი რაოდენობა დიდია, რადგან ნიადაგის ნაწილაკებს ძალიან დიდი ზედაპირი აქვთ; ეს წყალი მცენარეთათვის მიუწვდომელია. გარდა

ამისა ნიადაგში არის აგრეთვე ორთქლის მდგომარეობაში მყოფი ტენი, რომელიც ავსებს წყლისაგან თავისუფალ ფორებს.

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 მოტანილი ცხრილიდან.

ცხრილი 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
სტეპებში (შუადღით)	25-30
უდაბნოში (შუადღით)	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/პა-ს (1 ატმ=10^5 პასკალს (პა)=10^2 კგ/პა).

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

უნარი არ გააჩნიათ, **პოიკილოჰიდრულს** 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, **ჰომეოჰიდრულს** 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 შებუსვა და სხვა. არსებობს ფორმები, რომელთაც ძლიერ აქვთ განვითარებული მექანიკური ქსოვილი – მათ სკლეროფიტებს უწოდებენ.

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 აპკით; 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 მაჩვენებლებით ისინი მტკნარი წყლის ტიპური წარმომადგენლების მსგავსნი არიან. მაგრამ არიან ისეთი ბაყაყებიც, რომლებსაც შეუძლიათ უდაბნოში ცხოვრება, სადაც ისინი ნიადაგის ღრმა

სოროებში იმალებიან. აქ ისინი არააქტიურ მდგომარეობაში არიან მანამ, სანამ არ დადგება წვიმების პერიოდი. წვიმაში ბაყაყები გარეთ გამოდიან, აღიდგენენ სხეულში წყლის ნორმალურ შემცველობას და დებენ ქვირითს. 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.

გაცილებით ნაკლებად არიან დამოკიდებული გარემოს ტენიანობაზე ობობასნაირები და მწერები. ქიტინი და მის ზედაპირზე არსებული ცვილის შრე ხელს უშლის აორთქლებას. ქვემოთ მოტანილ მე-9 ცხრილში ნაჩვენებია, თუ რამდენი მიკროგრამი წყალი ორთქლდება სხვადასხვა ფეხსახსრიანის ზედაპირის 1 სმ^2-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 ნაკლები 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. უმრავლესობისათვის თავისუფალი წყალი მხოლოდ პერიოდულადაა მისაწვდომი. არის ისეთი ადგილსამყოფელები, სადაც თავისუფალი წყლის დიდი დეფიციტია და ცხოველები იძულებული არიან სხვა გზებით მიიღონ იგი.

ცხრილი 9

წყლის აორთქლება სხეულის ზედაპირიდან სხვადასხვა ფეხსახსრიანში; შმიდტ-ნიელსენის (1982) მიხედვით

სქელფეხიანების მატლები (Bibio)	900 მკ. გრ
ტარაკანი (Peripianeta)	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 პოიკილოოსმოსურ ჰიდრობიონტებთან. ზედმეტ წყალს ისინი გამოყოფენ ჰიპოტონური შარდის სახით. აბსორბციის უნარი გააჩნიათ მწერებსა და ტკიპებს. მაგალითად, სწორფრთიანების 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, როგორიცაა გლუკოზის ხსნარი, რომლის წნევა უდრის 14.6 ატმ-ს. ასეთივე მექანიზმი ახასიათებს ზოგი სხვა მწერის კვერცხსაც.

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

ცხრილი 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
უდაბნოს ტარაკანი Arenivaga	83
სწორფრთიანი Chortophaga	82
ფქვილის ტკიპა Acarus	70
რწყილი Xenopsylla	50

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 რაიდენობით იღებენ სითხეს ნექტარითა და სისხლით მკვებავი მწერები. სისხლთან ერთად მრავალი მწერი ჭარბ მარილებსც (ქლორიდებს) 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%-ს აღწევს, ცხიმის რაოდენობა კი მკვეთრად ეცემა. უდაბნოს მუმუმწოვრებს (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 მე-11 ცხრილიდან ჩანს, რამდენი წყალი გამოიყოფა სხვადასხვა ორგანული ნივთიერებების ჟანგვისას.

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.

ცხრილი 11

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

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

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

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 მღრღნელი). 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, როგორიცაა ვიტამინი B_{12}, მონაწილეობს კობალტი, ჰორმონ თიროქსინის წარმოქმნაში – იოდი, ინსულინისა და კარბოანჰიდრაზისა – 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 D_{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 აჩქარებს 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 ცხოველებისათვის, რადგან ისინი გარკვეულ როლს ასრულებენ მათ ცხოველმოქმედებაში.

2.4. ჰაერი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი

როგორც მცენარისთვის, ისე ცხოველისთვის ჰაერს უდიდესი მნიშვნელობა აქვს. მცენარის მიერ ორგანული ნაერთების სინთეზი დაკავშირებულია ჰაერში არსებული 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 **ანაეროზები** 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 (SO_2), ამონიაკი (NH_3). ჟანგბადი და ნახშირბადის დიოქსიდი (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°C ტემპერატურაზე გახსნილია 10,244 სმ³ ჟანგბადი, მაშინ როდესაც 15°C-ზე 7,15 სმ³, ხოლო 30°C–ზე - 5,48 სმ³.

დღე-ღამის განმავლობაში CO_2 -ის შემცველობა მკვეთრად იცვლება, რაც დაკავშირებულია ფოტოსინთეზის დროს გაზის გამოყენებასთან. დღისით CO_2 -ის რაოდენობა მცირდება იქ, სადაც მრავლადაა მცენარეული ორგანიზმები. ატმოსფეროში CO_2 -ის მომატების დროს ფოტოსინთეზი ნორმასთან შედარებით ზოგჯერ 2-3-ჯერ იზრდება. მაგრამ თუ ნახშირბადის დიოქსიდის რაოდენობამ ჰაერში რამდენიმე პროცენტს მიაღწია, მაშინ მცენარე იჩაგრება, მისი ზრდა ფერხდება.

აეროზული 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.

ცხრილი 12

ჰაერის შემადგენლობაში შემავალი ძირითადი გაზები

გაზის დასახელება	მოცულობა, %	მასა, %
აზოტი	78, 06	75, 50
ჟანგბადი	21, 00	23, 20
არგონი	0, 90	1, 20
ნახშირბადის დიოქსიდი (CO_2)	0, 03	–

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

ჟანგბადი ცხოველთა ორგანიზმში ხვდება სხეულის ზედაპირით ან სპეციალური ორგანოების საშუალებით. ჰაერი ორგანიზმში შედის წყლის აპკის საშუალებით, ე.ი. დიფუზიის გზით. როგორც წესი, ჟანგბადის გადატანა ხდება სისხლის საშუალებით. სისხლში (ერითროციტებში, 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 **ერითროკრუორინი** 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 Tubuficidae-ს ოჯახის ოლიგოქეტები ტბების ღრმა შრეებში, სადაც ჟანგბადის დიდი დეფიციტია, ზოგჯერ **ანაერობიოზზე** გადადიან.

შთანთქმული ჟანგბადისა და გამოყოფილი CO_2-ის შეფარდება სუნთქვის კოეფიციენტის სახელითაა ცნობილი. ნახშირწყლების ჟანგვისას ეს შეფარდება ნორმაში უდრის 1-ს. თუ საკვებად გამოიყენება ცილები და ცხიმები, სუნთქვის კოეფიციენტი ქვეითდება 0,8–0,7-მდე, მაგრამ თუ იგი იზრდება 1-ზე მეტად, ეს იმას მოწმობს, რომ ნივთიერებათა ცვლაში ანაერობული პროცესებიც მონაწილეობენ.

ჰიდრობიონტებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს წყლის ვერტიკალურ ცირკულაციას, რომლის დროსაც ხდება წყლის გამდიდრება ჟანგბადით. 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.

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

ატმოსფეროს ჰაერით სუნთქვას აქვს მთელი რიგი უპირატესობა. ჰაერში ჟანგბადის 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. ტრაქეებს), მაგრამ ატმოსფერის 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 ძვლოვანი 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 ჰყოლიათ მოთავსებული. როგორ ძლებს ეს თევზი წყლის გარეშე, როგორ სუნთქავს? როცა გველთევზა წყლის გარეშეა, მის სალაყუჩე ღრუში ჰაერია, რომელსაც იგი ანახლებს წუთში ერთხელ. მაგრამ ასე სუნთქვა მას, ცხადია, დიდხანს არ შეუძლია. ასევე ჰაერით სუნთქავს ელექტრული გველთევზაც (Electrophorus electricus).

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

დიდ სიმაღლეებზე ცხოვრებისადმი 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 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 დააზიანოს მათი ვარჯი და ა.შ. არის ცნობები იმის შესახებ, რომ ქარიშხლის დროს 1-2 საათის განმავლობაში დაიღუპა მთელი ტყე.

მუდმივად ერთ მხარეს მიმართული ქარი იწვევს ხეების დეფორმაციას: მერქნის ექსცენტრულ ზრდას, ხის ტანის გადახრას, ვარჯის ცალმხრივ განვითარებას („დროშის“ ფორმის ვარჯი). ქარის მუდმივი 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 ნაყოფის მცირე ზომა, ან „აეროდინამიკური“ შეგუებანი, რომლებიც იალქნის როლს ასრულებენ. ეს არის ბუსუსები, საფრენი გამონაზარდები 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.

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 ქარიშხლის 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 პეპლის 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.

თავი 3. ბიოტური ფაქტორები

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

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

3.1. საკვები, როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი

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

კვების ხასიათის მიხედვით გამოყოფენ ორგანიზმების ორ ძირითად ჯგუფს: **ავტოტროფებსა** და **ჰეტეროტროფებს**. ავტოტროფები თვით ქმნიან აუცილებელ ორგანულ ნივთიერებებს გარემოდან შეთვისებული არაორგანული ნივთიერებების ხარჯზე. იმ შემთხვევაში, თუ სინთეზური რეაქციებისათვის ენერგიის წყაროს მზის სინათლე წარმოადგენს, მაშინ მცენარეები **ფოტოავტოტროფებად** (ფოტოსინთეტიკოსებად) იწოდებიან, ხოლო თუ ენერგიას სხვადასხვა არაორგანული ნივთიერებების დაჟანგვის გზით (მაგ. NH_4^+,

Fc^{2+}, 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 ენერგიის 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 ბენთოსით 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: **დეტრიტოფაგები**, ცხოველთა გვამით მკვებავები – **ნეკროფაგები**, ექსკრემენტებით მკვებავები – **კოპროფაგები**. მათი წარმომადგენლები გვხვდებიან როგორც უხერხემლოთა, ისე ხერხემლიანთა შორის.

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 ფილტრატორები არიან, მოძრავი ცხოველები საკვების აქტიური მოპოვების უნარით ხასიათდებიან. მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე იმასაც, ჯგუფურად ცხოვრობენ ცხოველები თუ ერთეულ-ოჯახური ცხოვრების ნირით ხასიათდებიან.

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

ძნელად მოსანელებელი საკვებისათვის მომნელებელი სისტემა უფრო გრძელია და მას დამატებითი განყოფილებები აქვს. მაგალითად, ძალიან რთულადაა აგებული მცოხნელთა მომნელებელი 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 სნემასაც. 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, ლამში 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, ნაწლავღრუიანები, 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, კოღო Anopheles-ის ლარვები ახდენენ წყლის ისეთი რაოდენობით ფილტრაციას, რომელიც ასიათასჯერ ჭარბობს მათი სხეულის მოცულობას. 30-40 მმ სიგრძის ორსაგდულიანი მოლუსკი მიდია ერთ საათში ახდენს 1000 სმ^3 წყლის ფილტრაციას.

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

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

ა) **ძოვება (შეგროვება)**. იგი დამახასიათებელია ფიტოფაგებისა და „მშვიდობიანი" ზოოფაგებისათვის, რომლებიც ცხოვრობენ უმოძრაო ან ნაკლებად მოძრავი, ადვილად-მისაწვდომი საკვების ხარჯზე (ხმელეთის სხვადასხვა მცენარეულობა, პლანქტონი და ბენთოსი, 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) **დადარაჯება** (ჩასაფრება). იგი დამახასიათებელია ისეთი მტაცებლებისათვის, რომლებიც მსხვერპლს მოულოდნელად საფარიდან ესხმიან თავს; მაგალითად, თევზებიდან – ქარიყლაპია, ლოქო; ფრინველებიდან – ქორი, ზოგი ბუ; ძუძუმწოვრებიდან – კატის-ნაირები. ეს უკანასკნელნი ნადირობის დროს ძირითადად მხედველობასა და სმენას იყენებენ, ხოლო ძაღლისნაირები – ყნოსვას და სმენას.

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

II. კვებითი სპეციალიზაცია. ცხოველთათვის დამახასიათებელია საკვების გარკვეული ასორტიმენტი და მრავალფეროვნება. არჩევენ 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 გამოვლინებაა.

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

მონოფაგია გავრცელებულია ძირითადად უხერხემლოებში, განსაკუთრებით მწერების კლასში და პარაზიტულ ორგანიზმებს შორის. მაგალითად, მიწის რწყილების სახეობათა დაახლოებით 30% ტიპური მონოფაგია; ხახვისა და ნივრის ღეროს ნემატოდა, როგორც წესი, სხვა მცენარეებზე არა გვხვდება (ელიავა, 1966). ხშირია მონოფაგები ენდოპარაზიტებში (დოგელი, 1954); ექტოპარაზიტებში მონოფაგები შედარებით იშვიათია. მათ მიეკუთვნებიან სახეობები ბუმბულჭამიებიდან, რწყილებიდან, რომლებიც ფრინველთა ბუდეებში ცხოვრობენ. ხერხემლიანებიდან 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 ტკიპა განვითარების დროს იცვლიან მასპინძელს. კოღოები (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 წარმომადგენლები, რომლებიც წვრილი ძუძუმწოვრებით, ფრინველებით, ქვეწარმავლებითა და ამფიბიებით იკვებებიან (გველგესლები). ბეღურასნაირ 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 სჭარბობს ცხოველურს.

ვინაიდან ზოგ ადგილებში საკვები ბაზა ძლიერ ცვალებადია, ცხოველებს უვითარდებათ ე.წ. **ვიკარული (შემცვლელი)** საკვების გამოყენების უნარი. ამ პირობებში საკვების სპეციფიკურობა არაა გამოხატული. ასე მაგალითად, ჩვეულებრივი მემინდვრია ტყე-სტეპსა 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 ცხოველქმედება

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 ზრდა-განვითარების სტიმულატორებს. გარემოს ტემპერატურის დაცემასთან დაკავშირებით იზრდება ენერგიის 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.

ზოგჯერ საკვების გამოყენება გაძნელებულია იმით, რომ იგი ტერიტორიაზეა გაფანტული და მის შესაგროვებლად დიდი ენერგიის 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 მუდმივად „რძით“ იკვებება, იგი ნაყოფიერ დედლად იქცევა, თუ არა, მაშინ მატლიდან ჩვეულებრივ ვითარდება მუშა ფუტკარი და მას გამრავლების უნარი არ ექნება.

დიდი რაოდენობითაა უმარტივესები (რამდენიმე ათასი ინფუზორია შიგთავსის 1 მმ^3-ზე) და ბაქტერიები მცოხნელების ფაშვში. ისინი მხოლოდ საკვების მონელებას კი არ განაპირობებენ, არამედ თავისი წვლილი შეაქვთ ცილების და ზოგიერთი ვიტამინის სინთეზშიაც; ვიტამინ B^{12}-ს მცოხნელები მხოლოდ ამ მიკროორგანიზმებიდან იღებენ (შმიდტ-ნიელსენი, 1982).

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

ცხრილი 13

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

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

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

3.3. საკუთრივ ბიოტური ფაქტორები

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 ენერგიის 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 შევეხებით, რადგან სახელმძღვანელოს მომდევნო თავებში ისინი დაწვრილებით იქნება განხილული.

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

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

3.3.2. ჰეტეროტიპური რეაქციები

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 ეკოლო-

გებს შორის არ არის. მაგალითად, ეკოლოგების ნაწილი (უიტეკერი, 1980 და სხვა) მუტუალიზმს, კომენსალიზმს და პარაზიტიზმს სიმბიოზურ დამოკიდებულებათა ჯგუფში აერთიანებს. პიანკას (1981) მიხედვით, სიმბიოზში გაერთიანებულია ისეთი მოვლენები, როგორიცაა ნეიტრალიზმი, პროტოკოოპერაცია, მუტუალიზმი და კომენსალიზმი, ხოლო პარაზიტიზმს და ამენსალიზმს იგი სიმბიოზური კავშირების რიცხვს არ აკუთვნებს.

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

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

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

3) **თანამშრომლობა** – ორი სახეობა ქმნის 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 „პროტოკოოპერაცია“, 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 ტკიპას ცხოვრება ფუნაგორიების სხეულზე.

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

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

ცხრილი 14

სხვადასხვა სახეობებს შორის არსებული კოაქციები დაჟოს (1975) მიხედვით

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

II ნაწილი. პოპულაციების ეკოლოგია

თავი 1. პოპულაციების ზოგადი დახასიათება

1.1. პოპულაცია – სახეობის არსებობის ფორმა

გამოჩენილ შვედ მეცნიერ კ. ლინემდე დიდი ხნით ადრე ცნობილი იყო, რომ სახეობები თავისი არეალის ფარგლებში არათანაბრად არიან განაწილებული და, ჩვეულებრივ, მათი წევრები ცოტად თუ ბევრად გამიჯნულ დაჯგუფებებს ქმნიან. მაშინაც კი, როცა სახეობა უწყვეტი გავრცელებით ხასიათდება, ინდივიდთა დასახლების სიმჭიდროვე მაინც არაა ერთგვაროვანი: მჭიდროდ დასახლებული ტერიტორიები სუსტად დასახლებულ ტერიტორიებს ცვლიან. ერთი სახეობის ინდივიდთა მეტ-ნაკლებად იზოლირებულ ერთობლიობებს პოპულაციებს უწოდებენ.

ტერმინი „პოპულაცია“ პირველად დანიელმა გენეტიკოსმა იოჰანსენმა 1903 წელს გამოიყენა. იგი მასში გულისხმობდა „ერთი და იმავე სახეობის გენეტიკურად ერთგვაროვან ინდივიდთა ბუნებრივ ერთობლიობებს“. მოგვიანებით ს. ჩეტვერიკოვმა ჩამოაყალიბა ე. წ. „პოპულაციებში გაერთიანების წესი“, რომლის თანახმად „ნებისმიერი სახეობა ბუნებრივ გარემოში წარმოდგენილია არა იზოლირებული ინდივიდებით, არამედ მათი ორგანიზებული ერთობლიობებით“.

პოპულაციურმა გენეტიკამ მნიშვნელოვნად შეუწყო ხელი ზოგადი სწავლების განვითარებას პოპულაციების შესახებ. გენეტიკაში პოპულაციის ქვეშ იმთავითვე იგულისხმებოდა დინამიურ წონასწორობაში მყოფი გენოტიპების სისტემა, ანუ ჯგუფი ორგანიზმებისა, რომლებიც თავისუფლად ეჯვარებიან ერთმანეთს და გააჩნიათ ერთიანი გენოფონდი (Darlington, 1939).

პოპულაციურ-გენეტიკურმა კვლევებმა მნიშვნელოვან დასკვნებამდე მიიყვანა მეცნიერები. დადგინდა, რომ ცალკეული გენოტიპების ცვლილება იწვევს პოპულაციის გენოფონდის ცვლილებას; მეორე მხრივ, გენოფონდის ცვლილება განაპირობებს ცალკეული გენოტიპების როლის შეცვლას მთელი სისტემის განვითარებაში. შემდგომში ეს ზოგადი დასკვნა საფუძვლად დაედო პოპულაციის, როგორც ევოლუციური პროცესის ელემენტარული ერთეულის, აღიარებას.

ეკოლოგიაში გასული საუკუნის 40-იან წლებამდე სიტყვას „პოპულაცია“ არ გააჩნდა მკაცრი ტერმინოლოგიური მნიშვნელობა და ის გამოიყენებოდა „ინდივიდთა ნებისმიერი ბუნებრივი დაჯგუფების“ აღსანიშნავად. ეკოლოგიური კვლევების განვითარებასთან ერთად ასეთი ზოგადი ფორმულირება, ცხადია, არ იყო საკმარისი. შედეგად, მომდევნო წლებში ამ ცნებმა უფრო კონკრეტული მნიშვნელობა მოიპოვა. სახელდობრ, „პოპულაციაში“ იგულისხმებოდა სახეობის სივრცობრივად გამიჯნული ინდივიდების ჯგუფი, რომელიც, როგორც ერთიანი სისტემა, რეაგირებს გარემო ფაქტორების ზემოქმედებაზე. შემდგომში ორგანიზმთა სხვადასხვა ერთობლიობებისათვის შემოთავაზებული იყო პოპულაციის განმსაზღვრელი ზედსართავი სახელები, როგორიცაა „ეკოლოგიური“, „ლანდშაფტური“, „გეოგრაფიული“, „ბიოტოპიური“ და ა. შ. (Яблоков, 1989).

სწავლებამ პოპულაციების შესახებ ნათელი მოჰფინა სახეობის, როგორც ცოცხალი ორგანიზმების სტრუქტურული (სისტემატიკური) ერთეულის, მრავალ თავისებურებას. ცხადი გახდა, რომ სახეობა არსებობს არა ცალკეული ინდივიდების, არამედ მათი ორგანიზებული ერთობლიობების – პოპულაციების სახით; პოპულაცია – სახეობის არსებობის ელემენტარული ფორმაა სპეციფიკური მახასიათებლებით, რაც უზრუნველყოფს ამ სახეობის დამოუკიდებელ არსებობას და განვითარებას გარემოს ცვალებად პირობებში; ნებისმიერი ორგანიზმი ამა თუ იმ პოპულაციის წევრია, მისი ხანგრძლივი არსებობა პოპულაციის გარეშე ძნელია, ხშირად შეუძლებელიც. პოპულაციური თავისებურებები არსებითად განსხვავდება მისი წევრების თავისებურებებისაგან. ორგანიზმი იბადება, იზრდება, დროის ნებისმიერ მომენტში ხასიათდება გარკვეული ასაკით და კვდება. მაგრამ შობადობა, ასაკობრივი სტრუქტურა და სიკვდილიანობა მხოლოდ პოპულაციებისთვისაა დამახასიათებელი.

პოპულაციების დახასიათებისას არ შეიძლება ხაზი არ გაესვას მათ როლს ევოლუციის პროცესში. როგორი ერთგვაროვანიც არ უნდა იყოს პოპულაცია ფენოტიპურად, მუტაციების გამო გენეტიკური თვალსაზრისით იგი ყოველთვის ჰეტეროგენულია. ეს განაპირობებს პოპულაციის ეკოლოგიურ პლასტიკურობას, ქმნის მემკვიდრული ცვალებადობის რეზერვს და იცავს მის მემკვიდრულ საფუძველს გაღარიბებისაგან.

გარემო პირობების სუსტი ზემოქმედების შემთხვევაში პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურა რიგი თაობების მანძილზე შესაძლოა სტატისტიკურად შედარებით უცვლელი დარჩეს. მაგრამ თუ პოპულაცია განიცდის გარემოს ამა თუ იმ ფაქტორის ინტენსიურ და ხანგრძლივ ზემოქმედებას, მისი გენოფონდი შეიცვლება, რის გარეშეც შეუძლებელია ევოლუციური პროცესის დაწყება. იმისათვის, რომ პოპულაციაში ისეთი შეუქცევადი პროცესები განვითარდეს, რომელიც მას ევოლუციურ სარბიელზე გაიყვანს, აუცილებელია რიგი ფაქტორების – პოპულაციური ტალღების, იზოლაციის, ბუნებრივი გადარჩევის – შემდგომი ზემოქმედება. მათგან პირველი განაპირობებს სხვადასხვა გენოტიპისა და მუტაციის კონცენტრაციათა შეცვლას და, საბოლოო ჯამში, პოპულაციის გენოფონდის 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.

როგორი ერთგვაროვანიც არ უნდა იყოს სახეობის არეალი, მასში ვერ მოიძებნება თუნდაც ორი წერტილი, აბსოლუტურად იდენტური საარსებო პირობებით. ეს იმას ნიშნავს, რომ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება სახეობის არეალის ფარგლებში ყოველთვის განსხვავებულია. რადგან პოპულაციები წარმოადგენენ ბუნებრივი გადარჩევის ხანგრძლივი მოქმედების შედეგს, თითოეული მათგანი რიგი ნიშნების მიხედვით მეტ-ნაკლებად განსხვავდება დანარჩენებისაგან.

სწავლებამ პოპულაციის, როგორც „სახეობის არსებობის ელემენტარული ფორმის“ და როგორც „ევოლუციური პროცესის ელემენტარული ერთეულის“ შესახებ, საგანგებო ადგილი დაიმკვიდრა თანამედროვე ბიოლოგიაში. მან ხელი შეუწყო რიგი მომიჯნავე დარგების თავისებურ სინთეზს და, შედეგად, ახალი თეორიული დისციპლინის – პ ო პ უ ლ ა ც ი უ რ ი ბ ი ო ლ ო გ ი ი ს ჩამოყალიბებას (Яблоков, 1989). ამას, თავის მხრივ, დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა გამოყენებითი ბიოლოგიის მრავალი საკითხის გადაწყვეტაში.

1.2. პოპულაციური მახასიათებლები. პოპულაციის განმარტება

პოპულაციას, როგორც „ევოლუციურ-გენეტიკურ", „ბუნებრივ-ისტორიულ" სისტემას, გააჩნია რიგი მახასიათებელი, რომელიც გარემო პირობების, არსებობის ხანგრძლივობის, სახეობრივი კუთვნილების, თუ სხვა ფაქტორების შესაბამისად, შესაძლოა სხვადასხვაგვარად ვლინდებოდეს.

უნიკალობა. ყველა ორგანიზმი გენეტიკურად უნიკალურია. ეს განსაზღვრავს ორგანიზმთა ნებისმიერი დაჯგუფების, მათ შორის პოპულაციების, გენეტიკურ უნიკალობას. ამ თავისებურებას საფუძვლად უდევს მუდმივმოქმედი მუტაციური პროცესი – ახალი მემკვიდრული ცვალებადობის პირველწყარო, რასაც განამტკიცებს და აძლიერებს ორგანიზმთა გენეტიკური მასალის სხვადასხვა კომბინაცია და ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება.

პოპულაცია – ონტოგენეზების რიგია, რამეთუ თაობები ერთმანეთთან ნათესაურად არიან დაკავშირებული. ნათესაობა რეალიზებულია გამრავლების ყველა არსებული საშუალებით. გამრავლების უნარის მქონე ერთეული წყვილები ვერანაირად ვერ ჩაითვლება პოპულაციად, თუმცა ამ წყვილებმა შესაძლოა დასაბამი მისცენ სპეციფიკური გენოფონდის მატარებელ სრულყოფილ პოპულაციას.

ერთიანობა. მიუხედავად სქესობრივი, ასაკობრივი, ეკოლოგიური, ფიზიოლოგიური არაერთგვაროვნებისა, პოპულაცია მაინც ერთიანი სისტემაა, როგორც ერთი მთლიანი ეგუება იგი გარემოს ცვალებად პირობებს. ორგანიზმთა ნაწილს, რომელიც ამა თუ იმ მიზეზით გამოეყო პოპულაციის ძირითად ბირთვს, დაკარგული აქვს ეს თვისება, ამიტომ იგი, უმრავლეს შემთხვევებში, განწირულია დაღუპვისათვის.

დამოუკიდებლობაში იგულისხმება პოპულაციის იზოლაცია იგივე სახეობის სხვა პოპულაციებისაგან. არსებული მონაცემებით, მიგრანტების რიცხვი ნებისმიერ პოპულაციაში არ აღემატება რამდენიმე პროცენტს თაობაზე.

პოპულაცია არაა ჰომოგენური წარმონაქმნი, იგი მეტ-ნაკლებად რთული სტრუქტურით ხასიათდება. პოპულაციაში ყოველთვის არიან განსხვავებული სქესის, ასაკის, მორფოლოგიის, ფიზიოლოგიის, ეკოლოგიური და ეთოლოგიური თავისებურებების მატარებელი ინდივიდები. როგორც იაბლოკოვი აღნიშნავს, ყველა ორგანიზმში ლოკუსების 10-20% ჰეტეროზიგოტულია, რაც განაპირობებს ნებისმიერ მრავალრიცხოვან ჯგუფში სხვადასხვა გენეტიკური ვარიანტის არსებობას. შედეგად, გარემოს მკვეთრი ცვლილებისას პოპულაციაში ყოველთვის „აღმოჩნდება" ინდივიდები, რომლებსაც შესწევთ შეცვლილ პირობებთან შეგუების უნარი. გენეტიკური პოლიმორფიზმი და აღწარმოების უნარი უზრუნველყოფს პოპულაციის „მორგებას" ახალ გარემოსთან და შესაფერის მომენტში რიცხოვნობის აღდგენას. პოპულაციების ავტორეგულაციის მაგალითია პესტიციდების და ჰერბიციდების მიმართ მდგრადი რასების არსებობა.

დინამიურობა. პოპულაცია, მდგრადობასთან ერთად, მუდმივ ცვლილებას განიცდის. პირველ რიგში, იცვლება მისი ასაკობრივი სტრუქტურა. ერთი გენოტიპის გაქრობა და მეორის გაჩენა განაპირობებს გენოფონდის მუდმივ ცვლილებას.

არეალი და ეკოლოგიური ნიში. ყველა პოპულაციას საკუთარი არეალი გააჩნია. არეალის გარეთ მყოფი ორგანიზმი ვერ ჩაითვლება პოპულაციის წევრად; პოპულაციად ვერ ჩაითვლება ვერც ორგანიზმების ჯგუფი, რომელიც კლიმატური თუ სხვა მიზეზების გამო მუდმივი საბინადრო სივრცის გარეთ აღმოჩნდა (ლიტერატურაში აღწე-

1.2. პოპულაციური მახასიათებლები. პოპულაციის განმარტება

პოპულაციას, როგორც „ევოლუციურ-გენეტიკურ“, „ბუნებრივ-ისტორიულ“ სისტემას, გააჩნია რიგი მახასიათებელი, რომელიც გარემო პირობების, არსებობის ხანგრძლივობის, სახეობრივი კუთვნილების, თუ სხვა ფაქტორების შესაბამისად, შესაძლოა სხვადასხვაგვარად ვლინდებოდეს.

უ ნ ი კ ა ლ ო ბ ა. ყველა ორგანიზმი გენეტიკურად უნიკალურია. ეს განსაზღვრავს ორგანიზმთა ნებისმიერი დაჯგუფების, მათ შორის პოპულაციების, გენეტიკურ უნიკალობას. ამ თავისებურებას საფუძვლად უდევს მუდმივმოქმედი მუტაციური პროცესი – ახალი მემკვიდრული ცვალებადობის პირველწყარო, რასაც განამტკიცებს და აძლიერებს ორგანიზმთა გენეტიკური მასალის სხვადასხვა კომბინაცია და ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება.

პოპულაცია – ო ნ ტ ო გ ე ნ ე ზ ე ბ ი ს რ ი გ ი ა, რამეთუ თაობები ერთმანეთთან ნათესაურად არიან დაკავშირებული. ნათესაობა რეალიზებულია გამრავლების ყველა არსებული საშუალებით. გამრავლების უნარის მქონე ერთეული წყვილები ვერანაირად ვერ ჩაითვლება პოპულაციად, თუმცა ამ წყვილებმა შესაძლოა დასაბამი მისცენ სპეციფიკური გენოფონდის მატარებელ სრულყოფილ პოპულაციას.

ე რ თ ი ა ნ ო ბ ა. მიუხედავად სქესობრივი, ასაკობრივი, ეკოლოგიური, ფიზიოლოგიური არაერთგვაროვნებისა, პოპულაცია მაინც ერთიანი სისტემაა, როგორც ერთი მთლიანი ეგუება იგი გარემოს ცვალებად პირობებს. ორგანიზმთა ნაწილს, რომელიც ამა თუ იმ მიზეზით გამოეყო პოპულაციის ძირითად ბირთვს, დაკარგული აქვს ეს თვისება, ამიტომ იგი, უმრავლეს შემთხვევებში, განწირულია დაღუპვისათვის.

დ ა მ ო უ კ ი დ ე ბ ლ ო ბ ა შ ი იგულისხმება პოპულაციის იზოლაცია იგივე სახეობის სხვა პოპულაციებისაგან. არსებული მონაცემებით, მიგრანტების რიცხვი ნებისმიერ პოპულაციაში არ აღემატება რამდენიმე პროცენტს თაობაზე.

პოპულაცია არაა ჰომოგენური წარმონაქმნი, იგი მეტ-ნაკლებად რ თ უ ლ ი ს ტ რ უ ქ ტ უ რ ი თ ხასიათდება. პოპულაციაში ყოველთვის არიან განსხვავებული სქესის, ასაკის, მორფოლოგიის, ფიზიოლოგიის, ეკოლოგიური და ეთოლოგიური თავისებურებების მატარებელი ინდივიდები. როგორც იაბლოკოვი აღნიშნავს, ყველა ორგანიზმში ლოკუსების 10-20% ჰეტეროზიგოტულია, რაც განაპირობებს ნებისმიერ მრავალრიცხოვან ჯგუფში სხვადასხვა გენეტიკური ვარიანტის არსებობას. შედეგად, გარემოს მკვეთრი ცვლილებისას პოპულაციაში ყოველთვის „აღმოჩნდება“ ინდივიდები, რომლებსაც შესწევთ შეცვლილ პირობებთან შეგუების უნარი. გენეტიკური პოლიმორფიზმი და აღწარმოების უნარი უზრუნველყოფს პოპულაციის „მორგებას“ ახალ გარემოსთან და შესაფერის მომენტში რიცხოვნობის აღდგენას. პოპულაციების ავტორეგულაციის მაგალითია პესტიციდების და ჰერბიციდების მიმართ მდგრადი რასების არსებობა.

დ ი ნ ა მ ი უ რ ო ბ ა. პოპულაცია, მდგრადობასთან ერთად, მუდმივ ცვლილებას განიცდის. პირველ რიგში, იცვლება მისი ასაკობრივი სტრუქტურა. ერთი გენოტიპის გაქრობა და მეორის გაჩენა განაპირობებს გენოფონდის მუდმივ ცვლილებას.

ა რ ე ა ლ ი და ე კ ო ლ ო გ ი უ რ ი ნ ი შ ი. ყველა პოპულაციას საკუთარი არეალი გააჩნია. არეალის გარეთ მყოფი ორგანიზმი ვერ ჩაითვლება პოპულაციის წევრად; პოპულაციად ვერ ჩაითვლება ვერც ორგანიზმების ჯგუფი, რომელიც კლიმატური თუ სხვა მიზეზების გამო მუდმივი საბინადრო სივრცის გარეთ აღმოჩნდა (ლიტერატურაში აღწე-

რილია კალიების, ლემინგების და სხვათა მრავალრიცხოვანი ჯგუფების მიგრაცია ათასობით კილომეტრზე არეალის საზღვრიდან).

ბოლო დრომდე ეკოლოგიური ნიშის კონცეფცია მხოლოდ სახეობისათვის გამოიყენებოდა. მაგრამ რადგან სახეობის ფარგლებში არ არსებობს ორი იდენტური პოპულაცია, ლოგიკურია ჩავთვალოთ, რომ ყველა პოპულაციას უნდა გააჩნდეს საკუთარი, მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი ფუნქცია ეკოსისტემაში, ანუ „საკუთარი ეკოლოგიური სუპერსივრცე".

ვითვალისწინებთ რა ზევით აღნიშნულს, მოგვყავს პოპულაციის შემდეგი განმარტება:

პოპულაცია – ესაა თვითგანახლებადი, მორფო-ფიზიოლოგიურად და გენეტიკურად სპეციფიკური, მეტ-ნაკლებად სტრუქტურირებული და დინამიურ წონასწორობაში მყოფი ერთობლიობა ერთი და იმავე სახეობის ინდივიდებისა, რომელსაც გარკვეული ტერიტორია უკავია, აქვს უნარი გარემოს ცვალებად პირობებში იარსებოს განუსაზღვრელად ხანგრძლივი დროის მანძილზე და ქმნის საკუთარ ეკოლოგიურ სუპერსივრცეს. მისი წევრები მეტ-ნაკლები პანმიქსიით ხასიათდებიან და სივრცობრივად იზოლირებული არიან იმავე სახეობის სხვა პოპულაციებისაგან.

1.3. სიძნელეები ტერმინის „პოპულაცია" გამოყენებაში

თუმცა პოპულაციის რეალობას თითქმის არავინ უარყოფს, მეცნიერთა შორის მაინც შეიმჩნევა აზრთა სხვადასხვაობა იმის თაობაზე, თუ ცოცხალ ორგანიზმთა როგორი ერთობლიობები იმსახურებენ (ან არ იმსახურებენ) პოპულაციის სტატუსს. ა. გილიაროვი (Гиляров, 1990) ამას რამდენიმე მიზეზით ხსნის. ჯერ ერთი, პოპულაცია, როგორც კვლევის ობიექტი, არა მხოლოდ ეკოლოგების, არამედ გენეტიკოსების, მიკროევოლუციის სპეციალისტების და სხვათა ყურადღების ცენტრშია. შესაბამისად, განსხვავებული შეხედულება შესაძლოა იყოს განსხვავებული მიდგომის შედეგი ერთი და იმავე ობიექტის მიმართ.

მეორე, უმრავლეს შემთხვევაში პოპულაციები რთული სტრუქტურით ხასიათდებიან და მოიცავენ უფრო მცირე ერთეულებს – მიკროპოპულაციებს, პარცელებს, დემებს, ოჯახებს და სხვ. ხშირად აზრთა სხვადასხვაობა იქმნება იმის გამო, რომ მკვლევარები იერარქიის სხვადასხვა დონეს ერთი და იმავე ტერმინით აღნიშნავენ.

დაბოლოს, სხვადასხვა ტაქსონომიურ ჯგუფში შემავალი „პოპულაციები" არც თუ იშვიათად წარმოადგენენ ძალზე განსხვავებულ ობიექტებს, რომლებიც „პირობით" იმსახურებენ პოპულაციის სტატუსს. ასე, მიკრობიოლოგისათვის, რომელსაც საქმე აქვს ბაქტერიებთან, მდელოს მცენარეულობის შემსწავლელი ბოტანიკოსისათვის, თუ მსხვილი მტაცებლების მკვლევარი ზოოლოგისათვის პოპულაციის ცნება შესაძლოა აბსოლუტურად განსხვავებული იყოს.

ეკოსისტემების შემსწავლელი მკვლევარები თვლიან, რომ ბენისმიერ ბიოცენოზში სახეობა პოპულაციითაა წარმოდგენილი. ამ პოზიციიდან გამომდინარე, პოპულაცია არის ბიოცენოზის ნაწილი, ბიოცენოზი კი სხვადასხვა სახეობის პოპულაციების ერთობლიობა.

უნდა აღინიშნოს, რომ პოპულაციური არეალი ყოველთვის არ ემთხვევა ეკოსისტემების (ბიოცენოზების) საზღვრებს. ასე, ბუგრი (მცენარეული ტილო), როგორც წესი, სიცოცხლეს ერთ ფიჭვის ხეზე ატარებს. შესაბამისად, პოპულაციური არეალი მისთვის შემოიფარგლება ამ ერთი მცენარით, თავისი მიკროკლიმატით. ტყის თაგვის პოპულაციური არეალი რამდენიმე კვადრატულ კილომეტრს მოიცავს, მსხვილი ძუძუმწოვრებისა კი,

როგორც წესი, მრავალ ათეულ კილომეტრზე ვრცელდება, სადაც ერთმანეთს შესაძლოა რამდენიმე ეკოსისტემა ენაცვლებოდეს.

ჩვეულებრივ, გენეტიკოსები სიფრთხილით ეკიდებიან ორგანიზმთა მცირე ჯგუფებისათვის პოპულაციის სტატუსის მინიჭებას, რადგან არ არიან დარწმუნებული მათ გენეტიკურ სრულფასოვნებაში, ანუ მათ უნარში დაუპირისპირდნენ ახლონათესაური შეჯვარების (ინბრიდინგი) უარყოფით შედეგებს. ამის საილუსტრაციოდ მათ მოყავთ კუნძულებზე მცხოვრებ ხერხემლიან ცხოველებზე დაკვირვების შედეგები: რაც უფრო მცირეა კუნძული, მით ნაკლებია პოპულაციებში ჰეტეროზიგოტულობის დონე (ანუ ჰეტეროზიგოტული ლოკუსების წილი) (Яблоков и др., 1990).

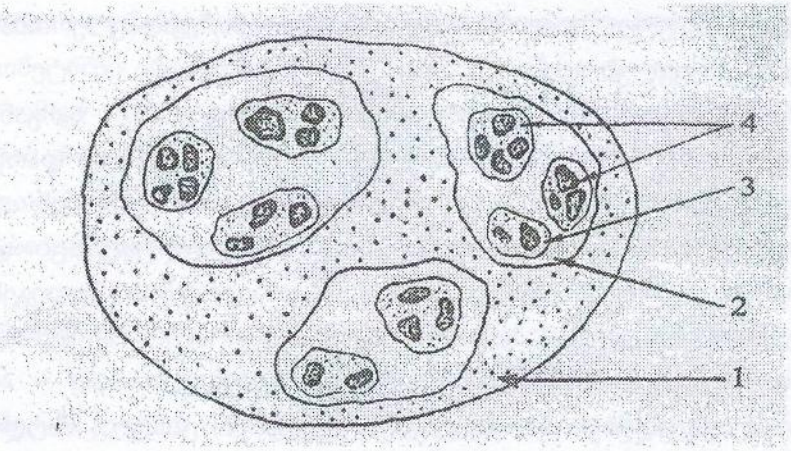
განსხვავებული შეხედულებები პოპულაციების შესახებ, ცხადია, მხოლოდ სუბიექტურ მიზეზებს – მკვლევართა კონკრეტულ მოსაზრებებსა და ინტერესებს – არ უნდა მიეწეროს. როგორც ზევით აღინიშნა, არანაკლებ მნიშვნელოვანია მცენარეთა, ცხოველთა და მიკრო-ორგანიზმთა უსასრულოდ მრავალრიცხოვანი სახეობების და მათი საარსებო პირობების სპეციფიკა, რაც პოპულაციურ მახასიათებლებში და მათი გამოვლენის განსხვავებულ უნარში ვლინდება. იმისდა მიხედვით, თუ რასთან გვაქვს საქმე – სრულყოფილ პოპულაციასთან თუ მის შემადგენელ ნაწილთან, ახლადჩამოყალიბებულ, თუ ჩამოყალიბების პროცესში მყოფ პოპულაციასთან – მისი მახასიათებლები შესაძლოა სრულიად განსხვავებულად ვლინდებოდეს. ამის გათვალისწინება ყოველთვის ვერ ხერხდება, რაც ზოგჯერ მკვლევართა ურთიერთსაწინააღმდეგო დასკვნების მიზეზი ხდება.

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.

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

1.4. პოპულაციების არაერთგვაროვნება

მიუხედავად იმისა, რომ პოპულაციების რეალობას თითქმის არავინ უარყოფს, თანამედროვე ეკოლოგთა შორის არაა ერთიანი აზრი მათი ტოლფასოვნების შესახებ. ზოგი თვლის, რომ ფართოდ გავრცელებული სახეობები რიგი იერარქიულად დაქვემდებარებული დაჯგუფებებისაგან, ანუ სხვადასხვა რანგის – ადგილობრივი, ეკოლოგიური, გეოგრაფიული და სხვ. – პოპულაციებისაგან შედგებიან (სურ. 6). ეს პოპულაციები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან არეალით, რიცხოვნობით, დამოუკიდებლად არსებობის უნარით და ა. შ. დროებით დასახლებებს, რომელთაც არ შეუძლიათ არსებობა მეტ-ნაკლებად ხანგრძლივი დროის მანძილზე, ეს მკვლევარები პოპულაციურ სუბსისტემებს, ანუ „პარცელარულ დაჯგუფებებს“ უწოდებენ.



სურ. 6. სახეობის პოპულაციური სტრუქტურა; ნაუმოვის და სხვ. (1975) მიხედვით:
1 - სახეობის არეალი, 2 - გეოგრაფიული პოპულაცია, 3 - ეკოლოგიური პოპულაცია, 4 - ელემენტარული პოპულაცია

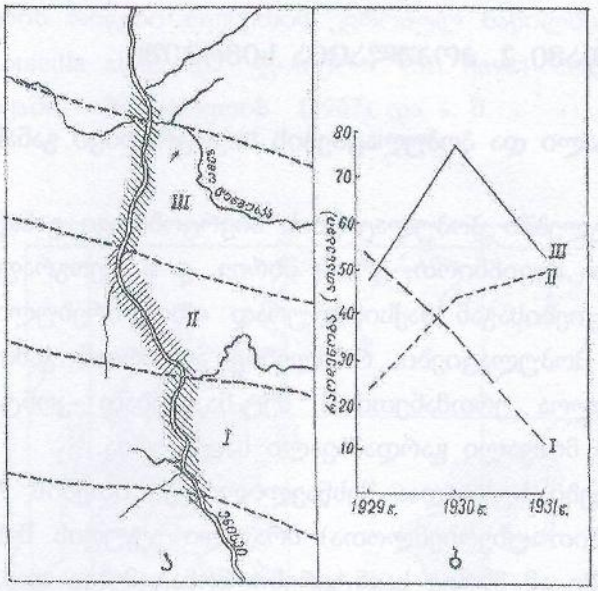
ცნობილი ეკოლოგის ნაუმოვის განმარტებით, ადგილობრივი (ანუ ელემენტარული) პოპულაცია წარმოადგენს ინდივიდთა ისეთ ერთობლიობას, რომელსაც უკავია ბიოცენოზის ნაწილი და შეგუებულია მაქსიმალურად ერთგვაროვან პირობებში ცხოვრებას. ადგილობრივი პოპულაციების რაოდენობა დამოკიდებულია ბიოცენოზის სპეციფიკაზე; რაც უფრო ერთგვაროვანია ბიოცენოზი, მით ნაკლებია მასში ადგილობრივი პოპულაციები და პირიქით. ზოგი ავტორი ელემენტარულ პოპულაციად მიიჩნევს ჯგუფური არსებობის ისეთ ფორმებს, როგორიცაა კოლონიები, ხროვები, ჯოგები და ა. შ.

ადგილობრივი პოპულაციების ერთობლიობა ქმნის ეკოლოგიურ პოპულაციას, ამ უკანასკნელთა ერთობლიობა კი გეოგრაფიულს. ეკოლოგიური პოპულაცია დაკავშირებულა 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.

გეოგრაფიული პოპულაციები, განსხვავებით ეკოლოგიური, მეტადრე კი ადგილობრივი პოპულაციებისაგან, კარგად არიან ერთმანეთისაგან იზოლირებული. როგორც წესი, მათი წარმომადგენლები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან სხეულის ზომებით, ნაყოფიერებით, ქცევის თავისებურებებით და ა.შ. გეოგრაფიული პოპულაციების მაგალითია ციყვის (S. vulgaris) დასახლებები მდ. ენისეის აუზში (სურ. 7).

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 მანძილზე არსებობისა და განვითარების ყველა აუცილებელი პირობა გააჩნია. ხშირია, როდესაც ცალკეული ინდივიდები ან მათი ჯგუფები ტოვებენ პოპულაციის საზღვრებს და მიგრირებენ სხვა ტერიტორიაზე. აღწერილია ყარსაღის (Alopex 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 ადგილსამყოფელს უბრუნდებიან.



სურ. 7. ციყვის პოპულაციების განაწილება მდ. ენისეის ხეობაში (ა) და მათი რიცხოვნობის ცვლილება (ბ); ნაუმოვის (1954) მიხედვით
I - კედროვან-ლარიქსიან-ნაძვნარი ტაიგის პოპულაცია,
II - ლარიქსიან-ფიჭვნარი ტაიგის პოპულაცია,
III - ჩრდილოეთის ტიპის შერეული ტყის პოპულაცია

უნდა აღინიშნოს, რომ ზოგი მეცნიერი პოპულაციების რთულ სისტემას გვთავაზობს. ასე, მაგალითად, ბეკლემიშევი (1960) აღნიშნავს, რომ პოპულაციები, დამოუკიდებლად არსებობის უნარის მიხედვით, შეიძლება გაიყოს ექვს ჯგუფად: 1. დამოუკიდებელი პოპულაციები, რომელთათვის მეზობელ პოპულაციებიდან გენების ნაკადს პრაქტიკულად არა აქვს მნიშვნელობა; 2. ნახევრადდამოკიდებული პოპულაციები, რომლებსაც შეუძლიათ არსებობა სხვა პოპულაციებისაგან იზოლირებულად, თუმცა შემოსული გენების ნაკადი მნიშვნელოვნად ამაღლებს მათ რიცხოვნობას; 3. დამოკიდებული პოპულაციები, რომლებიც გენების ნაკადის გარეშე დიდხანს ვერ ძლებენ და იღუპებიან; 4. ფსევდოპოპულაციები, რომელთა არსებობა მხოლოდ სხვა პოპულაციებზეა და მოკიდებული; 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 სიძნელეებთანაა დაკავშირებული. როგორც ზევით აღინიშნა, ბევრია დამოკიდებული მკვლევართა სუბიექტურ შეხედულებებზეც პოპულაციების მოცულობის, სტრუქტურის და სხვა თავისებუ-

რებების შესახებ. ზემოთ მოტანილი მონაცემები მხოლოდ მიახლოვებით ასახავენ რეალურ სურათს.

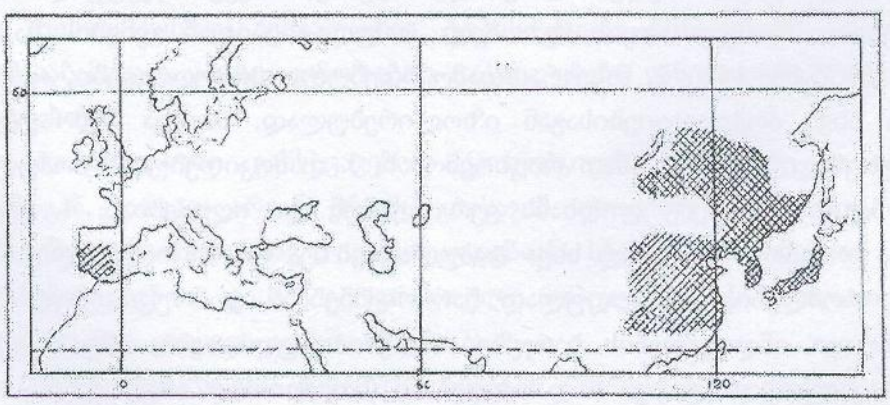
თავი 2. პოპულაცია სივრცეში

2.1. სახეობის არეალი და პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება

სახეობის არეალის ფარგლებში პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება ნაირგვარია. უკიდურეს მოვლენებად უნდა მივიჩნიოთ, ერთი მხრივ, ე. წ. გეოგრაფიული იზოლატები, ანუ სახეობის სხვა პოპულაციებისაგან მაქსიმალურად იზოლირებული ერთეული პოპულაციები და, მეორე მხრივ, პოპულაციები, რომლებიც არ არიან გამიჯნული ბუნებრივი საზღვრებით, ამიტომ შესაძლოა ერთმანეთთან მეტ-ნაკლებად კონტაქტირებდნენ. ამ უკიდურეს მოვლენებს შორის მრავალი გარდამავალი საფეხურია.

გეოგრაფიული იზოლატები სუსტადაა შესწავლილი. ეს ითქმის როგორც მცენარეთა, ისე ცხოველთა (განსაკუთრებით უხერხემლოთა) მრავალი ჯგუფის შესახებ. თუმცა ცალკეული ტაქსონების ფარგლებში ამ მხრივ საინტერესო მონაცემებია დაგროვილი. 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 შედარებით რამდენჯერმე მეტია.

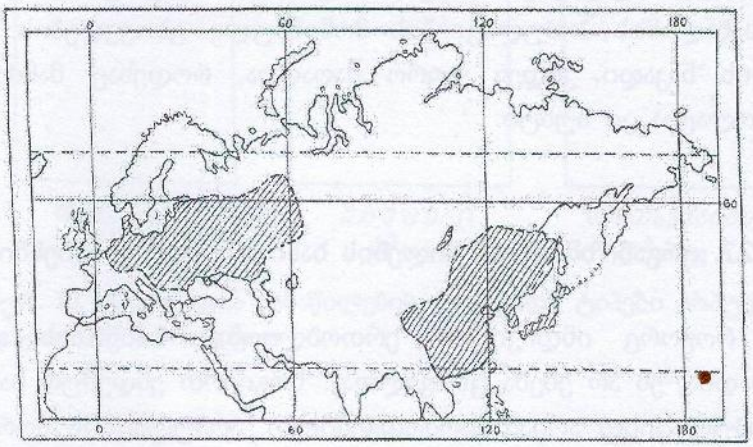
უახლოეს წარსულში ცისფერი კაჭკაჭი (Cyanopica cyana) ევრაზიაში სამი გეოგრაფიული იზოლატით იყო წარმოდგენილი (სურ. 8), ხოლო ხლაკუნა (Misgurnus fossilis) იმავე ტერიტორიაზე – ორი იზოლირებული პოპულაციით (სურ. 9).



სურ. 8. ცისფერი კაჭკაჭის გავრცელება ევრაზიაში; გეპტნერის და სხვ. (1961) მიხედვით

სახეობა ვრცელ ტერიტორიაზე თუ ბინადრობს, სადაც ბუნებრივ-კლიმატური პირობები კანონზომიერად იცვლება, იზოლაცია პოპულაციებს შორის შესაძლოა არ იყოს სრული, ამიტომ მათი წევრები მეტ-ნაკლებად თავისუფლად უკავშირდებიან ერთმანეთს. ლიტერატურაში მცენარეთა და ცხოველთა არაერთი პოპულაციური კონტინუუმია აღწერილი. ჯერ კიდევ ციმერმანი (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 კონტინუუმი აღწერა, არნოლდი (1948) მსგავს მოვლენას Discoptera comarovi-ს მაგალითზე იხილავს. მელას (Vulpes vulpes) პოპულაციების რიგები რუსეთის ევროპულ ნაწილში აღწერილი აქვს ტერენტიევს (1965), თეთრი (Motacilla alba) და ყვითელი (M. flava) ბოლოქანქალების პოპულაციების რიგები პალეარქტიკაში – ბერეგოვოის (1967) და ა. შ.



სურ. 9. ხლაკუნას გავრცელება პალეარქტიკაში; გეპტნერის და სხვ. (1966) მიხედვით

პოპულაციების სივრცობრივ მდგომარეობასთან მჭიდროდაა დაკავშირებული მათი მორფოლოგიური და ბიო-ეკოლოგიური თავისებურებები. სახელდობრ, გეოგრაფიული იზოლატები სხვადასხვაგვარად განსხვავდებიან სახეობის დანარჩენი პოპულაციებისაგან, რაც იზოლაციის ხანგრძლივობასა და ხარისხზეა დამოკიდებული. ზოგი იზოლატი იმდენად ღრმა მორფოლოგიური გადახრებით ხასიათდება, რომ ფორმალური მიდგომით გეოგრაფიულ რასად გამოყოფას იმსახურებს. მორფოლოგიური არაერთგვაროვნება დამოკიდებულია სახეობის და მისი არეალის სპეციფიკაზე. რუსი ეკოლოგის იშჩენკოს (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.

როგორი ღრმაც არ უნდა იყოს იზოლაცია პოპულაციებს შორის, სრული, 100%-იანი გამიჯვნა იშვიათი მოვლენაა. პოპულაციების ურთიერთკავშირს რამდენიმე მიზეზი განაპირობებს. ერთ-ერთი მათგანი დაკავშირებულია პოპულაციების წევრთათვის დამახასიათებელ აქტიურ განსახლებასთან. როგორც ცნობილია, ცხოველთა პოპულაციებში ორგანიზმთა გავრცელების სპექტრი განსხვავებულია: თუ პოპულაციის ნაწილი რჩება დაბადების ადგილის სიახლოვეს, ნაწილისათვის დამახასიათებელია მეტ-ნაკლებად შორ მანძილზე გადანაცვლება. ამას ინდივიდუალური გადაადგილების რადიუსს უწოდებენ (Timofeeff-Ressovsky, 1939). იაბლოკოვის (Яблоков, 1987) აზრით, ერთეული ინდივიდების შორეული გადაადგილება მემკვიდრულად დეტერმინირებული თავისებურებაა. როგორც ჩანს, პირველ რიგში, სწორედ ასეთი მიგრანტები ანხორციელებენ პოპულაციების ურთიერთკავშირს.

არცთუ იშიათად, ატმოსფერული თუ ოკეანური მასების ძლიერი გადაადგილების გამო, ჰიდრობიონტების ნაწილი შორ მანძილზე გადაიტანება, რაც ასევე უწყობს ხელს პოპულაციების შერევას. საინტერესო დაკვირვებები ჩაატარეს ზღვის მწავის სამ პოპუ-

ლაციაზე, რომელთაგან ერთი ალეუტის კუნძულების სიახლოვეს ბინადრობს, მეორე კომანდორის კუნძულებთან, მესამე კი სახალინის სამხრეთ სანაპიროზე (Владимиров, 1978). ზამთრის თვეებში სამივე პოპულაციის ცხოველები სამხრეთისკენ, თითქმის იაპონიამდე მიგრირებენ. 60-70-იან წლებში ტარდებოდა ამ პოპულაციების წევრთა (14000-მდე ინდივიდი) მონიშვნა, რამაც საშუალება მისცა მკვლევარებს დაედგინათ პოპულაციების ურთიერთშერევის დონე. გაირკვა, რომ ალეუტის პოპულაციის მონიშნული ცხოველებიდან ადგილზე დაბრუნდა 99,1%; 0,82% აღმოაჩინეს კომანდირის კუნძულების, 0,07% კი სახალინის სანაპიროს პოპულაციებში. დაახლოებით ანალოგიური სურათი დაფიქსირდა კომანდორის და სახალინის პოპულაციების მონიშნული ცხოველების შემთხვევაში. გასაგებია, რომ გენების ნაკადი კიდევ უფრო მაღალია, როდესაც მანძილი პოპულაციებს შორის მცირეა, იზოლაცია კი სუსტი.

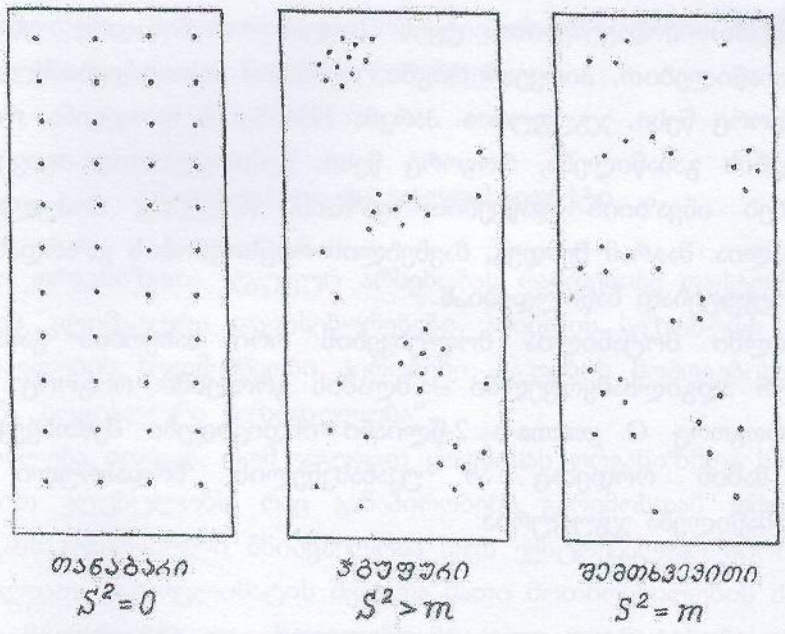
2.2. ორგანიზმთა განაწილების ხასიათი პოპულაციებში

პოპულაციას, როგორც ინდივიდთა ერთობლიობას, სახეობის არეალის მხოლოდ ნაწილი უკავია (ცხადია, ეს არ ეხება ცხოველთა ზოგიერთ ენდემურ სახეობას, რომლებიც მხოლოდ ერთი პოპულაციით არიან წარმოდგენილი). პოპულაციის ნორმალური არსებობა დაკავშირებულია იმ ტერიტორიასთან, რომელშიც იგი ბინადრობს. როგორი ვრცელიც არ უნდა იყოს ეს ტერიტორია, მისი სასიცოცხლო რესურსები მაინც შეზღუდულია; აქ შეიძლება იარსებოს ორგანიზმთა მხოლოდ განსაზღვრულმა რაოდენობამ. გასაგებია, რომ არსებული რესურსების გამოყენების სისრულე დამოკიდებულია არა მხოლოდ პოპულაციის რიცხოვნობაზე, არამედ იმაზეც, თუ როგორ არიან განაწილებული ორგანიზმები ტერიტორიის ფარგლებში.

სახეობის სპეციფიკისა და ტერიტორიის ფიზიკურ-გეოგრაფიული თავისებურებების შესაბამისად, არჩევენ ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების, ანუ შიგაპოპულაციური დისპერსიის 3 ძირითად ტიპს – შემთხვევითს, თანაბარს და ჯგუფურს. განაწილების ეს ტიპები სქემატურად წარმოდგენილია მე-10 სურათზე, სადაც თითოეულ ოთხკუთხედში „ინდივიდების“ დაახლოებით თანაბარი რაოდენობაა ჩასმული.

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

პოპულაციის თავისებურებების შესწავლისათვის ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების, აგრეგაციის ხარისხის, დაჯგუფებათა სიდიდისა და მათი ხანგრძლივობის დადგენას დიდი მნიშვნელობა აქვს. იმის მიხედვით, თუ როგორია დისპერსია, პოპულაციების რიცხოვნობის დადგენის მეთოდები შესაძლოა სრულიად განსხვავებული იყოს.



სურ. 10. ინდივიდთა განაწილების ძირითადი ტიპები პოპულაციებში; დაჟოს (1975) მიხედვით

შიგაპოპულაციური დისპერსია გამოიხატება ფორმულით:

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

n – სინჯების საერთო რაოდენობაა,

y – ინდივიდების რაოდენობა თითოეულ სინჯში,

m – ინდივიდთა საშუალო რაოდენობაა სინჯებში.

თანაბარი განაწილების დროს $S^2=0$, რადგან ინდივიდთა რაოდენობა სინჯებში თითქმის ერთნაირია და უახლოვდება m-ს.* შემთხვევითი განაწილებისას S^2 დაახლოებით m-ის ტოლია, ხოლო ჯგუფური განაწილებისას $S^2>m$, თანაც 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.

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 მეტ-ნაკლებად 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.

---

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

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.

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.

ცხრილი 15

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

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

შიგაპოპულაციური დისპერიის 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. გაირკვა, 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.

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

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

დიდ ხანს არ გრძელდება – როგორც კი პოპულაციის საზღვრები სტაბილური ხდება, ორგანიზმთა განაწილება თანდათან ნორმას უბრუნდება.

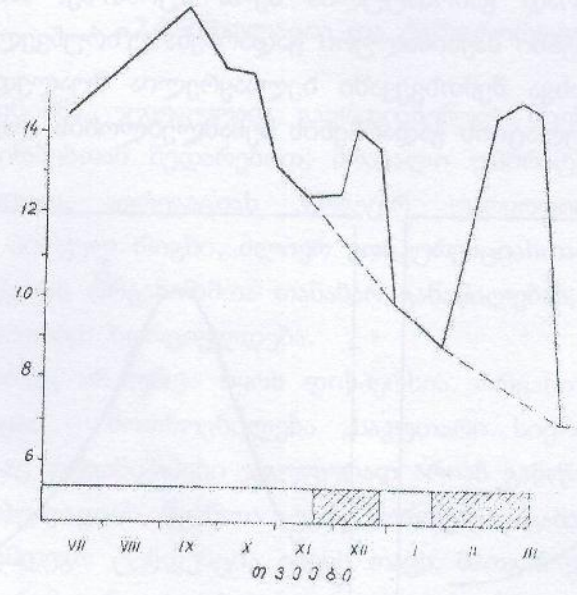
2.3. აგრეგაცია და ჯგუფის ეფექტი

პოპულაციებში ორგანიზმთა ჯგუფურ არსებობას რამდენიმე ფაქტორი განაპირობებს. ესენია ტერიტორიის კლიმატური თავისებურებები, ამინდის სეზონური და დღე-ღამური 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-11 სურათზე მღრღნელების მაგალითზე ნაჩვენებია ჯგუფური ცხოვრების დადებითი ეფექტი. როგორც ჩანს, მექვიშიას (Pallasiomys meridianus) სოროში ზამთრის (ნოემბერ-დეკემბრის და თებერვალ-მარტის) ტემპერატურა საკმაოდ მაღალია და თითქმის უტოლდება ზაფხულის მაჩვენებლებს. როგორც ნაუმოვი (1955) აღნიშნავს, სეზონური ან დღეღამური ტემპერატურის მიუხედავად, ეს ცხოველები ჯგუფურად ყოფნისას შესამჩნევად ნაკლებ ჟანგბადს ხარჯავენ.



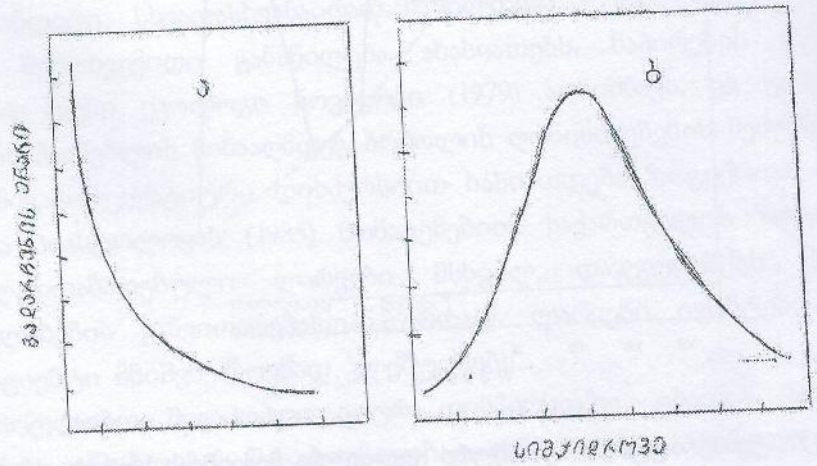
სურ. 11. ტემპერატურის სეზონური ცვლილება მექვიშიას სოროს კამერაში;
ნაუმოვის (1955) მიხედვით. კამერაში ცხოველთა ყოფნის პერიოდი დაშტრიხულია;

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

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 შემთხვევაში 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).

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 უჩვეულოდ დიდი სიმჭიდროვე პოპულაციაზე უარყოფითად მოქმედებს.

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



სურ. 12. ოლის პრინციპის სქემა; ოლის და სხვ. (1949) მიხედვით

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

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 – ხეშეშფრთიანებში, 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.

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

2.4. იზოლაცია და ტერიტორიულობა

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.

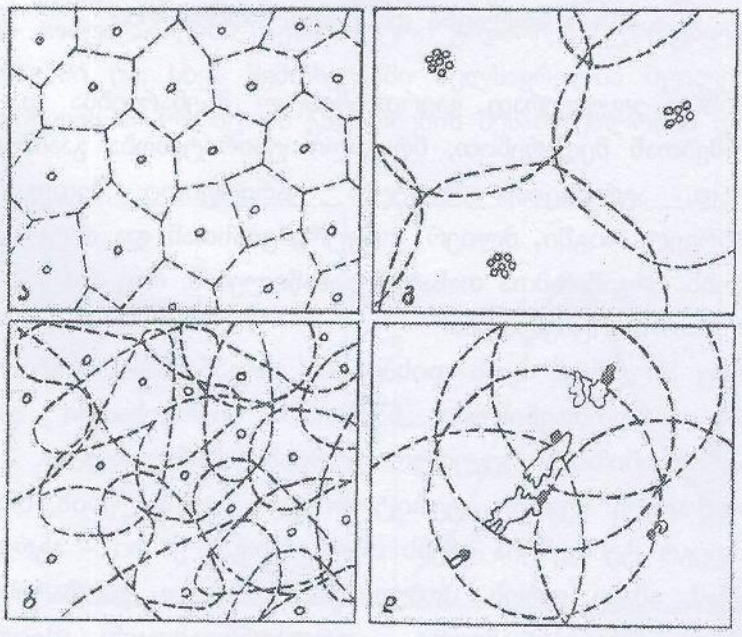
მაგრამ როგორიც არ უნდა იყოს დისპერსია, ორგანიზმთა შორის თავს იჩენს კიდევ ერთი თავისებურება – მოთხოვნილება „საკუთარი სივრცისადმი". ეს თვისება მაშინაც ვლინდება, როდესაც ორგანიზმები ჯგუფურად არიან განაწილებული.

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

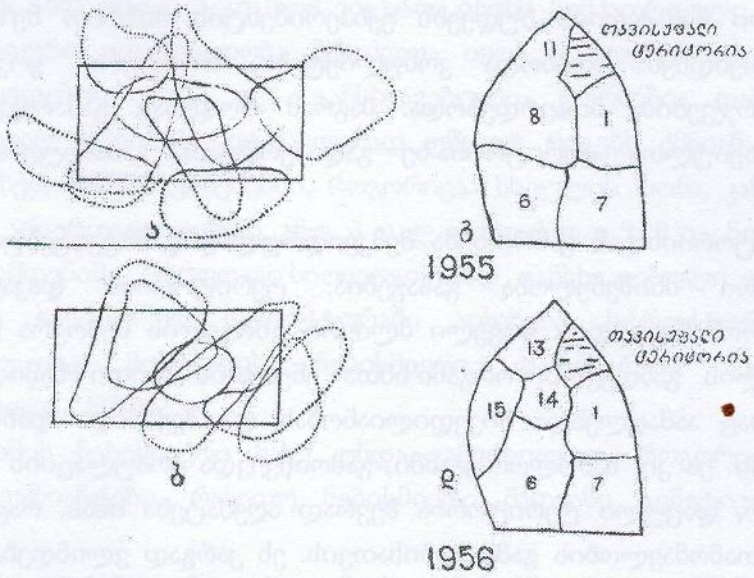
ნებისმიერი აქტიური მექანიზმი, რომელიც ხელს უწყობს ინდივიდების ან მათი ჯგუფების ურთიერთგამიჯვნას სივრცეში, ტ ე რ ი ტ ო რ ი უ ლ ო ბ ი ს სახელწოდებითაა ცნობილი. ტერიტორიულობა უნივერსალური მოვლენაა, რადგან იგი ამა თუ იმ სახით ვლინდება არა მხოლოდ ცხოველებში, არამედ მცენარეებში და მიკროორგანიზმებშიც კი.

ცხოველებში ტერიტორიულობის ყველაზე მკაფიო გამოხატულებაა ე.წ. ინდივიდუალური ან ჯგუფური ნაკვეთების არსებობა. ნაუმოვმა 1972 წელს ცხოველთა ინდივიდუალური და ჯგუფური ნაკვეთების (ანუ „სახლის ნაკვეთების“) 4 ძირითადი ტიპი გამოყო (სურ. 13): 1. ერთეული ორგანიზმებისა, როდესაც ნაკვეთები ერთმანეთისაგან განცალკევებულია და ცხოველები მათ აქტიურად იცავენ; 2. ერთეული ორგანიზმებისა, როდესაც ნაკვეთები ერთმანეთშია შეჭრილი და ცხოველები მხოლოდ ცენტრალურ უბნებს იცავენ; 3. ჯგუფური ორგანიზმებისა, რომელთა ნაკვეთები მეტ-ნაკლებად გამოყოფილი და დაცულია; 4. ჯგუფური ორგანიზმებისა, რომელთა ნაკვეთები სუსტადაა დაცული, ამიტომ ისინი ერთმანეთს ფარავენ.



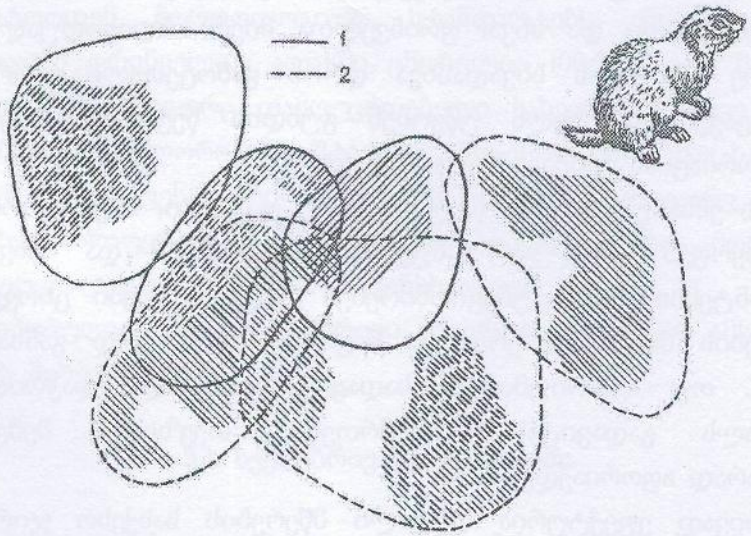
სურ. 13. „სახლის ნაკვეთების“ ძირითადი ტიპები ცხოველებში; ნაუმოვის (1972) მიხედვით

მე-14 (ა,ბ) სურათებზე ნაჩვენებია კუს (Terrapene carolina) ინდივიდუალური ნაკვეთები 2 ჰა-ს ფარგლებში. ეს ნაკვეთები არაა დაცული, ამიტომ მათი საზღვრები თითქმის არაა გამოყოფილი. სამაგიეროდ მე-14 (გ, დ) ნახატებზე მოტანილია მგალობელი შაშვის (Turdus philomelos) ინდივიდუალური ნაკვეთები ოქსფორდის ბოტანიკური ბაღის პირობებში (1955-56 წწ.). შაშვის ტერიტორიულობა იმაში გამოიხატება, რომ ნაკვეთები კარგადაა დაცული და სავსებით გამიჯნულია ერთმანეთისაგან.



სურ. 14. ა,ბ – კუს ინდივიდუალური ნაკვეთები; სტიკელის (1950) მიხედვით. გ, დ – მგალობელი შაშვის ტერიტორიები ოქსფორდის ბოტანიკურ ბაღში; ლეკის (1966) მიხედვით

მე-15 სურათზე ნაჩვენებია ექვსი მცირე მემინდვრიის ინდივიდუალური ნაკვეთები ქვემო ვოლგისპირეთში. როგორც ვხედავთ, ეს ნაკვეთები ერთმანეთს მეტ-ნაკლებად ფარავენ – ცალკე აღებული დედლებისა და მამლებისა შედარებით სუსტად, სამაგიეროდ მამლების ნაკვეთები ღრმად არიან შეჭრილი დედლებისაში.



სურ. 15. მემინდვრიების ინდივიდუალური ნაკვეთები ქვემო ვოლგისპირეთში; სოლდატოვას (1955) მიხედვით: 1 - დედლების ნაკვეთების საზღვრები, 2 - მამლების ნაკვეთების საზღვრები

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

„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 მარტოოდენ ფიზიკური ძალა რომ წყვეტდეს, ყოველი ძლიერი ცხოველის შემოჭრა გამოიწვევდა ტერიტორიის მფლობელის განდევნას; ორგანიზმთა ენერგიის დიდი ნაწილი კონფლიქტებზე დაიხარჯებოდა, რაც აამაღლებდა სიკვდილიანობას და შექმნიდა დაბრკოლებებს შთამომავლობის მოცემაში. ეს კი, საბოლოო ჯამში, გამოიწვევდა პოპულაციის დეგრადირებას.

როგორც წესი, დაცული ტერიტორია ბევრად აღემატება იმას, რაც საჭიროა როგორც მშობლების, ისე შთამომავლობის გამოკვებისათვის. ეს კარგად ვლინდება ცხოველთა ყველა ჯგუფის წარმომადგენლებში. ისეთი მცირე ზომის ფრინველიც კი, როგორიცაა კოღოჭერია (მისი წინაა 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.

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 ყმუილიც.

ინფორმაციას ემსახურებიან ე. წ. ტ ე ლ ე რ გ ო ნ ე ბ ი, 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 $მ^2$ ჰაერში.

თავი 3. პოპულაციების სტრუქტურა. პოლიმორფიზმი

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

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

თვისობრივი არაერთგვაროვნება ანუ პ ო ლ ი მ ო რ ფ ი ზ მ ი ნიშნავს პოპულაციის შიგნით ორ ან რამდენიმე მორფო-ფიზიოლოგიურად განსხვავებული ფორმის არსებობას, რაც პოპულაციის სპეციფიურ სტრუქტურაში აისახება. სტრუქტურაში იგულისხმება პოპულაციის, როგორც მთლიანის, ნებისმიერი დანაწევრება შედარებით მარტივ ერთეულებად (Яблоков, 1989).

პოლიმორფიზმის ნებისმიერი სახე უნდა განვიხილოთ, როგორც გენეტიკური არაერთგვაროვნების ვარიანტები, რამეთუ ნებისმიერი მათგანი გენეტიკურად დეტერმინირებულია.

დღეს არავის ეპარება ეჭვი პოლიმორფიზმის შეგუებით მნიშვნელობაში, თუმცა ადაპტაციის ბუნება, ისევე როგორც კონკრეტული მორფების თავისებურებები, ხშირად გაუგებარია. ასეთი „ინდიფერენტული" თავისებურებებია ზოლების რაოდენობა ზოგიერთი მოლუსკის ნიჟარაზე, ლაქების რაოდენობა და ზომა ჭია-მაიების ელიტრებზე, კუდისწინა ლაქების ფორმა ზოგიერთი თევზის სხეულზე და მრავალი სხვა. მაგრამ აბსოლუტურად ინდიფერენტული თავისებურებები, როგორც ჩანს, არ არსებობს.

არცთუ იშვიათად ცალკეული მორფები იმდენად განსხვავდებიან პოპულაციის „ნორმალური ტიპისაგან", რომ ზოგიერთ მათგანს შეცდომით დამოუკიდებელ სახეობასაც კი აკუთვნებენ. ასეთი „შეცდომები" იმ სისტემატიკოსებს მოსდით, რომლებიც სახეობების გამოყოფისას მარტოოდენ მორფოლოგიურ სტანდარტებს ემყარებიან. 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.

მოგვყავს შიგაპოპულაციური თვისობრივი არაერთგვაროვნების ამსახველი მონაცემები რიგი პარამეტრების მიხედვით:

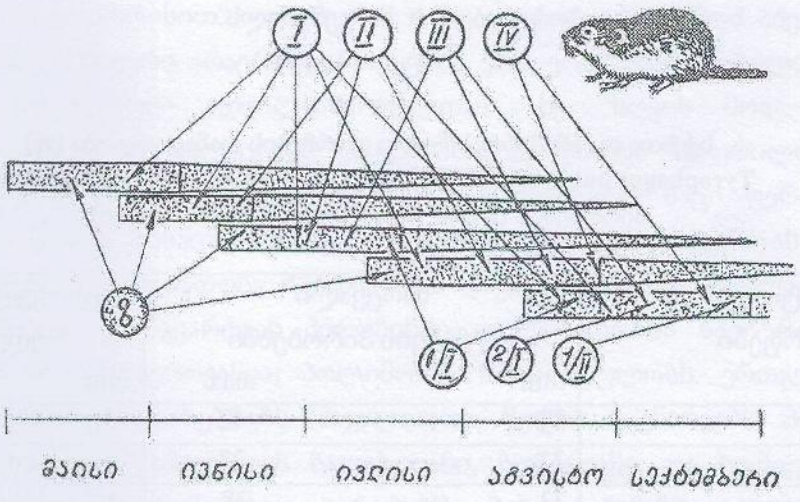
3.1. სქესობრივი სტრუქტურა

საყოველთაო შეხედულებით, პოპულაციის სქესობრივი სტრუქტურა – ესაა დედლების და მამლების თანაფარდობა ასაკობრივი ჯგუფების მიხედვით. სქესთა თანაფარდობის დადგენა მნიშვნელოვანი მახასიათებელია, პირველ რიგში, განსხვავებულსქესიანთა, ანუ

მნიშვნელოვან პოპულაციურ მოვლენებს, როგორიცაა რეპროდუცირების ინტენსივობა, სიკვდილიანობის დონე, თაობათა ცვლის სიხშირე და ა. შ.

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 ჭრიჭინობელაში პრეიმაგინალური განვითარების პერიოდი მეტად ხანგრძლივია, ზრდასრული მწერები კი ცოცხლობენ არაუმეტეს ერთი სეზონისა. თანამედროვე ადამიანში ასაკობრივი კლასების თანაფარდობა დაახლოებით თანაბარია – თითოეულ მათგანზე მოსახლეობის 1/3 მოდის. უძველეს ადამიანს პოსტრეპროდუქტიული პერიოდი მეტად მოკლე ჰქონდა.

ცხოველთა პოპულაციები, როგორც წესი, რამდენიმე ასაკობრივი ჯგუფისაგან შედგებიან. მაგალითად, ზოგიერთი მემინდვრიის (Clethrionomys) დედლები წელიწადში სამჯერ მრავლდებიან. 2-3 თვის ორგანიზმებს უკვე აქვთ გამრავლების უნარი. ამიტომ, თუნდაც ერთი წლის მანძილზე, მემინდვრიის პოპულაციაში რამოდენიმე ასაკობრივი ჯგუფი ვითარდება (სურ. 16). ცხენ-ირემის პოპულაცია წლის ნებისმიერ დროს 10-11 ასაკობრივი ჯგუფისაგან შედგება, თუმცა გამრავლებას ეს ცხოველი 5 წლის ასაკიდან იწყებს.



სურ. 16. მემინდვრიის პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა; ტიმოფეევ-რესოვსკის (1973) მიხედვით: 0. გადაზამთრებული ცხოველები, I-IV – გადაზამთრებული დედლების თაობები, 2/I – პირველი თაობის მეორე ნამატი, 1/II – მეორე თაობის პირველი ნამატი

პოპულაციის ასაკობრივ სტრუქტურას მრავალი ფაქტორი განსაზღვრავს. ესენია ორგანიზმთა სიცოცხლის ხანგრძლივობა, სქესობრივი სიმწიფის პერიოდი, სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფის ნაყოფიერება და სიკვდილიანობა და ა. შ. ჩვეულებრივ, 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.

თუ პოპულაცია ფორმირების პროცესშია, მის უმრავლესობას, როგორც წესი, არაზრდასრული ორგანიზმები შეადგენენ. მაგრამ დროთა ვითარებაში ასაკობრივი სტრუქტურა სტაბილიზირდება, ასაკობრივი ჯგუფების თანაფარდობა მიიღებს სახეობისათვის დამახასიათებელ სახეს. ამის ნათელი დადასტურებაა შაშვის (Sturnus vulgaris) და ონდატრას (Ondatra zibethica) პოპულაციები ნიუ-იორკის და პრაღის შემოგარენში, რაზეც ზევით იყო საუბარი: ორივე შემთხვევაში პოპულაციებს დასაბამი მისცეს ერთეულმა წყვილებმა, მაგრამ წლების შემდეგ მამლების, დედლების და ასაკობრივი ჯგუფების პროცენტული შედგენილობა ამ სახეობებისათვის დამახასიათებელ ნორმას დაუბრუნდა.

სქესობრივ-ასაკობრივი სტრუქტურის საინტერესო სურათს ავლენენ ცხოველები, რომელთა პოპულაციები მკვეთრად განსხვავებულ გარემოში ცხოვრობენ. ამის თვალსაჩინო მაგალითია მარცვალსაცავებში მობინადრე აკაროიდები – მარცვლის მასობრივი მავნებლები, რომლებიც ამავე დროს, ფართოდ არიან გავრცელებული ბუნებრივ ბიოტოპებში. როგორც მე-16 ცხრილიდან ჩანს, ზრდასრული და არაზრდასრული ფორმების რაოდენობრივი თანაფარდობა პოპულაციებში შესამჩნევად განსხვავებულია. ეს, პირველ რიგში, ითქმის არაზრდასრულთა შესახებ, რომელთა წილი მარცვალსაცავის პირობებში თითქმის სამჯერ აღემატება ბუნებრივი პოპულაციის მაჩვენებელს.

ცხრილი 16

სქესთა და არაზრდასრული ფორმების თანაფარდობა (%)
Tyrophagus putrescentiae-ს ორ პოპულაციაში სამხრეთ კავკასიის პირობებში (გასაშუალოებული მაჩვენებლები)

ბიოტოპები მორფები	მარცვალი შენახვის პირობებში		ცხოველთა სოროები და ბუდეები (შირვანი)	
	min	max	min	max
დედლები	37	42	45	55
მამლები	23	27	34	41
არაზრდასრული ფორმები	33	38	11	14

საინტერესო დაკვირვებები ჩაატარეს რუსეთის მეცნიერებათა აკადემიის ეკოლოგიის ინსტიტუტში (ქ. ეკატერინბურგი) გასული საუკუნის 60-იან წლებში. ექსპერიმენტის ობიექტად წყლის მემინდვრია შეარჩიეს. ეს ცხოველი ჩვეულებრივ ბალახით და მცენარეთა მიწისქვეშა ნაწილებით იკვებება. გაზაფხულზე დაბადებულ ნამიერს ამის ნაცვლად მარცვალს, წყალს და ვიტამინებს აძლევდნენ. ასეთ დიეტას ცხოველები ვერ ეგუებოდნენ და რამდენიმე დღეში იღუპებოდნენ. სამაგიეროდ შემოდგომაზე დაბადებული მემინდვრიები ამ რაციონით ნორმალურად იზრდებოდნენ, ხოლო გადაზამთრების შემდეგ გამრავლებას იწყებდნენ. ამგვარად დადგინდა, რომ ერთი და იმავე სახეობისა და ასაკის მემინდვრიები, გაჩენილი ერთი და იმავე მშობლებისაგან, მაგრამ წლის სხვადასხვა დროს, განსხვავებული კვებითი სპეციალიზაციით ხასიათდებიან. შემდგომში ისიც გაირკვა, რომ

ერთი და იმავე პოპულაციის წევრები განსხვავებულად რეაგირებენ არა მხოლოდ საკვებზე, არამედ სხვა ეკოლოგიურ ფაქტორებზე. ანალოგიური დასკვნები ხერხემლიან ცხოველთა მრავალ სხვა სახეობაზეც გაკეთდა.

აჯამებს რა დიდძალ მასალას ცხოველთა პოპულაციების ასაკობრივი სტრუქტურის შესახებ, იაბლოკოვი (1989) ასკვნის: ცხოველთა სხვადასხვა გენერაციის წარმომადგენლები (სწრაფადმზარდი, დაბადებული გაზაფხულზე, ან ზაფხულის დასაწყისში, სწრაფად გამრავლებადი, გადაზამთრების უნარის მქონე და სხვ.) უზრუნველყოფენ პოპულაციების პოლიმორფიზმს ასაკობრივი შედგენილობის მიხედვით, რითაც ზედმიწევნით ამაღლებენ მათ მდგრადობას ეკოლოგიური ფაქტორების მერყეობის პირობებში.

3.3. ეკოლოგიური სტრუქტურა

პოპულაციის ეკოლოგიური სტრუქტურა გულისხმობს მის დანაწევრებას ჯგუფებად, რომლებიც განსხვავებულად რეაგირებენ გარემოს ბიოტურ და აბიოტურ ფაქტორებზე. მონაცემები ცხადყოფენ, რომ ცხოველთა დედლების და მამლების კვებითი თავისებურებები ხშირად განსხვავებულია, სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფის წარმომადგენლები განსხვავებულ მკვებავ მცენარეებზე სახლობენ, ხოლო სხვადასხვა ასაკობრივ-სქესობრივი ჯგუფების წევრები განსხვავებულად იქცევიან მტაცებლებთან თუ მსხვერპლთან ურთიერთობაში. როგორც იაბლოკოვი (1989) აღნიშნავს, „ეკოლოგიური კომპონენტი ყოველთვის სახეზეა, როდესაც პოპულაციას განვიხილავთ ასაკობრივი, სქესობრივი, სივრცობრივი თუ სხვა სტრუქტურის თვალსაზრისით".

პოპულაციის ეკოლოგიური არაერთგვაროვნების ერთ-ერთი მაჩვენებელია ორგანიზმთა დამოკიდებულება კონკრეტულ ადგილსამყოფელთან. ასე, ზღვის მოლუსკის Littorina obtuseta-ს ერთსა და იმავე პოპულაციაში ვხვდებით სხვადასხვა შეფერილობის მორფებს, რომლებიც განსხვავებულ სუბსტრატთან არიან დაკავშირებული: ბაცი ფერის ხრეშზე და კლდეებზე ყვითელი ფორმა ბინადრობს, მუქ ხრეშზე – მუქი წენგოსფერი ან ზოლიანი.

შიგაპოპულაციური 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.

ხმელეთის ლოკოკინა Capaea nemoralis – ერთ-ერთი კარგად შესწავლილი სახეობაა პოპულაციურ-გენეტიკური თვალსაზრისით. ამ სახეობის წარმომადგენლებს მკაფიოდ გამოხატული პოლიმორფიზმი ახასიათებთ, რომელიც ვლინდება ნიჟარის შეფერილობაში (ყვითელი, ყავისფერი, ვარდისფერი), ნიჟარის ზოლიანობაში (1-7 გასწვრივი ზოლი).

კეინმა და შეპარდმა (1950) დაადგინეს მკაცრი კორელაცია Capaea-ს მორფებსა და მათ ადგილსამყოფელებს 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 არ გამოიხატება. როგორც ირკვევა, სხვადასხვა შეფერილობის ცხოველები გარემო ფაქტორებს სხვადასხვაგვარად ეგუებიან. უზოლო ყვითელი ინდივიდები კარგად გრძნობენ თავს, როცა ტემპერატურა +20°-ია, მაშინ როდესაც 5-ზოლიანი ინდივიდებისათვის საკმარისია +17°; C. nemoralis-ის ყვითელი 3-ზოლიანი ინდივიდები ამჯობინებენ +20°C-ს, ხოლო წითელი 3-ზოლიანი ინდივიდები +14°-ს. ასევე განსხვავებულია ამ სახეობის მორფების აქტივობა სხვადასხვა ტემპერატურის, ტენიანობის და განათების დროს.

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.

მოგვყავს შიგაპოპულაციური ეკოლოგიური არაერთგვაროვნების კიდევ რამდენიმე მაგალითი: ჩვეულებრივ მექვიშიას 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 მექვიშიების რაოდენობრივი თანაფარდობა განსხვავებულია. მაგალითად, ჩელიაბინსკის 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 მოკლეკუდიანი. მათგან პირველნი უფრო მდგრადი არიან ზოგიერთი დაავადების (მაგალითად, ტულარემიის) მიმართ, თუმცა შედარებით ძნელად ეგუებიან კლიმატის უარყოფით ცვლილებებს.

ეკოლოგიური სტრუქტურის ერთ-ერთი მაჩვენებელია შიგაპოპულაციური გადახრები საკვების მიხედვით. მონაცემები ცხადყოფენ, რომ არ არსებობს ცხოველთა სახეობა, რომლის ასაკობრივი ჯგუფები არ განსხვავდებიან კვებითი თავისებურებებით. ამავე დროს „ტროფულ პოლიმორფიზმს“ ყოველთვის არ ახლავს სტრუქტურის სირთულე: პოლიფაგები მხოლოდ ზოგჯერ გამოირჩევიან რთული პოპულაციური სტრუქტურით; ზოგჯერ კი პირიქით, პოლიფაგია ხელს უწყობს პოპულაციის ერთგვაროვნებას.

შ ი გ ა პ ო პ უ ლ ა ც ი უ რ ი ე კ ო ლ ო გ ი უ რ ი ჯ გ უ ფ ე ბ ი. გასული საუკუნის 60-70-იან წლებში ბოტანიკოსებმა მცენარეთა შიგაპოპულაციური დაჯგუფების რთული სისტემა შემოგვთავაზეს. ესენია: ბიოტიპი, ეკოელემენტი, იზორეაგენტი, მორფობიოლოგიური ჯგუფი, პარცელა და სხვა. რუსი ბოტანიკოსის ზავადსკის (1968) განმარტებით, ე კ ო ე ლ ე მ ე ნ ტ ი პოპულაციის შედარებით მსხვილი ქვედანაყოფია, რომელსაც დამოუკიდებლად არსებობის უნარი გააჩნია. უმეტეს შემთხვევაში ეკოელემენტები ალოპატრიული ან ნახევრად სიმპატრიული ფორმებია; ისინი განსხვავდებიან ცხოვრების ნირით, გამრავლების ვადებით და სხვ.

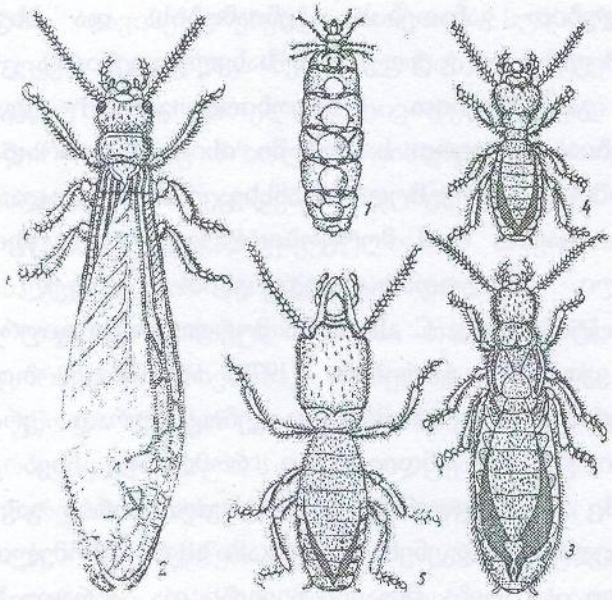
მორფოლოგიურად იდენტური ორგანიზმების დაჯგუფებები, რომლებიც ამავე დროს ერთმანეთისგან განსხვავდებიან ზოგიერთი ბიოლოგიური მაჩვენებლით – განვითარების რიტმით, მოთხოვნილებით განათების, ტენიანობისა და სხვა ფაქტორების მიმართ, მ ო რ ფ ო ბ ი ო ლ ო გ ი უ რ ი ჯ გ უ ფ ე ბ ი ს სახელწოდებითაა ცნობილი (ზავადსკი, 1968). ეკოელემენტებისაგან განსხვავებით მორფობიოლოგიური ჯგუფები, როგორც წესი, სიმპათრიული ფორმებია. ზოგიერთ სახეობაში ისინი მკვეთრად არიან გამიჯნული მორფოლოგიურად, სხვებში – გარეგნული განსხვავება სუსტადაა გამოხატული. ზოგჯერ განსხვავება იმდენად აშკარაა, რომ მორფობიოლოგიური ჯგუფი დამოუკიდებელ სახეობასთანაა გაიგივებული. მაგალითად, შედარებით ადრეულ სარკვევებში აღწერილი Chaenopodium viride ფაქტობრივად C. album-ის მორფობიოლოგიური ჯგუფია.

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

ეკოლოგიურ-სივრცობრივი სტრუქტურის კარგი მაგალითია ტყის თაგვის გავრცელების თავისებურება შუა რუსეთის ტყე-ველში. შვარცის (1980) მონაცემებით, აქ ეს ცხოველი 3 მ ი კ რ ო პ ო პ უ ლ ა ც ი ი თ ა ა 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 აგროტექნიკური 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 ბინადარნი წარმოადგენენ დამოუკიდებელ პოპულაციებს, რადგან მათი რიცხოვნობა დიდადაა დამოკიდებული ნათესებისა და წყალსატევების ნაპირების დასახლებებზე. ამრიგად, ეს სამი დასახლება უნდა განვიხილოთ როგორც ერთი პოპულაციის სტრუქტურული ქვედანაყოფები, რომელთა არსებობა ერთმანეთის გარეშე შეუძლებელია.

3.4. პოპულაციების ეთოლოგიური სტრუქტურა

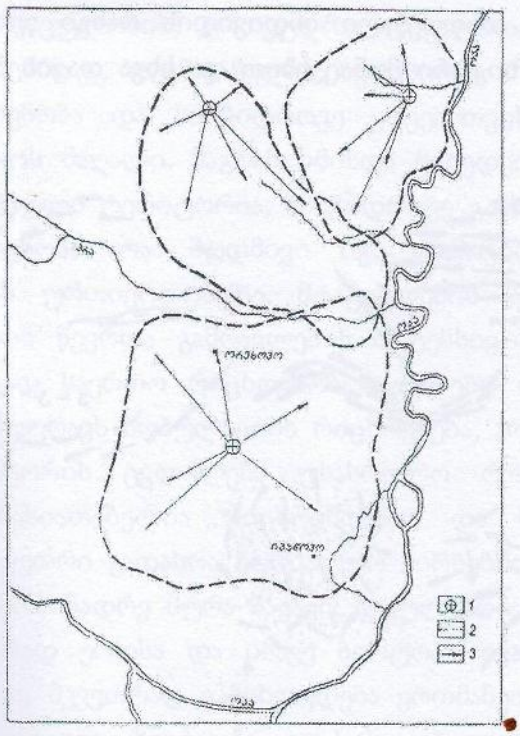
ე თ ო ლ ო გ ი ა – მეცნიერების დარგია ცხოველთა ქცევის თავისებურებების შესახებ. იმისდა მიხედვით, მარტოულად თუ ჯგუფურად ცხოვრობენ ცხოველები, მათი ქცევა განსხვავებულია. რაც შეეხება თანაარსებობის ფორმებს, ისინი ძალზე რთულია და მრავალფეროვანი. ეთოლოგიური სტრუქტურის მკაფიო გამოხატულებაა კასტების არსებობა საზოგადოებრივ მწერებში (ფუტკრები, ტერმიტები, ჭიანჭველები, სურ. 17). 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. 17. ტერმიტების პოლიმორფიზმი; შმალგაუზენის (1969) მიხედვით: 1 - კვერცხმდები დედალი, 2-3 – სქესობრივი ფორმები, 4-5 – მუშები.

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. 18).

კოლონიები მობინადრე ცხოველთა ჯგუფური დასახლებებია. ისინი შესაძლოა არსებობდნენ ხანგრძლივად, ან იქმნებოდნენ ცხოველთა გამრავლების პერიოდში, როგორც ამას ადგილი აქვს, მაგალითად, ჭილყვავების, თოლიების და სხვათა შემთხვევაში. ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების მიხედვით, ცხოველთა კოლონიები ნაირგვარია. მაგალითად, ზღვის რკოები ქმნიან პრიმიტიულ დაჯგუფებებს, რომლის წევრები სქესობრივი მომწიფების პერიოდში ერთმანეთზე მასტიმულირებელ ზეგავლენას ახდენენ. უმაღლეს ცხოველებში კოლონიის წევრთა ფუნქციები ერთობლივად ხორციელდება, რაც ამაღლებს ცხოველთა გადარჩენის შესაძლებლობას.



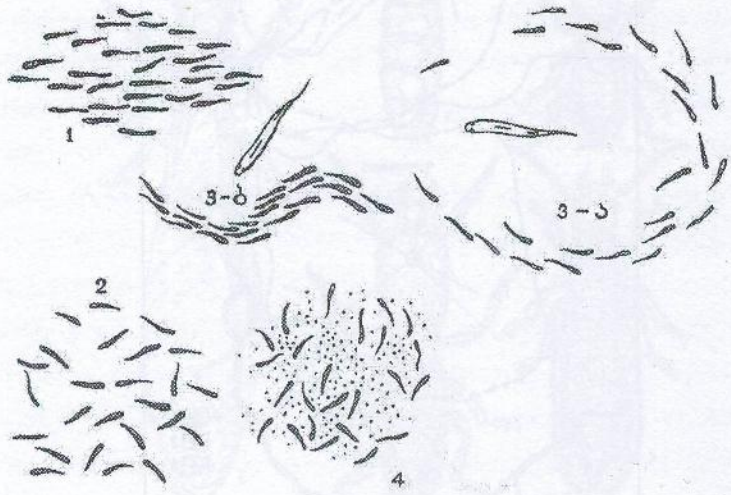
სურ. 18. მგლის საბუდარების სანადირო ნაკვეთები ოკის ნაკრძალის ტერიტორიაზე; კოზლოვის (1952) მიხედვით: 1 – საბუდარის ადგილი, 2 – სანადირო ნაკვეთის საზღვრები, 3 – სანადირო მარშრუტები

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; მორე 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. 19).

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. ლიდერისაგან განსხვავებით, წინამძღოლი აქტიურად ხელმძღვანელობს ჯოგს, რისთვისაც მიმართავს სპეციფიკურ სიგნალებს,

მუქარას, თავდასხმასაც კი. თითოეული ინდივიდის რანგი ჯოგში განისაზღვრება მისი ასაკით, გამოცდილებით, ფიზიკური მონაცემებით და სხვა თავისებურებებით.



სურ. 19. გუნდის სტრუქტურის ძირითადი ტიპები პელაგიურ თევზებში; რადაკოვის (1972) მიხედვით: 1 - გადაადგილებისას, 2 - დაზვერვისას, 3(ა,ბ) – თავდაცვისას, 4 - პლანქტონით კვებისას

ამგვარად, სტრუქტურირებულობა, როგორც პოლიმორფიზმის გამოვლენა, უნდა შევაფასოთ, როგორც შეგუებითი თვისება; იგი მნიშვნელოვნად ზრდის პოპულაციის სასიცოცხლო შესაძლებლობებს და ხელს უწყობს სახეობის არსებობას ცვალებად პირობებში. რაც უფრო მეტადაა გამოხატული პოლიმორფიზმი, მით ფართოა პოპულაციის ეკოლოგიური პლასტიკურობა, მით უფრო ეგუება იგი გარემოს ციკლურ და უეცარ ცვლილებებს.

როგორც იაბლოკოვი ასკვნის, არ არსებობს ცხოველთა სახეობა, სადაც ობიექტური მეთოდების გამოყენებით არ შეიძლება პოლიმორფიზმის ნებისმიერი სახის (მათ შორის უმცირესი ქოროლოგიური დაჯგუფებების) გამოვლენა, რაც ამყარებს ჩვენს წარმოდგენას ნებისმიერი სახეობრივი პოპულაციის რთული სტრუქტურის შესახებ.

თავი 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. პ ო პ უ ლ ა ც ი ი ს რ ი ც ხ ო ვ ნ ო ბ ა – ესაა ინდივიდების საერთო რაოდენობა მოცემულ ტერიტორიაზე.

რიცხოვნობა უფრო კონკრეტულ ხასიათს ღებულობს, როდესაც იგი სივრცის ერთეულშია გამოხატული. ასეთ შემთხვევაში შეგვიძლია ვიმსჯელოთ პ ო პ უ ლ ა ც ი ი ს ს ი მ ჭ ი დ რ ო ვ ი ს შესახებ. სიმჭიდროვეს გამოხატავენ ორგანიზმთა რაოდენობით (ან

ბიომასით) ფართის (ან მოცულობის) ერთეულზე (მაგალითად, 200 ხე 1 ჰა-ზე, 1 გრ. წყალმცენარე 1 $მ^2$ 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 რიცხოვნება, 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.

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 რიცხოვნობის განსხვავება კარგად იყო ნაჩვენები მუსხელიშვილის (1970, 1974) მიერ გრძელფეხა 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.

როგორი ერთგვაროვანიც არ უნდა იყოს პოპულაციის მიერ დაკავებული სივრცე, მისი შემადგენელი ინდივიდები აქ მაინც არათანაბრად არიან განაწილებული, სივრცის ნაწილი სახეობის მიერ თითქმის აუთვისებელი რჩება. ამის შესაბამისად, არჩევენ პოპულაციის საშუალო და ეკოლოგიურ (ანუ სპეციფიკურ) სიმჭიდროვეს. საშუალო სიმჭიდროვე დგინდება ინდივიდთა საერთო რაოდენობიდან პოპულაციის მთელი არეალის ფარგლებში, ეკოლოგიური კი – ინდივიდთა რაოდენობიდან მაქსიმალურად ათვისებული სივრცის ფარგლებში. სპეციფიკური სიმჭიდროვე ბევრად აღემატება საშუალოს. ცნობილია, რომ მსოფლიო ოკეანეში პლანქტონის ქვედა ზღვარი 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 ბინადროზს. 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 17).

ცხრილი 17

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

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

ბოლო წლების ბიოცენოლოგიურმა გამოკვლევებმა გამოავლინეს ცხოველთა მასის, რიცხოვნობისა და ტროფიკული მაჩვენებლების 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.

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 ევრიფაგებიდან მყრალას ბიომასაა 0,008-0,4, რუხი დათვისა კი – 0,2-1 კგ/ჰა; ფიტოფაგებიდან I ჯგუფის წარმომადგენელთა შორის მექვიშიას ბიომასა მერყეობს 0,5-დან 4-მდე, ციყვისა – 1,5-დან 7-მდე, ხოლო II ჯგუფის წარმომადგენელთა შორის მემინდვრიის ბიომასაა 0,7-12, შველისა – 2-12კგ/ჰა. ამგვარად, თითოეულ ტროფიკულ ჯგუფში მსხვილი ცხოველები მცირე ზომის ცხოველებთან შედარებით უმრავლეს შემთხვევაში მაღალი ბიომასით ხასიათდებიან (ცხრილი 18).

ცხრილი 18

პუპუმწოვრების სხვადასხვა სახეობის სიმჭიდროვე ბიოცენოზებში ოდუმის (1975) მიხედვით, ცვლილებებით

კვების სპეციფიკა	სახეობები		ბიომასა, კგ/ჰა
ზოოფაგები	სტენოფაგები	დედოფალა	0,0008-0,006
		აფთარი	0,003-0,03
		პუმა	0,007-0,02
	ევრიფაგები	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

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 კიდეც აჭარბებს პირვანდელს. რიცხოვნობისა და ბიომასის ამგვარი ურთიერთობის საილუსტრაციოდ მოგვყავს რიკერისა ფორესტერის (1948) მონაცემები ნერკის პოპულაციის შესახებ, რომელიც ბრიტანეთის კოლუმბიის ერთ-ერთ შტატში ბინადრობს (ცხრილი 19). ეს თევზი მდინარეებში მრავლდება, ლიფსიტები აპრილში ტბებში მიგრირებენ, აქ აღწევენ სქესობრივ სიმწიფეს, შემდეგ კი კვლავ მდინარეებს უბრუნდებიან.

ცხრილი 19

ნერკის პოპულაციის რიცხოვნობისა და ბიომასის ურთიერთდამოკიდებულება; ოდუმის (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

ცხრილი 18

ძუძუმწოვრების სხვადასხვა სახეობის სიმჭიდროვე ბიოცენოზებში ოდუმის (1975) მიხედვით, ცვლილებებით

კვების სპეციფიკა	სახეობები		ბიომასა, კგ/ჰა
ზოოფაგები	სტენოფაგები	დედოფალა	0,0008-0,006
		აფთარი	0,003-0,03
		პუმა	0,007-0,02
	ევრიფაგები	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

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 კიდეც აჭარბებს პირვანდელს. რიცხოვნობისა და ბიომასის ამგვარი ურთიერთობის საილუსტრაციოდ მოგვყავს რიკერისა ფორესტერის (1948) მონაცემები ნერკის პოპულაციის შესახებ, რომელიც ბრიტანეთის კოლუმბიის ერთ-ერთ შტატში ბინადრობს (ცხრილი 19). ეს თევზი მდინარეებში მრავლდება, ლიფსიტები აპრილში ტბებში მიგრირებენ, აქ აღწევენ სქესობრივ სიმწიფეს, შემდეგ კი კვლავ მდინარეებს უბრუნდებიან.

ცხრილი 19

ნერკის პოპულაციის რიცხოვნობისა და ბიომასის ურთიერთდამოკიდებულება; ოდუმის (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.

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 საქმე გვაქვს მეტნაკლებად ღია ტერიტორიაზე მობინადრე შედარებით მცირერიცხოვან 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, რომელზედაც 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 (დარევსკი, 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 (შეღებვით, სალტით და ა. შ.) და შემდეგ ათავისუფლებენ. მას შემდეგ, რაც დანიშნული ცხოველები შეერევიან პოპულაციის ძირითად მასას, ცხოველებს ხელმეორედ იჭერენ და დანიშნული ინდივიდების რაოდენობის მიხედვით ადგენენ პოპულაციის რიცხოვნობას.

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

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

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

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

გ. შემთხვევითი ნაკვეთების მეთოდი

ეს მეთოდი გამოიყენება ნაკლებადმოძრავი 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 კმ^2-ზე (ლეჟავა, 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^2-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 ფუღუროში ბინადრობენ, ეს მეთოდი მიუღებელია.

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

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

თავი 5. ცხოველთა პოპულაციების თვითრეგულაცია

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

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

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

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

პოპულაციების თვითრეგულაცია მრავალი გზით ხორციელდება. აქედან მნიშვნელოვანია დაძაბულობის რეაქციასთან ანუ სტრესთან დაკავშირებული მოვლენები.

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

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

სტრესის ერთ-ერთი გამოვლენაა ცხოველთა უკიდურესი აგრესიულობა, რომელიც, ჩვეულებრივ, ჩხუბით მთავრდება. შედარებით ხშირად ეს მოვლენა მღრღნელებში აღინიშნება. ერთი მხრივ, ჩხუბი იწვევს სუსტი ინდივიდების დაღუპვას და პოპულაციის რიცხოვნობის შემცირებას, ხოლო, მეორე მხრივ, სტრეს-რეაქციის შემდგომ განვითარებას.

როდესაც საკვებთან ერთად თაგვებს აძლევდნენ ქლორპრომაზინს, რომელიც ხსნის აგრესიას, ჩხუბის შემთხვევები მკვეთრად მცირდებოდა.

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

მაღალი სიმჭიდროვის პერიოდში მღრღნელების გამრავლების ინტენსივობა (გამრავლებაში მონაწილე დედლების წილი), როგორც წესი, მცირდება. მაგალითად, ზაზუნების გამრავლებაში ჩვეულებრივ ყველა სქესმწიფე დედალი მონაწილეობს, მაგრამ როდესაც ცხოველთა სიმჭიდროვე იზრდება, გამრავლების ფუნქციას მხოლოდ 6-9-წლიანი დედლები ასრულებენ (შილოვი, 2003).

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

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

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

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

შემდგომმა გამოკვლევებმა ცხადყო, რომ მსხვილი და სწრაფად მზარდი თავკომბალები სპეციფიკური ქიმიური გამონაყოფის მეშვეობით აბრკოლებენ მცირე ზომის ცხოველთა განვითარებას, ხოლო ეს უკანასკნელები – პირიქით, თავისი გამონაყოფით აჩქარებენ მსხვილი თავკომბალების ზრდას. მეცნიერებმა დაასკვნეს, რომ გადაჭარბებული სიმჭიდროვისა და სივრცის უკმარისობის პირობებში, თავკომბალების მაქსიმალური გადარჩენა არაა ხელსაყრელი პოპულაციისათვის, რადგან ეს მნიშვნელოვნად დააქვეითებს მისი სიცოცხლისუნარიანობის საერთო დონეს. ამიტომ თავკომბალების დიდი ნაწილი იღუპება ზრდის შეჩერების გამო. სამაგიეროდ დანარჩენი ცხოველების ზრდა ინტენსიურად მიმდინარეობს და მათი სიცოცხლისუნარიანობა მაღალ დონეზე რჩება.

საინტერესოა ნიჩაბფეხას – ჩვეულებრივი მყვარის მონათესავე სახეობის თვითრეგულაციის მექანიზმი. ეს ცხოველი 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. ამ შემთხვევაში კანიბალიზმი სასარგებლოა სახეობისათვის. ეს ვლინდება მაშინ, როდესაც წყალსატევებში საკვები მცირეა და პოპულაცია დაღუპვის საშიშროების წინაშე დგება. ასეთ პირობებში მსხვილი ინდივიდები იწყებენ მცირე ინდივიდებით კვებას. როგორც წესი, შედეგი სახეობისათვის სასარგებლოა, რადგან გადარჩენილი ორგანიზმების ხარჯზე პოპულაცია იოლად აღადგენს ნორმალურ რიცხოვნობას.

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

თავი 6. პოპულაციების დინამიკა

პოპულაციის დინამიკა გულისხმობს მისი რიცხოვნობის ცვლილებას დროში. რაოდენობრივი ცვლილება ყოველთვის განაპირობებს თვისობრივს, რადგან იცვლება პოპულაციის ისეთი პარამეტრები, როგორიცაა სიმჭიდრვე, 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 ინდივიდია საათში.

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

6.1. პოპულაციის რიცხოვნობის განმსაზღვრელი ფაქტორები

პოპულაციის რიცხოვნობა და მისი 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 ქვირითს ყრის.

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

ამის საილუსტრაციოდ მოგვყავს ორი სახეობის მაქსიმალური და ეკოლოგიური შობადობის მაჩვენებლები. ერთ-ერთი მათგანი წარმოდგენილია ბუნებრივი პცვალებადობა 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 არნიშნავდა დარვინი (1952), „ყველა ორგანიზმი ბუნებრივად იმდენად სწრაფა მრავლდება, რომ მოსპობის ფაქტორი რომ არ მოქმედებდეს, ერთი წყვილი მოკლე დროში დაფარავდა მთელ დედამიწის ზურგს“. ასეთ შემთხვევაში პოპულაციის რიცხოვნობა დამოკიდებული იქნებოდა სახეობის ბ ი ო ტ უ რ პ ო ტ ე ნ ც ი ა ლ ზ ე, რომელიც შეესაბამება ერთი წყვილის (ან ერთი ინდივიდის) შთამომავლობის თეორიულ მაქსიმუმს მისი სიცოცხლის მანძილზე.

ცხოველთა სხვადასხვა სახეობის ნაყოფიერება სხვადასხვაგვარია. მაგალითად, ოპულაციით, მეორე კი ლაბორატორიულით (ცხრილი 20).

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

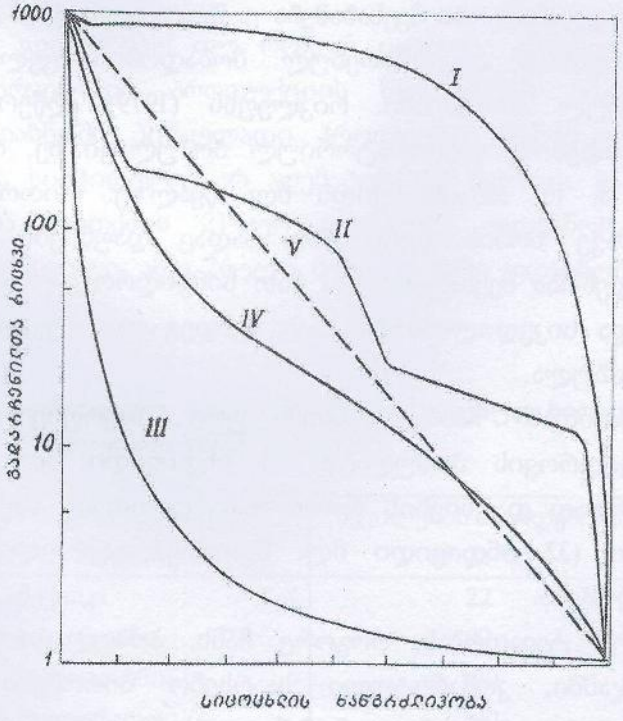
თუ ΔN_1-ით აღვნიშნავთ პოპულაციის ნამატს შობადობის შედეგად, ხოლო Δt-თი შესაბამის დროს, მაშინ დროის აღნიშნულ მონაკვეთში შობადობა:

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

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

ცხოველთა სახეობის შესაბამისად არჩევენ სიკვდილიანობის, ანუ გადარჩენის უნარის 4 ძირითად ტიპს, რომლის შესაბამისი მრუდეები ნაჩვენებია ნახევრადლოგარითმულ შკალაზე (სურ 20): I – ამოზნექილი მრუდი ახასიათებს ცხოველებს, რომელთა სიკვდილიანობის 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.



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

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, პოპულაციის რიცხოვნობას, შობადობასა და სიკვდილიანობასთან ერთად, განაპირობებენ მიგრაციები. პოპულაციის წევრთა განსახლება

(ემიგრაცია) და მისი შევსება სხვა პოპულაციების წევრებით (იმიგრაცია) – კანონზომიერი მოვლენებია; პირველი ხელს უწყობს სახეობის არეალის გაფართოვებას, მეორე კი – პოპულაციის მრავალფეროვნების ზრდას.

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.

6.2. რიცხოვნობის რეგულირება. გარემოს ტევადობა

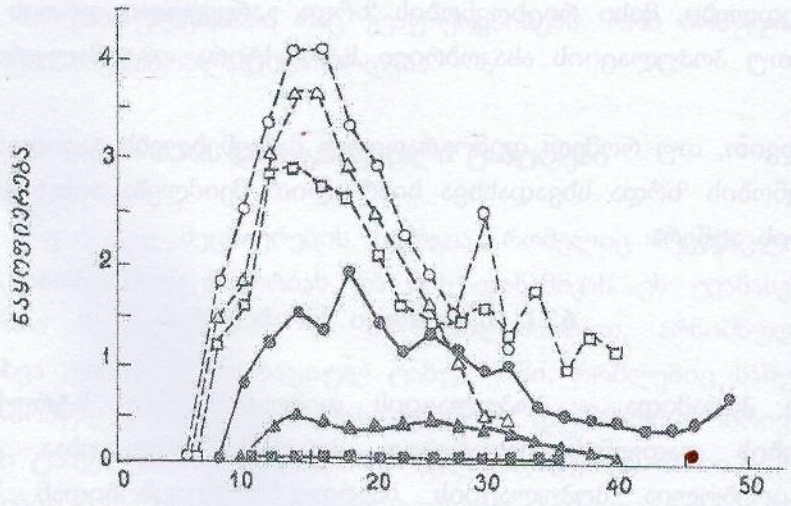
ზემოთ ჩამოთვლილი ფაქტორების ზეგავლენით პოპულაციების რიცხოვნობა მუდმივ ცვლილებას განიცდის. როგორც კი რიცხოვნობა გადააჭარბებს ზრვარს, თავს იჩენენ ჯგუფის ეფექტით განპირობებული მექანიზმები. ამის შედეგად შობადობა ქვეითდება, სიკვდილიანობა კი მატულობს, რაც საბოლოო ჯამში იწვევს პოპულაციის სიმჭიდროვის დაქვეითებას. 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. გ ა რ ე მ ო ს ტ ე ვ ა დ ო ბ ა ს.

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

როგორც 21-ე სურათიდან ჩანს, მაქსიმალური ნაყოფიერებით ხასიათდება მინიმალური საწყისი სიმჭიდროვის პოპულაცია (1 ინდივიდი 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 იღუპება.

დავუბრუნდეთ გარემოს ტევადობას. როგორც ჩანს, პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე, 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 სიმჭიდროვე ოპტიმალურ დონეზე. თუ სიმჭიდროვე გადააჭარბებს გარემოს ტევადობის ზღვარს, მასი რესურსების ხარჯვა აღემატება აღწარმოებას, ეს კი საბოლოოდ პოპულაციის დაკნინებას გამოიწვევს. პოპულაციის სიმჭიდროვე ნორმის ფარგლებში დარჩება, თუ რესურსების ხარჯვამ არ

გადააჭარბა აღდგენას. აქედან გამომდინარე პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე დამოკიდებულია ბიოცენოზის სპეციფიკაზე – რაც უფრო მაღალია ბიოცენოზის პროდუქტიულობა, მით მაღალია პოპულაციის სიმჭიდროვე და პირიქით. განსხვავებულ ბიოცენოზებში მობინადრე პოპულაციები განსხვავებული რიცხოვნობითა და სიმჭიდროვით ხასიათდებიან.



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

21-ე ცხრილი გვიჩვენებს, თუ როგორ იცვლება ფრინველთა სიმჭიდროვე ბიოცენოზებში, სადაც პირველადი პროდუქციის წარმოქმნის ინტენსივობა სხვადასხვაგვარია. როგორც ჩანს, უდაბნოში პირველადი პროდუქცია მინიმალურია (70 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).

ცხრილი 21

ფრინველთა სიმჭიდროვე განსხვავებულ ბიოცენოზებში; რიკლეფსის (1979) მიხედვით

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

6.3. 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 მეტისმეტად ახალგაზრდა დედლები, მისი რიცხოვნობის ზრდა გარკვეული დროის მანძილზე შეზღუდული იქნება. თუ პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტირა ოპტიმალურია, ზრდა სწრაფად მიმდინარეობს.

იმის მიხედვით, თუ რომელ დემოგრაფიულ მაჩვენებლებს გავითვალისწინებთ, პოპულაციის რიცხოვნობის ზრდა სხვადასხვა სისრულით შეიძლება აისახოს. ქვემოთ მოგვყავს რამდენიმე ხერხის აღწერა:

6.3.1. ასაკობრივი პირამიდები

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

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

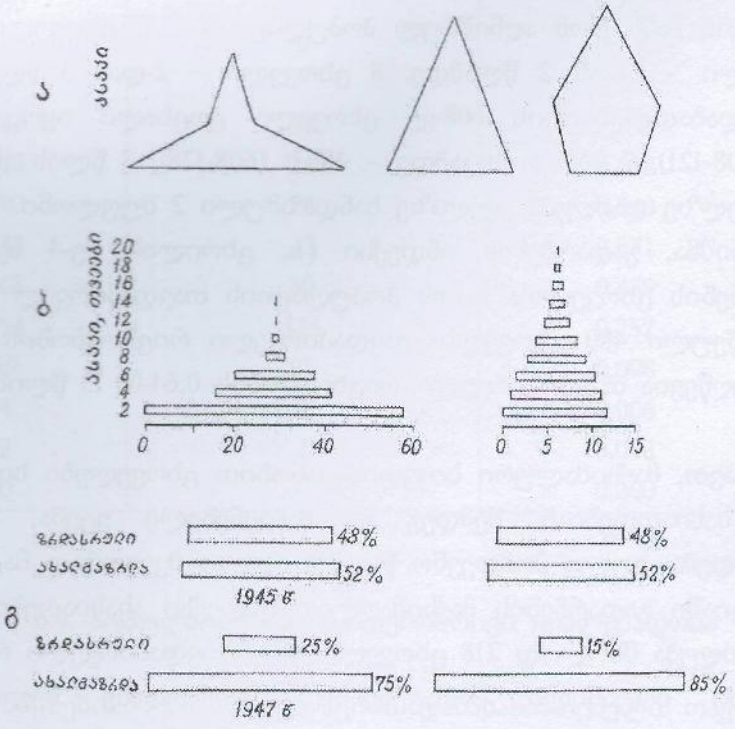
22-ე (ბ) სურათზე გამოხატულია საზოგადოებრივი მემინდვრიის ორი კონკრეტული პოპულაციის ასაკობრივი პირამიდები. მათგან პირველი გვიჩვენებს, რომ ახალგაზრდა ინდივიდების რიცხოვნობა პოპულაციაში ძალიან დიდია, ხანდაზმულებისა კი მცირე (მაგალითად, 2-თვიანი ცხოველების რაოდენობა შეადგენს 60%-ს, 4-თვიანი ცხოველებისა –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

ს, 4-თვიანი ცხოველებისა 10-11%-ს, 14-თვიანი ცხოველებისა 2-3%-ს და ა. შ.). ეს პირამიდა ცხადყოფს, რომ პოპულაციის რიცხოვნობა მკვეთრად არ შეიცვლება.

სურათი 22 (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 წელ ახალგაზრდების რაოდენობა 3–5,5-ჯერ ჭარბობდა ზრდასრულებისას, რაც გვაფიქრებინებს, რომ პოპულაციების რიცხოვნობა შემდგომ წლებში საგრძნობლად გაიზრდება.

6.3.2. დემოგრაფიული ცხრილები

დ ე მ ო გ რ ა ფ ი ა – მეცნიერების დარგია, რომელიც შეისწავლის მოსახლეობის სქესობრივ და ასაკობრივ შედგენილობას და მის დინამიკას. ეს უკანასკნელი დგინდება პოპულაციის წევრთა ნაყოფიერებით და სიკვდილიანობით. არნიშნული პარამეტრები ასახულია სხვადასხვა ტიპის დემოგრაფიულ ცხრილებში, რომლებიც საშუალებას გვაძლევენ ვიმსჯელოთ პოპულაციის გადარჩენის უნარზე და რაოდენობრივ ცვლილებებზე. ბიოლოგიაში ასეთი ცხრილები პირველად 1921 წელს შეადგინეს. მათი ავტორებია პარკერი და პირლი, რომლებიც დროზოფლას ლაბორატორიულ პოპულაციებს იკვლევდნენ. ორმოციანი წლების ბოლოს დივიმ განაზოგადა მრავალრიცხოვანი მონაცემი და დემოგრაფიული ცხრილების საშუალებით დაადგინა ცხოველთა სხვადასხვა ჯგუფის პოპულაციათა ზრდის სიჩქარე.



სურ. 22. ასაკობრივი პირამიდები; ოდუმის (1975) მიხედვით

როგორი დახვეწილიც არ უნდა იყოს კვლევის მეთოდები, მთელი პოპულაციის შესწავლა დემოგრაფიული მაჩვენებლების მიხედვით შეუძლებელია. ამიტომ ეკოლოგები

იკვლევენ პოპულაციის ნაწილს, რომელიც მეტნაკლებად ასახავს საერთო თავისებურებებს. ჩვეულებრივ, ასეთად მიღებულია ე. წ. კოჰორტა, ანუ დროის გარკვეულ მონაკვეთში (მაგალითად, ერთი წლის მანძილზე) დაბადებულ ორგანიზმთა ჯგუფი, რომლის რიცხოვნობა, სიკვდილიანობის შედეგად, თანდათან კლებულობს.

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

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 აგო პოპულაციის გადარჩენის ტაბულა.

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

$$l_x = \frac{N_x}{N_o}, \text{ სადაც}$$

N_x – x - ასაკამდე მიღწეულ ორგანიზმთა რიცხვია,

N_o - კოჰორტის თავდაპირველი რიცხოვნობა.

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

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

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%.

22-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:

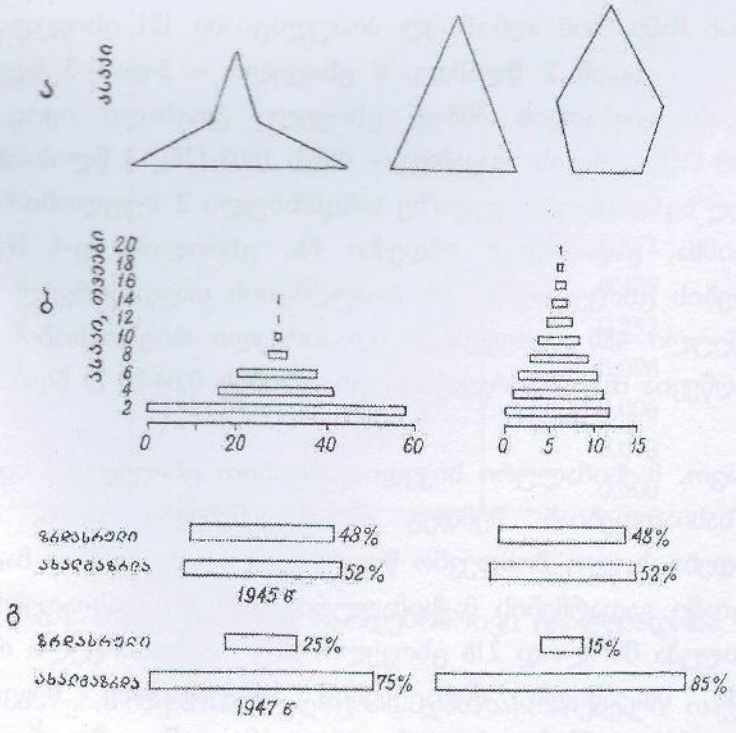
$$p_x = \frac{N_x}{N_{x-1}},$$

ს, 4-თვიანი ცხოველებისა 10-11%-ს, 14-თვიანი ცხოველებისა 2-3%-ს და ა. შ.). ეს პირამიდა ცხადყოფს, რომ პოპულაციის რიცხოვნობა მკვეთრად არ შეიცვლება.

სურათი 22 (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 წელ ახალგაზრდების რაოდენობა 3–5,5-ჯერ ჭარბობდა ზრდასრულებისას, რაც გვაფიქრებინებს, რომ პოპულაციების რიცხოვნობა შემდგომ წლებში საგრძნობლად გაიზრდება.

6.3.2. დემოგრაფიული ტაბულები

დ ე მ ო გ რ ა ფ ი ა – მეცნიერების დარგია, რომელიც შეისწავლის მოსახლეობის სქესობრივ და ასაკობრივ შედგენილობას და მის დინამიკას. ეს უკანასკნელი დგინდება პოპულაციის წევრთა ნაყოფიერებით და სიკვდილიანობით. არნიშნული 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 დროზოფლას ლაბორატორიულ პოპულაციებს იკვლევდნენ. ორმოციანი წლების ბოლოს დივიმ განაზოგადა მრავალრიცხოვანი მონაცემი და დემოგრაფიული ტაბულების საშუალებით დაადგინა ცხოველთა სხვადასხვა ჯგუფის პოპულაციათა ზრდის სიჩქარე.



სურ. 22. ასაკობრივი პირამიდები; ოდუმის (1975) მიხედვით

როგორი დახვეწილიც არ უნდა იყოს კვლევის მეთოდები, მთელი პოპულაციის შესწავლა დემოგრაფიული მაჩვენებლების მიხედვით შეუძლებელია. ამიტომ ეკოლოგები

იკვლევენ პოპულაციის ნაწილს, რომელიც მეტნაკლებად ასახავს საერთო თავისებურებებს. ჩვეულებრივ, ასეთად მიღებულია ე. წ. კოჰორტა, ანუ დროის გარკვეულ მონაკვეთში (მაგალითად, ერთი წლის მანძილზე) დაბადებულ ორგანიზმთა ჯგუფი, რომლის რიცხოვნობა, სიკვდილიანობის შედეგად, თანდათან კლებულობს.

იმისდა მიხედვით, თუ როგორია საწყისი პარამეტრები, დემოგრაფიული ცხრილები სხვადასხვაგვარია და, შესაბამისად, განსხვავებულ ინფორმაციას შეიცავენ. შედარებით მარტივია ე. წ. გადარჩენის ცხრილები, რომელთა საშუალებით ადგენენ ცხოველთა გადარჩენის უნარს (l_x) ასაკობრივი კლასების მიხედვით. უფრო რთულ დემოგრაფიულ ცხრილებში, გადარჩენის ინდექსის გარდა, ანგარიშობენ მეორე მაჩვენებელსაც – ასაკობრივი კლასების ნაყოფიერებას (b_x).

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 ცხრილა.

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

$$l_x = \frac{N_x}{N_o},$$ სადაც

N_x – x - ასაკამდე მიღწეულ ორგანიზმთა რიცხვია,

N_o - კოჰორტის თავდაპირველი რიცხოვნობა.

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

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

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%.

22-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 აბსცისთა ღერძზე, ხოლო თითოეულ ასაკამდე მიღწეულ ცხოველთა წილს პოპულაციის თავდაპირველი რიცხოვნობიდან – ორდინატაზე, შეგვიძლია ავაგოთ მუფლონის პოპულაციის გადარჩენის მრუდი (სურ. 23).

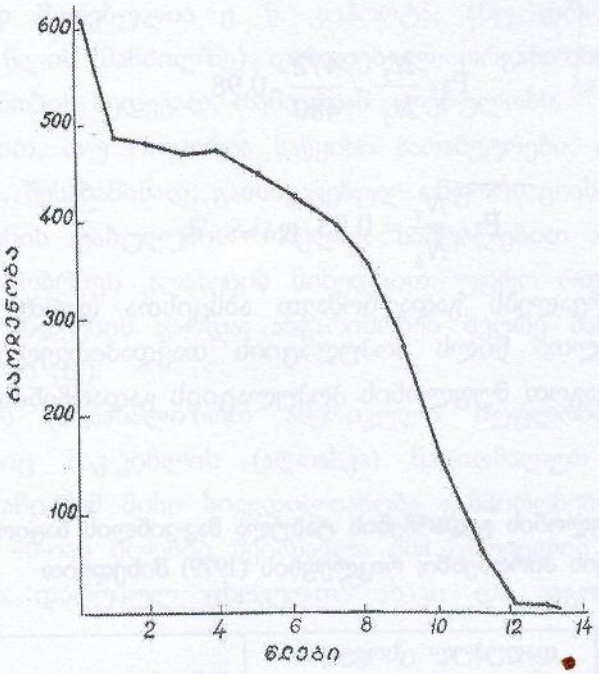
ცხრილი 22

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

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

6.4. პოპულაციების რაოდენობრივი 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 მცირდება პოპულაცია, არამედ ისიც, თუ რამდენად ხშირად და ინტენსიურად იცვლება იგი.



სურ. 23. მუფლონის გადარჩენის მრუდი

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 პროგრესიით. თუ ასეთ ზრდას გრაფიკულად გამოვხატავთ, მივიღებთ უსასრულობისაკენ მიმართულ მრუდს, რომელსაც ექსპონენციალურს უწოდებენ (სურ. 24).

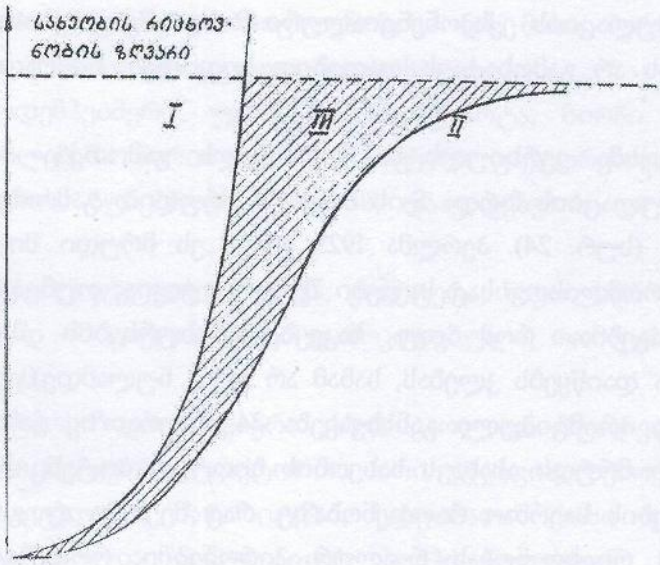
ჩავთვალოთ, რომ პოპულაცია ხასიათდება ექსპონენციალური ზრდით. მისი თავდაპირველი რიცხოვნობა აღვნიშნეთ N-ით, დრო t-თი. თუ სიმბოლო გამოხატავს ცვალებად ნიშანს, მას წინ ეწერება ბერძნული ასო Δt (დელტა). ასეთ შემთხვევაში ΔN გამოხატავს ორგანიზმთა რიცხოვნობის ცვლილებას, Δტ-განვლილ პერიოდს, ხოლო შეფარდება ΔN/Δt -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

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

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



სურ. 24. პოპულაციის ზრდის მრუდეები; დაჟოს (1975) მიხედვით:
I - ექსპონენციალური ზრდის მრუდი
II - ლოგისტური ზრდის მრუდი
III - გარემოს წინააღმდეგობა

1920 წელს კუნძულ ტასმანიაზე შეიყვანეს შინაური ცხვარი, რომლის რიცხოვნობა არ აღემატებოდა 200 ათასს. 1950 წლისათვის ცხვრის რაოდენობა 2 მილონს მიუახლოვდა. ჩვენ არ გაგვაჩნია მონაცემები იმის შესახებ, თუ როგორი იყო ცხვრის შობადობა და სიკვდილიანობა 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

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

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

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

1937 წელს აშშ ვაშინგტონის შტატის ერთ-ერთ კუნძულზე შეასახლეს 2 მამალი და 6 დედალი ხოხობი. 5 წლის შემდეგ ხოხბის რაოდენობამ 1325-ს მიაღწია. ამგვარად, ხოხბის 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.

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

ფრანგმა მათემატიკოსმა ვერხიულსტმა 1845 წელს გამოთქვა ჰიპოთეზა, რომლის თანახმად ადამიანის პოპულაციის ზრდა S-ის მაგვარი მრუდით გამოიხატება; ასეთ მრუდს მან ლოგისტური უწოდა (სურ. 24). 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 დაიწყებს კლებას, სანამ არ დავა ნულამდე).

ადვილად დასანახია პრინციპული განსხვავება 24-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 მეტ-ნაკლებად შეზღუდულია. ამ მრუდში ვლინდება, ერთი მხრივ, სახეობის მისწრაფება მაქსიმალური გამრავლებისაკენ (ანუ ბიოტური პოტენციალის განხორციელებისაკენ), მეორე მხრივ კი გარემოს ზემოქმედება; რაც უფრო იზრდება პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე, მით ძლიერდება გარემოს უკუმოქმედება, ბოლოს და ბოლოს დგება მომენტი, როდესაც პოპულაციის შემდგომი ზრდა უკვე შეუძლებელია.

24-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.

6.5. რაოდენობრივი მერყეობა ბუნებრივ პოპულაციებში

ზემოთ მოტანილი მონაცემები პოპულაციების დინამიკის შესახებ უპირატესად ლაბორატორიულ დაკვირვებებს, ან თეორიულ განზოგადოებებს 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, შევიმუშავოთ 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.

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 განსაზღვრავენ.

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.

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

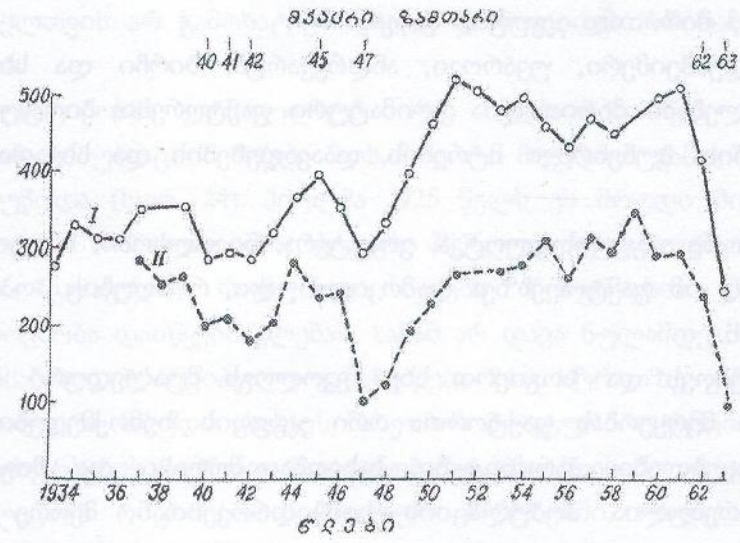
I – პოპულაციების დინამიკას არა აქვს ციკლური ხასიათი. იმისდა მიხედვით, თუ რომელი სისტემატიკური ჯგუფის წარმომადგენლებთან გვაქვს საქმე, დინამიკა სხვადასხვაგვარად ვლინდება. სახეობათა ნაწილი, გარემო პირობების ცვლილების მიუხედავად, შედარებით მდგრადია; დანარჩენი – გარემოს ნებისმიერ ცვლილებაზე რეაგირებს, ამიტომ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

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 ინსტინქტი. 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.

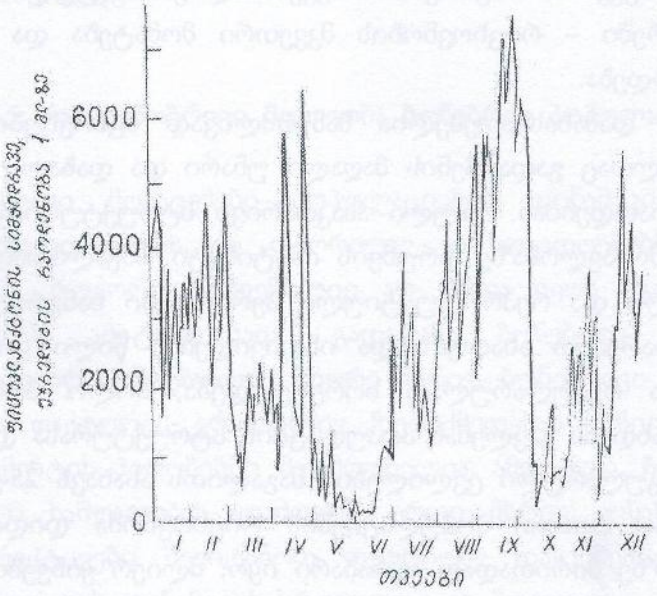
პოპულაციის არარეგულარული ცვლილების მაგალითს ასახავს 25-ე სურათი. როგორც ჩანს, რუხი ყანჩას (Ardea cinerea) პოპულაციების რიცხოვნობა დიდი ბრიტანეთის ორ პუნქტში წლების მანძილზე ძირითადად თანაბარი იყო; ძლიერ ყინვებიან წლებში (1940-47 და 1962-63) ადგილი ჰქონდა რიცხოვნობის დაცემას, თუმცა ყველა შემთხვევაში რიცხოვნობა 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 განიცდის.



სურ. 25. რუხი ყანჩას რიცხოვნობის ცვლილება დიდი ბრიტანეთის ორ პუნქტში; ლეკის (1966) მიხედვით.

დინამიკის იგივე ტიპი დამახასიათებელია ხანმოკლედ მცხოვრები, მაგრამ მაღალი რეპროდუქციის უნარის მქონე ორგანიზმებისათვის. მაგალითად, ერთუჯრედიანი წყალმცენარეების სიცოცხლის ხანგრძლივობა მხოლოდ რამდენიმე დღით განისაზღვრება, ამიტომ პოპულაციის განახლება სწრაფად ხორციელდება. გარემოს ნებისმიერ ცვლილების მიმართ ფიტოპლანქტონი მეტად მგრძნობიარეა, რის გამო მისი რიცხოვნობა დროის შედარებით მცირე მონაკვეთშიც კი მკვეთრ ფლუქტუაციას განიცდის (სურ 26).



სურ. 26. ფიტოპლანქტონის სიმჭიდროვის ცვლილება წყლის სინჯებში ერის ტბიდან 1962 წ; რიკლეფსის (1979) მიხედვით.

ხშირ შემთხვევაში, რაც უფრო მრავალრიცხოვანია პოპულაცია, მით უფრო მგრძნობიარეა იგი გარემოს უარყოფითი ცვლილებების მიმართ. თბილისის მიდამოებში ჩვეულებრივი ტრიტონის პოპულაციათა რიცხოვნობა რამდენჯერმე აღემატება მცირეაზიური

ტრიტონისას, მაგრამ 1983-84 წლებში ცივი ზამთრის უარყოფითი ზემოქმედება, პირველ რიგში, ჩვეულებრივი ტრიტონის პოპულაციებს დაეტყოთ (იხ. ცხრილი 23).

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 სავსებით 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.

ცხრილი 23

მცირეაზიური და ჩვეულებრივი ტრიტონების რიცხოვნობის ცვლილება 1983-85 წლებში; თარხნიშვილის (1988) მიხედვით

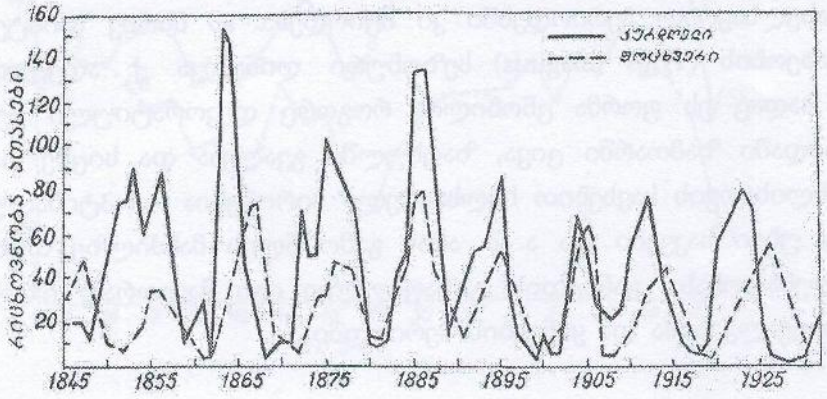
წლები	მცირეაზიური ტრიტონი		ჩვეულებრივი ტრიტონი	
	I წყალსატევი	II წყალსატევი	I წყალსატევი	II წყალსატევი
1983	105±23	100±36	333±50	462±120
1984	132±57	60±33	162±51	121±34
1985	65±14	71±17	168±34	167±25

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 რიცხოვნობის ცვლილება მისი ძირითადი მსხვერპლის – კურდღლის რიცხოვნობის ცვლილებას ემთხვევა (სურ. 27).

ეკოლოგებს შორის არაა ერთიანი აზრი ამ მოვლენის გამომწვევი 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, კურდრლის რიცხოვნობა კვლავ იწყებს მატებას და ციკლი განახლდება.

მტაცებლისა და მსხვერპლის ურთიერთობას ზოგი ავტორი არ მიიჩნევს მათი ციკლური რიცხოვნობის ერთადერთ მიზეზად. საქმე ისაა, რომ კურდღლის რეპროდუქციის პოტენციალი 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 კიდეც

უსწრებს კურდღლისას, ნაცვლად იმისა, რომ ჩამორჩებოდეს მას. დაბოლოს, აღსანიშნავია ისიც, რომ ზოგიერთ კუნძულზე, სადაც ფოცხვერი არ არის, კურდღლის რიცხოვნობის დინამიკა ისეთივეა, როგორიც მატერიკზე.



სურ. 27. კურდღლისა და ფოცხვერის პოპულაციების რიცხოვნობის მერყეობა კანადაში; მაკ-ლულიჩის (1937) მიხედვით

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 თაგვისნაირთათვის. ჩრდილოეთ ამერიკისა და ევრაზიის ტუნდრაში 3-4 წელიწადში ერთხელ ადგილი აქვს ლემინგების (გვარები Lemus და Dicrostonyx) რიცხოვნობის კატასტროფულ ზრდას. ეს განაპირობებს ჩრდილოეთის მელას (Alopex lagopus) და პოლარული ბუს (Nyctea candiaca) 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/კმ2) ცილების რაოდენობა მცენარეებში შეადგენდა 22%-ს; მომდევნო წლებში ეს მაჩვენებელი შემდეგნაირად იცვლებოდა: 1961 წელს (2,5 ინდ/კმ^2) – 14%, 1962 წელს (10 ინდ/კმ^2) – 17%, 1963 წელს (50 ინდ/კმ^2) – 15% და ა.შ.

ცხადია, ბუნებრივ პოპულაციათა რიცხოვნობის მერყეობა მხოლოდ აღწერილით არ შემოიფარგლება. სახეობის სპეციფიკის შესაბამისად დინამიკა შესაძლოა სხვადასხვაგვარად განხორციელდეს. როგორც არაერთხელ აღინიშნა, ნებისმიერი სახეობრივი პოპულაცია რიგი მახასიათებლების მიხედვით განსხვავდება დანარჩენისაგან. ეს დინამიკასაც შეეხება, რომელიც გეოგრაფიული ფაქტორების შესაბამისად, სპეციფიკურად იჩენს თავს. დინამიკის თვალსაზრისით პოპულაციათაშორისი განსხვავებები ისეთ თვისებებში ვლინდება, 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 (თანასაზოგადოება)

ბუნებაში არსებული ცოცხალი ორგანიზმები მჭიდროდ არიან ერთმანეთთან დაკავშირებულნი და ქმნიან ბიოტურ თანასაზოგადოებებს ანუ ბიოცენოზებს (ბერძნ. ბიოს – სიცოცხლე და კოინოს – 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. არჩევენ 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 კომპოზიციური ერთიანობა, რაც უზრუნველყოფს გარკვეული სახეობების თანაარსებობას.

ბიოცენოზი შედგება ფიტოცენოზის, ზოოცენოზისა და მიკრობოცენოზისაგან. ყველაზე უფრო სტაბილურ ცენოზს ფიტოცენოზი წარმოადგენს, ამიტომ 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 ენერგიის ცვლის თავისებურებებით.

1.1. ბიოცენოზების ფუნქციური სტრუქტურა

როგორც უკვე იყო აღნიშნული, ცენოზის ძირითადი კომპონენტია მცენარეულობა. მისი ფუნქცია ბუნებაში ძალიან დიდია, რადგან მხოლოდ ის წარმოადგენს ბიოსფეროში

პირველადი ორგანული მასის წარმომქმნელს და ენერგიისა 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, საპროფაგებს და ა.შ. ცხოველები მწვანე მცენარეებთან ან მათ მკვდარ ნაწილებთან ურთიერთობაში წარმოქმნიან რთულ კონსორტულ სისტემებს, ანუ ცენოზის სტრუქტურულ ერთეულებს, რომელშიც ავტოტროფები გაერთიანებული არიან ჰეტეროტროფებთან. ეს ჯგუფები ცენოზში სხვადასხვა მიზანს ემსახურებიან, ისინი ახორციელებენ ნივთიერებებისა და ენერგიის 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 უნარი განახორციელონ ისეთი ქიმიური რეაქციები, რომლებიც სრულიად მიუწვდომელია უმაღლესი მცენარეებისა და ცხოველებისათვის, მაგალითად: ატმოსფეროს თავისუფალი აზოტის ფიქსაცია, ორგანული მასალის მინერალიზაცია, დედამიწის ქერქის მინერალების დაშლა და სინთეზი. ბევრი მიკროორგანიზმი მრავალფუნქციურია. მაგრამ 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 ჰორიზონტი როგორც ფიზიკურ-ქიმიური და ბიოლოგიური თვისებებით, ისე მისი თანასაზოგადოების 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.

1.2. ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების 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:

1.2.1. სიმბიოზი

როგორც ადრე ითქვა, ბიოცენოზში ორგანიზმთა შორის ურთიერთდამოკიდებულების ერთ-ერთი ფორმაა სიმბიოზი, რაც ორივე პარტნიორისათვის სასარგებლო ურთიერთობას გულისხმობს; თუმცა ზოგიერთი მკვლევარის აზრით, სიმბიოზში პარაზიტიზმი და კომენსალიზმიც იგულისხმება (იხ. ქვემოთ). ამ შეხედულების მიმდევრები იმას ეყრდნობიან, რომ სიტყვა სიმბიოზი პირდაპირი მნიშვნელობით „ერთად ცხოვრებას“ ნიშნავს.

ავტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების სიმბიოზური ურთიერთობის ერთ-ერთი თვალსაჩინო მაგალითია მიკროსიმბიოტროფია ანუ სოკოს და მცენარის ურთიერთობა, როდესაც მცენარე უფრო ეფექტურად იყენებს ნიადაგში არსებულ ფოსფორს და ზოგ ისეთ ნივთიერებებს, როგორიცაა ცინკი, კალიუმი, სტრონციუმი. გარდა ამისა, მიკორიზული სოკოები მცენარეს ამარაგებენ ზრდის მასტიმულირებელი ნივთიერებებით და ვიტამინებით. რაც შეეხება მიკორიზის წარმომქმნელ სოკოებს, ისინი მცენარისაგან ითვისებენ ცელულოზას და ლიგნინს. აღსანიშნავია აგრეთვე სიმბიოზური კავშირი ბაქტერიებსა და მცენარეებს შორის. მაგალითად, კოჟრის 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 კოჟრის ბაქტერიები, მაგრამ მათი აზოტმაფიქსირებელი ფუნქცია ჯერჯერობით არაა გარკვეული.

1.2.2. კომენსალიზმი

კომენსალიზმი პოპულაციების ან ცალკეული ინდივიდების ურთიერთდამოკი-დებულების ისეთი ფორმაა, როდესაც ერთი პარტნიორისათვის 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, ღრუბელების თუ სხვა უხერხემლოთა სხეულში თავშესაფარს პოვებენ უცხო ორგანიზმები, რომელთაც ამ ცხოველებისათვის არც სარგებლობა მოაქვთ და არც ზიანი. ხამანწკას 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.

1.2.3. 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.

არჩევენ 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 საეობათა 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. ენერგიის 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 ერთ-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 არცთუ ისე გაბატონებული მდგომარეობა უკავია, ეს იმას ნიშნავს, რომ ამ სახეობას კონკურენციის კარგი უნარი აქვს, რაც განსაზღვრავს მის არსებობას თანასაზოგადოებაში (ფიტოცენოზში). ამავე დროს იგივე სახეობა ნაკლები კონკურენციის უნარის მქონეა იმ სახეობასთან შედარებით, რომელიც უფრო გაბატონებულია ფიტოცენოზში. ე.ი. არსებობს სახეობის შედარებით კონკურენციის-უნარიანობა, რაც ინდივიდების ასაკთან, გარემო პირობებთან და მასთან ერთად მოზარდ სახეობებთან კავშირში იცვლება.

სახეობათა კონკურენციის უნარი განისაზღვრება მათი ეკოლოგიური და ბიო-ლოგიური თავისებურებებით და აგრეთვე მცენარეთა კონსორტებთან ურთიერთდა-მოკიდებულებით, დადებითად მოქმედი კონსორტების (მაგ., სიმბიონტები) 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 თოვლის 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

თიერებებს მცენარეები გამოყოფენ როგორც სიცოცხლის პერიოდში, ისე სიკვდილის შემდეგ, გახრწნის სტადიაში მყოფი ორგანოებიდან.

ბოტანიკოსები თვლიან, რომ ალელოპათია არ უნდა განიხილებოდეს ურთიერთობის ისეთ ფორმად, როდესაც ერთი მცენარე უშუალო ზეგავლენას ახდენს მეორეზე. ავტოტროფების და საპროტროფების (მათ შორის 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 ერთნი (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 კონსორტებს 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 მიკროორგანიზმები. 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.

1.3. კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპი

ცნობილია, რომ ერთნაირი ცხოვრების ნირისა და მორფოლოგიის მქონე მონათესავე სახეობების წარმომადგენლები ერთსა და იმავე ადგილას არ ბინადრობენ. თუ ისინი მაინც ერთსა და იმავე ადგილზე ცხოვრობენ, მაშინ 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 გაუზემ. ამიტომ მას ხშირად გაუზეს პრინციპს უწოდებენ. გაუზეს 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 . აურელია 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.

1.3.1. კონკურენტი სახეობების თანაარსებობის პირობები

კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპისა და არსებობისათვის ბრძოლის დარ-ვინისეული 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 რესურსებისათვის ერთსა და იმავე ადგილზე კონკურენცია აიცილონ. ასეთ პირობებში შესაძლებელია სხვადასხვა სახეობების თანაარსებობა განუსაზღვრელი დროის განმავლობაში, რაც ისევ ინფუზორიებზე ლაბორატორიული ცდებით გამოავლინა გაუზემ. თუ P. caudatum და P. bursaria სივრცეში ისე ნაწილდებოდნენ, რომ საკვებს განცალ-

კევებულად იღებდნენ, ამით კონკურენციას არიდებდნენ თავს და ერთსა და იმავე კულტურაში განუსაზღვრელი დროის განმავლობაში თანაარსებობდნენ.

1.3.2. 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 ნიშა, 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, ევოლუციის შედეგად არ წარმოიქმნება უნივერსალური, ყოველგვარ პირობებში მაქსიმალურად კონკურენტუნარიანი სახეობა, არამედ ხდება სახეობათა სპეციალიზაცია მკაცრად განსაზღვრული პირობების მიმართ. ეს იმის შედეგია, რომ სახეობათა ფილოგენეზი მიმდინარეობს არა დამოუკიდებლად, არამედ ერთმანეთთან მჭიდრო კავშირში. სხვადასხვა სახეობათა თანასაზოგადოებების ევოლუცია მაღალი რანგის ბიოლოგიურ სისტემებს აყალიბებს, რომელთაც ეკოსისტემებს უწოდებენ.

1.4. 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, საქმე გვაქვს ფიტოფაგიასთან, ანუ მცენარით კვებასთან. იმ შემთხვევაში თუ ერთ-ერთი პოპულაცია ისეთ ორგანულ ნივთიერებას ქმნის,

რომელიც მავნეა კონკურენციაში მყოფი ორგანიზმისათვის, მაშინ ასეთ ურთიერთობას ალელოპათიას ან ანტიბიოზს უწოდებენ.

ბუნებრივი გადარჩევა ხელს უწყობს პოპულაციებს შორის უარყოფითი ურთიერთობების თანდათანობით შესუსტებას ან საერთოდ წყვეტს მას, ვინაიდან ორგანიზმებს შორის ხანგრძლივმა ანტაგონისტურმა ურთიერთობამ შეიძლება ერთერთის ან ორივე პოპულაციის ამოწყვეტა გამოიწვიოს.

სრულიად ბუნებრივია, რომ მტაცებელი, პარაზიტი და ფიტოფაგი ორგანიზმები კლავენ ან დიდ ზიანს აყენებენ იმ ორგანიზმებს, რომლითაც ისინი იკვებებიან და რომელთა წინააღმდეგაც გამოყოფენ ტოქსიკურ ნივთიერებებს.

ამავე დროს აღსანიშნავია, რომ მტაცებლები, ისევე როგორც პარაზიტები, ხელს უწყობენ ფიტოფაგი მწერების პოპულაციის სიმჭიდროვის რეგულაციას ისე, რომ ეს მწერები არ სპობენ საკუთარი საკვების წყაროს და არ ანადგურებენ თავის ადგილსამყოფელოებს. უნდა აღინიშნოს, რომ ფიტოფაგი ცხოველების და მცენარეების ერთობლივი ევოლუცია იქამდე მივიდა, რომ ამ ორგანიზმებს შორის თითქმის მუტუალისტური ურთიერთობები დამყარდა.

ამერიკელი მკვლევარების მომაცემებით, 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 საეჭვოდ 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 ჰოლანდიური დაავადებითაა გამოწვეული. ამ ავადმყოფობას იწვევს სოკო, რომელიც ლაფანჭამიას გადააქვს ერთი ხიდან მეორეზე.

აღსანიშნავია, რომ მტაცებელი ცხოველების უმეტესობა, როგორიცაა 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 შემზღუდველი 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 ექსპლუატაციისაგან.

1.5. ბიოცენოზის სახეობრივი შემადგენლობა

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 არაჩვეულებრივი მრავალფეროვნების გამო მიკროორგანიზმების აღრიცხვა მეტად ძნელია, მაგრამ შესაძლებლობის შემთხვევაში აუცილებლად უნდა იქნეს გათვალისწინებული ცენოზებში ამ ორგანიზმთა მონაწილეობაც. გარდა სახეობრივი სტრუქტურის დადგენისა, ამგვარი გამოკვლევებისათვის მნიშვნელობა აქვს თანასაზოგადოებაში შემავალი სახეობების მორფოლოგიის, ეკოლოგიისა და ფიზიოლოგიის შესწავლას.

სხვადასხვა ცენოზები, მაგალითად არყნარი და მუხნარი, ერთმანეთისაგან, პირველ რიგში, განსხვავდებიან მათში შემავალი ორგანიზმების სისტემატიკური 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 შემადგენლბა ძლიერ მერყეობია. 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-ს 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 ევოლუციის 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 ანემოხორიას (ქარით გავრცელებას), ჰიდროხორიას (წყლით გავრცელებას), ზოოხორიას (ცხოველებით გავრცელებას), ანთროპოხორიას (ადამიანით გავრცელებას).

ცენოზების სახეობრივი შემადგენლობა ბევრად არის დამოკიდებული იმ წინააღმდეგობებზე, რომლებიც ხელს უშლიან სახეობათა გავრცელებას. პირველ რიგში უნდა აღინიშნოს ისეთი წინააღმდეგობები, როგორიცაა მთები, ზღვები და ოკეანეები, მაგრამ მცენარის ამა თუ იმ საზოგადოებაში 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, თავისი ცხოველმყოფელობის პროცესში ცვლის ეკოტოპის თვისებებს. ბიოცენოზის ყველა კომპონენტის ზემოქმედების შედეგად ეკოტოპი გარდაიქმნება ბიოტოპად. ამ მოვლენას რაბოტნოვი ბიოტოპურ გადარჩევას უწოდებს.

ეკოტოპურ გადარჩევას განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს ახლად ჩამოყალიბებულ ტერიტორიებზე ცენოზების ფორმირების საწყისი ეტაპებისათვის. ცნობილია, რომ მცენარის ყოველი სახეობა ეკოლოგიურად ინდივიდუალურია, რაც უპირატესად იმაში მჟღავნდება, რომ მას მხოლოდ განსაკუთრებულ ეკოლოგიურ პირობებში შეუძლია არსებობა. ყოველი სახეობა განსაკუთრებული ეკოლოგიური არეალითა და ეკოლოგიური 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 თანასაზოგადოებებიდან. ეკოტოპის ფლორისტული ტევადობა*** ყოველთვის მაღალია ცენოზის ფლორისტულ ტევადობაზე. ხშირად ამა თუ იმ ბიოცენოზში მცენარეთა ზოგიერთი სახეობის არსებობა განისაზღვრება მათზე ზოოკომპონენტის ზემოქმედებით (ზოოგენური გადარჩევა). უმეტეს შემთხვევაში ძნელი გასარჩევია, თუ რითაა განპირობებული სახეობის გავრცელების შეზღუდვა: ფიტოფაგებით და პარაზიტებით, თუ სხვა მცენარეებთან კონკურენციით. ამიტომ ამ გადარჩევას ცენობიოტური უწოდეს. ხშირად ცენოზში სახეობათა შემცირების მიზეზი ადამიანია. ასე, მაგალითად, მდელოების მცენარეთა თესლის მომწიფებამდე თიბვა იწვევს იმ სახეობების გაქრობას, რომლებიც თესლით მრავლდებიან.

ცნობილია, აგრეთვე, რომ ეკოტოპზე ადამიანის ზემოქმედება (ამოშრობა, რწყვა, მოკირიანება, სასუქების შეტანა) იწვევს ერთი სახეობების მოსპობას და სხვათა დასახლებას (ანთროპულ-ეკოტოპური გადარჩევა). მდელოს მცენარეულობის ფლორისტულ შედგენილობაზე დიდ გავლენას ახდენს საქონლის ძოვება. ასე, მაგალითად, საქართველოს მაღალმთიან საძოვრებზე ინტენსიური ძოვების შედეგად ცენოზებიდან თითქმის მთლიანად იდევნებიან ისეთი საკვები ბალახები, როგორიცაა 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,

---

* მცენარის ან სოკოს ნებისმიერი გასამრავლებელი საშუალებაა: სპორა, თესლი, ნაყოფი, კვირტი.

** ორგანიზმების ადგილსამყოფელი.

*** სახეობათა საშუალო რიცხვი ფართის ერთეულზე.

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 მცირერიცხოვნობით. 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 სარტყელში (2900-3600 მ ზ.დ.) მისი რიცხვი 80-90-ს არ აღემატება.

ცხადია, რომ სიმაღლის მატებით სახეობათა რაოდენობის ასეთი შემცირების მიზეზი ეკოლოგიური პირობების გაუარესებაა.

ცნობილია, რომ რაც უფრო ჰეტეროგენულია გარემო (სივრცისა და დროის მიხედვით), მით უფრო ადვილია ეკოლოგიურად განსხვავებული სახეობების ერთად დასახლება და ამით ბიოცენოზების სახეობრივი შემადგენლობის გამდიდრება. აღსანიშნავია, რომ მიწისმთხრელების ცენოზებზე ზემოქმედების შედეგად ბიოცენოზი ჰეტეროგენული 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.

1.6. ბიოცენოზის დინამიკა დროში

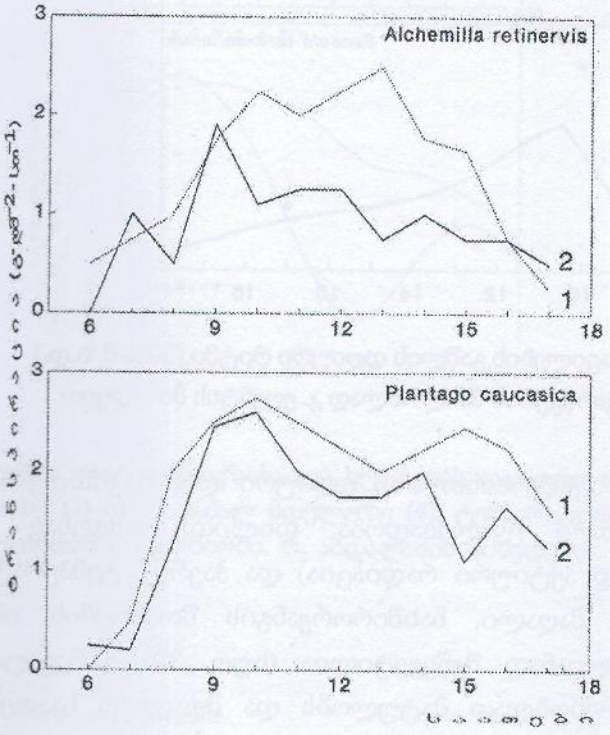
ბიოცენოზებისათვის დამახასიათებელია ცვალებადობა როგორც დღე-ღამის, ისე სეზონისა და წლების განმავლობაში.

1.6.1. ცენოზის დღეღამური დინამიკა

ცენოზის დღეღამური დინამიკა ბევრად არის დამოკიდებული სინათლის ინ-ტენსივობაზე, ტემპერატურაზე, ჰაერის ტენიანობაზე, ქარის მიმართულებასა და მის სისწრაფეზე. დღე-ღამის განმავლომაში, პირველ რიგში, მკვეთრად იცვლება ცენოზის ძირითადი კომპონენტების – ცხოველებისა და მცენარეების სასიცოცხლო ფუნქციები. ასე, მაგალითად, მცენარეებში იცვლება ფოტოსინთეზი, ტრანსპირაცია, ბაგეების გახსნის ხარისხი, მინერალური კვება, აქროლადი ნივთიერებების გამოყოფა, ყვავილობის რიტმი და სხვ. ბუნებრივია, რომ ცალკეული ორგანიზმების სასიცოცხლო პროცესების ცვალებადო-

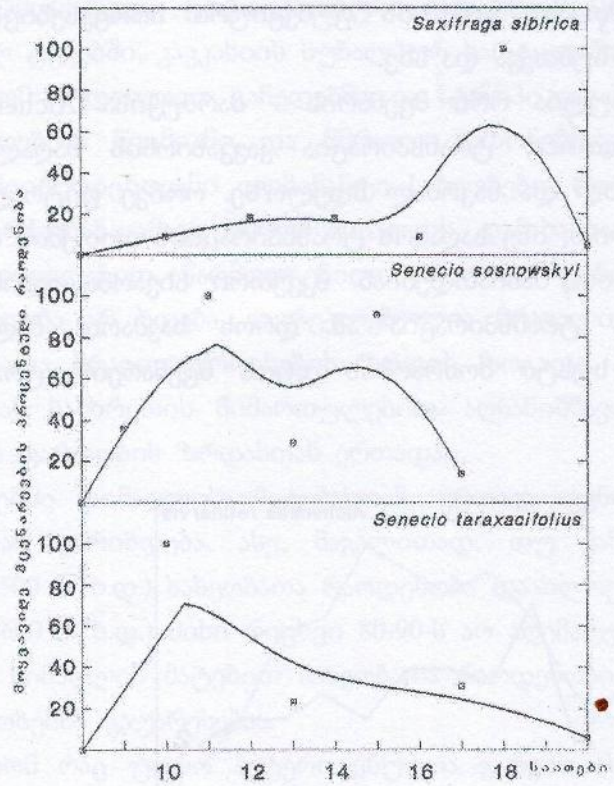
ბასთან ერთად იცვლება მთელი ცენოზის ფუნქციური პროცესებიც: კერძოდ, ევაპო-ტრანსპირაცია, გაზთა ცვლა, სუნთქვა და სხვ.

28-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 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.



სურ. 28. მარმუჭისა და მრავალძარღვას ტრანსპირაციის დღიური დინამიკა საძოვარსა (1) და სათიბზე (2) (ცენტრალური კავკასიონი)

29-ე სურათზე გამოსახულია კავკასიონის ალპურ სარტყელში მცენარეთა ყვავილობის დღიური დინამიკა. როგორც ვხედავთ, სამივე სახეობას ყვავილობის განსხვავებული დღიური რიტმი ახასიათებს: ციმბირულ ფხაჭას (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 დეპრესიას). იმავე თავყვითელას მეორე სახეობის (S. taraxacifolius) ყვავილობის მაქსიმუმი კი დილის საათებში აღინიშნება.

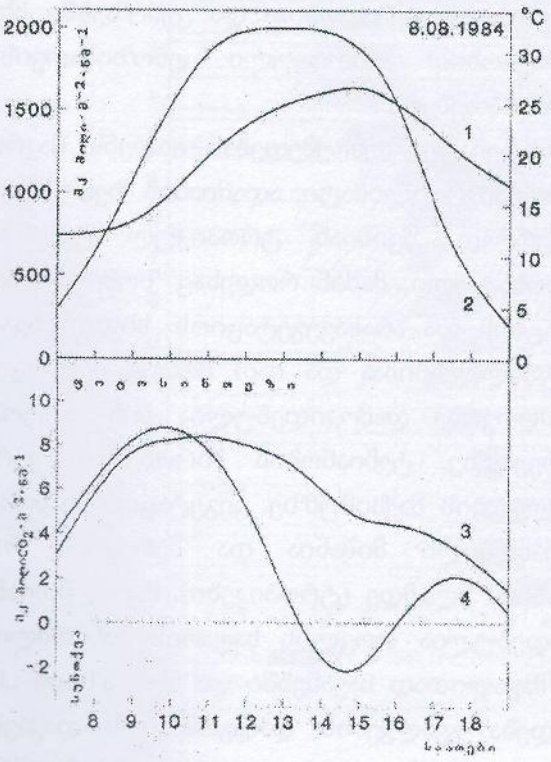


სურ. 29. ყვავილების გაშლის დღიური რიტმი (3000 მ ზ.დ.) მყინვარწვერის მახლობლად კ. ჟღენტის მიხედვით

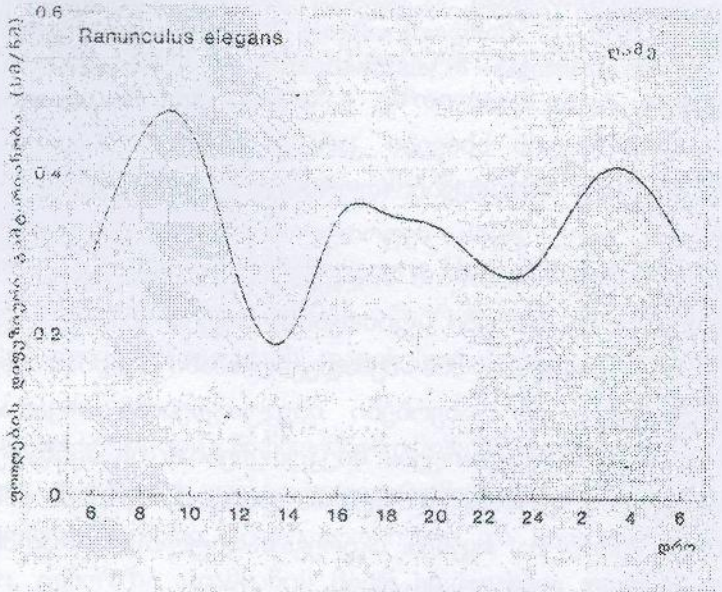
მაღალმთის მცენარეთა ფოტოსინთეზის დღიური დინამიკისათვის დამახასიათებელია მისი მაჩვენებლების მკვეთრი ცვალებადობა. დილით, როდესაც დაბალია განათება (კერძოდ, ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაცია) და ჰაერის ტემპერატურა, ხოლო ჰაერის ფარდობითი ტენიანობა – მაღალი, ნახშირორჟანგის შთანთქმის ინტენსივობა ძალიან დაბალია, ან თითქმის მთლიანად შეწყვეტილია (სურ. 30). გარკვეული დროის შემდეგ ასიმილაციის პროცესი საგრძნობლად მატულობს და შუადღის საათებში (11-12 სთ.) მაქსიმუმს აღწევს. ხშირად შუადღის საათებში, ძლიერი მზის რადიაციისა და მაღალი ტემპერატურის შემთხვევაში, ფოტოსინთეზი ძლიერ ითრგუნება და ნახშირორჟანგის შთანთქმას აჭარბებს ხოლმე მისი გამოყოფა. საღამოს საათებში ფოტოსინთეზის ინტენსივობა მკვეთრად ეცემა და იწყება ე.წ. სუნთქვა სიბნელეში, რომელიც გრძელდება მზის ამოსვლამდე. აღსანიშნავია, რომ ამ პროცესის მაქსიმუმი აღინიშნება შუაღამის წინა საათებში, ხოლო მინიმუმი განთიადისას, ადრე დილით. სიბნელეში სუნთქვა – მცენარეთა მიტოქონდრიული სუნთქვაა და ფოტოსუნთქვასთან ერთად ხშირად აღინიშნება დღის პერიოდშიც.

ცენოზში შემავალ მცენარეთა დღიური ცვალებადობის ერთ-ერთი გამოხატულებაა მათი ბაგეების მოძრაობის დინამიკა. როგორც ცნობილია, ბაგეები არეგულირებენ წყლის რეჟიმს და გაზთა ცვლას მცენარეებში. კავკასიონის მაღალმთიანეთის პირობებში დილისა და საღამოს საათებში ბაგეები თითქმის ყოველთვის დახურული ან ოდნავ ღიაა. დაახლოებით 9-11 საათისათვის ბაგეები იღება. შუადღისას, თუ მზის რადიაცია ძლიერია, ჰაერის ტემპერატურა მაღალი, ხოლოს ჰაერის ფარდობითი ტენიანობა დაბალია, ბაგეები კვლავ იხურება. ამით მცენარე არეგულირებს წყლის და გაზთა ცვლის ბალანსს. აღსა-

ნიშნავია, რომ ამავე მაღალმთიანეთის მცენარეებს ღამის საათებში ბაგეები ძალიან ხშირად ღია აქვთ (სურ. 31).



სურ. 30. სამყურას ფოტოსინთეზისა და სუნთქვის დღიური დინამიკა საძოვარზე (3) და წაკრძალ მდელოზე (4), ტემპერატურასა (1) და მზის რადიაციასთან (2) კავშირში. ო. აბდალაძის მიხედვით



სურ. 31. ფოთლების დიფუზიური გამტარიანობის დღეღამური დინამიკა (ცენტრალური კავკასიონი, 1850 მ ზ.დ.); სანადირაძის (1986) მიხედვით

1.6.2. ცენოზის სეზონური დინამიკა. ფენორიტმოტიპები

ფიტოცენოზების სეზონური დინამიკა გამოწვეულია წლის განმავლობაში მცენარეთა და ცხოველთა საარსებო პირობების ცვალებადობით და ცენოზებში სხვადასხვა სეზონური რიტმის მქონე სახეობების არსებობით. თითოეული ცენოზისათვის მისთვის ტიპური სეზონური ცვალებადობაა დამახასიათებელი.

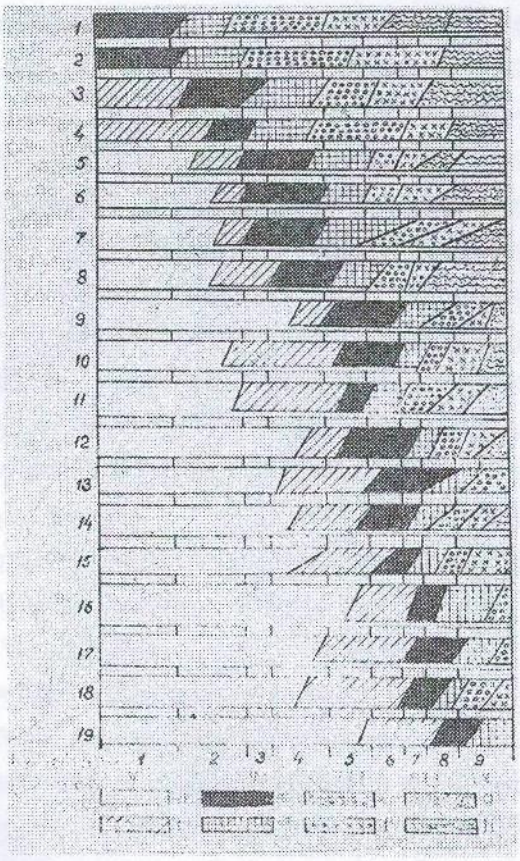
ცენოზის სეზონურ განვითარებაზე ზემოქმედებას ახდენს მაკროკლიმატის თავისებურება, ჰიდროლოგიური რეჟიმი, მიკროკლიმატი, ადამიანის ზემოქმედება და სხვ.

ტროპიკულ ქვეყნებში, კერძოდ, წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში, სეზონური ცვალებადობები თითქმის არაა გამოხატული, მაშინ როდესაც ზომიერი სარტყლის პირობებში არჩევენ ორ პერიოდს – ვეგეტაციის და არასავეგეტაციოს. სხვადასხვა კლიმატურ ზონაში ეს პერიოდები სხვადასხვა ხანგრძლივობისაა და მათ შორის შეფარდება განსხვავებულია. სავეგეტაციო პერიოდის ხანგრძლივობა დამოკიდებულია მის ფოტოპერიოდულ ხანგრძლივობაზე, ტემპერატურულ რეჟიმზე, ტენიანობის პირობებზე, კერძოდ, ვეგეტაციური სეზონის სხვადასხვა დროში ნალექების მაქსიმუმზე. ვეგეტაციის ხანგრძლივობა ამა თუ იმ ცენოზის ერთ-ერთი დამახასიათებელი ნიშანია და მერყეობს რამდენიმე კვირიდან (მაღალმთიანეთი, არქტიკა, უდაბნო) 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 აღწევენ ნიადაგამდე, აქ კარგად ვითარდებიან ადრე გაზაფხულის მცენარეები (ფურისულა, ფრინტა, ცისთვალა და სხვ.). ისინი განვითარების ციკლს უკვე ტყის შეფოთვლისთანავე ამთავრებენ, ე. ი. მაშინ, როდესაც წყდება ამ მცენარეებამდე სინათლის მიღწევა. 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.



სურ. 32. სუბალპური სარტყლის მარცვლოვან-ნაირბალახოვანი მდელოს ფენოლოგიური სპექტრი (ლაგოდეხის ნაკრძალი). ფენოლოგიური ფაზები: a – ვეგეტაცია; b – კოკრობა; c – ყვავილობა; d – დაყვავილება; e – მოუმწიფებელი ნაყოფები; f – მომწიფებული ნაყოფები; g – ნაყოფცვენა; h – ჭკნობა.
სახეობები: 1 – Trollius caucasicus; 2 – Primula macrocalyx; 3 – Myosotis alpestris; 4 – Geranium ibericun; 5 – Orchis mascula; 6 – Anthoxanthun odoratum; 7 – Ranunculus caucasicus; 8 – Pyrethrum roseum; 9 – Trifolium canescens; 10 – Poa longifolia; 11 – Bromus variegatus; 12 – Leontodon hispidus; 3 – Campanula trautvetteri; 14 – Betonica grandiflora; 15 – Briza media; 16 – Agrostis planifolia; 17 – Astrantia trifida; 18 – Ligusticum alatum; 19 – Centaurea salicifolia.

1.6.3. 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 ეწოდება.

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 მდინარისპირა 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 მის შეფოთვლაზე, დაბალი ან მაღალი 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 საციცოცხლო ციკლის თავისებურებებში, არაყოველწლიურ თესლცვენასა და აღმონაცენების გახარებაში.

შედარებით კარგად არის შესწავლილი მდელოს ცენოზებში სამყურას ორი სახეობის (მდელოს სამყურა და ვარდისფერი სამყურა) მონაწილეობის ციკლურობა. ეს სახეობები გვხვდება მდელოს ბევრ ცენოზში, მაგრამ მათი აქ მონაწილეობა უმნიშვნელოა. ზოგიერთ, მათთვის ხელსაყრელ წელს სამყურები ძალიან კარგად ვითარდებიან და სჭარბობენ სხვა მცენარეებს. მათი ასეთი ძლიერი განვითარება მთავრდება ან იმავე წლის ბოლოს, ან

მომავალ წელს. ასეთი მასობრივი განვითარების შემდეგ სამყურების მხოლოდ მცირე რაოდენობა რჩება და ისიც საკმაოდ დაკნინებული. მაგრამ ნიადაგში ჩაიბნევა თესლის დიდი ნაწილი, რომელიც ე. წ. „სამყურას წელს“ კვლავ დიდ მოსავალს იძლევა. „სამყურას წლის“ დადგომა დამოკიდებულია ამ მცენარის კონკურენციის უნარზე სხვა მცენარეებთან, განსაკუთრებით მარცვლოვნებთან. ყოველივე ეს კი არაპირდაპირაა დაკავშირებული ცალკეული წლის ჰიდროთერმულ რეჟიმთან. „სამყურას წლის“ ხელოვნური გამოწვევა შესაძლებელია კალიუმის, ფოსფორისა და კალიუმფოსფორიანი სასუქების შეტანით, რადგან მარცვლოვნები კონკურენციას სწორედ ამ ნივთიერებების შეთვისებაში უწევენ სამყურას.

გ – ზოოგენური ფლუქტუაციები განსაკუთრებით მკვეთრად არის გამოხატული იმ წლებში, როდესაც ცენოზებში დიდი რაოდენობით მრავლდებიან მიწის-მთხრელი 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. ანთროპოგენური ფლუქტუაციები იმ შემთხვევაში ვლინდება, თუ ცენოზზე ადამიანის ზეგავლენის ფორმა და ინტენსიურობა წლების მიხედვით იცვლება. ხშირად ფლუქტუაციები გამოწვეულია საკვები 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 მაჩვენებლების 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 თანასაზოგადოებებისთვისაა 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.

1.7. სუქცესიები

არც ერთი ბიოცენოზი არ არსებობს მუდმივად. ადრე თუ გვიან ის იცვლება, მაგრამ ვიდრე ერთი ცენოზი შეიცვლება მეორეთი, შესაძლებელია ის მოისპოს გარეგანი (ეკზოგენური) ფაქტორების, მათ შორის ადამიანის, ზემოქმედების შედეგად.

ცენოზების ცვლა ბიოცენოზების, და კერძოდ ფიტოცენოზების, ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თვისებაა და მას სუქცესიებს (ლათ. successio – მონაცვლეობა, მე-მკვიდრეობითობა) უწოდებენ.

სუქცესიები დაკავშირებულია ბიოცენოზების, როგორც ღია სისტემების არსებობასთან. ცენოზების ცვლას განაპირობებს გარემო ფაქტორების ზემოქმედება. გარდა ამისა, მას ხელს უწყობს აგრეთვე ფიტოტროფებისა და მათი კონსორტების უნარიც – თავიანთი ცხოველმყოფელობით შეცვალონ ცენოზების ადგილსამყოფელი.

სუქცესიების მეცნიერული დასაბუთება და მათ შესახებ თეორიული საკითხების დამუშავება ეკუთვნის ამერიკელ მეცნიერებს კაულს და კლემენტსს.

არჩევენ 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.

1.7.1. პირველადი სუქცესიები

პირველადი სუქცესიების დროს ბიოცენოზები ყალიბდება იქ, სადაც ისეთი სუბსტრატი არსებობს, რომელზედაც შესაძლებელია მცენარეების დასახლება. ასეთია, მაგალითად,

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.

1.7. სუქცესიები

არც ერთი ბიოცენოზი არ არსებობს მუდმივად. ადრე თუ გვიან ის იცვლება, მაგრამ ვიდრე ერთი ცენოზი შეიცვლება მეორეთი, შესაძლებელია ის მოისპოს გარეგანი (ეკზოგენური) ფაქტორების, მათ შორის ადამიანის, ზემოქმედების შედეგად.

ცენოზების ცვლა ბიოცენოზების, და კერძოდ ფიტოცენოზების, ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თვისებაა და მას სუქცესიებს (ლათ. successio – მონაცვლეობა, მე-მკვიდრეობითობა) უწოდებენ.

სუქცესიები დაკავშირებულია ბიოცენოზების, როგორც ღია სისტემების არსებობასთან. ცენოზების ცვლას განაპირობებს გარემო ფაქტორების ზემოქმედება. გარდა ამისა, მას ხელს უწყობს აგრეთვე ფიტოტროფებისა და მათი კონსორტების უნარიც – თავიანთი ცხოველმყოფელობით შეცვალონ ცენოზების ადგილსამყოფელი.

სუქცესიების მეცნიერული დასაბუთება და მათ შესახებ თეორიული საკითხების დამუშავება ეკუთვნის ამერიკელ მეცნიერებს კაულს და კლემენტსს.

არჩევენ 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.

1.7.1. 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, ქვიშნარი დიუნები, დამშრალი ტბებისა და ზღვების გაშიშვლებული ფსკერი, მყინვარების უკან დახევის 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 მიჩვევა (შეგუება) ადგილსამყოფელთან, ორგანიზმთა ურთიერთობის ჩამოყალიბება, მათ მიერ გარემოს შეცვლა, ცენოზების ცვლა.

პირველადი სუქცესიების შემთხვევაში ცენოზების წარმოქმნა იწყება ორგანიზმებით დაუსახლებელ სუბსტრატზე დიასპორის (მცენარის გასამრავლებელი ორგანოების: სპორის, თესლის, ნაყოფის, კვირტის, ფესურისა და სხვ.) მოხვედრით და ხელსაყრელი გარემო პირობების შემთხვევაში პიონერული მცენარეებისა და მათთან ერთად ჰეტეროტროფების (ცხოველებისა და სოკოების) დასახლებით. უმეტეს შემთხვევაში ახალ სუბსტრატზე პირველად სახლდებიან ბაქტერიები, წყალმცენარეები, ლიქენები (ქარაგოზები), უფრო მოგვიანებით კი – უმაღლესი მცენარეები და ცხოველები.

მცენარეთა მიგრაცია ხორციელდება ძირითადად ქარის და უფრო იშვიათად წყლის მეშვეობით.

ცარიელ სუბსტრატთან ორგანიზმთა მიჩვევა, შეგუება საკმაოდ რთული პროცესია. ძალიან ხშირად ზოგიერთი მცენარის თესლი არ აღმოცენდება, ან თუ 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 მატულობს, 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 ჰომეოსტატიკურ (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 განუსაზღვრელად დიდი ხნის მანძილზე.

სერიულებისაგან განსხვავებით, ასეთ ცენოზებში წლიური პროდუქცია და „იმპორტი“ (შემოტანილი ენერგია და ნივთიერება) გაწონასწორებულია წლიური მოხმარებითა და „ექსპორტით“ (გაცემული ენერგია და ნივთიერება).

ბიოცენოზის, კერძოდ ფიტოცენოზის ჩამოყალიბებაში კლემენტსი განსაკუთრებით დიდ მნიშვნელობას ანიჭებდა კლიმატს და თვლიდა, რომ კლიმაქსური ცენოზები მდგრად წონასწორობაში იმყოფებიან კლიმატთან.

კლიმატური კლიმაქსის გარდა არჩევენ ტოპოგრაფიულ (რელიეფთან დაკავშირებულ), ედაფურ (ნიადაგწარმომქმნელი ქანების თავისებურებებით გამოწვეულ), ზოოგენურ (ცხოველების ზემოქმედების შედეგად წარმოქმნილ), პიროგენულ (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.

თავი 2. ეკოსისტემა

ეკოლოგიური სისტემის (ეკოსისტემის) განხილვამდე საჭიროდ მიგვაჩნია 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 აღინიშნა, ტერმინი „ეკოსისტემა“ იწგლისელ ეკოლოგს ტენსლის (1935) ეკუთვნის. მანვე განავითარა შეხედულებები ეკოსისტემების შესახებ. მაგრამ წარმოდგენა ეკოსისტემაზე ბევრად უფრო ადრე შეიქმნა. როგორც ოდუმი აღნიშნავს, პირველი ცნობები ორგანიზმებისა და გარემოს ერთიანობის შესახებ შეიძლება ვიპოვოთ ისტორიის უძველეს წერილობით წყაროებში. ჩამოყალიბებული შეხედულებები ამ ერთიანობის შესახებ მხოლოდ მე-19 საუკუნის მეორე ნახევარში გამოიკვეთა. გერმანელმა მეცნიერმა მებიუსმა (1877) გამოაქვეყნა ნაშრომი, რომელშიც ხამანწკების დაგროვების მაგალითზე აღწერილი იყო ორგანიზმთა თანასაზოგადოება, 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.

* ციტირებულია ოდუმის მიხედვით (1986).

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) ეკოსისტემების შემდეგ განმარტებებს იძლევა: „თანასაზოგადოება და არაცოცხალი გარემო ერთად ფუნქციონირებენ და ქმნიან ეკოლოგიურ სისტემას ანუ ეკოსისტემას“, ან „ეკოსისტემა – ძირითადი ფუნქციური ერთეულია, ვინაიდან მასში შედიან ორგანიზმებიც და არაცოცხალი გარემოც – კომპონენტები, რომლებიც მოქმედებენ ერთმანეთის თვისებებზე და აუცილებელი არიან სიცოცხლის შესანარჩუნებლად იმ ფორმით, რომელიც არსებობს დედამიწაზე“.

ეკოსისტემები, ისევე როგორც ბიოგეოცენოზები, ღია სისტემებს წარმოადგენენ, ამიტომ მათ აქვთ საშუალება მიიღონ და გასცენ ენერგია და, აგრეთვე, მიიღონ და განდევნონ ორგანიზმები.

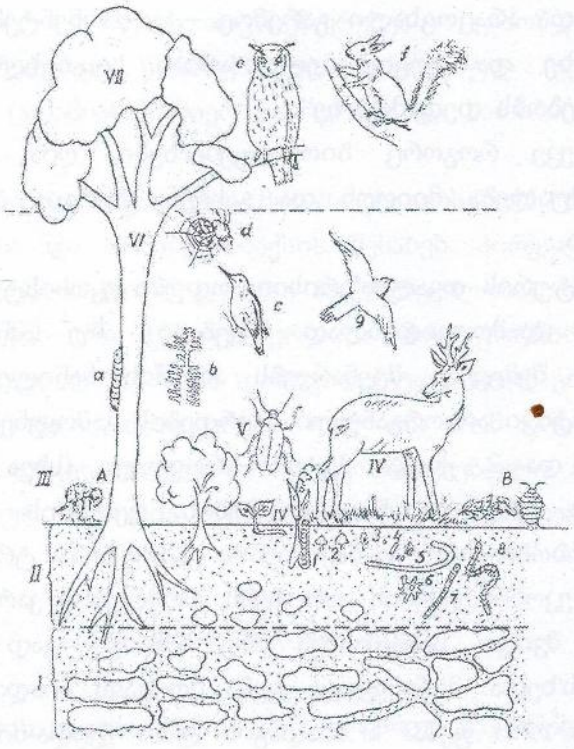
ტროფული სტრუქტურის თვალსაზრისით ოდუმი ეკოსისტემას ყოფს ორ იარუსად: 1. ზედა ავტოტროფული (დამოუკიდებლად მკვებავი) ანუ „მწვანე იარუსი“, რომელიც შეიცავს ქლოროფილის შემცველ მცენარეებს ან მის ნაწილებს. აქ ხდება სინათლის ენერგიის ფიქსაცია, მარტივი არაორგანული ნაერთების გამოყენება და რთული ორგანული ნაერთების დაგროვება და 2. ქვედა ჰეტეროტროფული (სხვა ორგანიზმებით მკვებავი) იარუსი, ანუ ნიადაგის, ხრწნადი ნივთიერებების, ფესვების და სხვ., ე.წ. „ყავისფერი სარტყელი“. აქ უკვე ჭარბობს რთული ნაერთების გამოყენება, ტრანსფორმაცია და გახრწნა.

მოკლედ შევეხოთ ეკოსისტემების იარუსებს, რომლებიც კარგადაა გამოხატული ტყეში (სურ. 33). შტუგრენმა შვიდი სხვადასხვა შრე სამ ჯგუფად გააერთიანა: მიწისქვედა, ნიადაგისპირა და მიწისზედა. მიწისქვედა ფენა მოიცავს ნიადაგს და მის მოსახლეობას. 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 ცხოველების 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.

იარუსთა განსაკუთრებით დიდი რაოდენობა აღინიშნება წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში, რაც გამოწვეულია ხე-მცენარეთა სახეობების დიდი რაოდენობით.

ბიოლოგიური თვალსაზრისით ეკოსისტემის შემადგენლობაში უნდა გამოიყოს შემდეგი კომპონენტები: 1. არაორგანული ნივთიერებები (C, N, CO_2, H_2O 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.

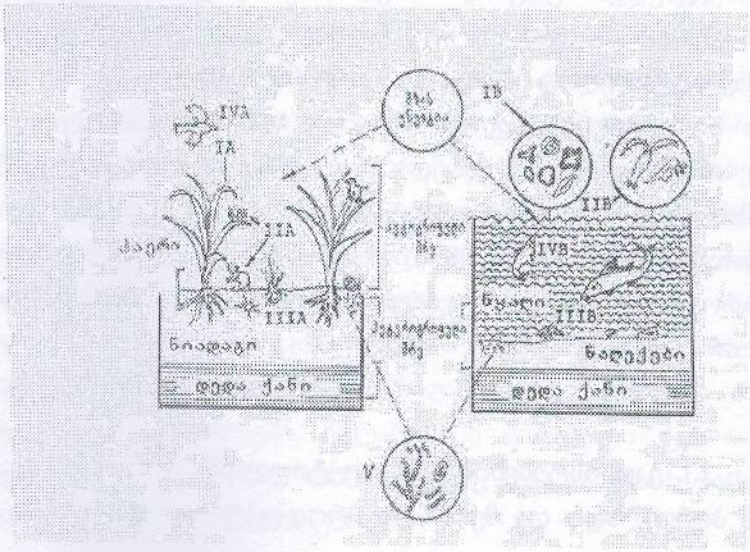


სურ. 33. შუა ევროპის ფოთლოვანი ტყის იარუსები
I – ნიადაგის ქვედა ფენა; II – ნიადაგის ზედა ფენა: 1) მწერების ლარვები; 2) სოკოები; 3) ბაქტერიოფაგი ვირუსები; 4) ბაქტერიები; 5) ნემატოდები; 6) ამებები; 7) ჭიაყელები; 8) ხილოპოდები; III – ნიადაგისპირა ფენა: A – ხავსის ბალიშები კუდფეხიანებით; B – ჩამოცვენილი ფოთლები (იზოპოდებით); IV – ბალახოვანი შრე, შველი; V – ბუჩქნარი ფენა, ხოჭო; VI – ხემცენარეების შრე: a – მუხლუხო, b – ქერქიჭამიების სავალები; c – კოდალა' d – ობობა; VII – ხის ზედა ვარჯი" e – ბუ; f – ციყვი; g – შევარდენი; B. Stugren–ის (1972) მიხედვით.

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 სამოვარი მდელოს ეკოსისტემების სქემატური პროფილები (სურ. 34). ყველა ეკოსისტემის საერთო ნიშანია ავტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების ურთიერთქმედება. 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 არიან.



სურ. 34. 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 (გამხრწნელი ბაქტერიები და სოკოები); ოდუმის (1986) მიხედვით

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 ჰეტეროტროფული 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 ჰეტეროტროფების მიერ მის მოხმარებას შორის შეიძლება გავიდეს დიდი დრო. ამასთან დაკავშირებით, ოდუმს მოჰყავს შემდეგი მაგალითი: ტყის ეკოსისტემის კორომში ძირითად პროცესს წარმოადგენს ფოტოსინთეზი. ამ პროცესის შედეგად შექმნილი პროდუქციის მცირე ნაწილის გამოყენება ხდება თვითონ მცენარის, მცენარიჭამია 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 მთლიან კომპლექსში, რომ მათი გაყოფა ძალიან ძნელია.

ბიოგენური ელემენტების (ნახშირბადი, აზოტი, ფოსფორი და სხვ.) და ორგანული ნაერთების დიდი ნაწილი გვხვდება ცოცხალ ორგანიზმებში და მათ გარეთ, ბიოელემენტებისა და ნაერთების სახით. მაგრამ ზოგი ნაერთი, მაგალითად ატფ (ადენოზინტრიფოსფატი) – ნივთიერება, რომელიც ენერგიის დიდ მარაგს შეიცავს, გვხვდება ცოცხალ უჯრედებში; ჰუმუსოვანი 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 გარეთაც გვხვდება, მაგრამ უჯრედის გარეშე არ ფუნციონირებს.

2.1. ეკოსისტემების პროდუქტიულობა

2.1.1. პირველადი და მეორადი პროდუქტიულობა

პროდუქტიულობა – ეს არის ბიომასის წარმოქმნის სისწრაფე. ბიომასას უწოდებენ ორგანიზმების ერთობლიობას ეკოსისტემაში, რომელიც გამოხატულია ინდივიდების რაოდენობით, წონით ან ენერგიის ერთეულებით (კალორიებით).

პირველადი პროდუქტიულობა ეწოდება იმ სისწრაფეს, რომლითაც პროდუცენტები (მწვანე მცენარეები) ფოტოსინთეზის დროს შთანთქავენ ენერგიას და მას ორგანული ნივთიერებების სახით იმარაგებენ.

პირველად ჯამურ პროდუქტიულობას უწოდებენ ფოტოსინთეზის მთლიან პროდუქციას, რომელშიც შედის ის ნივთიერებაც, რომელიც დაიხარჯა ფოტოსინთეზის განსაზღვრის პერიოდში სუნთქვის დროს. სუფთა პირველადი პროდუქტიულობა კი ეს არის – ფოტოსინთეზის 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 ქარხნის ფუნქციას, სადაც ორგანული მასალა ბუნებრივი ტექნოლოგიის საფუძველზე იქმნება. პროდუქცია იქმნება ორი ერთმანეთზე მოქმედი 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 ენერგიის ფორმით, სასოფლო-სამეურნეო ნათესებში – ადამიანისა და ცხოველის მიერ შესრულებული სამუშაოსა და განამარხებული სათბობის ნარჩენების ფორმით (ტექნიკის გამოყენებისას). ეკოსისტემების პროდუქტიულობის შეფასებისას აუცილებელია მხედველობაში იქნეს მიღებული როგორც მოსავლის აღებასთან, გარემოს დაჭუჭყიანებასთან, არახელსაყრელი კლიმატური პირობების დადგომასთან და სხვა სტრესული მოვლენების ზემოქმედებასთან დაკავშირებული ენერგიის დაკარგვა, ისე ენერგიის მიღება, რომელიც ზრდის პროდუქტიულობას და ხელს უწყობს სუნთქვის დროს დაკარგული ენერგიის აღდგენას. ყოველივე ეს აუცილებელია ბიოლოგიური სტრუქტურის შესანარჩუნებლად.

„პროდუქტიულობა" და „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. მაღალ პროდუქტიულ 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 პრო-დუქტიულობა. 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 იქნეს მიღებული დროის გარკვეულ პერიოდში ფიქსირებული (დაგროვილი) ენერგიის რაოდენობა.

მეორადი პროდუქტიულობის განსაზღვრა შრომატევადია, მისი რეალიზაციისათვის აუცილებელია წინასწარ ვიცოდეთ მცენარეჭამია ცხოველების სახეობრივი შემადგენლობა, მათი რიცხოვნობა და საკვების ზუსტი რაციონი.

2.1.2. პირველადი პროდუქტიულობა სხვადასხვა ეკოსისტემაში

მზის ენერგიის საერთო რაოდენობა, რომელიც დედამიწამდე აღწევს, წელიწადში $510 \cdot 10^{18}$ კკალ შეადგენს. ამ ენერგიის დიდი ნაწილი ატმოსფეროს მიერ აირეკლება ან შთაინთქმება წყლის ორთქლით. მცენარეებისათვის მისაწვდომი ენერგიის საერთო რაოდენობა დედამიწის გეოგრაფიულ განედზეა დამოკიდებული.

ყოველ წელს მწვანე მცენარეების მიერ დედამიწაზე იქმნება დაახლოებით 100 მლრდ ტ ორგანული ნივთიერება. დროის ამავე მონაკვეთში ორგანიზმთა სუნთქვის შედეგად იჟანგება და ნახშირორჟანგად და წყლად გარდაიქმნება დაახლოებით ამავე რაოდენობის ცოცხალი ნივთიერება. როგორც ცნობილია, კემბრიულიდან დაწყებული გეოლოგიური ისტორიის ძალიან დიდ მონაკვეთზე (600 მლნ – 1 მლრდ წლის წინათ) ორგანული ნივთიერების საკმაოდ დიდი ნაწილი არც სუნთქვაზე იხარჯებოდა და არც იხრწნებოდა; ნაწილი ინახებოდა ანაერობულ (უჟანგბადო) დანალექებში, ხოლო ზოგიერთ შემთხვევაში

* ესტუარები - მდინარის ძაბრისმაგვარი შესართავი, რომელიც ფართოვდება ზღვის მიმართულებით.

ხდებოდა ნივთიერების მთლიანი განამარხება. არის მოსაზრება, რომ ორგანული ნივთიერების უფრო ჭარბი სინთეზი (ვიდრე მისი ხარჯვა სუნთქვაზე) გახდა ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის შემცირებისა და ჟანგბადის დაგროვების ძირითადი მიზეზი. როგორც ცნობილია, ამ მოვლენამ განაპირობა სიცოცხლის უმაღლესი ფორმების ევოლუცია და არსებობა. პალეონტოლოგიური გამოკვლევებით დადასტურებულია დედამიწაზე ორგანული ნივთიერების პროდუქციის განსაკუთრებით დიდი სიჭარბე, დაახლოებით 300 მლნ წლის წინათ, რამაც განაპირობა ამ დროის ნალექებში განამარხებული სათბობის წარმოქმნა. უკანასკნელი 60 მლნ წლის განმავლობაში შეიქმნა ატმოსფეროში ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის სტაბილური მდგომარეობა, რომელიც გამოწვეულია ბიოტური ბალანსის გაუმჯობესებით, ვულკანური აქტივობის მერყეობით, მთის ძირითადი ქანების გამოქარვით, დანალექის ქანების წარმოქმნითა და მზის სხივური ენერგიის ინტენსიური მიწოდებით. ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის რაოდენობის ცვალებადობასთან არის დაკავშირებული კლიმატის გათბობა და აცივება. უკანასკნელი 50 წლის განმავლობაში ატმოსფეროს შემადგენლობაზე მნიშვნელოვანი ზეგავლენა მოახდინა ადამიანის სამეურნეო საქმიანობამ, რამაც საგრძნობლად გაზარდა ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის კონცენტრაცია. ამან კი შექმნა კლიმატის გლობალური შეცვლის სერიოზული პრობლემა.

ვიდრე გადავიდოდეთ ცალკეული ეკოსისტემების პროდუქტიულობაზე, საჭიროდ მიგვაჩნია აღვნიშნოთ, რომ სუფთა პირველადი პროდუქცია ტოლია იმ პროდუქციისა, რომელიც გამოიყენა ბიოტროფებმა, მიმატებული მცენარეებდან ჩამონაცვენი, რომელიც საპროტროფების „განკარგულებაში“ გადადის, და ფიტომასის ის რაოდენობა, რომელიც მცენარეთა ზრდის შედეგად დაგროვდა (ფაქტობრივი სუფთა პროდუქცია). გარდა ამისა, არჩევენ სუფთა პროდუქციას ეკოსისტემების (ბიოგეოცენოზების) დონეზეც; ის განისაზღვრება 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 შემავალი ორგანიზმების სუნთქვაზე.

ცნობილია, რომ ყველაზე დაბალი პროდუქტიულობით გამოირჩევიან ღია ზღვები და უდაბნოები (0,1 გ/მ^2 დღე-ღამეში); ბალახოვან ქსეროფილურ მცენარეულობას, ღრმა ტბებს, მაღალმთიანეთის ტყეებს უკავიათ მეორე ადგილი (0,5–3 გ/მ^2 დღე-ღამეში); ტენიანი ტყეების, არცთუ ღრმა ტბების პროდუქტიულობა შედარებით უფრო მაღალია (3–10 გ/მ^2 დღე-ღამეში). ყველაზე მაღალ მაჩვენებლებს (10-20 გ/მ^2 დღე-ღამეში) აღწევენ ესტუარიები, მარჯნის რიფები, მდინარის პირებზე განვითარებული მცენარეული ფორმაციები. პირველადი პროდუქტიულობა დამოკიდებულია ძირითად მალიმიტირებელ ფაქტორზე – წყლის რაოდენობაზე, საკვებ ნივთიერებებზე, მზის სხივური ენერგიის ინტენსიურობაზე და სხვ. ასე, უდაბნოს ეკოსისტემებში მნიშვნელოვანია წყალი, ღრმა ტბებსა და ზღვებში – სინათლე და საკვები, მარილების რაოდენობა და ა.შ.

24-ე ცხრილში შეჯამებულია მონაცემები მსოფლიოს ეკოსისტემების პირველადი პროდუქტიულობისა და ბიომასის შესახებ.

მიუხდავად 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 ორჯერ-სამჯერ უფრო მეტია ოკეანეს პროდუქციაზე. ყველაზე მაღალი პროდუქტიულობით

ხასიათდება წვიმიანი ტროპიკული ტყეები. პროდუქტიულობა ტროპიკული ტყეებიდან ზომიერი ზონის, შემდეგ ბორეალური ზონის ტყეებისაკენ გადასვლისას, კანონზომიერად მცირდება. კულტივირებული მიწების პროდუქტიულობა კონტინენტების მცენარეულობის პროდუქციის მხოლოდ 9%-ს შეადგენს.

ცხრილი 24

სუფთა პირველადი პროდუქცია და ბიომასა დედამიწის სხვადასხვა ეკოსისტემაში

ტემპერატურული სარტყლები და ბიოკლიმატური ოლქები	ფართობი 10^6 კმ^2	პირველადი პროდუქცია (მშრალი ნივთიერება)		ბიომასა (მშრალი ნივთიერება)	
		საშუალო ტ/ჰა წელიწადში	სულ 10^9 ტ წელიწადში	საშუალო ტ/ჰა წელიწადში	სულ 10^9 ტ წელიწადში
პოლარული	8. 05	1. 6	1. 33	17. 1	13. 77
ბორეალური	23. 20	6. 5	15. 17	189. 2	439. 06
სუბბორეალური:					
ჰუმიდური[1]	7. 39	12. 6	9. 34	342. 0	253. 58
სემიარიდული[2]	8. 10	8. 2	6. 64	20. 8	16. 85
არიდული[3]	7. 04	2. 8	1. 99	11. 7	8. 24
ჯამი	22. 53	7. 9	17. 99	123. 6	278. 67
სუბტროპიკული:					
ჰუმიდური	6. 24	25. 8	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
ხმელეთი (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 სჭარბობენ აორთქლებას.
2. სემიარიდული - ჰუმიდურსა და არიდულს შორის გარდამავალი კლიმატი.
3. არიდული - მშრალი კლიმატი, რომელშიც აორთქლება სჭარბობს ნალექებს.

არქტიკული უდაბნოდან (უკიდურეს ჩრდილოეთით განვითარებული მცენარეულობა) დაწყებული ფართოფოთლოვანი ტყეების ზონამდე როგორც პროდუქტიულობა, ისე ბიო-

მასის 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 ეკო-სისტემების (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 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^2. 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 ენერგიის შემცველობის მიხედვით.

ცნობილია, რომ დედამიწის მცენარეული საფარი ყოველწლიურად აფიქსირებს 687·10^{18} კალ მზის სხივურ ენერგიას, მათ შორის კონტინენტების მცენარეულობა 426·10^{18} კალ, ხოლო ოკეანის მცენარეები 261·10^{18} კალ. ხმელეთის მცენარეულობის მიერ მზის ენერგიის 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^{18} კკალ მზის ენერგია აღწევს, მაშინ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ მისი მხოლოდ 0,13% შთაინთქმება მცენარეების მიერ. ხმელეთის მცენარეულობა გამოიყენებს 0,3%-ს, ხოლო ოკეანის მცენარეები – 0,07%-ს. ფიტომასის კალორიულობა ცვალებადობს კლიმატთან და მცენარის სახეობასთან კავშირში. საერთოდ ეს 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 ენერგიას.

ტყეებში ენერგიის საერთო მარაგი ძირითადად თავმოყრილია მერქანში. ფოთლებსა და წიწვებში ენერგიის შემცველობა დაბალია.

2.1.3. ორგანული ნივთიერების ხრწნა

ბუნებაში ორგანული ნივთიერების ხრწნის ჰეტეროტროფული პროცესი დაახლოებით ათანაბრებს ავტოტროფულ მეტაბოლიზმს. ხრწნა ფართო გაგებით – ეს არის ნებისმიერი ბიოლოგიური დაჟანგვა, რომელიც ენერგიას იძლევა. ამავე დროს 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 გალღობის 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, დამშლელების კომპლექსი ბიოსფეროში შედგება მრავალრიცხოვანი სახეობებისაგან, რომლებიც აწარმოებენ სრულ დაშლას. მცენარისა და ცხოველის სხვადასხვა ნაწილები სვადასხვა 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 თან სდევს 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 ოდუმი 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 უბრუნდება კვების ელემენტები, რომლებიც მკვდარ ორგანულ ნივთიერებაში არიან; 2. წარმოიქმნება ხელატური (ნივთიერება, რომელიც მეტალთან ერთად წარმოქმნის კომპლექსურ მარილს) კომპლექსები კვების ელემენტებით; 3. მიკროორგანიზმების მეშვეობით კვების ელემენტები და ენერგია ბრუნდება ეკოსისტემაში; 4. დეტრიტულ კვების ჯაჭვში ორგანიზმების თანამიმდევრობით რიგისათვის წარმოიქმნება საკვები; 5. წარმოიქმნება მეორადი მეტაბოლიტები, რომელთაც აქვთ მაინჰიბირებელი, მასტიმულირებელი და ხშირად რეგულაციური მოქმედება; 6. გარდაიქმნებიან 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, როგორიც ჩვენ ვართ თავად.

მოკლედ შევჩერდეთ ყაზბეგის მაღალმთიანეთში ჩვენ მიერ ჩატარებულ და-კვირვებებზე. 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, ჩამოცვენილი მასის). გახრწნის სისწრაფე ექსპოზიციის დროის გაზრდით თანდათან კლებულობს. შესწავლილი ეკოსისტემის ფიტომასის (ბიომასა და დეტრიტი ერთად) გახრწნის სისწრაფე უდრის 30 მგ.გ$^{-1}$ დღე-ღამეში, რაც ტიროლის ალპების (ავსტრია) მსგავს ეკოსისტემაში ჩატარებული გამოკვლევების შედეგებს უახლოვდება.

2.1.4. ეკოსისტემების მაგალითები

ეკოსისტემებს ყოფენ სამ ძირითად ტიპად: 1. მიკროეკოსისტემები – გადაჭრილი ხე, აკვარიუმი და სხვ.; 2. მეზოეკოსისტემები – ტყე, ტბა და სხვ.; 3. მაკროეკოსისტემები – ოკეანე. განვიხილოთ ზოგი მათგანი.

მიკროეკოსისტემების ერთ-ერთ მაგალითს წარმოადგენს გადაჭრილი ხე თავისი ამონაყარით (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 ენერგიის განთავისუფლებას.

აკვარიუმიც ზოგიერთი ეკოლოგის თვალსაზრისით მიკროეკოსისტემაა, რადგან აქ წარმოდგენილია ყველა ის ძირითადი კომპონენტი, რომელიც ერთმანეთთან მჭიდრო ფუნქციურ დამოკიდებულებაში იმყოფება. ძირითადი არაცოცხალი გარემოა წყალი; ენერგიის წყაროს წარმოადგენს ოთახის ან ხელოვნური განათება, რომელიც განაპირობებს თევზების არსებობას აკვარიუმში. 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 აკვარიუმში არ არსებობს „წონასწორობა“, ამიტომ ის ეკოსისტემად არ ჩაითვლება.

მიკროეკოსისტემების ანუ მიკროკოსმების მაგალითად ოდუმს მოაქვს ბოთლში ან სხვა ჭურჭელში მოწყობილი ავტონომიური სამყარო. მისი აზრით, ასეთმა მოდელმა შეიძლება შექმნას წარმოდგენა სხვადასხვა ეკოსისტემის ბუნებაზე.

მეზოეკოსისტემების ტიპიური მაგალითია ტბა. ტბის ენერგიის 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, როგორიცაა წყლის შროშანები და ლელი, იზრდებიან ტბის წყალმარხ 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, ენერგიის ძირითად ნაკადს წარმოადგენენ მკვდარი მცენარეები და ცხოველები, რომლებიც ჩამოეშვებიან ზემოდან. ორგანიზმები – რედუცენტები (გამხრწნელები), აგრეთვე თევზები და უხერხემლოები, რომელთაც შეუძლიათ მცირეჟანგბადიან გარემოში არსებობა, იკვებებიან ამ ნარჩენებით და ერთმანეთით.

როგორც ადრე იყო აღნიშნული, პროდუქტიულობის მიხედვით ტბები შეიძლება დაიყოს ორ ჯგუფად: ევტროფული – შედარებით წყალმარჩხი, ორგანული და მინერალური ნივთიერებებით მდიდარი და ჟანგბადით ღარიბი, და ოლიგოტროფული – შედარებით ღრმა გამჭვირვალე ტბები, რომლებიც ღარიბია საკვები ნივთიერებებით, მაგრამ მდიდარია ჟანგბადით. სრულიად ბუნებრივ მოვლენად უნდა ჩაითვალოს ასეთი ტბის თანდათანობით ამოვსება მკვდარი ორგანული ნივთიერებით და საბოლოოდ მისი ეუტროფიზაცია. იმ შემთხვევაში, თუ ოლიგოტროფული ტბა ღრმაა, ეს პროცესი შეიძლება მიმდინარეობდეს მილიონი წლების განმავლობაში.

ქალაქს იხილავენ როგორც ჰეტეროტროფულ ეკოსისტემას და თვლიან, რომ ის არასრულწევრიანი ეკოსისტემაა, რომელიც ენერგიას, საკვებს, ბოჭკოვან მასალას (ცელულოზას), წყალს და სხვა ნივთიერებებს იღებს იმ დიდი ფართობებიდან, რომელიც მას გარშემო აკრავს. ქალაქი ბუნებრივი ჰეტეროტროფული ეკოსისტემისაგან განსხვავდება შემდეგი ნიშნებით: 1. ფართობის ერთეულზე მეტაბოლიზმის ბევრად უფრო მაღალი ინტენსივობით, რაც მოითხოვს კონცენტრირებული ენერგიის უფრო დიდი ნაკადის შემოსვლას გარედან (ეს ენერგია ძირითადად შემოდის სათბობის სახით); 2. ნივთიერების გარედან შემოტანის დიდი მოთხოვნილებით (მაგალითად, ვაჭრობისა და წარმოებისათვის მეტალების შემოტანა). აქ მხედველობაში არ არის მიღებული ის მეტალები, რომლებიც საჭიროა სიცოცხლის არსებობისათვის. 3. უფრო მომშხამველი ნარჩენებით, რომელთა დიდი ნაწილი სინთეზური ნაერთებია და უფრო ტოქსიკური, ვიდრე ბუნებრივი ნედლეული.

ამჟამად ქალაქების უმეტესობას გარს აკრავს „მწვანე სარტყელი“, მაგრამ ამ მწვანე 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 მგალობელი ფრინველისა და სხვა ცხოველების ადგილსამყოფელოების ჩამოყალიბებას.

ცნობილია, რომ ქალაქის ერთი ჰექტარი 1000-ჯერ უფრო მეტ ენერგიას 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 ღრუბლიანობა, 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 ენერგიისა 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 ენერგიას 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 ენერგია. აგროეკოსისტემებს უჭირავთ ხმელეთის 10%.

თავი 3. ბიომების კლასიფიკაცია

ჩვენ უკვე განვიხილეთ ეკოსისტემების (ბიოცენოზების) სტრუქტურული და ფუნქციური კლასიფიკაცია. არ შეიძლება ყურადღების გარეშე დავტოვოთ ეკოსისტემების გეოგრაფიული განაწილების კანონზომიერებანი, რისთვისაც უნდა მივმართოთ ბიომების კლასიფიკაციას.

ბიომი არის რეგიონალური ან უფრო მსხვილი გეოგრაფიული ერთეულის ბიოსისტემა, რომელიც ხასიათდება რომელიმე ძირითადი მცენარეულობის ტიპით და ფაუნით (მაგალითად, ზომიერი სარტყლის ტყეების ბიომი).

ეკოსისტემების ბიომურ კლასიფიკაციას საფუძვლად უდევს მაკროსტრუქტურული ნიშნები. ხმელეთის ბიომებს გამოყოფენ მცენარეულობის ბუნებრივი ნიშნებით, ხოლო წყლის ეკოსისტემებს ფიზიკური და გეოლოგიური თავისებურებებით.

ხმელეთის ბიომები შემდეგია: ტუნდრა, ბორეალური 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.

მტკნარი წყლების ეკოსისტემების ტიპები: ლენტიკური (გაჩერებული წყლები): ტბები, ტბორები და სხვ.; ლოტური (მიმდინარე წყლები): მდინარეები, ნაკადულები და სხვ.; დაჭაობებული ადგილები: ჭაობები და ჭაობიანი ტყეები.

ზღვის ეკოსისტემების ტიპები: 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.

3.1. ტუნდრა

არქტიკული ტუნდრის ზონა ჩვენი პლანეტის ჩრდილოეთ ნაწილშია გადაჭიმული. ის აერთიანებს როგორც ტყე-ტუნდრას, რომელიც გავრცელებულია ამ ზონის სამხრეთით, ისე პოლარულ უდაბნოებს უკიდურეს ჩრდილოეთში.

ჩრდილოეთის 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 სავეგეტაციო პერიოდი. ნალექები ტუნდრაში დიდი რაოდენობით არ მოდის, ხოლო აორთქლება ძალიან მცირეა; ხშირია ძლიერი ქარი. არქტიკული ტუნდრისათვის დამახასიათებელია მუდმივი მზრალობის ზონა, რომელსაც ნიადაგის ქვედა ფენა უკავია. ზაფხულში ამ ფენის მხოლოდ რამდენიმე ათეული სანტიმეტრი ლღვება. აქ ვითარდება არქტიკული მცენარეულობა; ნიადაგის მორიგეობითი გალღობა (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 რამდენიმე 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, მღიერები და ხავსები, ისე შიშველთესლოვანი და განსაკუთრებით კი ფარულთესლოვანი მცენარეები; გვიმრების, ლიკოპოდიუმების და შვიტების წარმომადგენლები აქ უმნიშვნელო რაოდენობითაა.

ტუნდრისათვის დამახასიათებელია უტყეო ლადნშაფტი. ამავე დროს, ტყისა და ტუნდრის სარტყლების საზღვარზე, ე.წ. ტყე-ტუნდრაში, გავრცელებულია ხემცენარეების 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 ზოგი ერთი ბუჩქი საოცრად მინიატურულია და მისი სიმაღლე 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 თაგვისებრი 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 ჯგუფს წარმოადგენენ ბაზები და ნამდვილი ბუზები, 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 (ყოფილი საბჭოთა კავშირის ტუნდრის ზონაში 3 მილიონზე მეტი შინაური ირემია). ამავე დროს აღსანიშნავია, რომ ძალიან თხელი ცოცხალი საფარის მქონე ტუნდრის ეკოსისტემები უაღრესად მგრძნობიარე არიან ეკზოგენური ფაქტორების ზემოქმედების მიმართ, ტუნდრის ეკოსისტემა ადვილად ირღვევა, ხოლო მათი აღდგენა ძალიან ნელა ხდება.

3.2. ჩრდილოეთის წიწვოვანი ტყეები (ტაიგა)

მთელი ჩრდილოეთ ამერიკისა და ევრაზიის ჩრდილოეთი ნაწილის გაყოლებით ფართო ზოლადაა გადაჭიმული ჩრდილოეთის მარადმწვანე წიწვიანი ტყე, 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.). არჩევენ ორი ტიპის ტაიგას: დაბურულწიწვიანს, რომელიც ძირითადად ნაძვისა და სოჭისაგან შედგება, და ნათელწიწვიანს, სადაც ლარიქსი და ფიჭვი ჭარბობს.

მთელი წლის განმავლობაში ტაიგაში ბინდია, რის გამოც ბუჩქებისა 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 გამოხატული 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 წინ უსწრებს ფოცხვერის რიცხოვნობის მაქსიმუმს.

ტაიგის ბიომასა ძალიან მაღალი მაჩვენებლებით გამოირჩევა – 266.000 კგ/ჰა, ხოლ პროდუქტიულობა სხვა ეკოსისტემებისაგან (მუხნარი ტყე, ტროპიკული წიწვიანი ტ უდაბნო და სხვ.) განსხვავებით არ არის მაღალი (7.000 კგ/ჰა წელიწადში).

ტაიგისაგან განსხვავებული წიწვიანი ტყის ტიპი გვხვდება ჩრდილოეთ ამერიკ დასავლეთ სანაპიროს გაყოლებით ცენტრალური კალიფორნიიდან ალიასკამდე, სად ტემპერატურა (ტაიგისაგან განსხვავებით) უფრო მაღალია, მისი მერყეობა კი მცირეა ნალექები მაღალი. აქ გაბატონებულია ცუგა, ტუია და ცრუცუგა, უფრო სამხრეთ გავრცელებულია გიგანტური სექვოია; აქ, ტაიგისაგან განსხვავებით, იმ ადგილებში, სად უფრო მეტად აღწევს სინათლე, ტყის ვარჯის შიგნით განვითარებულია ტყის ქვე იარუსები. პირველადი პროდუქტიულობა ძალიან მაღალია. ამ ტყეებში ეპიფიტუ ხავსები განსაკუთრებით კარგად არიან განვითარებული.

ჩრდილოეთის წიწვიანი ტყეებისაგან განსხვავდება აგრეთვე ჩრდილოეთ ამერიკ ქონდარა ფიჭვის და ღვიის, ანუ ე. წ. „ქონდარა წიწვიანებისა“ და ყვითელი ფიჭვ ეკოსისტემები.

3.3. ზომიერი კლიმატური ზონის ფოთოლცვენია ტყეები

ფოთოლცვენია ტყეები გავრცელებულია ზომიერი ზონის მთელ ტერიტორიაზე, სად ზაფხულში უხვი ნალექია და ზამთარში – ცივა. ტემპერატურა აქ ზომიერია, რაც გამ იხატება მკვეთრი სეზონური მერყეობით. ფოთოლცვენია ტყეები ფართოდაა გავრცელ ბული მთელი ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთით, ევროპაში (სკანდინავიის სამხრე ნაწილის გამოკლებით), იაპონიის დიდ ნაწილში, ჩინეთის ცენტრალურ და ჩრდილო რაიონებში, აღმოსავლეთ აზიაში (ყოფილ საბჭოთა კავშირის ფარგლებში). სამხრ ნახევარსფეროში ეს ტყეები გვხვდება მხოლოდ ავსტრალიაში, ახალ ზელანდიასა სამხრეთ ამერიკის სამხრეთ ნაწილში. წარსულში ეს ტყეები ფართოდ იყო გავრცელებულ დღეს კი ბევრგან მათი ფართობები შემცირდა და ტყე სტეპით შეიცვალა.

ფოთოლცვენია ტყის ეკოსისტემები, ტაიგისა და ტუნდრისაგან განსხვავებით, ერთ ნეთისაგან უფრო იზოლირებულია, ბუნებრივია, რომ მათი სახეობრივი შემადგენლობ ერთმანეთისაგან მკვეთრად განსხვავდება. როგორც ბალახოვანი, ისე ბუჩქოვანი მცე რეების იარუსები აქ უკვე კარგადაა გამოხატული.

ევროპაში ფოთოლცვენია ტყის ეკოსისტემები ძირითადად წარმოდგენილია მუხ წიფლის, არყის, მურყანის და სხვა სახეობებისაგან შექმნილი ბიოგეოცენოზებით. მ ერევა ცაცხვი, ნეკერჩხალი, რცხილა და სხვა. ჩრდილოეთ ამერიკაში ეს ეკოსისტემე წარმოდგენილია ჩრდილოეთ ნაწილში – წიფლისა და შაქრის ნეკერჩხლის, აღმოსავლ მხარეს – მუხისა და წაბლის, სამხრეთ-დასავლეთ ნაწილში – მუხის და ამერიკუ კაკლის შერეული ტყეებით.

ზომიერი ზონის ტყის მცენარეულობის ბიომასა საკმაოდ მაღალი მაჩვენებლებ ხასიათდება. მუხნარი ტყეების ბიომასა აღწევს 406.500 კგ/ჰა-ს, ხოლო პროდუქტიულობა 9.000 კგ/ჰა-ს წელიწადში. ეს მონაცემები მნიშვნელოვნად აღემატება ტუნდრის ბუჩქნარ და ტაიგის ბიომასას და მათ პროდუქტიულობას, მაგრამ ხუთჯერ ჩამორჩება წვიმია ტროპიკული ტყეების პროდუქტიულობას.

მრავალფეროვანია ფოთოლცვენია ტყეების ფაუნა. ტროპიკული ტყეებისაგან განსხვა ბით, აქ ცხოველები ძირითადად ნიადაგისპირა ფენაში ცხოვრობენ. 1 ჰა-ზე აღირიცხ

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 ირმები, 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 ფუღუროებში 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.

3.4. ზომიერი კლიმატური ზონის სტეპები

სტეპის მცენარეულობისათვის დამახასიათებელია ქსეროფილური, ძირითადად მრავალწლოვანი კორდიანი* მარცვლოვანი მცენარეებისაგან შექმნილი ფიტოცენოზები. სტეპებისათის ტიპიურია შავმიწა 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 მალიმიტირებელ 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 სავეგეტაციო 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.

---

* კორდი - ნიადაგის ზედა ფენა გადახლართული ცოცხალი და მკვდარი ფესვებით, ფესურებით, მიწისქვეშა ღეროებით.

ამ ბიომის მცენარეული საფარი მეტეოროლოგიური პირობების (განსაკუთრებით ნალექების) მიხედვით მკვეთრად იცვლება. ძლიერი გვალვისას კორდის მქონე მარცვლოვანი მცენარეებიც კი ითრგუნებიან, 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, მთხრელი მღრღნელები. პირველი ჯგუფიდან აღსანიშნავია ბიზონი და ანტილოპები; მღრღნელებიდან – ზაზუნა, 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. მთხრელები თავიანთი სოროებით მკვეთრად ცვლიან სტეპის ღანდშაფტს. 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 გაუდაბნოებაც 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 – პამპასს, საქართველოში ველს და ა.შ. საქართველოში სტეპები გავრცელებულია მხოლოდ მის აღმოსავლეთ ნაწილში. ჩვენ მათ გავეცნობით საქართველოს ბიომების განხილვის დროს.

3.5. ტროპიკული სტეპები და სავანები

ტროპიკული სავანები – იგივე სტეპებია მეჩხერად განლაგებული ხეებით. ისინი გავრცელებულია იმ თბილ მხარეში, სადაც წელიწადში ნალექების რაოდენობა 1000-1500 მმ-ს აღწევს, მაგრამ აღინიშნება ერთი ან ორი ხანგრძლივი გვალვიანი 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).

3.6. 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, ოლეანდრე, ღვია და სხვა. ამ მცენარეების ერთობლიობას ხმელთაშუაზღვისპირა ქვეყნებში მაკვისს უწოდებენ.

გარდა ამისა აღსანიშნავია, რომ ხეშეშფოთლიანი ტყეებისა და ბუჩქების ეკოსისტემებთან ერთად ხშირადაა გავრცელებული ფიჭვიანი 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 გვალვიანი 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 ბეღურასებრნი და სხვ. სავეგეტაციო 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.

3.7. 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 ბიოცენოზის ჩამოყალიბებაზე. ნალექების სიმცირეს 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 დღეღამური მერყეობით (30-40°C), ჰაერის დაბალი შეფარდებითი ტენიანობით, ძლიერი აორთქლებით და ნიადაგის ზედაპირის მაღალი ტემპერატურით (70°C-მდე). უდაბნოს ნიადაგის ტიპებია: ქვიანი, ხირხატიანი, ქვიშნარი და თიხნარი. აქ ჭარბობს გამოქარვის პროცესები, ძალიან ბევრგან ქარისაგან წამოღებული ქვიშა ქმნის ბორცვებს ანუ დიუნებს. ნახევარმთვარის მსგავს დიუნებს ბარხანები ეწოდებათ.

ტროპიკული სარტყლის უდაბნოების ზონის კლიმატი ზამთარში 0°C-ზე ზევითაა, ზომიერი ზონის კლიმატი კი ძალიან მკაცრია. აქ აბსოლუტური მინიმუმები –40°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 მრავალწლიანი 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 მარტო

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; კაქტუსები, 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 ჯუზღუნი, 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 კაქტუსები (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 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 გადაადგილდებიან 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 ხვლიკი 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 ნაკლებშესამჩნევი ხდებიან უდაბნოს ქვიშნარი ან თიხნარი ნიადაგის ფონზე. უდაბნოს ცხოველთა უმეტესობა ზაფხულში მხოლოდ ღამითაა 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 მჟავას და გუანინს). ანალოგიურ საფარს ივითარებენ უდაბნოს მწერები. მრავალ ძუძუმწოვარ ცხოველს შეუძლია დიდხანს იარსებოს წყლის გარეშე. ასეთები არიან მღრღნელები, კენგურუს ვირთაგვა, ჯიბიანი თაგვი, მიწის კურდღელი. უწყლობის მიმართ დიდი გამძლეობა აქვს აქლემს.

საქართველოში უდაბნოს მცენარეულობა მხოლოდ ფრაგმენტულად არის წარმოდგენილი.

3.8. მარადმწვანე ტროპიკული წვიმიანი 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. ინდომალაია 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 დღეღამური. მზის სხივური ენერგიის 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) დედა ქანებზე. აქ გაბატონებული ხე-მცენარეების სიმაღლე საშუალოდ 30-40 მ აღწევს. ამ ბიომის მცენარეთა და ცხოველთა სამყარო ჯერ კიდევ არ არის ბოლომდე შესწავლილი. მალაიზიის ტყეებში 2000-ზე მეტი სხვადასხვა სახეობის ხე იზრდება, კოტ-დივუარის სანაპიროზე 600-ზე მეტი სახეობაა. მდ. ამაზონის აუზის ტყეებში 1 ჰა-ზე საშუალოდ 423 ხე მოდის, რომლებიც 87 სახეობას მიეკუთვნება. ამავე ფართობზე ინდო-მალაიზიაში 200 სახეობაზე მეტია. ამ ტყეების მცენარეებს მარად-მწვანე – 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 ჯადვარი-სებრთა ოჯახი. აქვეა ისეთი საინტერესო მწერიჭამია მცენარე, როგორიცაა ნეპენტესი და სხვ. ინდო-მალაიზიაში ფართოდაა გავრცელებული დიპტეროკარპისებრთა ოჯახი, აგრეთვე გიგანტური ფიკუსები, პალმები, პანდანუსები, გვიმრები და სხვ.

განსაკუთრებით მდიდარია ტროპიკული ტყე ამაზონის ფლორისტულ 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, როგორიცაა კაუჩუკის შემცველი ჰევეა, შოკოლადის ხე, ბანანი. აღსანიშნავია აგრეთვე სამხრეთ ამერიკის წვიმიან ტყეებში ბრომელიასებრთა ოჯახის წარმომადგენლების ფართო გავრცელება.

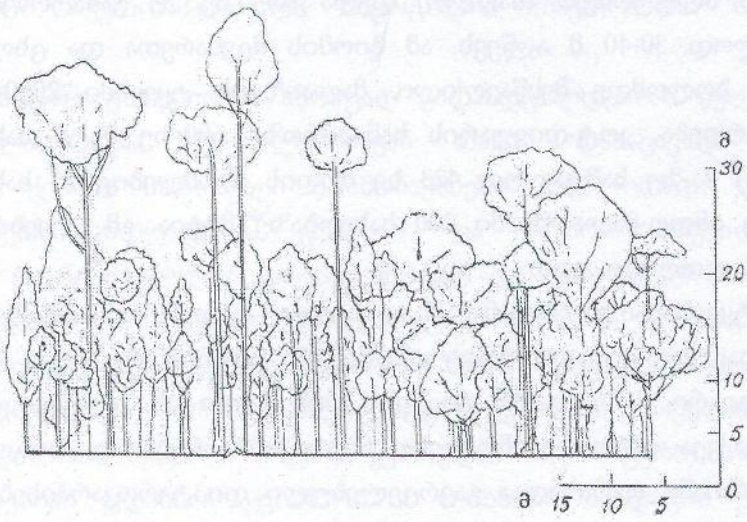
წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში ყველაზე დიდ სიმაღლეს (40-60 მ) აღწევენ დიპ-ტეროკარპისებრთა ოჯახის ხე-მცენარეები: შორეა, დიპტეროკარპუსი და დრიობალანოფსა.

წვიმიანი ტყეებისათვის დამახასიათებელია მხვიარა ლიანების სიუხვე, რომელთა სიგრძე 100 მ-ს აჭარბებს და მცენარე-ეპიფიტების (ხავსების, გვიმრების, ორქიდეების) მრავალფეროვნება. ხეების ტოტებზე და ღეროებზე ისინი ქმნიან მკვრივ საფარს. ეპიფი-ტები, 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 გამეჩხერებულია. აქ ვხვდებით ისეთ პარაზიტ მცენარეს, როგორიცაა, მაგალითად, რაფლეზია.

წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში (სურ. 35) 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 მესამე, 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.



სურ. 35. ტროპიკული წვიმიანი ტყის იარუსიანობა, ბორნეო; B. Stugren-ის (1972) მიხედვით

აღნიშნული ბიომის ხეების ფესვთა სისტემა სუსტადაა განვითარებული. მაგალითად, კოტ-დივუარის 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. ოჩოფეხისებური ფესვები. გარდა ამისა, წვიმიანი ტყის ხეები ხშირად პნევმატოფორებს ანუ სასუნთქ ფესვებსაც ივითარებენ. ბოტანიკოსთა აზრით, ფესვის ასეთი სახეცვლილებები ხელს უწყობს 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 მაღლი 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, კოღოს სახეობები. ხეებზე მცხოვრები ცხოველებიდან აღსანიშნავია: მაიმუნები, მღრღნელები, მტაცებლები, ჩანთოსნები. ცხოვე-

ლები 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-ერთია მიზეზია მცენარეებით კვება. მაგალითად, ნაყოფებით იკვებებიან: თუთიყუშები, ჩიტი 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 ღამის 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 ჰილეის (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.

3.9. მთის ეკოსისტემები (ორობიომები)

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°C-ით (ალპები, კავკასიონი და სხვ.) და 0,75°C-ით (ტროპიკების მაღალმთიანეთი).

დედამიწის ყველა მაღალმთიანეთისათვის ეკოტოპის საერთო ნიშნებია: მზის მაღალი რადიაცია (პოლარულ მთებში – გრძელი დღე ზაფხულში), ტემპერატურათა მკვეთრი დღეღამური მერყეობა, ძლიერი ქარი, ნახშიროროჟანგისა და წყლის ორთქლის დაბალი პარციალური წნევა, ულტრაიისფერი სხივების დიდი რაოდენობა. ამასთან, ალპების, კავკასიონის, ჰიმალაის, პამირის, პოლარული და ტროპიკული მაღალმთიანეთის კლიმატური პირობები საკმაოდ მვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. მაგალითად, ტროპიკული მაღალმთიანეთის ეკვატორული ანდები, კილიმანჯაროს და კენიის მწვერვალები

და სხვ. კავკასიისა და ალპების კლიმატისაგან განსხვავდება მკვეთრად გამოხატული დღეღამური 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 მზრალობით ხასიათდებიან.

მაღალმთიანეთში, ადგილსამყოფელების ეკოლოგიური 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, როგორიცაა 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 (თავყვითელას, 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^3 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 კამეჩი და სხვა; ფრინველებიდან: კაკაჩა, ჩიბუხა, თეთრზურგა ყვავი, კანარის ჩიტი და სხვა.

ზღვის დონიდან 2800 მ სიმაღლეზე კენიის მთებში ჯერ კიდევ კარგადაა წარმოდგენილი პოდოკარპუსის და ბამბუკის ტყეები. ტყის ზედა საზღვარი აქ აღწევს 3500 მ ზ.დ.

მშრალ მაღალმთიანეთში, მაგალითად პამირზე, მცენარეთა ასეთი დიდი მრა-ვალფეროვნება არ არის. აქ ძირითადად გაბატონებულია ცივი უდაბნოს მცენარეულობა, კერძოდ, ისეთი ბალიშა ბუჩქოვანი მცენარეები, როგორიცაა ტერესკენი, ზღარბა, გლერძა და სხვა. ყველაზე ტენიან ხეობებში გავრცელებულია ისლისა და კობრეზიას მდელოები ანუ ე.წ. საზები. ხებუჩქნარი (ტირიფი, არყი და სხვ.), რომელიც მხოლოდ ზოგიერთ ხეობაშია წარმოდგენილი, ზღვის დონიდან 3900 მ-მდე აღწევს. ფაუნა ღარიბია, ძირითადად გვხვდება: არხარი, ვირზაზუნა, ტიბეტური კურდღელი, ტიბეტური ყვავი და სხვა.

ზომიერი ზონის ტენიანი (ჰუმიდური) კლიმატის მთის (მაგალითად, ალპების, კავკასიონის) ეკოსისტემებისათვის დამახასიათებელია ძირითადად მეჩხერი და ტანბრეცილი ტყე, ბუჩქნარი მცენარეულობა, მდელოები. აქვე კარგადაა გამოხატული ვერტი-

კალური სარტყლები: ნივალური (3500-3700 მ ზ.დ. და უფრო მაღლა), სუბნივალური (2900-3500 მ ზ.დ.), ალპური (2400-2900 მ ზ.დ.), სუბალპური (1800-2400 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 მეჩხერი 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 მ-მდე, ძლიერ მშრალ და კონტინენტურ ტიბეტის მთებში ტყის საზღვარი 4000 მ და უფრო მაღლა ვრცელდება, პოლარულ მთებში ტყის საზღვარი მხოლოდ 250 მ-მდე აღწევს (ჩრდ. ნორვეგია).

ევროპის ალპებში ტყის ზედა საზღვარს (სუბალპური სარტყელი) ქმნიან 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 შევეხებით საქართველოს მაღალმთიანეთის ეკოსისტემებს.

თავი 4. 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 ეკო-სისტემებში: ძლიერ შემცირდა ტყეებისა და სემიარიდული (ნახევრადმშრალი) მთისწინების მცენარეუ-

ლობის 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 სხვადასხვაგვაროვნებაც, 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 საქართველოში 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 მეჩხერი (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 მტკვრის, ივრის, ალაზნისა და ქციის ქვემო წელის გასწვრივ. აქ ჭარბობს: მუხა, ტირიფი, თელა, ქაცვი და სხვ. ალაზნის დაბლობის ტყეებისათვის დამახასიათებელია აგრეთვე ლაფანი. ეს ტყეები მდიდარია აგრეთვე ლიანებით (ეკალღიჭი, ღვედკეცი, კატაბარდა და სხვ.), განათებულ ადგილებში უხვად იზრდება მაყვალი.

აღმოსავლეთ საქართველოს დაბლობები (ელდარის და სხვ.) უჭირავთ ნახევრადუდაბნოებს, რომლებშიც ალაგ-ალაგ ჩართულია 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 გაჩანაგებულია. მათი ნაშთები დაცულია ვაშლოვანის ნაკრძალსა და შირაქის რამდენიმე ხევხმელში (ლეკისწყალი, ბუღათმოედანი).

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 მაჩვენებლებიც 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 მაჩვენებელია. 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 ძმივის, 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 (ქართული მუხა), 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 წიფლისგანაა 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 და სოჭნარი, რომელსაც ზოგან (უმთავრასად 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 ბაღ-ვენახებს, სახნავ-სათესებსა და სათიბ-საძოვრებს.

აღმოსავლეთ საქართველოს სტეპებსა, ნახევრადუდაბნოებში და მთისწინების ტყეებში მუმუმწოვრებიდან გავრცელებულია: ქურციკი, რომელიც გადაშენების გზაზეა; ჩვეულებრივი მემინდვრია, ველის თაგვი, რუხი ზაზუნა, კავკასიური წითელკუდა მექვიშია; კახეთის ტყეებსა და მტკვრისპირა ჭალებში – გარეული ღორი, შველი, ირემი, კავკასიური თხუნელა, გრძელკუდა და მცირე თეთრკუდები. თბილისის მიდამოებში ბინადრობს ცნობილი, ყველაზე პატარა მუმუმწოვარი – ფუღუ. აღმოსავლეთ საქართველოს სტეპებში მრავლად არიან მღამიობები, მელამურები; ელდარისა და სამგორის სტეპებში ბინადრობს კავკასიური წითელკუდა მექვიშია. 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, ალკუნი, კვირიონი, კაჭკაჭი, შრომანი, ჭვინტა, ნარჩიტა და სხვანი.

ქვეწარმავლებიდან აღსანიშნავია: კავკასიური ჯოჯო, კლდის ხვლიკები; გველებიდან გავრცელებულია: ველის მახრჩობელა, ბოხმეჭა, წენგოსფერი და ყვითელმუცელა მცურავები, კატისთვალა გველი, ცხვირრქოსანი გველგესლა, ზოგიერთ ადგილას ბინადრობს

* მონოდომინანტური - ერთი სახეობის დიდი სიმრავლით და დაფარულობით შექმნილი ცენოზი.

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, მუღუ, 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 ეკალღიჭით.

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, ოლეანდერს 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 მისადგომ ადგილებში.

დასავლეთ საქართველოს ტყეებისათვის დამახასიათებელია რელიქტური გართხმული ბუჩქების, მათ შორის მარადმწვანეების – შქერის, წყავისა და ბაძგისაგან 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 1,5 მ სისქის უთხოვარს.

---

* მუქწიწვოვანი ტყე ეწოდება ნაძვნარ და სოჭნარ ტყეებს.

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. 461000 ჰა ძალზე გამეჩხერებული და დეგრადირებულია. 1,027 მლნ ჰა წიფლის ტყეა, 0,41 მლნ ჰა წიწვოვანი (ნაძვი, სოჭი, ფიჭვი), დანარჩენი ტერიტორია სხვა ფოთლოვნებს უჭირავს.

დასავლეთ საქართველოს ტყის სარტყელში ძუძუმწოვრებიდან ბინადრობენ: ევროპული ზღარბი, ევროპული თხუნელა, დიდი კბილთეთრა. ფართოდაა გავრცელებული მცირე ცხვირნალა, ყურგრძელა 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 სარტყლისათვის დამახასიათებელია კოლხური ხოხობი; ფართოდაა გავრცელებული მწყერი, 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 სხვ. ამფიბიებიდან აღსანიშნავია ჩვეულებრივი სალამანდრა, სავარცხლიანი და მცირეაზიური ტრიტონები, ტბორის ბაყაყი, ვასაკა და სხვა.

საქართველოს მაღალმთიანეთში კარგადაა გამოხატული სუბალპური, ალპური, სუბნივალური და ნივალური სარტყელები. სუბალპური სარტყლის 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-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 ცირცვლნარ-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 ვეგეტატიურ გამრავლებას. მეჩხერი ტყეებისაგან განხვავებით, ტანბრეცილი ტყეები ტყის მცენარეულობის გავრცელების უკიდურეს საზღვრებს აღწევს (2400-2500 მ ზ.დ.), ალაგ-ალაგ კი (განსაკუთრებით თოვლის ზვავების მოძრაობის გზებზე) დაბლა ეშვება და ტყის სარტყელში იჭრება. დასავლეთ საქართველოს მთებში გავრცელებულია რელიქტური, ენდემური ხეებითა და ბუჩქებით (მედვედევის 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 ადის. 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 ხევებითა 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 სახეობა. საქონლის ნაბინავრებზე წარმოიქმნება მეორეული მაღალბალახეულობა. მის შექმნაში მონაწილეობს ლაშქარა, ჩვეულებრივი ღოლო, 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 სარტყლიდან იჭრება ძიგვიანები და ჭრელწივანიანები. სუბალპური მდელოები ხშირად წარმოიქმნებიან ნატყევარებზე.

სამხრეთ საქართველოს ზოგიერთ რაიონში სუბალპურ სარტყელში განვითარებულია მთის ველები და მთის ქსეროფილური მცენარეულობა.

ალპური სარტყლისათვის, რომელიც საქართველოში ზ.დ. 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; ჭრელწივანიანები – სამხრეთის ციცაბო, მშრალ ფერდობებზე; კობრეზიანები, გართხმულწივანიანები და ისლიანები – ქედების თხემებზე, საიდანაც ზამთრის ქარი თოვლს ხვეტავს.

ფართოდაა გავრცელებული აგრეთვე ნაირბალახოვანი მდელოს ფორმაციები, რომლებსაც ქმნის ქართული ნემსიწვერა, მთის ბარისპირა, მზიურა. კავკასიონის დასავლეთ ნაწილისათვის დამახასიათებელია ნიგვზის ძირა (კირქვიანებზე) და შიშველღეროიანი ნემსიწვერა (ჩრდილო-დასავლეთ ფერდობებზე).

ალპური სარტყლის ზედა ზოლში, სწორ რელიეფზე, ძველ მყინვარულ „ცირკებზე“* განვითარებულია ალპური ხალები – დაბალი მცენარეული თანასაზოგადოებები, რომ-

* ამფითეატრის მაგვარი რელიეფი.

ლებსაც ქმნის: მარმუჭები, მაჩიტები, ფესვმაგარები 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. სუბალპური 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 სარტყელი არსებობს მხოლოდ ზოგიერთ ყველაზე მაღალ ქედსა და მწვერვალზე. ამ სარტყლისათვის დამახასიათებელია ღორღიანი ეკოტოპები პრიმიტიული ნიადაგებით, მეჩხერი მცენარეულობა, ძლიერ სპეციალიზებული სასიცოცხლო ფორმები (გართხმული, ძლიერ შებუსვილი, სუკულენტურ-ფოთლებიანი, ბალიშისმაგვარი მცენარეები). აქ იზრდება კავკასიური ენდემური გვარები, მაგალითად, სიმფიოლომა, პსეუდოვეზიკარია, ტრიგონოკარიუმი.

საქართველოს მაღალმთიანეთში ძუძუმწოვრებიდან ფართოდაა გავრცელებული: დაღესტნური და კავკასიური ჯიხვები, რომლებიც კავკასიურ ენდემებს წარმოადგენენ. პირიქითა ხევსურეთსა და თუშეთში ბინადრობს ნიამორი, რომელიც გადაშენების გზაზეა. კავკასიონსა და სამხრეთ საქართველოს მთიანეთში გავრცელებულია არჩვი. ალპურ მდელოებზე გვხვდება: პრომეთეს მემინდვრია, კავკასიური ბიგა, გრძელკუდა კბილთეთრა. ფრინველებიდან – კავკასიური შურთხი, კოჭობა, ჩხურუშტი, ზოგან – კაკაბი, მთის არწივი, სვავი, კრავიჭამია, ორბი და სხვა; ქვეწარმავლებიდან აღსანიშნავია კავკასიური კლდის ხვლიკი, 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, რუპრეხტის მინუარცია, ყაზბეგის ცერასტიუმი, ოსეთის დიყი 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 წყალმცენარეებისა, 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 – დროზერა.

აღმოსავლეთ 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 ნაკლები 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 თეთრხავსიან-ისლიანი მცირე ზომის ჭაობები.

თავი 5. საქართველოს მაღალმთის ეკოსისტემების დახასიათება (ცენტრალური კავკასიონის მაგალითზე)

საქართველოს 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 სუბალპური 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 უკანასკნელი 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, როგორიც საქართველოა, აუცილებელია: მაღალმთის ეკოსისტემების სტაბილურობის აღდგენა; მაღალმთის მცენარეული საფარის, როგორც მეცხოველეობის საკვები ბაზის, გაუმჯობესება და რაციონალური გამოყენება; მაღალმთის მცენარეულობის, როგორც რეკრეაციული რესურსის, რაციონალური გამოყენება; საქართველოს მაღალმთის როგორც უმნიშვნელოვანეს საწარმოო მცენარეთა „საცავის“ გამოყენების ოპტიმიზაცია; საქართველოს მაღალმთის ორიგინალური ფლორისა და მცენარეულობის, როგორც მსოფლიოს ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ერთ-ერთი ძირითადი შემადგენელი ნაწილის დაცვა.

ჰუმიდურ მთიან ქვეყნებში როგორც მთის, ისე ბარის ეკოლოგიური სიტუაცია, პირველ რიგში, დამოკიდებულია ტყის ზედა საზღვრის, კერძოდ, სუბალპური სარტყლის ტყეების მდგომარეობაზე. ამ სარტყელთანაა დაკავშირებული ატმოსფერული ნალექების ყველაზე დიდი რაოდენობა, რაც მკვეთრად აისახება წყალმოვარდნების საერთო რეჟიმზე.

წყალმოვარდნებთან კი დაკავშირებულია ისეთი სტიქიური მოვლენები, როგორიცაა სელური ღვარები, ღვარცოფები და სხვ. ტყის ზედა საზღვარი, რომელიც აგრეთვე თოვლის ძლიერ აკუმულატორს წარმოადგენს, განსაზღვრავს ზვავების 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 საზღვარი საქართველოში მდებარეობს 2200 მ-დან 2650 მ-მდე ზღვის დონიდან, 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, როგორიცაა მაგალითად ხევი, ყაზბეგის 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, როგორიცაა სუბალპური მაღალბალახეულობა – 2 მ-ის და უფრო მაღალი ბალახებისაგან შექმნილი დაჯგუფება (ცენოზი).

ტყის ზედა საზღვრის ზემოთ ალპურ სარტყელში გაშლილია ბალახოვანი მცენარეული საფარი, რომელიც ისეთი მთიანი ქვეყნისათვის, როგორიც საქართველოა, უმდიდრეს საკვებ სავარგულს წარმოადგენს. მაგრამ მარტო ამაში 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 ექსპლუატაციამ მძიმე დაღი 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 დამახასიათებელია ზომიერად ტენიანი ჰავა ცივი ზამთრითა და გრძელი ზაფხულით. 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 არცთუ ისე ძლიერი ყინვები.

ცენტრალურ კავკასიონზე არის კავკასიის 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 დაძაბულობის ისეთი შემარბილებელი ფაქტორი, როგორიცაა ტყე, ამას ემატება აგრეთვე ინტენსიური 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 გვალვიანია, 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 თანასაზოგადოებები.

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.

ალპურ 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 იზამთრებენ.

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 დახასიათებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს მათი სასიცოცხლო ფორმების – განსხვავებული ჰაბიტუსისა და ბიოეკოლოგიის მქონე მცენარეების გამოვლინებას. როგორც წარსულის, ისე თანამედროვე

---

* 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.

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. ნაირგვაროვნებაზე.

ცენოზების მცენარეთა სასიცოცხლო ფორმების შემადგენლობა – სახეობათა ხანგრძლივი ბუნებრივი გადარჩევის შედეგია. მათ შეუძლიათ ერთად არსებობა ცენოზში მხოლოდ სხვადასხვა ეკოლოგიური ნიშის დაკავების შემთხვევაში.

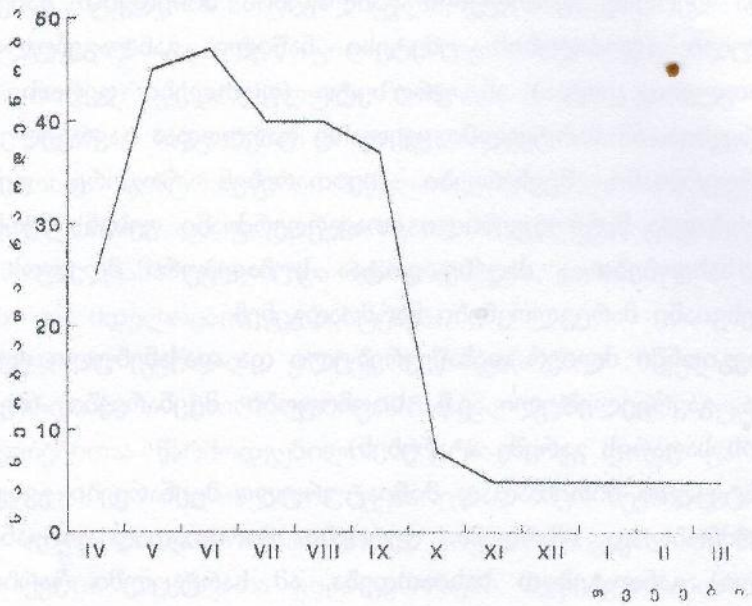
სუბალპური ეკოსისტემების მცენარეულობის სპექტრი საკმაოდ მრავალფეროვანია და იგი ძირითადად ბალახოვანი მცენარეებითაა წარმოდგენილი. ღეროს ზრდის მიმართულების მიხედვით აქ ჭარბობენ სწორმდგომი ღეროს მქონე მცენარეები, ხოლო ცოტაა ისეთი სახეობები, რომელთა წარმომადგენლებს მხოხავი ან მიწაზე გართხმული ღერო აქვთ. მიწისზედა 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 ფართოდაა გავრცელებული ფესურიანი და ფესურიან-მთავარღერძიანი მცენარეები (ივითარებენ როგორც ფესურას, ისე ფესვს); შედარებით ნაკლებადაა წარმოდგენილი მთავარღერძიანი ფესვის მქონე მცენარეები, ხოლო ბოლქვის მქონე სახეობები – ძალზე ცოტაა. სუბალპური მდელოს დომინანტებს ძირითადად ფუნჯაფესვიანი მარცვლოვნები წარმოადგენენ.

ყაზბეგის რეგიონში ძლიერ დანაწევრებული და დაქანებული ფერდობების არსებობის გამო ფართოდაა 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 ჰორიზონტული (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, სიბალდია და სხვ. მცენარეთა საინტერესო ფორმას წარმოადგენენ შპალერისებური, ანუ მიწაზე გართხმული ღეროების მქონე მცენარეები, მაგალითად, გართხმული მინუარცია. ალპურ სარტყელში ძირითადად 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 მკვრივკორდიანი ფესვთა სისტემა. ბუჩქებს (დეკა), ნახევრად ბუჩქებს (მოცვი, კენწერა) და ქონდარა ბუჩქებს (დრიასი, მაჯაღვერი) – 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 ერთერთი მიზეზია ამ პროცესების რიტმის დარღვევა.

მცირეთოვლიან თბილ გაზაფხულზე სუბალპური სარტყლის მდელოს მცენარეთა მასობრივი ვეგეტაცია იწყება აპრილის პირველ რიცხვებში; ამასთან, ვეგეტაციის ფაზაში მყოფი სახეობების უმრავლესობა მოდის მაისსა და ივნისზე (სურ. 36). შემდეგ, მთელი რიგი მოკლე სავეგეტაციო პერიოდის მქონე მცენარეების 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 ადრეგაზაფხულის ეფემეროიდები: ფურისულები, ენძელები, ნაღველები და სხვა). სიცოცხლის ხანგრძლივობის მიხედვით წლის სხვადასხვა დროს ბატონობენ მცენარეთა განსხვავებული სახეობები. მაღალმთის მდელოებზე მარადმწვანე ბუჩქების (დეკა, წითელი მოცვი) ხვედრითი წილი მცირეა.

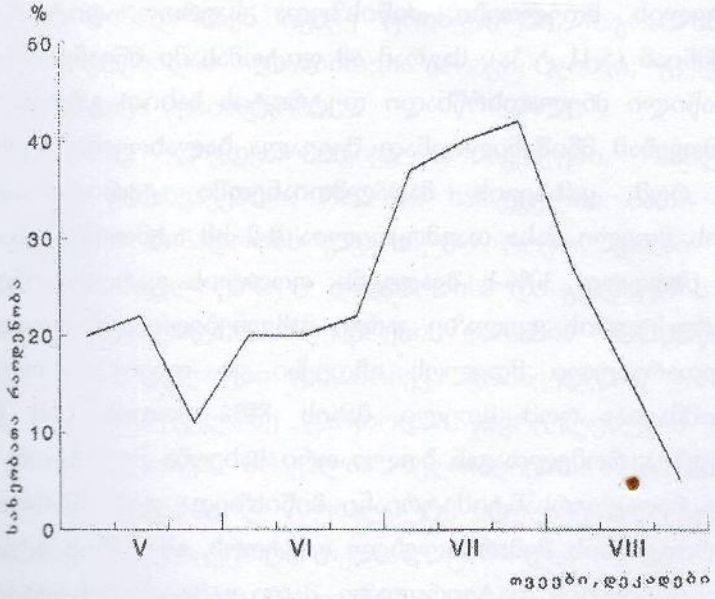


სურ. 36. მცენარეულობის განვითარების სეზონური დინამიკა პარკოსან-მარცვლოვან სუბალპურ მდელოზე (ცენტრალური კავკასიონი, სამხრეთი ფერდობი)

მრავალი წლის განმავლობაში მდელოს მცენარეთა ყვავილობაზე დაკვირვების შედეგად აგებული მრუდის (სურ. 37) 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 მრუდეები უფრო თანაბარია, ვიდრე მშრალი ადგილსამყოფელისა, რაც ტენიან პირობებში განვითარების ყველა ფაზის, კერძოდ, ყვავილობის გახანგრძლივებით აიხსნება.

სუბალპური მდელოებისათვის 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 (ეუქრონული) ყვავილობით, ხოლო, მეორე მხრივ, – ცენოზების ფლორისტული შემადგენლობის თანდათანობითი გაღარიბებით აიხსნება.



სურ. 37. მცენარეთა ყვავილობის სეზონური დინამიკა ისლიან-მარცვლოვან ბიოცენოზში (ცენტრალური კავკასიონი)

მ ც ე ნ ა რ ე უ ლ ო ბ ი ს პ რ ო დ უ ქ ტ ი უ ლ ო ბ ა. პროდუქტიულობა – ორგანიზმების ან მათი ერთობლიობის უნარი შექმნან ორგანული ნივთიერება – ბიოცენოზების (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 თანასაზოგადოებებს შორის მიწისზედა საერთო მცენარეული მასის ყველაზე მეტი მარაგით ჭრელწივანიანი მდელო გამოირჩევა. 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 თანასაზოგადოება 7-ჯერ მეტ მიწისქვეშა მასას წარმოქმნის, ვიდრე მაღალპროდუქტიული ჭრელწივანიანი მდელო.

საერთოდ, სუბალპურ სარტყელში მიწისქვეშა მასა საერთო ფიტომასის დაახლოებით 75-80%-ს 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. 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 კარგი მაჩვენებელია, მხოლოდ 2,9 $მ^{-2}$ $მ^{-2}$ უდრის, ნორმალურად განვითარებული მდელოს ინდექსი კი თითქმის ორჯერ უფრო მაღალი უნდა იყოს. აღსანიშნავია, რომ მთელი მასის 80% მოდის სამ სახეობაზე (სამყურა, მრავალძარღვა, მარმუჭი), რომელთაგან ბოლო ორი სახეობა მეურნეობაში არ გამოიყენება.

ეს მცირე, სულ რაღაც ორსანტიმეტრიანი მიწისზედა ფენა, წარმოადგენს ეროზიის და სხვა ეკზოგენური პროცესების შემარბილებელ 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 ანთროპოგენურ დესტაბილიზებულ ეკოსისტემებში, საიდანაც წლიური პროდუქციის ინტენსიური 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 მდელოზე 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.

ჰ ე ტ ე რ ო ტ რ ო ფ ე ბ ი. ყაზბეგის რაიონში ზოოლოგების მიერ ჩატარებულმა გამოკვლევებმა გამოავლინა ბიოტოპების მიხედვით ორნითოფაუნისა და ძუძუმწოვრების გავრცელების კანონზომიერებანი. ყაზბეგის მაღალმთიანეთში გავრცელებულია ძუძუმწოვრების დაახლოებით 35 და ფრინველების 80 სახეობა. ორნითოფაუნის უმეტესობა ბეღურასნაირთა წარმომადგენელია. ქათმისნაირთა შორის აღსანიშნავია: კავკასიური შურთხი, მწყერი, კავკასიური როჭო, გნოლი; შევარდნისნაირებიდან – ორბი, სვავი, ყაჯირი, მთის

* ფოთლის ფართის ინდექსი - ფოთლის ფართობი, გამოხატული $მ^2$-ში ნიადაგის ზედაპირის 1 $მ^2$-ზე.

არწივი, კრავიჭამია. მაგრამ ადამიანის ზემოქმედების შედეგად მათი რაოდენობა და სიმჭიდროვე საკმაოდ დაბალია.

სუბნივალურ სარტყელში აღრიცხულია ფრინველების 15 სახეობა; მათგან ყველაზე მეტია ალპური ჭვინტაკა, მეღორღიები, მთის მწყერჩიტა, ყვითელნისკარტა და წითელნისკარტა მაღრანი, ალპური ჭკა; ძუძუმწოვრებიდან – კავკასიური ჯიხვი.

ალპურ სარტყელში ბინადრობენ იგივე ფრინველები, მაგრამ მათი რაოდენობა აქ უფრო მაღალია. ძუძუმწოვრებიდან აღსანიშნავია: არჩვი, ჯიხვი, გუდაურის მემინდვრია, თოვლა მემინდვრია, პრომეთეს მემინდვრია.

სუბალპურ მდელოებზე გვხვდება იგივე ფრინველები, რომლებიც ზემოთ იყო აღნიშნული, მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ ამ სარტყელში მათი სიმჭიდროვე კიდევ უფრო მატულობს. დეკიანში ბინადრობს კავკასიური როჭო, დიდი კოჭობა, ჩხურუშტი, მარცვლოვან-ნაირბალახოვან მდელოებზე – დაღისტნისა და გუდაურის მემინდვრიები.

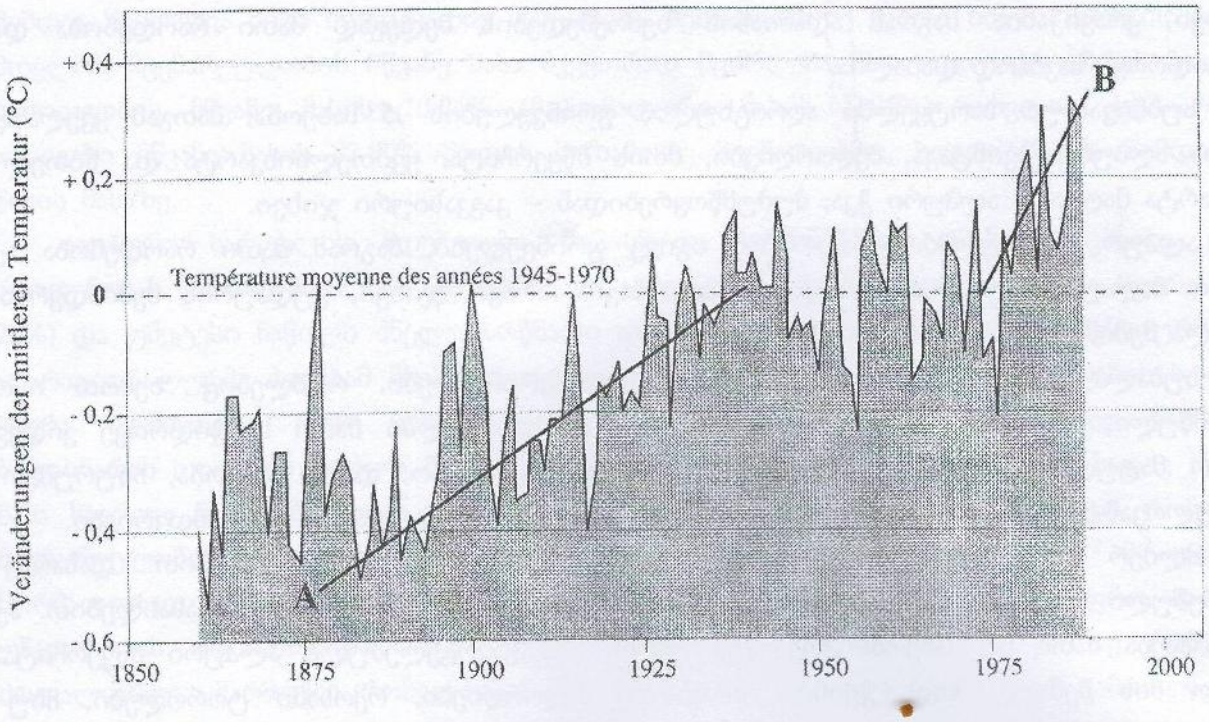
ძლიერ გაძოვილი სუბალპური მდელოები ღარიბია ძუძუმწოვრებით. დასარევლიანებული სახეშეცვლილი მდელოები გამოირჩევა ფრინველების ჭარბი დასახლებით. აქ აღინიშნება მათი 32 სახეობა. ყველაზე ფართოდაა გავრცელებული ალპური მწყერჩიტა, ხოლო მის შემდეგ მთის ჭვინტა. მრავალია მეღორღიები, რქოსანი ტოროლები, ჩხურუშტები და ჩიტბატონები გაძოვილ სუბალპურ მდელოებზე, აღსანიშნავია აგრეთვე ჩვეულებრივი კოჭობა, შავი ბოლოცეცხლა, რქოსანი ტოროლა.

ყაზბეგის სუბალპურ და ალპურ მდელოებზე გვხვდება პრომეთეს მემინდვრია. მისი სიმრავლე იწვევს ბუნებრივი საკვები სავარგულების ძლიერ დასარევლიანებას (სოროების გათხრისას მიწაყრილების გაჩენის გამო).

შემორჩენილი ტყის კორომებში მობინადრე ფრინველებიდან აღსანიშნავია: მწვანე ყარანა, წიწკანები, ბოლოცეცხლები, სტვენია და სხვ. კლდეებთან შეგუებულნი არიან: ჩხიკვი, მეკირიე, კლდეცოცია და კლდის მერცხლები; ტყის გაჩეხვამ საგრძნობლად შეამცირა ტყის ცხოველების რაოდენობა, ინტენსიურმა ძოვებამ გააღარიბა მდელოს ეკოსისტემების ფაუნა, სამაგიეროდ გამდიდრდა ქვიანი ბიოტოპები. ანთროპოგენური 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.

თავი 6. მოსალოდნელი კლიმატური ცვლილება და მისი ეკოლოგიური შედეგები

დედამიწის ზედაპირის ტემპერატურამ მე-20 საუკუნეში დაახლოებით 0,6°C-ით მოიმატა. ტემპერატურის აწევა მთელ ამ პერიოდში თანაბარი არ ყოფილა; პირველი მკვეთრი აწევა აღინიშნებოდა გასული საუკუნის პირველ ნახევარში (1900-1945), ხოლო მეორე, უფრო ძლიერი – საუკუნის უკანასკნელი 25 წლის მანძილზე (სურ. 38). მათ შორის აღინიშნებოდა ტემპერატურის სტაბილიზირება და ზოგიერთ შემთხვევაში სუსტი დაწევაც კი. ტემპერატურის აწევის ტენდენცია აღინიშნებოდა მხოლოდ ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში (სურ. 39). მეცნიერთა აზრით, ეს გამოწვეულია სამხრეთ ნახევარსფეროში უხვი ნალექების და მისი განაწილების ზემოქმედებით. ტემპერატურის აწევის მიზეზი: ინდუსტრიალიზაციის განვითარების გამო CO_2 კონცენტრაციის გაზრდის შედეგად სათბურის ეფექტია.



სურ. 38. დედამიწის ზედაპირზე საშუალო ტემპერატურების ცვლილებები 1864 წლიდან. A = მნიშვნელოვანი აწევა 1940 წლამდე, B = კვლავ უფრო ძლიერი აწევა 1970 წლიდან (Ozenda, Borel 1991)

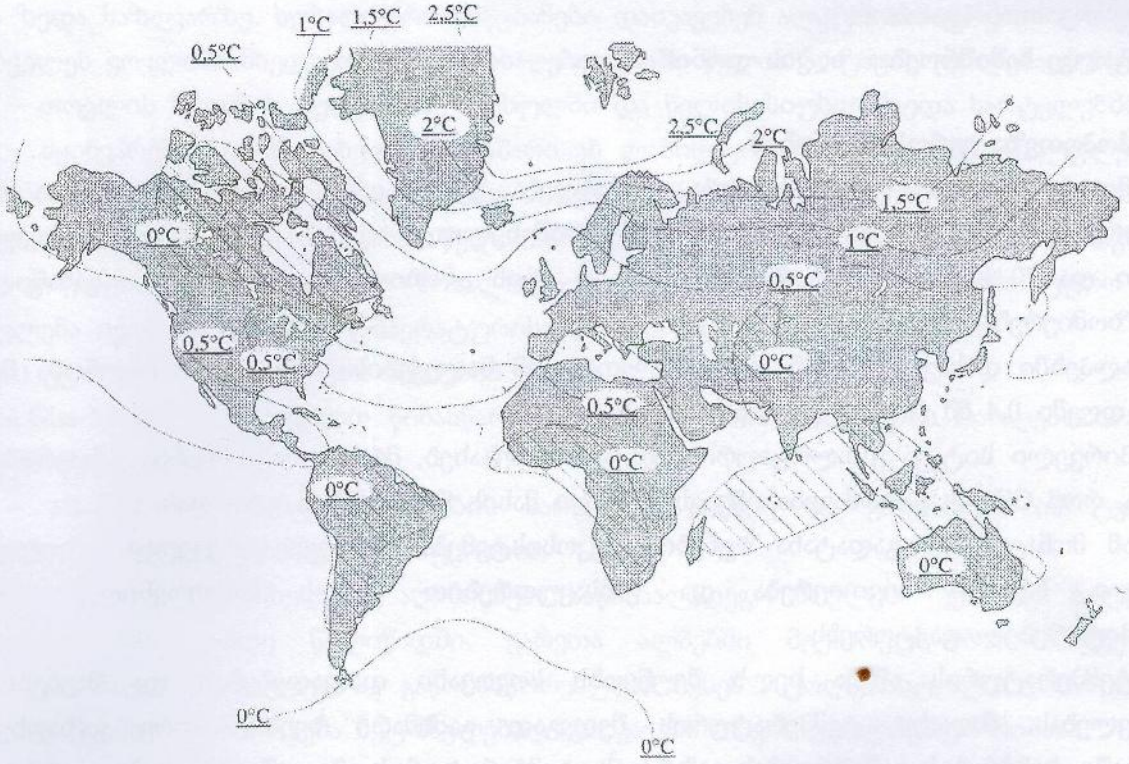
უკანასკნელი გამყინვარება (ვიურმში) 1500 წლის წინ დამთავრდა. ცენტრალურ ევროპაში საშუალო ტემპერატურა 10°C-ზე უფრო დაბალი იყო ვიდრე ეს დღეს არის.

სათბური ფუნქციონირებს შემდეგნაირად: მზის სხივები, რომელთა ენერგია ძირითადად ხილული გრძელტალღიანი სხივების ფარგლებშია მოქცეული, გაივლიან მინაში ბევრი დანაკარგის გარეშე და ათბობენ ნიადაგს და მცენარეულობას. შემდეგ ისინი თავის მხრივ გასცემენ უკან სხივებს ინფრაწითელი ფორმის სახით, რომლებიც ენერგიით დამუხტული ფოტონებით მინასთან დააკავებენ და ამით ჰაერიდან სათბურში აბსორბირდებიან (შთაინთქმებიან). ანალოგიური პრინციპით ათბობენ დედამიწის ზედაპირს მზის სხივები, რომლებიც, თავის მხრივ, დღისა და ღამის განმავობაში უკან აირეკლებიან, რომლის დროსაც ინფრაწითელი გამოსხივების დიდი ნაწილი ჰაერში ნახშირორჟანგის და წყლის ორთქლის მიერ შთაინთქმება. ამის შემდეგ, გამოსხივებული სითბო ატმოსფეროში გაიბნევა, რის შედეგადაც, როგორც სათბურში, გაათბობს მას. ამ ეფექტით ჩვენ უნდა ვუმადლოდეთ იმას, რომ ატმოსფეროს ქვედა ფენაში გაბატონებულია ის ტემპერატურები, რომლებიც დედამიწის ზედაპირზე სიცოცხლეს შესაძლებელს ხდიან.

სათბურის ეფექტი ახალი აღმოჩენა არ არის. ცნობილია, რომ მის გარეშე დედამიწაზე ტემპერატურა ბევრად უფრო დაბალი იქნებოდა, ვიდრე, მაგალითად, მთვარეზე.

ინდუსტრიული რევოლუციის პერიოდიდან ამ საუკუნეში ადამიანის მოღვაწეობის ნარჩენებმა, განსაკუთრებით კი მავნე ნივთიერებების ატმოსფეროში დაგროვებამ, საგრძნობი დარღვევები გამოიწვია მზის რადიაციის ბალანსში.

წყლის ორთქლის ცვლილებები უმნიშვნელოა. საგრძნობია CO_2 ჰაერში შემცველობის გაზრდა. ამ ინდუსტრიულ რევოლუციამდე მისი რაოდენობა იყო 280 ppm, 1900 წლისათვის 300, ხოლო დღეისათვის კი 350 ppm-ს შეადგენს. არის საშიშროება იმისა, რომ ამ საუკუნის შუაში მისი რაოდენობა გაორმაგდება.



სურ. 39. მრავალწლოვან ტემპერატურათა სხვაობა ჩრდილოეთ და სამხრეთ ნახევარსფეროებში. კარგად ჩანს დათბობის ტენდენცია სამხრეთ ნახევარსფეროში (Ozenda, Borel 1991).

ნახშირორჟანგის დაგროვებასთან დაკავშირებით არსებობს 3 ჰიპოთეზა.

I. CO_2 რაოდენობის გაორმაგება 2030-2050 წწ. და ამასთან დაკავშირებით ტემპერატურის აწევა 3,5-დან 4°C-მდე წელიწადში;

II. ტემპერატურის ყველაზე მცირე აწევის ჰიპოთეზა 0,2°C წელიწადში;

III ჰიპოთეზა გულისხმობს CO_2–შემცველობის სტაბილიზირებას იმ შემთხვევაში, თუ 3-ჯერ მაინც შემცირდება ინდუსტრიალიზაცია. ტემპერატურის აწევას თან მოჰყვება ნალექების (რაოდენობა, წლიური განაწილება), აორთქლების, ატმოსფერული ცირკულაციის და კონდენსაციის ძირეული ცვლილებები.

დღევანდელ თბილ ქვეყნებთან შედარების საფუძველზე უნდა ვიფიქროთ, რომ ნალექების რაოდენობა აიწევს, მაგრამ ეს გამომდინარეობს იქიდან, რომ ოკეანის წყალი უფრო თბილი გახდება და უფრო მეტს აორთქლებს. ამის საწინააღმდეგოა საშიშროება იმისა, რომ ოკეანე ინერციის შედეგად კიდევ ძალიან დიდხნს შეინარჩუნებს თანამედროვე t°-ას. ამის შედეგად აორთქლება ოდნავ შეიცვლება, ამასთანავე გამთბარი ატმოსფერო ვერ მიიღებს დამატებით წყლის ორთქლს. ამით დაეცემა კონდენსაციის ალბათობა ანუ წვიმის მოტანა, ამას კი მივყავართ ატმოსფერული ცირკულაციის ცვლილებისკენ. ალბათ ეს იქნება „ახალგაზრდა თანამედროვე გვალვის“ პერიოდი. ეს მოვლენები მოიტანს ხმელეთზე ჰიდროლოგიური პირობების ცვლილებას. ყოველივე ეს კი დაკავშირებული იქნება თოვლის რეჟიმთან, წყალდიდობებთან, ნიადაგის წყლის მარაგთან და გრუნტის წყლის შემცველობასთან. არ არის გამორიცხული, რომ ეს ცვლილებები, განსაკუთრებით თუ ისინი

სიმშრალის მიმართულებით წავიდა, უფრო მეტ მძიმე ეკოლოგიურ შედეგებს მოიტანს, ვიდრე თვითონ „გათბობა“.

ცალკე საშიშროებაა ზღვის დონის აწევა.

ჰიპოთეზა ევროპის შესახებ

მთელ ევროპაში ტემპერატურა გაიზრდება წელიწადში საშუალოდ 4°C-ით მცირე გადახრებით ±1°C. ნალექების რაოდენობა უმნიშვნელოდ აიწევს 0.2 მმ-ზე უფრო ნაკლებით დღეში და 70 მმ-ზე დაბლა წელიწადში. არ არის ცნობილი მათი წლიური განაწილების კანონზომიერება.

ალპებში დასავლეთიდან აღმოსავლეთისაკენ ნალექების საშუალო რაოდენობა მოიმატებს დღეში 0,4 მმ (140 მმ წელიწადში)-ით.

პირველი სიტყვა ეკოლოგიური შედეგების შესახებ, მრავალრიცხოვანმა ექსპერიმენტმა აჩვენა, რომ CO_2-ის გაორმაგება იწვევს მშრალი მასის წარმოქმნის გაზრდას.

ამ მონაცემების გადატანა ბუნებრივ ეკოსისტემებზე იწვევს გარკვეულ შეზღუდვებს. ადგილი, საკვები ნივთიერება და განსაკუთრებით წყლის მოთხოვნილება ქმნიან მალიმიტირებელ ფაქტორებს.

ტემპერატურის აწევა ხელს შეუწყობს სოკოვანი დაავადებების და მავნებლების გამრავლებას. მაღალი ტემპერატურის შედეგად გამხმარი ხეები, ადრე გაზაფხულის გვალვაში, ხანძრების საშიშროებას გაზრდის. ტემპერატურის აწევა შეცვლის წლიურ ციკლს, დაარღვევს ფოტოპერიოდიზმის კორელაციას, ამასთან ერთად მცენარეთა დამტვერიანების პროცესს ან თესლის მომწიფებას.

ე კ ო ს ი ს ტ ე მ ე ბ ი ს გ ა დ ა ა დ გ ი ლ ე ბ ა. მსგავს შემთხვევას ადგილი ჰქონდა, უფრო დიდი მასშტაბით, გამყინვარების პერიოდში და ჰოლოცენში.

ალპების ნებისმიერ პუნქტში ტემპერატურის საშუალო წლიური და მისი წლიური განაწილება განისაზღვრება 3 მნიშვნელოვანი ფაქტორით; რომელიც თავის მხრივ დამოკიდებულია გეოგრაფიულ მდებარეობაზე: ზღვის დონიდან სიმაღლეზე, რომელიც კარგად ცნობილი გრადიენტით არის განსაზღვრული 0,55°C/100 მ აწევით (საშ. წლიური), ეს გრადიენტი ზაფხულში მეტია (0,7°C/100 მ) ვიდრე ზამთარში. არ არსებობს საფუძველი ვიფიქროთ, რომ ეს გრადიენტი სათბურის ეფექტთან დაკავშირებით შეიცვლება.

კლიმატის შეცვლა უფრო სწრაფად მოხდება ვიდრე მცენარეთა შორის ახალი ურთიერთობების ჩამოყალიბება. ეკოსისტემების ჩამოყალიბებას ათასეულობით წელიწადი სჭირდება. მხოლოდ დიდი ხნის შემდეგ, ტოლერანტული დაძაბულობის შედეგად ყოველი ეკოსისტემა მეტ-ნაკლებად დაიკავებს თავის ეკოლოგიურ ნიშას, მაგრამ მოხდება ალბათ ის, რომ ორგანიზმებს შორის დღეს არსებული ხანგრძლივი ევოლუციის პროცესის შედეგად ჩამოყალიბებული ბიოლოგიური ურთიერთობები არასოდეს აღარ აღდგება, დათბობის შედეგად დაირღვა ცალკეული ეკოსისტემების ენერგეტიკული ბალანსი.

ტემპერატურის აწევა 3,8°C-ით გამოიწვევს ზღვის დონედან აბსოლუტური სიმაღლის სხვაობას 700 მ-ით. ეს კი ნიშნავს იმას, რომ მცენარეულობის სარტყლები ზემოთ აიწევს და ყოველი ქვედა სარტყელი ზედა სარტყლის ადგილს დაიჭერს. ამის მაგალითია იზერას (საფრანგეთი) დეპარტამენტის პროფილი. ქვედა სარტყელი (ბორცვების სარტყელი) შეიცვლება ხმელთაშუაზღვეთის მცენარეულობით კერძოდ, მარადმწვანე მუხებით, ხოლო იქ გავრცელებული მცენარეულობა (რცხილა, წაბლი) გადაინაცვლებს შუა სარტყელში და შუა

სარტყლის მცენარეულობას (სოჭი, წაბლი) შეცვლის, ეს უკანასკნელი კი ავა დღევანდელი ტყის ზედა საზღვარზე, სუბალპური წიწვიანები დაიკავებენ ალპურ საძოვრებს. .

უპირველეს ყოვლისა მხედველობაშია მისაღები მთაში წყლის ბრუნვის ცვალებადობები:

– თოვლის საფარის რედუქცია ზაფხულში და წყლის სიუხვე ქვედა სარტყლებში;

– მყინვარების უკან დახევა და ფაშარი ან ლაბილური მასალის განთავისუფლება და მისი თანამდევი გეომორფოლოგიური და ნიადაგმექანიკური პროცესების ცვალებადობები;

– ტბებში და მთის ხეობებში წყლის ჩადენის, ნიადაგში წყლის საერთო მარაგის და მისი დრენაჟის ცვალებადობები. მოსალოდნელია, რომ ამ ცვალებადობებმა უფრო მეტი ზეგავლენა იქონიონ, ვიდრე ტემპერატურისა და ნალექების ცვალებადობებმა

ა) ცვალებადობები გარეთა ალპებში

- Giss-Modell-ის მიხედვით წინასწარი გადაანგარიშებით ნალექების რაოდენობა აიწევს 70-90 მმ წელიწადში

– ამ პირობებში მცენარეულობის სარტყელი აიწევს და გაჩერდება იმ ტემპერატურებზე, რომლებიც მისთვის შესაფერისია.

BMO მოდელის მიხედვით აღინიშნება საწინააღმდეგო მოვლენა. კერძოდ, ნალექების შემცირება 200 მმ-მდე წელიწადში. გარეთა ალპებში მცენარეულობის სარტყლების განლაგება მაღალ სიმაღლეებზე გაწონასწორებული იქნება. ტოლერანტული დაძაბულობის შედეგად ყოველი ეკოსისტემა მეტ-ნაკლებად დაიკავებს თავის ეკოლოგიურ ნიშას.

ბ) ცვალებადობები შიდა ალპებში

წლიური ნალექების შემცირება 200 მმ-ით გამოიწვევს ისედაც დაბალი წლიური ნალექების რაოდენობის 30%-ით შემცირებას თითქმის ყველა სარტყელში. ზოგიერთ ხეობაში წლიური ნალექების ჯამი 300-დან 400 მმ მიაღწევს, რაც გასტეპებას გამოიწვევს, ხოლო თუ მხედველობაში მივიღებთ იმ გარემოებას, რომ გაიზრდება ევაპოტრანსპირაცია და ტემპერატურა, მაშინ სურათი უფრო მძიმე გახდება.

ც) ცვალებადობები სამხრეთ-დასავლეთ ალპებში

ნალექების შემცირება აქ გარდაუვალია, ზაფხულის სიმშრალე გაძლიერდება. აქედან შეიძლება დავასკვნათ, რომ ხმელთაშუაზღვეთის და სუბხმელთაშუაზღვეთის კლიმატი ჩრდილოეთით გადაინაცვლებს.

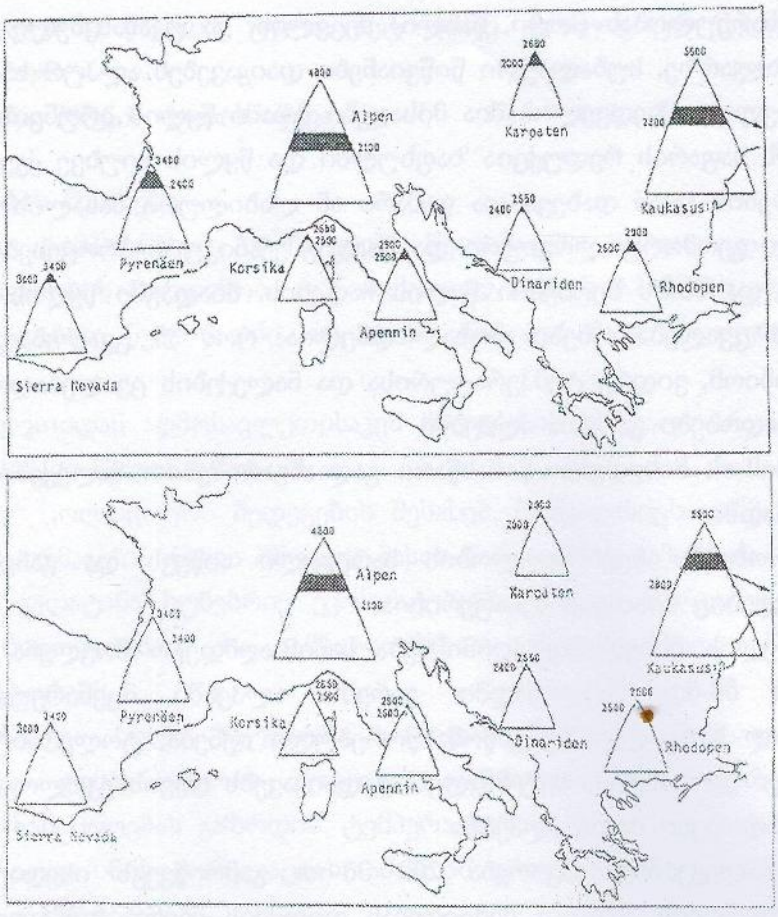
შედეგები სოფლის მეურნეობის აქტიურობაში

სიძნელეები წარმოიშობა: დაბალ სარტყელში (მთის წინა) სოფლის მეურნეობაში, მთის სარტყელში – ტყის მეურნეობაში, სუბალპურ სარტყელში – საძოვრების და სათიბების მეურნეობაში. კლიმატის ცვალებადობასთან დაკავშირებით ყველა მათი გამოყენების განლაგება გადაინაცვლებს ზევით.

ეკოლოგიური ცვალებადობები მაღალმთიანეთში

სურათზე (40) აღბეჭდილია სხვადასხვა ქვეყნის მაღალმთის სისტემები, შავი შტრიხით კი ალპური სარტყელი. როგორც ჩანს, მაღალმთიანი ეკოსისტემები ყველგან არ არის კარგად გამოხატული.

3,8°C-ით გათბობა გამოიწვევს სარტყლების 700 მ-ით გადაადგილებას, რის შედეგადაც ყველა შუა- და სამხრეთ ევროპის მაღალმთიანეთში გაქრება ალპური სარტყელი და განსაკუთრებით კი სუბნივალური, გარდა ალპებისა და პირენეის ზოგიერთი ადგილისა.



სურ. 40. სხვადასხვა ქვეყნის მაღალმთის სისტემების ალპური სარტყლების (შავი ზოლი) გავრცელება, ზედა - დღევანდელი განაწილება, ქვედა - 3,8C°-ით მომატების შემდეგ (Ozenda, Borel, 1991)

ალპური სარტყელი დასავლეთ ალპებში, პელვუ-ს სამხრეთით, დოლომიტებთან, ასევე მთის სიტემიდან ჰოჰე ტაუერნის აღმოსავლეთით მთლიანად გაქრება. ალპურ-ნივალური სარტყელი შერჩება მხოლოდ მონ-ბლანზე და დასავლეთ შვეიცარიაში, ნაწილობრივ ტიროლში. **პირენეებში, კარპატებში ნივალური სარტყელი მთლიანად გაქრება.**

3,8°C-ით დათბობა თოვლის საფარის ხანგრძლივობას მნიშვნელოვნად შეამცირებს. 1800 მ სიმაღლეზე თოვლის ხანგრძლივობა 6 თვიდან 3 თვემდე შემცირდება. ნივალური სარტყლის ქვედა საზღვარი, რომელიც დღეს 2900 მ-ზე მდებარეობს, აიწევს 3600 მ-მდე. ბევრი სათხილამურო სპორტის ცენტრი გაუქმდება. წინასწარი შედეგებიდან გამომდინარე მარტო ალპებში დაიღუპება 120 სახეობაზე მეტი.

მაღალ მწვერვალებზე, ალპებში, ჩატარებულმა გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ გასულ საუკუნეში აქ ფლორა გამდიდრდა. ასე, მაგ., ორ მწვერვალზე 3400 მ-ზე მისი რაოდენობა 1911 წელს იყო 8 სახეობა, ხოლო 1950 წელს კი უკვე 15 სახეობა.

მაღალმთიანეთის ეკოლოგიური მრავალფეროვნება გაპირობებულია მიკრო-კლიმატური პირობების მოზაიკით და მცენარეული საფარის ექსტრემალური დაყოფით (კუნძულებით), რათა გადაარჩინონ ადგილსამყოფელოები, სადაც იშვიათ ან ენდემურ სახეობებს შეუძლიათ არსებობა. ტემპერატურის შეცვლით გაქრებიან მთელი სასიცოცხლო ადგილები მათზე დაკავშირებულ სიცოცხლეთა ერთიანობით. მნიშვნელოვანი ეკოლოგიური ფაქტორი მაღალმთიანეთში თოვლის საფარია.

ზამთრის თოვლის საფარის შემცირებას მოჰყვება ფირნის ზედაპირის და ყინულის შემცირება. ყოველივე ეს კი იმოქმედებს წყლის მარაგის დეფიციტზე.

პირველ რიგში საშიშროების წინაშე აღმოჩნდებიან თოვლისპირა(Schneetälchen) მცენარეები, ტენიანი ალპური ბიოტოპები – ამოშრება.

ხმელთაშუაზღვეთის ზეგავლენის გაძლიერება, გათბობა იმავე ნალექების პირობებში გამოიწვევს ევაპოტრანსპირაციის და სიმშრალის ინდექსის გაზრდას. იმ შემთხვევაში, თუ ნალექების რაოდენობაც შემცირდება, როგორც ეს სამხრეთ-დასავლეთ ალპებშია მოსალოდნელი, მაშინ კლიმატი არიდული მიმართულებით შეიცვლება. სამხრეთის ალპები, რომლებიც ხმელთაშუაზღვეთის ტერიტორიას ესაზღვრებიან, ჩრდილოეთისაკენ გადაინაცვლებენ. ტემპერატურის აწევა 3,8°C-ით, ხოლო ნალექების იმავე რაოდენობით დარჩენა გამოიწვევს სიმშრალის 50%-ით გაზრდას და მშრალი პერიოდის 3-დან 5 თვემდე გახანგრძლივებას (მაგ. მარსელში, კანში).

დასავლეთ ალპების იტალიის მხარეში ჩრდილოეთისკენ გადანაცვლება კიდევ უფრო მკვეთრად იქნება გამოხატული.

დინამიკა წონასწორობის მარეგულირებელი

აქამდე განხილული წინასწარი მონაცემებიდან გამომდინარე, ეკოსისტემები კლიმატის ცვალებადობაზე ინერციის ან დროის ფარგლების გარეშე უნდა რეაგირებდნენ. მეორეს მხრივ, ის, რომ წონასწორობა პირდაპირ დამყარდება, სრულიად არარეალურია. წონასწორობის დამყარება შესაძლებელია მხოლოდ თანდათანობით.

მაქსიმალური ჰიპოთეზის მიხედვით (3,5-დან 4°C-მდე) 2030 წლამდე არ აღინიშნება ტემპერატურის გათბობა დაბალ ატმოსფეროში და არც საერთო კომპლექსში: ჰაერი - ნიადაგი – ოკეანე – ყინული. ერთდროული გათბობა ამ ელემენტებისა არ მოხდება სწრაფად, ერთდროულად და ჰომოგენურად.

შედარება პოსტგლაციალურ დინამიკასთან

საშუალო ტემპერატურის სხვაობა ატლანტიკური პერიოდიდან 7,5-5 ათასი წლის წინათ დღევანდლამდე არის 1°C მაღლა და ამან გამოიწვია ტყის საზღვრის აწევა 200 მეტრით.

ისტორიულ პერიოდში ინგლისში შუა საუკუნეებსა (1200 წ.) და „პატარა გამყინვარების დროს“ (1700 წ.) სხვაობა t°C მაქსიმუმს შორის არის 1,2°C, ე.ი. მთელი 500 წლის განმავლობაში და არა 50 წლის.

გაურკვეველი რჩება რეაქციის სისწრაფე ანუ გახანგრძლივება ტემპერატურის ცვალებადობასა და ახალი ფიტოცენოზების წარმოშობას შორის. დასაწყისში ტემპერატურის ცვალებადობები აცილდება მცენარეულობის ცვალებადობებს. ფაქტი რჩება ფაქტად, რომ რამდენიმე ასეული წლის განმავლობაში მერყეობებს ექნება ადგილი.

გადაადგილერბის სისწრაფე

დაბლობიდან სარტყლების გადანაცვლება ჩრდილოეთისკენ 200 კმ-დან (ჰიპოთეზა 1°C გათბობა) 700 კმ-მდე (3,8°C). ეს გადაადგილება მოხდება 1000 წლის განმავლობაში, თუ მას ჩვენ ჰოლოცენის ახალ დასახლებას შევადარებთ. მთაში ცალკეულ სარტყლებს შორის მანძილი რამდენიმე კილომეტრს ითვლის. სიმნელეები ახალ დასახლებებში ადვილად გადასალახავია.

კლიმატური ცვალებადობა, რომელიც მხოლოდ რამდენიმე ათეული წლის მანძილზე განვითარდება, ვერ შესძლებს მთელი ბიოცენოზის გადაადგილებას. იძულებული იქნება გამოიწვიოს ეკოსისტემის დანაწევრება, რის შედეგადაც ცალკეული სახეობების განსხვავებული შეგუებითი სტრატეგიები უკან დახიოს.

ისეთი ბალახეული სახეობები და ხე-მცენარეებიც კი, რომელთაც საფრენი საშუალება გააჩნიათ (ნეკერჩხალი, იფანი), შეძლებენ ძალიან სწრაფად გავრცელდნენ. ბუჩქნარი მცენარეულობა, რომელიც მიტოვებულ საძოვრებზეა შემორჩენილი და ისედაც ექსტრემალურ პირობებში იმყოფება, შესაძლებელია რამდენიმე ათწლეულში გადაადგილდეს. ბევრად უფრო ნელა გადაადგილდებიან ხეები ტყის ზედა საზღვრის მიჯნაზე. ეჭვს არ იწვევს, რომ ცალკეული მნიშვნელოვანი სახეობების გადაადგილება შესაძლებელია. ბუნებრივ ეკოსისტემებს (ტყეები, ალპური მდელოები) კლიმაქსურ განვითარებამდე სულ ცოტა ახალი ჰომეოსტაზის მდგომარეობას უნდა მიაღწიონ. ტყეების განვითარებას თუ სჭირდება ასობით წელი, ნიადაგის ჩამოყალიბებას ათასობით წელი დასჭირდება.

კლიმატური ცვლილებები ამინდზეც აისახება

თანდათან გროვდება კლიმატის გლობალური ცვლილების (დათბობის) დამადასტურებელი მონაცემები (გამოწვეული ე.წ. „სათბურის ეფექტით“):

– შანხაის თანდათანობით უტევს ზღვა და ქალაქს ჩაძირვის რეალური საფრთხე ემუქრება. ეს ეხება აგრეთვე ჰონგ-კონგს, ნილოსის დელტას, ვენეციას, რიო-დე-ჟანეიროს, ბევრ მცირეკუნძულოვან სახელმწიფოს. უახლოეს 100 წელიწადში ისინი წყლით დაიფარება.

– ტყეების გაჩეხვის გამო ლოკალური კლიმატი მკვეთრად არიდული გახდა და გვალვა აზიანებს ვრცელ ტერიტორიებს აფრიკასა (უგანდა, ტანზანია) და აზიაში (ჩინეთი).

– მთებში უკან იხევენ მყინვარები (ჩინეთში, ყოფილი სსრკ-ს ტერიტორიაზე), პერუში გამოკვლევებმა (1937-1987 წწ.) აჩვენა, რომ მყინვართა ზედაპირი გაცილებით უფრო მაღლაა, ვიდრე, მაგალითად, 12000 წლის უკან.

– ირღვევა სეზონური კლიმატური მოვლენების რიტმი: ზამბიაში უკანასკნელ წლებში (1981 წლიდან) სარეკორდო გვალვებია, და არა ნალექების არარსებობის (ნაკლებობის) მიზეზით, არამედ მათი არასეზონური განაწილების გამო.

– მკვეთრად იმატა მოულოდნელი კლიმატური გადახრების სიხშირემ და ამპლიტუდამ (გლობალური მასშტაბით). უპირველეს ყოვლისა, ეს ეხება კლიმატის ტემპერატურულ მახასიათებლებს.

თუ CO_2-ის მატება ატმოსფეროში იმავე სიჩქარით გაგრძელდება, მაშინ 2025 წლისათვის საშუალო გლობალური ტემპერატურა 1°C-ით აიწევს, ხოლო 2100 წლისათვის – მთელი 3°C-ით. ზღვის დონის მომატება მომავალ 40 წელიწადში 20 სმ-ია.

განსაკუთრებით საფრთხეშია ეკოსისტემები დედამიწის ტერიტორიის 20-30%-ზე, მათ შორის არქტიკასა და ბორეალური ტყის ზონებში.

გაძლიერდა სტიქიური უბედურებების სიხშირე და სიმძლავრე – ეს ნათლად ჩანს დამანგრეველი გრიგალებისა და ციკლონების მაგალითზე, რომელთაც ადგილი აქვთ კარიბის ზღვის რეგიონში, სადაც ქარი ტროპიკულ ტყეებსაც კი ანადგურებს.

ექსპერტთა შეშფოთებას იწვევს „სპეციალისტი-სახეობების“ ბედი, რომელთა ადაპტაცია სწრაფ კლიმატურ ცვლილებებთან მეტად საეჭვოა.

რაც არ უნდა სწრაფად იმოქმედონ მთავრობებმა და „სათბურის გაზების“ გამოფრქვევა ატმოსფეროში შეამცირონ, ცვლილებები უკვე ხდება და კარგა ხანს გაგრძელდება.

ამიტომ, ეკოლოგიური კვლევა ახალ სტადიაზე გადადის: შესასწავლია ეკოსისტემების შეგუებადობა გლობალური დათბობის მიმართ. მონაცემები ამ მიმართებით ჯერ კიდევ მეტად მწირია, მთავრობებს და საერთაშორისო ორგანიზაციებს მეცნიერულად დასაბუთებული რეკომენდაციები უნდა მიეცეთ, რის შემდეგ ისინი გადაწყვეტენ, თუ რა მოიმოქმედონ. ჯერჯერობით მიღწეულია შეთანხმება CO_2-ის ემისიის სტაბილიზაციაზე, რაც მხოლოდ პირველი ნაბიჯია.

გეგეჭკორი არნ., ბიოგეოგრაფია, დედამიწის ბიომები. თსუ გამომცემლობა, 2008.
კერნერი ქ., ალპურ მცენარეთა ეკოლოგია. თბილისი, 2008.
ლარხერი ვ., მცენარეთა ეკოლოგია. თბილისი, 2006.
ქაჯაია გ., ცხოველთა პოპულაციური ეკოლოგია. თსუ გამომცემლობა, 1990.
Береговой В.Е., Проблема подвида и популяции полиморфных видов. ЖОБ, 28, 1, 1967.
Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., Экология. Особи, популяции и сообщества, т. 1,2, М., Мир, 1981.
Будыко М.И., Глобальная экология. М., 1977.
Викторов Г.А., Проблема динамики численности насекомых. М., Наука, 1967.
Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г., Млекопитающие Советского Союза. «Высшая школа», М., 1961.
Гиляров А.М., Популяционная экология. Изд. МГУ, 1990.
Горышина Т.К., Экология растений. М., 1979.
Дажо Р., Основы экологии. М., 1975.
Завадский К.М., Вид и видообразование. Л., Наука, 1968.
Зимина Р.П., Закономерности вертикального распределения млекопитающих. М., Наука, 1964.
Каджая Г.Ш., Опыт экологического анализа акарид Кавказа. Тб., 1975.

Каджая Г.Ш., Сравнительный эколого-фаунистический анализ акароидных клещей Армении и Грузии. Биол. журн. Армении, 4(61), 2009.
Кашкаров Д.Н., Основы экологии животных. Л., 1945.
Макфедьен Э., Экология животных. М., Мир, 1965.
Наумов Н.П., Экология животных. М., 1975.
Нахуцришвили Г.Ш. (ред.), Экология высокогорий. Тб., 1989.
Нахуцришвили Г.Ш., Гамцемлидзе З.Г., Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. М.-Л., 1986.
Небел Б., Наука об окружающей среде: как устроен мир, т. 1,2, М., Мир, 1993.
Николайкин Н.И. и др., Экология, «Дрофа», М., 2006.
Новиков Г.А.. Основы общей экологии и охраны природы. Л., 1979.
Одум Ю., Основы экологии. М., 1979.
Одум Ю., Основы экологии. тт. 1,2. М., 1986.
Пианка Э. Эволюционная экология. М., Мир, 1981.
Пястолова О.А., Тархнишвили Д.Н., Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема сосуществования близких видов. Свердловск, 1989.
Работнов Т.А., Фитоценология. М., 1984.
Радкевич В.А., Экология, Минск, 1977.
Рамад Ф., Основы прикладной экологии. Л., 1981.
П. Ревель, Ч. Ревель. Среда нашего обитания. М., «Мир», 1994, т. 1-4
Риклефс Р., Основы общей экологии. М., 1979.
Синская Е.Н., О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений, Сб.: Проблемы популяций у высших растений, 2, Л., 1963.
Сукачев В.Н. (ред.), Основы лесной биогеоценологии. М., 1961.
Тархнишвили Д.Н., Пястолова О.А., Динамика численности личинок тритонов Кавказа при их совместном развитии. Зоол. Журн., т. 64, вып. 7, 1985.
Чернова Н.М., Былова А.М., Экология. М., 1981.
Шварц С.С., Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969.

Шилов И.А., Экология. М., «Высшая школа», 2003.
Шмальгаузен И.И., Проблемы дарвинизма. Л., 1969.
Шмидт-Ниелсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М., Мир, 1980.
Яблоков А.В., Популяционная биология. М., «Высшая школа», 1987.
Kajaia G. Sh. To the Study of the Acaroidea mites of the North-East Turkey. Proc. of the Inst. of Zoology, vol. XXIII, 2008.
MacArthur RH, Geographical ecology. Harper, Row, New York, 1972.
Müller P., Biogeography, 1986.
Nakhutsrishvili G. The Vegetation of Georgia (South Caucasus). Springer, 2013.
Nentwig W., Bacher S., Beierkuhnlen C., Brande R., Grabherr G., Ökologie Spektrum Akademischer Verlag, Gustav Fischer, Heidelberg-Berlin, 2004.
Ozenda P., Borel J.L., 1991, Moegliche oekologische Auswirkungen von Klimaveranderungen in den Alpen. CIPRA 8/91.
Smith R., Smith T., Ecology and field biology, Addison Wesley, Boston, 1999.
Whittaker RH, Communities and Ecosystems. Macmillan, London, 1975

შ ი ნ ა ა რ ს ი

წინასიტყვაობა 3

შესავალი (ი. ელიავა) 5

1. რა არის ეკოლოგია? მისი ობიექტი და ძირითადი პრინციპები 5

2. გარემო და საარსებო პირობები 8

I ნ ა წ ი ლ ი – ორგანიზმთა ეკოლოგია (აუტეკოლოგია) 12

(ი. ელიავა)

თ ა ვ ი 1. ეკოლოგიური ფაქტორები და მათი მოქმედება ორგანიზმებზე 12

1.1. ეკოლოგიურ ფაქტორთა ზოგადი დახასიათება 12

1.2. ეკოლოგიურ ფაქტორთა კლასიფიკაცია 14

თ ა ვ ი 2. აბიოტური ფაქტორები 16

2.1. მზის სხივური ენერგია 19

2.2. ტემპერატურა 24

2.3. წყალი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი 36

2.4. ჰაერი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი 46

თ ა ვ ი 3. ბიოტური ფაქტორები 50

3.1. საკვები როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი 50

3.2. საკვები ბაზა და ცხოველთა ნორმალური ცხოველქმედება 54

3.3. საკუთრივ ბიოტური ფაქტორები 55

3.3.1. ჰომოტიპური რეაქციები 56

3.3.2. ჰეტეროტიპური რეაქციები 56

II ნ ა წ ი ლ ი – პოპულაციების ეკოლოგია (გ. ქაჯაია) 59

თ ა ვ ი 1. პოპულაციების ზოგადი დახასიათება 59

1.1. პოპულაცია – სახეობის არსებობის ფორმა 59

1.2. პოპულაციური მახასიათებლები. პოპულაციის განმარტება 61

1.3. სიძნელეები ტერმინის „პოპულაცია“ გამოყენებაში 62

1.4. პოპულაციების არაერთგვაროვნება 63

თ ა ვ ი 2. პოპულაცია სივრცეში 66

2.1. სახეობის არეალი და პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება 66

2.2. ორგანიზმთა განაწილების ხასიათი პოპულაციებში 68

2.3. აგრეგაცია და ჯგუფის ეფექტი 71

2.4. იზოლაცია და ტერიტორიულობა 73

თ ა ვ ი 3. პოპულაციების სტრუქტურა. პოლიმორფიზმი 77

3.1. სქესობრივი სტრუქტურა 77

3.2. ასაკობრივი სტრუქტურა 78

3.3. ეკოლოგიური სტრუქტურა 81
3.4. პოპულაციების ეთოლოგიური სტრუქტურა 83
თ ა ვ ი 4. პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე 86
თ ა ვ ი 5. ცხოველთა პოპულაციების თვითრეგულაცია 92
თ ა ვ ი 6. პოპულაციების დინამიკა 94
6.1. პოპულაციის რიცხოვნობის განმსაზღვრელი ფაქტორები 95
6.2. რიცხოვნობის რეგულირება. გარემოს ტევადობა 98
6.3. პოპულაციის ზრდის უნარის დადგენა 100
6.3.1. ასაკობრივი პირამიდები 100
6.3.2. დემოგრაფიული ტაბულები 101
6.4. პოპულაციების რაოდენობრივი ცვალებადობა 103
6.5. რაოდენობრივი მერყეობა ბუნებრივ პოპულაციებში 106

III ნ ა წ ი ლ ი – ბიოცენოზების ეკოლოგია (სინეკოლოგია) 112
(გ. ნახუცრიშვილი)
თ ა ვ ი 1. ბიოცენოზი (თანასაზოგადოება) 112
1.1. ბიოცენოზების ფუნქციური სტრუქტურა 112
1.2. ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების ტიპები ბიოცენოზში 113
1.2.1. სიმბიოზი 114
1.2.2. კომენსალიზმი 114
1.2.3. კონკურენცია 115
1.2.4. კონტაქტური ურთიერთმოქმედებები 117
1.2.5. ალელოპათია 117
1.3. კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპი 119
1.3.1. კონკურენტი სახეობების თანაარსებობის პირობები 119
1.3.2. კონკურენცია და სახეობათა განაწილება ბუნებაში 120
1.4. მტაცებელი – მსხვერპლი 120
1.5. ბიოცენოზის სახეობრივი შემადგენლობა 122
1.6. ბიოცენოზის დინამიკა დროში 124
1.6.1. ცენოზის დღეღამური დინამიკა 124
1.6.2. ცენოზის სეზონური დინამიკა. ფენორიტმოტიპები 128
1.6.3. ფლუქტუაციური ანუ წლიური ცვალებადობები 129
1.7. სუქცესიები 132
1.7.1. პირველადი სუქცესიები 132
თ ა ვ ი 2. ეკოსისტემა 134
2.1. ეკოსისტემების პროდუქტიულობა 138
2.1.1. პირველადი და მეორადი პროდუქტიულობა 138

შ ი ნ ა ა რ ს ი

წინასიტყვაობა 3

შესავალი (ი. ელიავა) 5

1. რა არის ეკოლოგია? მისი ობიექტი და ძირითადი პრინციპები 5

2. გარემო და საარსებო პირობები 8

I ნ ა წ ი ლ ი – ორგანიზმთა ეკოლოგია (აუტეკოლოგია) 12

(ი. ელიავა)

თ ა ვ ი 1. ეკოლოგიური ფაქტორები და მათი მოქმედება ორგანიზმებზე 12

1.1. ეკოლოგიურ ფაქტორთა ზოგადი დახასიათება 12

1.2. ეკოლოგიურ ფაქტორთა კლასიფიკაცია 14

თ ა ვ ი 2. აბიოტური ფაქტორები 16

2.1. მზის სხივური ენერგია 19

2.2. ტემპერატურა 24

2.3. წყალი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი 36

2.4. ჰაერი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი 46

თ ა ვ ი 3. ბიოტური ფაქტორები 50

3.1. საკვები როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი 50

3.2. საკვები ბაზა და ცხოველთა ნორმალური ცხოველქმედება 54

3.3. საკუთრივ ბიოტური ფაქტორები 55

3.3.1. ჰომოტიპური რეაქციები 56

3.3.2. ჰეტეროტიპური რეაქციები 56

II ნ ა წ ი ლ ი – პოპულაციების ეკოლოგია (გ. ქაჯაია) 59

თ ა ვ ი 1. პოპულაციების ზოგადი დახასიათება 59

1.1. პოპულაცია – სახეობის არსებობის ფორმა 59

1.2. პოპულაციური მახასიათებლები. პოპულაციის განმარტება 61

1.3. სიძნელეები ტერმინის „პოპულაცია“ გამოყენებაში 62

1.4. პოპულაციების არაერთგვაროვნება 63

თ ა ვ ი 2. პოპულაცია სივრცეში 66

2.1. სახეობის არეალი და პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება 66

2.2. ორგანიზმთა განაწილების ხასიათი პოპულაციებში 68

2.3. აგრეგაცია და ჯგუფის ეფექტი 71

2.4. იზოლაცია და ტერიტორიულობა 73

თ ა ვ ი 3. პოპულაციების სტრუქტურა. პოლიმორფიზმი 77

3.1. სქესობრივი სტრუქტურა 77

3.2. ასაკობრივი სტრუქტურა 78

3.3. ეკოლოგიური სტრუქტურა 81
3.4. პოპულაციების ეთოლოგიური სტრუქტურა 83
თ ა ვ ი 4. პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე 86
თ ა ვ ი 5. ცხოველთა პოპულაციების თვითრეგულაცია 92
თ ა ვ ი 6. პოპულაციების დინამიკა 94
6.1. პოპულაციის რიცხოვნობის განმსაზღვრელი ფაქტორები 95
6.2. რიცხოვნობის რეგულირება. გარემოს ტევადობა 98
6.3. პოპულაციის ზრდის უნარის დადგენა 100
6.3.1. ასაკობრივი პირამიდები 100
6.3.2. დემოგრაფიული ტაბულები 101
6.4. პოპულაციების რაოდენობრივი ცვალებადობა 103
6.5. რაოდენობრივი მერყეობა ბუნებრივ პოპულაციებში 106

III ნ ა წ ი ლ ი – ბიოცენოზების ეკოლოგია (სინეკოლოგია) 112
(გ. ნახუცრიშვილი)
თ ა ვ ი 1. ბიოცენოზი (თანასაზოგადოება) 112
1.1. ბიოცენოზების ფუნქციური სტრუქტურა 112
1.2. ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების ტიპები ბიოცენოზში 113
1.2.1. სიმბიოზი 114
1.2.2. კომენსალიზმი 114
1.2.3. კონკურენცია 115
1.2.4. კონტაქტური ურთიერთმოქმედებები 117
1.2.5. ალელოპათია 117
1.3. კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპი 119
1.3.1. კონკურენტი სახეობების თანაარსებობის პირობები 119
1.3.2. კონკურენცია და სახეობათა განაწილება ბუნებაში 120
1.4. მტაცებელი – მსხვერპლი 120
1.5. ბიოცენოზის სახეობრივი შემადგენლობა 122
1.6. ბიოცენოზის დინამიკა დროში 124
1.6.1. ცენოზის დღეღამური დინამიკა 124
1.6.2. ცენოზის სეზონური დინამიკა. ფენორიტმოტიპები 128
1.6.3. ფლუქტუაციური ანუ წლიური ცვალებადობები 129
1.7. სუქცესიები 132
1.7.1. პირველადი სუქცესიები 132
თ ა ვ ი 2. ეკოსისტემა 134
2.1. ეკოსისტემების პროდუქტიულობა 138
2.1.1. პირველადი და მეორადი პროდუქტიულობა 138

2.1.2. პირველადი პროდუქტიულობა სხვადასხვა ეკოსისტემაში 139
2.1.3. ორგანული ნივთიერების ხრწნა 142
2.1.4. ეკოსისტემების მაგალითები 144
თ ა ვ ი 3. ბიომების კლასიფიკაცია 146
3.1. ტუნდრა 147
3.2. ჩრდილოეთის წიწვოვანი ტყეები (ტაიგა) 149
3.3. ზომიერი კლიმატური ზონის ფოთოლცვენია ტყეები 150
3.4. ზომიერი კლიმატური ზონის სტეპები 151
3.5. ტროპიკული სტეპები და სავანები 152
3.6. ხეშეშფოთლიანი ტყეები და ჩაპარალი 153
3.7. უდაბნოები 154
3.8. მარადმწვანე ტროპიკული წვიმიანი ტყეები 156
3.9. მთის ეკოსისტემები (ორობიომები) 159
თ ა ვ ი 4. საქართველოს ძირითადი ბიომების მოკლე დახასიათება 161
თ ა ვ ი 5. საქართველოს მაღალმთის ეკოსისტემების დახასიათება (ცენტრალური კავკასიონის მაგალითზე) 168
თ ა ვ ი 6. მოსალოდნელი კლიმატური ცვლილება და მისი ეკოლოგიური შედეგები 175
ძირითადი ლიტერატურა 184