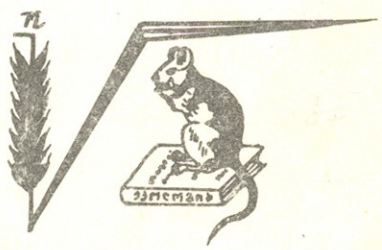


K 212746
3

გინი ქაჯანი



ცხოველთა
მრავალწივენი
ეკოლოგია



ივ. ჯავახიშვილის სახელობის თბილისის სახელმწიფო

უნივერსიტეტი



გია ქაჯაია

ცხოველთა პოპულაციური ეკოლოგია

(დექტივების კურსი)

თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა

თბილისი

1990

26.681

591.5

ქ 341

ცხოვეთა შობსუცხოუბი

ქსო^ლბა



ნაშრომი განკუთვნილია თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბიოლოგიის ფაკულტეტის სტუდენტებისათვის ზოგადი კურსის "მედიცინა და გარემოს დაცვა", სპეცკურსების „პოპულაციური ეკოლოგია“, „ცხოველთა ეკოლოგია“ და სხვ. ათვისებისათვის. იგი შეიძლება გამოიყენონ ასპირანტებმა და მეცნიერ მუშაკებმა, რომლებიც დაინტერესებული არიან პოპულაციური ეკოლოგიის საკითხებით.

რედაქტორი - საქართველოს სსრ მეცნ.აკადემიის წევრ-კორესპონდენტი პროფ.ირ.ელიავა

რეცენზენტები: ბიოლოგიურ მეცნ.კანდიდატი, თსუ ზოოლოგიის კათედრის პროფესორი რ.ჟორდანია, ბიოლოგიურ მეცნ.კანდიდატი, თსუ ეკოლოგია-ჰილრობიოლოგიის კათედრის დოცენტი ზ.კერესელიძე

სკვებ-2000
შემოწმებულია

© თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა, 1990

K-1907000000
M 608(06)-90

საქართველოს
მეცნიერებათა
აкадеმიის
ბიბლიოთეკა

შ ე ს ა ვ ა ლ ი



ეკოლოგიის კურსი ივ.ჯავახიშვილის სახელობის თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტში მრავალი წელია იკითხება, მაგრამ სპეციალური ეკოლოგიური სწავლება დაიწყო მხოლოდ 1983 წლიდან, როდესაც ბიოლოგიის ფაკულტეტზე შეიქმნა ეკოლოგიისა და ჰიდრობიოლოგიის კათედრა, რომელიც ხელმძღვანელობს სპეციალიზაციას „ეკოლოგია და გარემოს დაცვა“.

კათედრისა და სპეციალიზაციის შემდეგ ფაკულტეტზე რიგი ახალი დისციპლინა იქნა შემოღებული, რომლებიც ძირითადად ასახავენ თანამედროვე ბიოეკოლოგიის მიმართულებებს. მათი ათვისება, შესაბამისი სახელმძღვანელოების უქონლობის გამო, გაძნელებულია. ამიტომ სტუდენტები იძულებული არიან ისარგებლონ რუსულენოვანი შრომებით, რომელთა დიდი ნაწილი არ არის გათვალისწინებული სასწავლებლებისათვის.

წინამდებარე კურსი შედგენილია „ეკოლოგიისა და გარემოს დაცვის“ ზოგადსაფაკულტეტო დისციპლინის იმ მონაკვეთის მიხედვით, რომელსაც ავტორი წლების მანძილზე კითხულობს. ვვარაუდობთ, რომ იგი დახმარებას გაუწევს სტუდენტებს ისეთი საგნების ათვისებაშიც, როგორცაა „ცხოველთა ეკოლოგია“, „პოპულაციური ეკოლოგია“ და ა.შ.

ავტორი იზიარებს ეკოლოგიის განმარტებას, შემოთავაზებულს ე.შვიკელის მიერ დაახლოებით 120 წლის წინათ: ეკოლოგია - მეცნიერების დარგია, რომელიც შეისწავლის ორგანიზმთა დამოკიდებულებას გარემო ფაქტორებთან. მაგრამ ბოლო წლებში განვითარებული სწავლება პოპულაციების შესახებ ამ განმარტებას მეტ კონკრეტულობას ანიჭებს. საქმე ისაა, რომ გარემოსთან შეგუება ხორციელდება არა მარტო ცალკეული ორგანიზმების, არამედ მათი ერთობლიობების - პოპულაციების - დონეზე, ხოლო გარემო პირობებში, არაყოცხალი (აბიოტური) ფაქტორების გარდა, იგულისხმება სხვადასხვა მცენარის, ცხოველის და მიკროორგანიზმის ასეთივე ერთობლიობები.

აქედან გამომდინარე, გასაგები უნდა იყოს პოპულაციური კვლევების მნიშვნელობა; ისინი საშუალებას იძლევიან სწორად გავიგოთ ორგანიზმების გარემოსთან შეგუების გზები და დავადგინოთ მათი როლი იმ



ბიოცენოზში, რომლის წევრებაც არიან.

ჩვენგან დამოუკიდებელი მიზეზების გამო, ნაშრომში ყველა საკითხი ერთნაირი სისრულით არაა ასახული; იგივე ითქმის კონკრეტული მავალითებისა და საილუსტრაციო მასალის შესახებ. ვფიქრობ, რომ ამ ხარვეზს ნაწილობრივ მაინც შეავსებს ლიტერატურის სია, რომელიც წიგნს ახლავს.

„ეკოლოგიის“ კურსზე მუშაობისას მრავალმხრივ დახმარებას ვიღებდი კოლეგებისაგან. პირველ რიგში, ეს ეხება თსუ ეკოლოგია-ჰიდრობიოლოგიის კათედრის უფროს მეცნიერ თანამშრომელს, ბიოლ. მეცნ. კანდიდატს დ. თარხნიშვილს, რომლის თანადგომით მნიშვნელოვნად გაფართოვდა წიგნის V თავი; მასვე ეკუთვნის არაერთი სასარგებლო რჩევა დანარჩენი თავების მიმართაც. ხელნაწერის ცალკეული ნაწილები წაიკითხეს და საგულისხმო შენიშვნები მომცეს ბიოლ. მეცნ. კანდიდატმა პროფ. რ. უორდანიამ, ტექნ. მეცნ. კანდიდატმა დოც. რ. ხომერიკმა. მეტად საქმიანი რჩევა-დარიგება მივიღე წიგნის რედაქტორისაგან - საქ. სსრ მეცნ. აკადემიის წევრ-კორესპონდენტისაგან პროფ. ი. ელიავასაგან, რომელიც გულდასმით გაეცნო ხელნაწერის საბოლოო ვარიანტს. ტექსტის გაფორმებაში დახმარება გამიწია რ. გოლმანმა. ვსარგებლობ შემთხვევით, რათა ჩამოთვლილ პირებს გულითადი მადლობა გადავუხადო.

როგორც პირველი ცდა მსგავსი ნაშრომის ქართულ ენაზე გამოცემისა, შემოთავაზებული კურსი არ უნდა იყოს დაზღვეული ზოგიერთი ხარვეზისაგან. ამიტომ ყოველგვარ საქმიან მითითებას მადლობის გრძნობით მივიღებ და გავითვალისწინებ მისი შემდგომი სრულყოფისას.



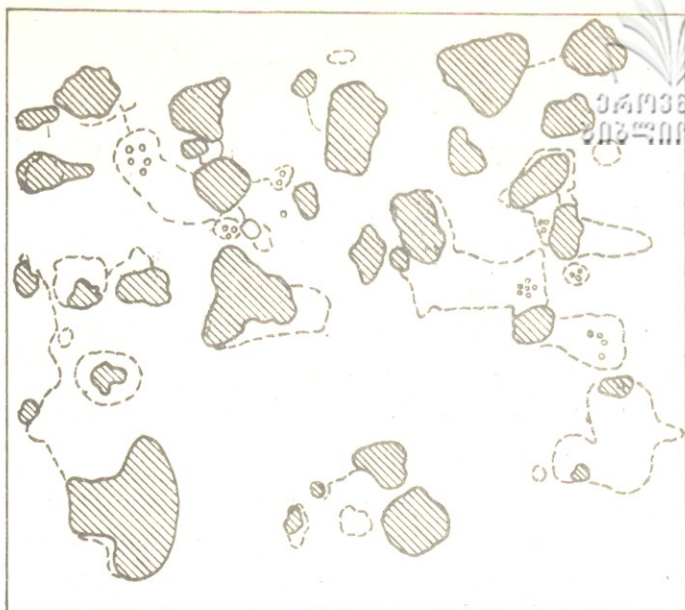
I. პოპულაცია, როგორც სახეობის არსებობის ფორმა

კლინიკიდან დიდი ხნით ადრე ცნობილი იყო, რომ სახეობები თავისი არეალის ფარგლებში თანაბრად არ არიან განაწილებული. ჩვეულებრივ, მათი წევრები ცოტად თუ ბევრად გამიჯნულ დაჯგუფებებს ქმნიან. მაგრამ თუ სახეობა უწყვეტი გავრცელებით ხასიათდება, ორგანიზმთა დასახლებების სიმჭიდროვე არაერთგვაროვანია - მჭიდროდ დასახლებული ტერიტორიები შედარებით სუსტად დასახლებულ ტერიტორიებს ცვლიან. ინდივიდთა მეტნაკლებად იზოლირებულ ერთობლიობებს პოპულაციები ქვიათ.

როგორი ერთგვაროვანაც 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 მეტნაკლებად განსხვავდება დანარჩენებისაგან. თანამედროვე შეხედულებით, პოპულაცია სახეობის არსებობის ძირითადი ფორმაა, ინდივიდთა ერთობლიობა, რომელსაც გარკვეული ტერიტორია უკავია და აქვს უნარი იარსებოს განუსაზღვრელად ხანგრძლივი დროის მანძილზე. მისი წევრები მეტნაკლები პანმიქსიით ხასიათდებიან და, როგორც წესი, სიცრუობრივად იზოლირებული არიან იმავე სახეობის დანარჩენი პოპულაციებისაგან.

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

ნებისმიერი ორგანიზმი, მეტადრე თუ იგი სქესობრივი გამრავლებით ხასიათდება, ამა თუ იმ პოპულაციის წევრია. მისი ხანგრძლივი არსებო-



ნახ. I. ვიწროქალა მემინდვრის პოპულაციები აღმოსავლეთ ტიან-შანზე; ზიმიანას (1964) მიხედვით

ბა პოპულაციის გარეშე ძნელია, ხშირად კი შეუძლებელიც. პოპულაციის წევრებს მრავალმხრივი კავშირები აერთიანებს, ამის გამო თვით პოპულაცია ერთიან სისტემას წარმოადგენს.

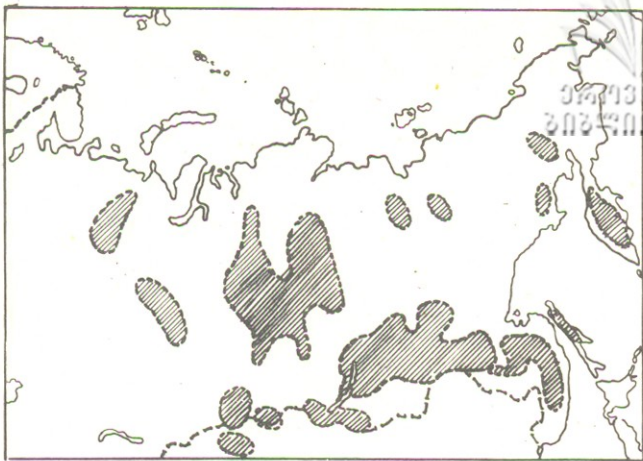
სხვადასხვა სახეობის პოპულაციური სტრუქტურა განსხვავებულია. ზოგი სახეობა მხოლოდ ერთი ან რამდენიმე პოპულაციითაა წარმოდგენილი (ვიწრო ენდემები, ან რელიქტები), სხვები - მრავალ ასეულ პოპულაციას მოიცავენ (ფართოდ გავრცელებული ევრიბიონტული ფორმები). მაგალითად, მოლუსკი *Achatinella mustelina* შავაის კუნძულებზე მრავალ იზოლირებულ პოპულაციას ქმნის (შმაღაბაშვილი, 1969). იგივე ითქმის ტყის თაგვის შესახებ კავკასიაში (შიდლოვსკი, 1962). ვიწროქალა მემინდვრია *Stenocranius gregalis* აღმოსავლეთ ტიან-შანის ერთ-ერთ მდელოზე 30-მდე პოპულაციითაა წარმოდგენილი (ზიმიანა, 1964; ნახ. I),



ნახ.2. ციმბირისეული თხის პოპულაციები ალტაიზე; შვეტნერის და სხვ.(1961) მიხედვით

ციმბირისეული თხის (*Carpa sibirica*) პოპულაციათა რაოდენობა მთელ ალტაიზე ორ ათეულს არ აღემატება (შვეტნერი და სხვ., 1961; ნახ.2). ლენინის (1931) მიხედვით, 30-იანი წლებისათვის ყარსალი (*Martes zibellina*) სსრკ-ს ტერიტორიაზე 15-20 პოპულაციით იყო ცნობილი (ნახ.3). ამავე დროს, ჭიაყელა (*Dendrobaena octaedra*) შუა რუსეთის ფიჭვნარ ტყეებში თითქმის ერთიანი გავრცელებით ხასიათდება და ფაქტიურად ერთ დიდ პოპულაციას ქმნის.

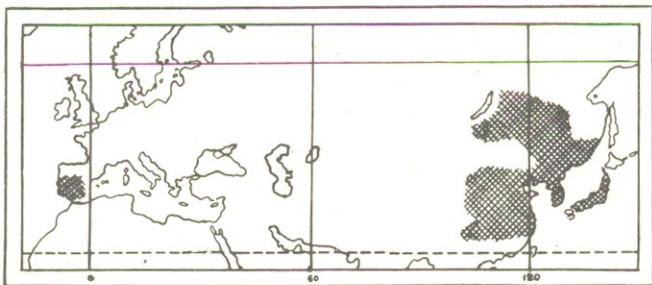
ცხოველთა სისტემატიკური მდგომარეობისა და ტერიტორიის სპეციფიკის მიხედვით, პოპულაციები ერთმანეთისაგან სხვადასხვაგვარად არიან გამოიჯნული. მცენარეების, ისევე როგორც პასიური ცხოველების (მაგალითად, მოლუსკების) პოპულაციათა საზღვრები ხშირ შემთხვევაში მკაფიოა. ასე, მოლუსკი *Achatinella mustelina*-ს პოპულაციები კუნძულ ოახუს მთებში კარგად არიან ერთმანეთისაგან გამოიჯნული (შმალგაუზენი, 1969). რაც შეეხება შედარებით აქტიურ ცხოველებს და ისეთ ორგანიზმებს, რომლებიც რეკონომიის შესაბამისად, არეალის მკვეთრი მერყეობით ხასიათდებიან (კალიასებრნი, ზოგიერთი მღრღნელი), მათ პოპულა-



ნახ.3. ყარსადის არეალი სსრკ-ს ტერიტორიაზე 30-იანი წლებისათვის; ოგნევის (1931) მიხედვით

ციების საზღვრები შესაძლოა მკვეთრად არ ჰქონდეთ გამოხატული.

პოპულაციების საზღვრებთან მჭიდროდაა დაკავშირებული მათი სქესობრივი იზოლაცია. როგორც წესი, ერთსა და იმავე პოპულაციაში ინდივიდების შეჯვარება თავისუფალია. სხვადასხვა პოპულაციის წევრთა შე-



ნახ.4. ცისფერი კაჭკაჭის გავრცელება ევრაზიაში; ჰეპტნერის (1936) მიხედვით

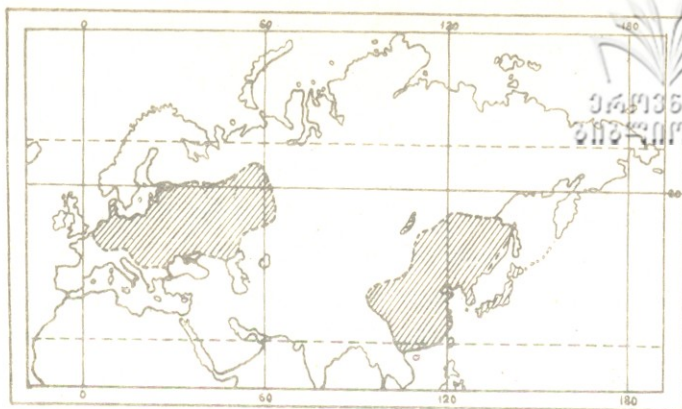
საძლებლობა, სივრცობრივი გათიშვის გამო, შემცირებულია. თანაც, რაც უფრო სრულყოფილია ტერიტორიული იზოლაცია, მით უფრო ეფექტურია სქესობრივი.

პოპულაციების დახასიათებისას არ შეიძლება ხაზი არ გაეყვას მათ როლს ევოლუციის პროცესში. როგორი ერთგვაროვანაც 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 გაღარბებისაგან.

გარემო პირობების შედარებით 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. გასაგებია, რომ ამგვარი ცვლილებების გარეშე შეუძლებელია ევოლუციის პროცესის დაწყება. იმისათვის, რომ პოპულაციაში განვითარდეს შეუქცევადი მოვლენები, რომლებიც მას ევოლუციურ სარბიელზე გაიყვანენ, აუცილებელია რიგი ფაქტორებისა - პოპულაციური ტალღები, იზოლაცია, ბუნებრივი გადარჩევის შემდგომი მოქმედება და ა.შ. მათგან პირველი განაპირობებს სხვადასხვა გენოტიპისა და მუტაციის კონცენტრაციის შეცვლას და, საბოლოო ჯამში, პოპულაციის გენოფონდის შემდგომ მკვეთრ ცვლილებას. მეორე იწვევს პოპულაციებს შორის გენეტიკურ განსხვავებათა განმტკიცებას, ხოლო მესამე, როგორც ევოლუციის ძირითადი და წარმმართველი ფაქტორი, განაპირობებს წონასწორობის შენარჩუნებას ორგანიზმებსა და გარემოს შორის, ანუ ადაპტაციების ჩამოყალიბებას და მათ განვითარებას.

2. სახეობის არეალი და პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება

სახეობის არეალის ფარგლებში პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება ნაირგვარია. უკიდურეს მოვლენებად უნდა მივიჩნიოთ, ერთი მხრივ, ე.წ. გეოგრაფიული იზოლატები, ანუ სახეობის დანარჩენი წარმომადგენ-



ნახ.5. ხლაკუნას გავრცელება პალეარქტიკაში;
ჰეპტნერის (1936) მიხედვით

ღებისაგან მაქსიმალურად იზოლირებული ერთეული პოპულაციები და, მეორე მხრივ, უწყვეტი რიგები, რომლებსაც ერთმანეთთან მეტნაკლებად დაკავშირებული პოპულაციები ქმნიან. ამ უკიდურეს მოვლენებს შორის მრავალი გარდამავალი საფეხურია.



ნახ.6. თოვლის მემინდვრის არეალი ალპებში;
მორის (1930) მიხედვით

გეოგრაფიული იზოლატები სუსტადაა შესწავლილი. ეს ითქმის როგორც მცენარეთა, ისე ცხოველთა (განსაკუთრებით უხერხემლოთა) მრავალი ჯგუფის შესახებ. მაგრამ ცალკეული ტაქსონის ფარგლებში ამ მხრივ საინტე-

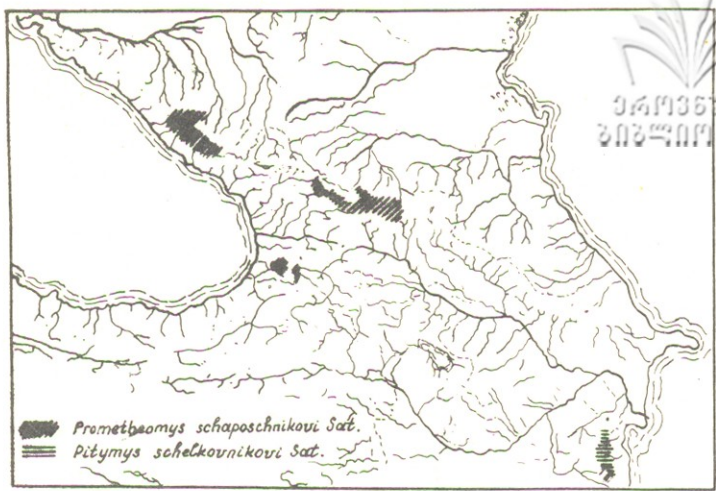
რესო მონაცემები დაგროვილი. ასე, მაგალითად, კისტმა (1961) დაადგინა, რომ ავსტრალიაში გავრცელებული 425 სახეობის ფრინველი 211-226 იზოლატს ქმნის; მაირის (1968) მიხედვით, კუნძულებზე გავრცელებული იზოლატების რიცხვი კონტინენტებთან შედარებით რამდენჯერმე მეტია.

არსებული მონაცემებით, ცისფერი კაჭკაჭი (*Cyanopica cyana*) ევრაზიაში სამი გეოგრაფიული იზოლატითაა წარმოდგენილი (ნახ.4), ხოლო ხლაცუნა (*Misgurnus fossilis*) იგივე ტერიტორიაზე - ორი იზოლირებული პოპულაციით (ჰეპტენერი, 1936; ნახ.5). 30-იანი წლებისათვის ალპებში თოვლის მემინდვრია (*Chionomus nivalis*) რამდენიმე იზოლირებული პოპულაციით იყო ცნობილი (მორი, 1930; ნახ.6).

მთან ქვეყნებში გეოგრაფიული იზოლატების რაოდენობა მნიშვნელოვნად მეტია ერთგვაროვანი რელიეფის მქონე ტერიტორიებთან შედარებით. მაგალითად, პრომეთესეული მემინდვრია (*Prometheomys schaposhnikovii*) ამიერკავკასიაში ოთხი იზოლირებული პოპულაციითაა წარმოდგენილი; მათგან ერთი დიდი კავკასიონის დასავლეთ ნაწილში ბინადრობს, მეორე - მდინარე არაგვის სათავეებთან, დანარჩენები კი მესხეთისა და არსიანის ქედებზე. შელკოვნიკოვისეული მემინდვრის (*Ditymys schelcounikovii*) ერთადერთი პოპულაცია-იზოლატი ჯერჯერობით თალიშის მთებშია აღმოჩენილი (შიდლოვსკი, 1970; ნახ.7).

სახეობა შედარებით ვრცელ და ერთგვაროვან ტერიტორიაზე თუ ბინადრობს, იგი შესაძლოა პოპულაციების მეტნაკლებად უწყვეტ რიგს ქმნიდეს. ასეთ რიგებში პოპულაციებს შორის იზოლაცია არაა სრული, ამიტომ ისინი შედარებით უმეტესწილად ადწივენ მეზობელ პოპულაციებს. პოპულაციურ უწყვეტ რიგს, ანუ კონტინუუმს ჩვეულებრივ ვხვდებით ერთსა და იმავე ბუნებრივ ზონაში. მაგრამ თუ სახეობა ევრიზონალურია, მსგავს მოვლენას აქაც შეიძლება ვქონდეს ადგილი.

ლიტერატურაში ცხოველთა არაერთი პოპულაციური რიგია დახასიათებული. აღბატომმა 1934 წელს ეს მოვლენა შინაური ფუტკრისათვის აღწერა,



ნახ.7. პრომეთესეული და შელკოვნიკოვისეული
მემინდვრების არეალი კავკასიაში;
შიდლოვსკის (1970) მიხედვით

არნოლდიმ (1948) - *Discoptera comarovi*-ს მაგალითზე. პოპულაციების უწყვეტი რიგები აღწერილი აქვთ ტერენტიევს (1965) მელასანთის (*Vulpes vulpes*) - სსრკ-ს ევროპულ ნაწილში, ბერეგოვოს (1967) თეთრ (*Motacilla alba*) და ყვითელ (*M. flava*) ბოლქვანქალებისათვის - პალეარქტიკაში და ა.შ.

თარხნიშვილის მონაცემებით ბაყაყები, გომბეშოები და ვასაკები საქართველოს სხვადასხვა ნაწილში განსხვავებული სივრცობრივი სტრუქტურით ხასიათდებიან. აღმოსავლეთ საქართველოში ამფიბიები მრავლდებიან მხოლოდ იმ წყალსატევებში, რომლებიც არ შრებიან მთელი წლის მანძილზე. თითოეულ წყალსატევში ბინადრობს რამდენიმე ათეულიდან რამდენიმე ათასამდე ცხოველი, რომლებიც ერთმანეთისაგან კარგად არიან იზოლირებული. საწინააღმდეგო სურათია დასავლეთ საქართველოში. აქ მსხვილ ტბორებს შორის მრავალი მცირე გუბეა, სადაც ხშირი წვიმების გამო ამფიბიების გამრავლება რეგულარულად ხდება. მართალია გუბეების ნაწილი შრება, მაგრამ დარჩენილი გუბეების ხარჯზე ცხოველთა დასახლებები

მუდმივ კონტაქტში იმყოფებიან.

პოპულაციების სივრცობრივ განაწილებასთან მჭიდროდაა დაკავშირებული მათი მორფოლოგიური და ბიო-ეკოლოგიური თავისებურებები. სახეობა-დობრ, გეოგრაფიული იზოლატები სხვადასხვაგვარად განსხვავდებიან სახეობის დანარჩენი პოპულაციებისაგან; ეს დამოკიდებულია იზოლაციის ხანგრძლივობაზე, ხარისხზე და ზოგიერთ სხვა ფაქტორზე. ზოგი იზოლატი მორფოლოგიურად სუსტადაა გამიჯნული სახეობის დანარჩენი პოპულაციებისაგან, მაშინ როდესაც სხვები გეოგრაფიული რასების რანგს იმსახურებენ.

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

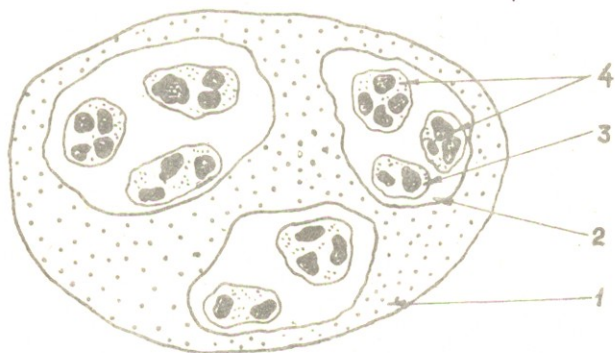
პოპულაციების უწყვეტ რიგებში ცალკეული სახეობრივი ნიშნები თანდათან (ხშირ შემთხვევაში შეუმჩნეველ) ცვლილებებს განიცდიან ისე, რომ კრძურა პოპულაციები ამ ნიშნების მიხედვით მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. ნიშან-თვისებების ამგვარი ცვალებადობა აღწერილი აქვთ პლატეს (1928) მოლუსკ *Cezion glans*-ის პოპულაციებში კუნძულ ნიუ-პროვიდანსზე, ტერენტეივს (1957)-ტბის ბაყაყზე და ჩრდილოეთის მელაზე სსრკ-ს ტერიტორიაზე, ველდრეს (1964)-ყურება მრგვალო თავაზე სსრკ-ს ევროპულ ნაწილში, კოლომბოვს (1964) - მექვიშიაზე, მუსხელიშვილს (1970) - კლდის ხელიკზე საქართველოში და ა.შ.

ამგვარად, ნებისმიერი სახეობა კანონზომიერ სივრცობრივ ცვალებადობას განიცდის, რომელიც მისი შემადგენელი პოპულაციების თავისებურებებში ვლინდება. განსხვავება სივრცობრივად განცალკევებულ სახეობრივ პოპულაციებს შორის, განპირობებული გარემო ფაქტორებით, გეოგრაფიული ცვალებადობის სახელწოდებითაა ცნობილი. დღეს სახეობის

გეოგრაფიული ცვალებადობა განიხილება, როგორც უნივერსალური მოვლენა, რომელიც ორგანიზმთა სხვადასხვა ჯგუფში სპეციფიკურად ვლინდება. ნიშან-თვისებათა უწყვეტი ცვლილება პოპულაციურ კონტინუუმში (ნახ. 8) ფერია, თუ არა სახეობის გეოგრაფიული ცვალებადობის ერთ-ერთი კერძო ფორმა.

3. პოპულაციების არაერთგვაროვნება

მიუხედავად იმისა, რომ პოპულაციების რეალობას თითქმის არავინ



ნახ. 8. სახეობის პოპულაციური სტრუქტურა; ნაუმოვის და სხვ. (1975) მიხედვით.

1 - სახეობის არეალი, 2 - გეოგრაფიული პოპულაცია, 3 - ეკოლოგიური პოპულაცია, 4 - ელემენტარული პოპულაცია

უარყოფს, თანამედროვე ეკოლოგთა შორის არაა ერთიანი აზრი მათი ტოლფასოვნების შესახებ. ერთნი (ლეხედევი, 1946; ნაუმოვი, 1963, 1973; პანტელევი, 1968) თვლიან, რომ ფართოდ კავრეცემული სახეობები შედგებიან რიგი იერარქიულად დაქვემდებარებული დაჯგუფებუბისაგან, ანუ სხვადასხვა რანგის - ადგილობრივი, ეკოლოგიური, გეოგრაფიული და სხვ. პოპულაციებისაგან (ნახ. 8). ეს პოპულაციები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან არეალით, რიცხოვნობით, დამოუკიდებლად არსებობის უნარით და ა.შ. დროებით დასახლებებს, რომელთაც არ შეუძლიათ არსებობა მეტნაკ-



ლებად ხანგრძლივი დროის მანძილზე, ეს მკვლევარები უწოდებენ პოპულაციურ სუბსისტემებს, ანუ „პარცელარულ დაჯგუფებებს“.

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

ზოგი ავტორი ელემენტარულ პოპულაციად მიიჩნევს ჯგუფური არსებობის ისეთ ფორმებს, როგორცაა კოლონიები, ხროვები, ჯოგები და ა.შ., რომელთა შესახებ ლაპარაკი იქნება მომდევნო თავში.

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

ეკოლოგიური პოპულაციების მაგალითებია წყლის მემინდვრის დასახლებანი დასავლეთ ციმბირის ტყე-ველებზე, ღიღი მექვიშიას დასახლებანი არალისწინა ველებზე (ნოვიკოვი, 1975). ეკოლოგიური პოპულაციები აღწერილი აქვთ გილიაროვს (1941) და არნოლდის (1940) - ხეშეშერთიანებში, ნიკოლსკის (1944) - თევზებში, ნაუშოვის (1955) - სხვადასხვა სახეობის მღრღნელებში და ა.შ.

ეკოლოგიური პოპულაციები ხშირ შემთხვევებში მეტნაკლებად გამოხატული მორფოლოგიური თავისებურებებით ხასიათდებიან. მაგალითად,



დასავლეთ საქართველოს ვალეზში მოზინადრე მღრე ბაყაყი ხასიათდება გრძელი უკანა კიდურებით და მუქწინწკლოვანი კანით. მთაში მოზინადრე პოპულაციებს ეს თავისებურებები არ გააჩნიათ.

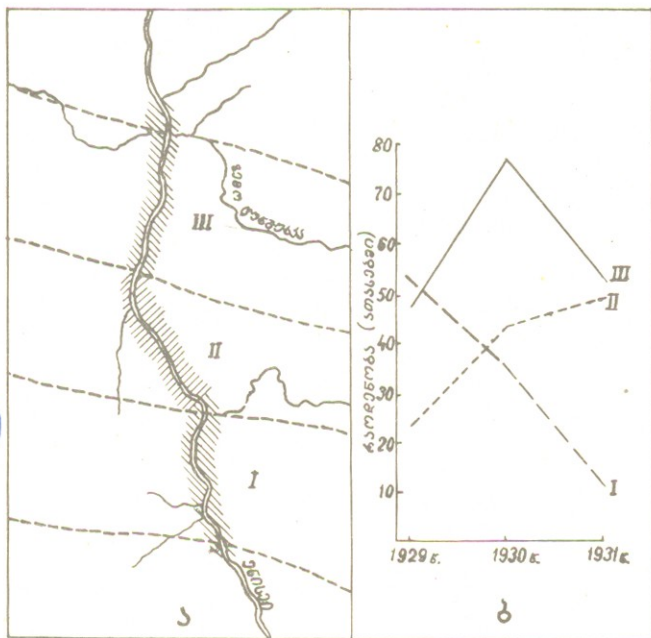
გეოგრაფიულ პოპულაციას უკავია შედარებით ვრცელი ტერიტორია ერთგვაროვანი გეოგრაფიული პირობებით. გეოგრაფიული პოპულაციები, განსხვავებით ეკოლოგიური, მეტადრე ადგილობრივი პოპულაციებისაგან, კარგად არიან ერთმანეთისაგან იზოლირებული. მათი შემადგენელი ინდივიდები შესაძლოა განსხვავდებოდნენ სხეულის ზომებით, ნაყოფიერებით, ქვივის თავისებურებებით და ა.შ. გეოგრაფიული პოპულაციების მაგალითებია ვიწროქალა მეზინდერიის (*Microtus gregalis*) ველისა და ტუნდრის დასახლებანი რუსეთის პირობებში, ციყვის (*S. vulgaris*) დასახლებები მდ.ენისის აუზში. (ნახ.9) და ა.შ.

მე-10 ნახატზე ნაჩვენებია ღივი წიფწივას (*Parus major*) გავრცელება ევრაზიაში. ეს სახეობა აქ ხუთი გეოგრაფიული პოპულაციითაა წარმოდგენილი, რომელთაგან პირველი და მეხუთე სიმპატრიული ფორმებია, მაგრამ მათი შეჯვარება არ შეიმჩნევა. თუ სახეობა ევრიზონალურია, თითოეული ბუნებრივი ზონის დასახლება უნდა განვიხილოთ, როგორც გეოგრაფიული პოპულაცია.

განსხვავებით ნაუმოვისა და მის თანამოაზრეთა შეხედულებებისაგან, შვარცი (1969, 1973) და ზოგიერთი სხვა ეკოლოგი თვლიან, რომ ინდივიდთა სივრცობრივ დაჯგუფებათა იერარქიაში სახელწოდებას „პოპულაცია“ იმ სახურებს მხოლოდ ის რეალი, რომელსაც გააჩნია განუსაზღვრებლად ხანგრძლივი დროის მანძილზე არსებობისა და განვითარების ყველა აუცილებელი პირობა. იშვიათი არაა, როდესაც ცალკეული ინდივიდები ან მათი ჯგუფები ტოვებენ პოპულაციის საზღვრებს და მიგრირებენ სხვა ტერიტორიაზე. აღწერილია ყარსალის (*Alopex lagopus*) მასობრივი მიგრაცია სსრკ-ს უკიდურეს ჩრდილოეთ საზღვრებიდან ქ.იაკუტსკამდე, უდაბნოს კალიას (*Schistocerca gregalis*) მიგრაცია 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 ადგილებს ფელოებს უბრუნდებიან.

საქართველოს და აზერბაიჯანის ველებზე და ნახევრადუდაბნოებში



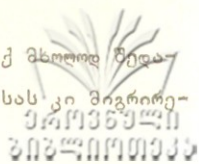
ნახ. 9. ციყვის პოპულაციების განაწილება მდ.ენისეის ხეობაში (ა) და მათი რეკონფორმის ცვლილება (ბ); ნაუმოვის (1954) მიხედვით

- I - კედროვან-ლარიქსიან-ნაძენარი ტაიგის პოპულაცია,
- II - ლარიქსიან-ფიჭვნარი ტაიგის პოპულაცია,
- III - ჩრდილოეთის ტიპის შერეული ტყის პოპულაცია

თავისუფლად მცხოვრები ტიპების (*Acaroidea*) მრავალ დასახლებას ვხვდებით. მაგრამ დამოუკიდებელ პოპულაციებს ამ ზონის მხოლოდ ტიპური ბიოტოპების ბინადარი წარმოადგენენ. ვალის ტყეების დასახლე-

საქართველოს
ბუნებისმეტყველების
აქადემიის
ბიბლიოთეკა

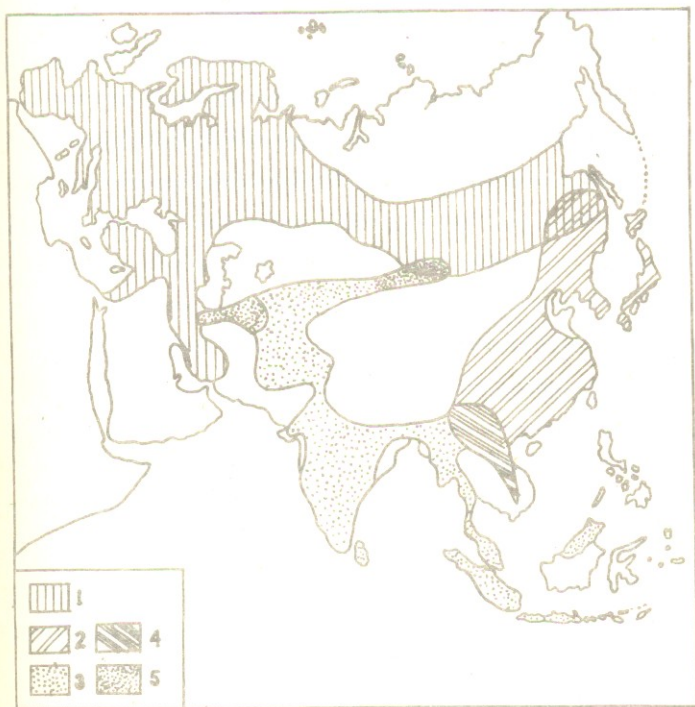
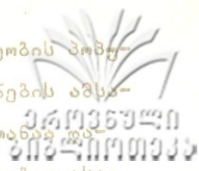
ბანი არ შეიძლება ასეთად ჩაითვალოს, რადგან ისინი აქ მხოლოდ შედა-
რებით თბილ თვეებში ბინადრობენ, ზამთრის მოახლოებისას კი მიგრირე-
ბენ ახლომდებარე ბიოტოპებში (ქაჯაია, 1975).



უნდა აღინიშნოს, რომ ზოგი მეცნიერი პოპულაციების დახასიათებისას კიდევ უფრო შორს მიდის და მათ რთულ სისტემას გვთავაზობს. ასე, მაგალითად, ბეკლემიშევი (1960) აღნიშნავდა, რომ პოპულაციები, დამოუკიდებლად არსებობის უნარის შესაბამისად, შეიძლება გაიყოს ექვს ჯგუფად: 1. დამოუკიდებელი პოპულაციები, რომელთათვისაც გენების ნაკადს მეზობელი პოპულაციებიდან პრაქტიკულად არა აქვს მნიშვნელობა; 2. ნახევრადდამოკიდებული პოპულაციები, რომლებსაც შეუძლიათ არსებობა სხვა პოპულაციებისაგან იზოლირებულად, თუმცა გენების ნაკადი მნიშვნელოვნად ამბლებს მათ რიცხოვნობას; 3. დამოკიდებული პოპულაციები, რომლებიც გენების ნაკადის გარეშე დიდხანს ვერ ძლებენ და იღუპებიან (მაგალითად, პრიმიტიული კიბოსნაირთა დაჯგუფებები); 4. ფსევდოპოპულაციები, რომელთა არსებობა მხოლოდ სხვა პოპულაციებზეა დამოკიდებული; 5. დროებითი პოპულაციები, რომლებიც პერიოდულად წარმოიქმნებიან დამოუკიდებელი პოპულაციებისაგან მიგრირებული ინდივიდების ხარჯზე; 6. ჰემიპოპულაციები, ანუ ჰეტეროტოპული ორგანიზმების ცალკეული ფაზების დასახლებანი (მაგალითად, ამფიბიების, ან მწერების წყალში მობინადრე ლარვების დაჯგუფებები).

ჩვენ განგებ ვამახვილებთ ყურადღებას აზრთა სხვადასხვაობაზე პოპულაციების არატოლფასოვნების შესახებ. ამ გარემოებაში, წმინდა სუბიექტური მიზეზების გარდა, ვლინდება ცოცხალი ორგანიზმების თავისებურებათა მრავალფეროვნება და იმ ბუნებრივი პირობების არაერთგვაროვნება, რომელშიც ისინი ბინადრობენ. ძნელია იმის წარმოდგენა, რომ ცხრველთა ყველა სახეობის პოპულაციები მსგავსი იყოს. შეუძლებელია ისიც, რომ ერთი და იმავე სახეობის პოპულაციების თავისებურებები გა-

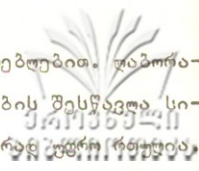
ნსხვაგვებულ პირობებში იდენტური იყოს. შესაბამისად, სახეობის პოპულაციური სტრუქტურისა და თვით პოპულაციების მრავალფეროვნების აბსოლუტური ხვედრი ზოგადი სქემის შემოთავაზება რბივქტურ სიძნელეებთანაა დაკავშირებული. ზემოთ მოტანილი მოსაზრებები მხოლოდ მიახლოებით ასა-



ნახ.10. დიდი წიფწივას გავრცელება ევრაზიაში; დაუსო (1975) მიხედვით
I - 5 - გეოგრაფიული პოპულაციები

ხავენ რეალურ სურათს.

როგორც დავინახავთ, პოპულაცია ფუნქციონირებს როგორც ერთიანი



სისტემა, სპეციფიკური მორფო-ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით. უაბორა-ტორიული პოპულაციების შემთხვევაში ამ მახასიათებლების შესწავლა სი-ძნელეს არ წარმოადგენს. ბუნებრივ პირობებში ეს ბევრად უფრო რთულია, სიძნელეების მიზეზი ხშირ შემთხვევაში კვლევის არაზუსტი მეთოდებია. ამიტომ მეთოდოლოგიური საკითხების დამუშავებას ეკოლოგიაში უაღრესად დიდი მნიშვნელობა აქვს. მაგრამ, როგორი დახვეწილიც არ უნდა იყოს კვლევის მეთოდები, ყველა პოპულაციური მახასიათებლის შესწავლა ერთ-ნაირი სიზუსტით მაინც შეუძლებელია. როგორც წესი, ეს არც არის აუცი-ლებელი, რადგან ესა თუ ის მახასიათებელი ხშირ შემთხვევაში პოპულა-ციის მრავალ სხვა თავისებურებას განსაზღვრავს. მაგალითად, ასაკო-ბრივი სტრუქტურის დადგენით შეგვიძლია ვიმსჯელოთ პოპულაციის რიცხოვ-ნობის შესახებ მომავალში; სიმჭიდროვე და რიცხოვნობა განაპირობებენ სპეციფიკურ შობადობას, დემოგრაფიულ სტრუქტურას და ა.შ. ამგვარად, ცალკეული მახასიათებლების ზუსტი დადგენა ხშირ შემთხვევაში უფრო მეტის მომცემია, ვიდრე მრავალი მახასიათებლის არაზუსტი განსაზღვრა.

ქვემოთ განხილულია პოპულაციების ზოგიერთი ძირითადი მახასია-თებელი. უნდა აღინიშნოს, რომ ისინი ურთიერთკავშირშია და ერთის შე-ცვლა იწვევს დანარჩენების ცვლილებას. ასე, მაგალითად, პოპულაციის რიცხოვნობის მკვეთრი მომატება განაპირობებს დემოგრაფიული სტრუქტურის ცვლილებას და სიმჭიდროვის გაზრდას. ეს მოვლენა განსაკუთრებით ირინს თავს, თუ პოპულაციის არეალი მცირეა, ხოლო ორგანიზმებს არ გააჩნიათ ფართო განსახლების საშუალება.

როგორი მდგრადიც არ უნდა იყოს პოპულაცია, მისი მახასიათებლები მეტნაკლებად ვარირებენ. მაგალითად, სიცრვობრივი სტრუქტურა სეზონების, თუ წლების მიხედვით იცვლება, ისე რომ, თუ ორგანიზმები ჯგუფური ცხოვრებით ხასიათდებიან, იცვლება მათი რიცხოვნობა ჯგუფებში, თვით ჯგუფების რაოდენობა და განაწილება პოპულაციის არეალის ფარგ-ლებში, აგრეგაციის ხარისხი და ა.შ. იგივე შეიძლება ითქვას დემოგრა-ფიული სტრუქტურის შესახებ, პოპულაციის დინამიკის თავისებურებებზე

და ა.შ. ცნობილია, მაგალითად, რომ მოლუსკების და მწერების ზოგიერთი სახეობის პოპულაციებში სქესთა შეფარდება წლების მანძილზე იცვლება 25-30%-ით დედლების ან მამლების სასარგებლოდ. ცალკეულ წლებში რიცხოვნობის მკვეთრმა გაზრდამ შესაძლოა განაპირობოს პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურის შესამჩნევე ცვლილება მომდევნო წლებში და ა.შ.

მაგრამ პოპულაციური მახასიათებლების ცვლილებები, ცალკეული გამონაკლისების მიუხედავად, მაინც შეზღუდულია. მცენარეების, ცხოველების თუ მიკროორგანიზმების ნებისმიერ პოპულაციას გააჩნია რიცხოვნობის, სიმჭიდროვის, დემოგრაფიული სტრუქტურის რეგულირების საკუთარი მექანიზმები. პოპულაციის ეს უნარი ჰომეოსტაზის სახელწოდებითაა ცნობილი.

II. პოპულაციების სივრცობრივი სტრუქტურა

I. ორგანიზმთა განაწილების ხასიათი პოპულაციებში

როგორც აღინიშნა, პოპულაციას, როგორც ინდივიდთა ერთობლიობას, უკავია სახეობის არეალის ნაწილი (ცხადია, თუ საქმე არა გვაქვს ზოგიერთ ენდემურ სახეობასთან, რომლებიც მხოლოდ ერთი პოპულაციით არიან წარმოდგენილი). პოპულაციის ნორმალური არსებობა დაკავშირებულია იმ ტერიტორიასთან, რომელშიც იგი ბინადრობს, როგორც ვრცელიც არ უნდა იყოს ეს ტერიტორია, მისი სასიცოცხლო რესურსები შეზღუდულია; აქ შეუძლია 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 - შემ-

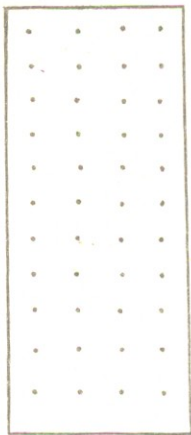


თხვევითს, თანაბარს და ჯგუფურს. განაწილების ეს ტიპები სტრუქტურად წარმოდგენილია მე-II ნახატზე, სადაც თითოეულ ოთხკუთხედიან ნაწილში აღნიშნულია "დაახლოებით თანაბარი რაოდენობაა ჩასმული. შიგლირთხვა"

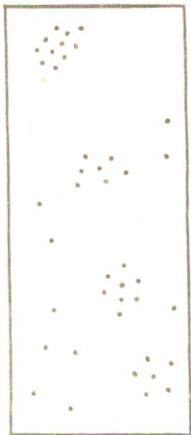
შემთხვევითი განაწილება შედარებით იშვიათი მოვლენაა და ვლინდება მეტნაკლებად ერთგვაროვან პირობებში, როდესაც ორგანიზმები არ მიისწრაფიან დაჯგუფებისაკენ (განაწილების ეს ტიპი იდენტურია იმისა, რასაც მათემატიკოსები პუასონის განაწილებას უწოდებენ). თანაბარ განაწილებას ვხვდებით იმ შემთხვევაში, როდესაც ორგანიზმებს შორის კონკურენცია ძლიერია, ან ადგილი აქვს მათ ანტაგონისტურ ურთიერთდამოკიდებულებას. შედარებით ხშირი მოვლენაა პოპულაციის შიგნით სხვადასხვა ტიპის დაჯგუფებების წარმოქმნა.

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

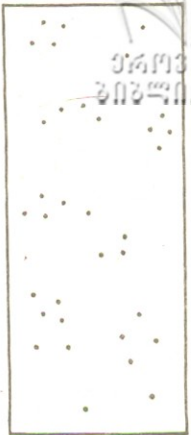
ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების ხასიათის, აგრეგაციის ხარისხის, ისევე როგორც დაჯგუფებათა სიდიდისა და მათი ხანგრძლივობის დადგენა აუცილებელი პირობაა პოპულაციების მრავალი თავისებურების შესწავლისათვის. იმის მიხედვით, თუ როგორია დისპერსია, პოპულაციების რეკონომის დადგენის მეთოდები შესაძლოა სრულიად განსხვავებული იყოს. მაგალითად, სინჯების მეთოდი (იხ. ქვევით) სავსებით საიმედოა შემთხვევითი და თანაბარი განაწილების დროს, მაგრამ მიუღებელია ორგანიზმთა ჯგუფური განაწილებისას, რადგან ამ შემთხვევაში სინჯებში აღმოჩნდება ორგანიზმთა მეტისმეტად მაღალი, ან მეტისმეტად დაბალი რაოდენობა. იმ შემთხვევაში, როცა საქმე კოლონიურ ცხოველებს ეხება, კოლონიების რიცხვს მოცემულ ტერიტორიაზე სინჯების მეთოდით საზღვრავენ, შემდეგ კი - ორგანიზმთა საშუალო რაოდენობას თითოეულ მათგანში.



თანაბარი
 $S^2 = 0$



ჭკუფური
 $S^2 > m$



შემთხვევითი
 $S^2 = m$

ნახ. II. ინდივიდთა განაწილების ძირითადი ტიპები
პოპულაციებში; დაუსონ (1975) მიხედვით

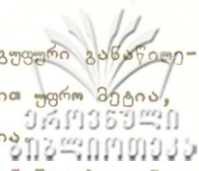
შიგაპოპულაციური დისპერსია გამოიხატება ფორმულით:

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

- n - სინჯების საერთო რაოდენობა,
- y - ინდივიდების რაოდენობა ათოვულ სინჯში,
- m - ინდივიდთა საშუალო რაოდენობა სინჯებში.

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

* ბუნებაში ორგანიზმთა აბსოლუტურად თანაბარ განაწილებას თითქმის არასოდეს ვხვდებით. მაგრამ თუ რეალური სურათი ისეთია, რომ S^2 უახლოვდება 0-ს, განაწილება თანაბრად ჩაითვლება.



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

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

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

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

$$m = 9,8$$

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

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

$$m = 19,4$$

$$S^2 = 18,3$$

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

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

$$m = 18,3$$

$$S^2 = 98,7$$

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

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

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

მეორე მაჩვენებელია - აგრეგაციის კოეფიციენტი (K_A), ანუ იმ ფართის წილი, რომელზე თავისუფალია დაჯგუფებებისაგან:

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

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

სახეობრივი თავისებურებებისა და გარემო პირობების სპეციფიკის შესაბამისად, ბუნებაში ვხვდებით ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების ყველა აღნიშნულ ტიპს. კოულის (1946) მონაცემებით, ტყის საფენში მოზინადრე უხერხემლოთა შორის შემთხვევითი განაწილებით, პირველ რიგში, ობობები ხასიათდებიან; სხვა ფეხსახსრიანთა განაწილება, როგორც წესი, ჯგუფურია. პარკმა 1934 წელს დაადგინა, რომ ფქვილში მცირე ღრაფიკას ლარვების განაწილება, როგორც წესი, შემთხვევითია; იგივე შეიძლება ითქვას ბუგრებზე შესახებ ინვაზიის დაწყებით ფაზაში, როდესაც პოპულაციის სიმჭიდროვე შედარებით დაბალია. მაგრამ შემდეგ, მანვნილის რეცხოვნობის გაზრდასთან ერთად, მისი განაწილება ლაქობრივ ხასიათს ღებულობს.

რიკლეფსის (1979) მიხედვით, ამერიკასა და კანადაში ფართოდ

გავრცელებული შაქრის ნეკერჩხალი ოდნავ მუცვე ნიადაგის პირობებში მსხვილ კორომებს ქმნის; ნეკერჩხლის ტყეებში ანალოგიურად ნაწილდეუ ბიან სალამანდრებოც, რომლებიც თავს იყრიან წაქცეული ხეების ქვეშ სადაც ტენიანობა შედარებით უფრო მაღალია.

საინტერესოა, რომ ერთი და იმავე სახეობის წარმომადგენლები, გარემო პირობების შესაბამისად, ხშირად სრულიად განსხვავებული განაწილებით ხასიათდებიან. როტშილდს (1966) აღწერილი აქვს დიდი მექვიშისა შიგაპოპულაციური დისპერსიის რამდენიმე ძირითადი ტიპი (ნახ. I2).

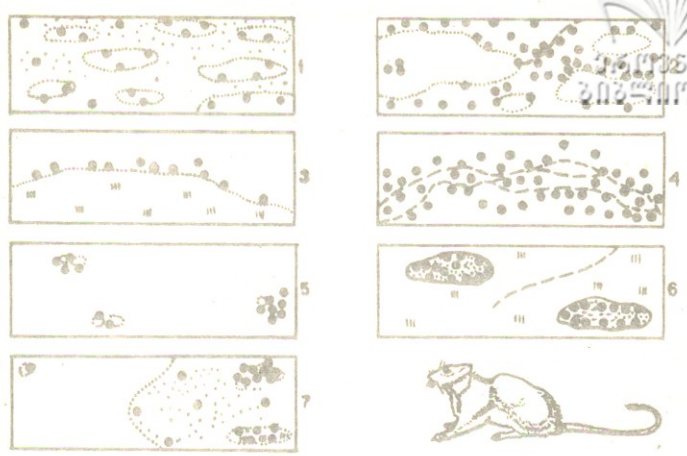
პირველ ცხრილზე მოტანილია მოლუსკების ორი სახეობის განაწილების ხასიათი მათთვის ტიპიურ ადგილსამყოფელში - შლამის გროვებში. როგორც ჩანს, მოლუსკი *M. lateralis*, ისევე როგორც *G. gemma*-ს 2-წლიანი ინდივიდები, შემთხვევითი განაწილებით ხასიათდებიან, მაშინ როდესაც *G. gemma*-ს ზრდასრული და ერთწლიანი ორგანიზმების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

ცხრილი I

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

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

შიგაპოპულაციური დისპერსიის დადგენა განსაკუთრებულ მნიშვნელო-



ნახ.12. დიდი მექვიშიას სივრცობრივი განაწილება; როტშილდის (1966) მიხედვით

ბას იძენს, როდესაც საქმე პარაზიტულ ან მავნე სახეობებთან გვაქვს. ცნობილია, რომ წყლის მემინდერია დასავლეთ ციმბირის ველის და ტყვე-ლის ოლქებში ხშირად უჩვეულოდ მრავლდება და მნიშვნელოვან ზარალს აყენებს სახალხო მეურნეობას. გამოკვლევებმა უჩვენეს, რომ ამ ტერიტორიაზე მემინდერია ორი ტიპის განაწილებით ხასიათდება - წყალსატევებისაგან დაშორებულ აოგილებში შემთხვევითი განაწილებით, ნაპირების გასწვრივ კი ჯგუფური როგორც ნოვიკოვი (1979) აღნიშნავს, ეს გარემოება საგრძნობლად აადვილებს მავნებლის წინააღმდეგ ბრძოლის ღონისძიებების შემუშავებას

ანალოგიური სუბათი შეიმჩნევა დიდი მექვიშიას სივრცობრივ განაწილებაში არალისწინა უდაბნოს პირობებში, სადაც ეს ცხოველი წარმოადგენს შავი ჭირის უაღამტანს. ცალკეულ ადგილებში მექვიშიები ხასიათდებიან უწყვეტი განაწილებით, ამიტომ შავი ჭირის ეპიზოოტიის შემთხ-

ვევაში, ისინი სწრაფად ილუპებიან. არალის ზღვის ნაპირებზე, სივე-
ბის გასწვრივ, მექვიშიები ქმნიან მსხვილ და მეტნაკლებად იზოლირე-
ბულ დაჯგუფებებს. ამიტომ ეპიზოოტიის წლებში ილუპებიან მხოლოდ ცალ-
კეული კოლონიები, ხოლო გადარჩენილი ცხოველები ხელს უწყობენ პოპუ-
ლაციის ნორმალური რეცხვენობის აღდგენას.

საინტერესო შიგაპოპულაციური დისპერსიით ხასიათდება ზოგიერთი
პიდრობიონტი. თარხნიშვილის და პიასტოლოვას (1985) მონაცემებით, სა-
ქართველოს ზოგიერთ ტბორში ტრიტონების ახლადდაბადებული ლარვები
მსხვილ დაჯგუფებებს ქმნიან. მაგრამ მოძრაობის საშუალებების განვი-
თარებასთან ერთად, ლარვები იფანტება და აგრეგაციის კოეფიციენტი მნი-
შვნელოვნად კლებულობს.

როდესაც ვმსჯელობთ შიგაპოპულაციურ დისპერსიაზე, ცხადია, არ
უნდა დავივიწყოთ ორგანიზმთა განსახლების შესაძლებლობაც. განსახლე-
ბა - პოპულაციისათვის დამახასიათებელი თვისებაა, განპირობებული სა-
არსებო პირობების მკვეთრი ცვლილებით, ინტენსიური გამრავლებით და
ა.შ. ცხადია, განსახლების დროს პოპულაციის ნორმალური სივრცობრივი
სტრუქტურა მეტნაკლებად ირღვევა. მაგრამ ეს გარემოება, როგორც წესი,
დიდ ხანს არ გრძელდება - როგორც კი სტაბილიზდება პოპულაციის საზღ-
ვრები, ორგანიზმთა განაწილება თანდათან ნორმალურ უბრუნდება.

იმისდა მიხედვით, თუ როგორია დისპერსია, ორგანიზმთა ბიოლოგი-
ური თავისებურებებიც განსხვავებულია. ეს, პირველ რიგში, ეხება ჯგუ-
ფურ განაწილებას. განაწილების ამ ტიპმა შესაძლოა განსაზღვროს ორგა-
ნიზმთა გაძლიერებული კონკურენცია საკვებისათვის, სასიცოცხლო სივრცი-
სათვის და ა.შ. მაგრამ ეს გარემოება გაწონასწორებულია მრავალი უპი-
რატესობით, რომელიც განაპირობებს ჯგუფის, როგორც მთლიანის, არსებო-
ბას.

ქვემოთ განხილულია ორგანიზმთა ზოგიერთი თავისებურება შიგაპოპუ-
ლაციური დისპერსიის მიხედვით.

2. აგრეგაცია და ჯგუფის ეფექტი



პოპულაციებში ორგანიზმთა ჯგუფურ არსებობას რამდენიმე ეფექტი განაპირობებს. ესენია ტერიტორიის კლიმატური თავისებურებები, ამინდის სეზონური და დღეღამური ცვლილებები, გამრავლებისათვის ხელშემწყობი პირობები, 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.

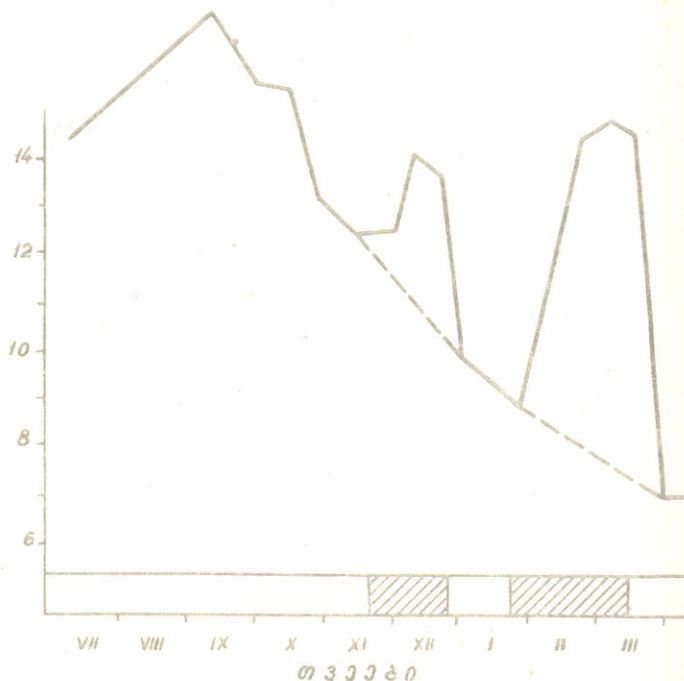
აგრეგირებულ მცენარეებსა და ცხოველებს მრავალი უპირატესობა გააჩნიათ იზოლირებულ ორგანიზმებთან შედარებით. მცენარეთა ჯგუფები უფრო ამტანია ძლიერი ქარების მიმართ და უფრო ეფექტურად ამცირებენ წყლის დანაკარგს; ძლიერ დაბალი ტემპერატურები პრაქტიკულად უვნებელია ფუტკრის ოჯახისათვის, მაშინ როდესაც შესაძლოა ლეთაღური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

მე-13 ნახატზე ნაჩვენებია ჯგუფური ცხოვრების დაღებითი ეფექტი მღრღნელების მაგალითზე. როგორც ჩანს, მექვიშიას (*Pallasiomya meridiana*) სოროს კამერაში ზამთრის (ნოემბერ-დეკემბრის და თებერვალ-მარტის) ტემპერატურა საკმაოდ მაღალია და თითქმის უტოლდება ზაფხულის მაჩვენებლებს. როგორც ნაუმოვი (1955) აღნიშნავს, სეზონური, თუ დღეღამური ტემპერატურის მიუხედავად, ეს ცხოველები ჯგუფურად ყოფნისას შესამჩნევად ნაკლებ უანგზაბდს ხარჯავენ.

მეორე მხრივ, აგრეგაცია დაკავშირებულია რთულ ფსიქო-ფიზიოლოგიურ რეაქციებთან, რაც ვლინდება ცხოველთა მოთხოვნილებაში უშუალო კონტაქტი დაამყარონ თავისი სახეობის სხვა წარმომადგენლებთან. ჯგუფად მყოფი ორგანიზმებისაგან განსხვავებით, იზოლირებულ ორგანიზმებში საგრძნობლად ქვეითდება მეტაბოლიზმი, უფრო ინტენსიურად იხარჯება

სარეზერვო ნივთიერებები; ქვეითდება ზრდის ტემპი, სიცოცხლისუნარიანობა, ნაყოფიერება და ა.შ.

არსებული მონაცემებით, ფარის გარეშე დარჩენილ სუნთქვას უჩქარდება; ეულად დარჩენილი დამურები გადაზამთრებისას ხასიათებიან ნივთიერებათა ცვლის ინტენსიობის უჩვეულო მატებით, რაც განაპირობებს ენერჯის გაძლიერებულ ხარჯვას და ორგანიზმის დაკნინებას.



ნახ. I3. ტემპერატურის სეზონური ცვლილება მექვიშიას სოროს კამერაში; ნაუშოვის (1955) მიხედვით კამერაში ცხოველთა ყოდნის პერიოდი დაშტრიხულია; ტემპერატურის მოსალოდნელი ცვლილება ცარიელ კამერაში აღნიშნულია პუნქტებით

მრავალი ცხოველი ჯგუფის გარეშე საერთოდ ვერ მრავლდება. მაგალითად, ზოგიერთი მტრედი კვერცხს ვერ დებს, თუ არ ხედავს თავისივე ჯიშის

სხვა ფრინველს (საკმარისია ასეთ დედალს წინ დავუდგათ სარკე, რომ მან დაიწყოს კვერცხდებმა).



აგრეგაცია ცხოველთა სამყაროს თითქმის ყველა მსხვილ და მსხვილ სფეროში და მამხარიათებელი. თევზების კლასიდან ზუთხისებრნი, კობრისებრნი და სხვანი ზამთრის მოახლოებისათვის რამდენიმე ათასი ინდივიდისაგან შემდგარ გუნდებად ერთიანდებიან და გაზაფხულამდე პრაქტიკულად არ იკვებებიან. ამუბიების მოზამთრე ჯგუფები უფრო მცირერიცხოვანია. მაგალითად, ჭაობის ბაყაყის თითოეული ჯგუფი რამდენიმე ათეულ ინდივიდს არ აღემატება. კიდევ უფრო მცირეა ქვეწარმავლების ჯგუფები, მაგრამ ამ შემთხვევაშიც ეფექტი უაღრესად მნიშვნელოვანია. მაგალითად, გველების ზოგიერთ წარმომადგენლებში სარეზერვო ნივთიერებების ხარჯვა საგრძნობლად მცირდება, ხოლო გაუარჩენის უნარი მატულობს. როგორც ცხადყოფნა დაკვირვებები, ჯგუფებად მყოფი თევზები შხამების მეტ ულუფებს იტანენ იზოლირებულ ორგანიზმებთან შედარებით (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 ცხოველებისათვის, სახეობრივი კუთვნილების მიხედვით, დამახასიათებელია აგრეგაციის სპეციფიკური ხასიათი, რომელიც კონკრეტული საარსებო პირობების შესაბამისად იცვლება. დაბალი, ისევე როგორც ურვეულოდ მაღალი სიმჭიდროვე, უარყოფითად მოქმედებს პოპულაციაზე.

ოლის პრინციპი სქემატურად გამოხატულია მე-14 ნახატზე, საიდანაც ჩანს რომ ზოგიერთი სახეობის პოპულაციებში მაქსიმალური გადარჩენა შენარჩუნებულია დაბალი სიმჭიდროვის პირობებში (ა); სხვა შემთხვევაში ხელსაყრელია შუალედური სიმჭიდროვე და მისგან გადახრა იწვევს პოპულაციის გადარჩენის დაქვეითებას (ბ).

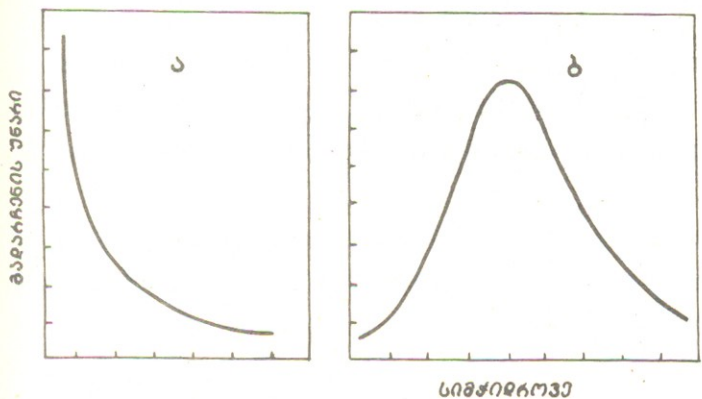
ოლის პრინციპის მოდიფიკაციაა „პოპულაციის მინიმალური რიცხოვნობის წესი“, რომელიც იმაში მდგომარეობს, რომ თუ პოპულაციის სიმჭიდროვე მინიმალურზე დაბალია, მან შესაძლოა შეწყვიტოს მრავალშვილიანობა.

ოლის პრინციპი ცხოველების მრავალ წარმომადგენელზე დადასტურდა. გაირკვა, მაგალითად, რომ ჩვამას ნორმალური ცხოველმოქმედება მაშინაა შესაძლებელი, როდესაც კოლონიაში ინდივიდების რიცხვი 10 000-ზე ნაკლები არაა, ხოლო I მ²-ზე მოდის მინიმუმ სამი ბუდე; აფრიკული სპილსათვის აუცილებელია, რომ ჯოგში იყოს არანაკლებ 25 ცხოველისა, ხოლო ჩრდილოეთის ირმისათვის ოპტიმალურია 300-400 ცხოველი თითოეულ ჯოგში.

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

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 სახეობებში, რომელთა წარმომადგენლები იზოლირებულ ცხოვრებას ეწევიან. პირიქით, თუ ასეთ ცხოველებს ხელოვნურად შევაჯგუფებთ, მათი ფიზიოლოგიური პროცესები შესამჩნევად დაირღვევა, გაღიზიანებადობა მოიმატებს, კონფლიქტი პოპულაციის სხვა წევრებთან გახშირდება და ა.შ. (დადგენილია, რომ გრძელყურა ზღარბი ჯგუფად ყოფნისას 34%-ით მეტ უანგზაბდს ხარჯავს ნორმასთან შედარებით).

ჯგუფის ეფექტის სახესხვაობაა „მასობრივი ეფექტი“, რომელიც თავს იჩენს პოპულაციის სიმჭიდროვის უზომო გაზრდისას. მასობრივი ეფექტის მაგალითია ფაზური ცვალებადობა მწერებში, რომელიც აღმოაჩინდა ცნობილმა რუსმა ენტომოლოგმა ბ. ლუგაროვმა 1921 წელს კალიანტის მწერის წავლისას (მოგვიანებით ეს მოვლენა გამოვლინდა სხვა მწერებშიც - ხე-შეშერთიანებში, ქერცლფრთიანებში და ა.შ.).

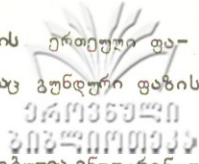


ნახ.14. ოლის პრინციპის სქემა; ოლის და სხვა (1949) მიხედვით

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

გუნდურ ფაზაში მდებარებისათვის დამახასიათებელია მცირე ზომის საკვერცხე მილაკები; რაც უფრო მაღალია პოპულაციის სიმჭიდროვე, მით

უფრო დაბალია ნაყოფიერება (მაგალითად, აზიური კალის ერთეული ფა-
ზის დედლები დებენ 1000-1200 კვერცხს, მაშინ როდესაც გუნდური ფაზის
წარმომადგენლები - მხოლოდ 300-350-ს).

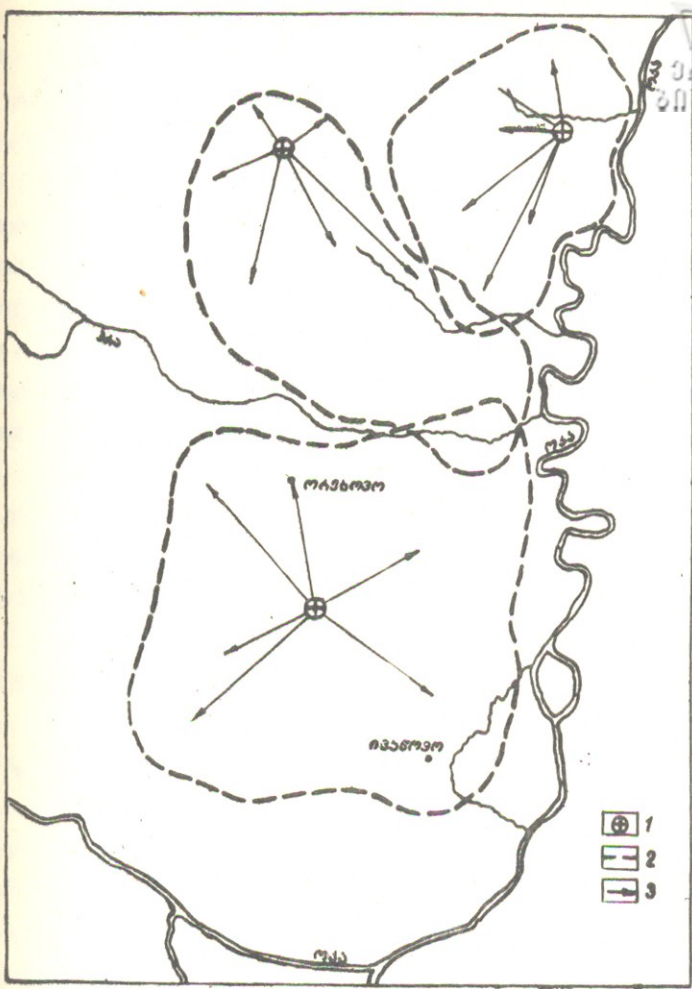


გუნდური ფაზის ფორმირების მექანიზმი დაკავშირებულია ენდოკრინუ-
ლი ჯირკვლების მიერ გამოყოფილ ჰორმონთან. მიმდებარე სხეულების გა-
დანერგვა ერთეული ფაზის წარმომადგენლებიდან გუნდურში იწვევს ამ უკა-
ნასკნელთა ცვლილებას ერთეული ფაზის მიმართულებით. საწინააღმდეგო
მოვლენას ექნება ადგილი, თუ გუნდური ფაზის ჰემოლიმფას შევიყვანთ
ერთეული ფაზის ინდივიდებში.

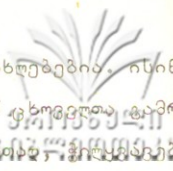
ამგვარად, ჯგუფის ეფექტი და მისი გამოსატყულება მწერებში - ფა-
ზური ცვალებადობა - ფუნქციურადაა დაკავშირებული პოპულაციის სიმჭო-
დროვნესთან და წარმოადგენს მისი რიცხოვნობის რეგულირების საშუალებ-
ას.

ჯგუფური ცხოვრების კერძო ფორმებია ოჯახები, კოლონიები, ხროვე-
ბი, გუნდები, ჯოგები, სადაც ჯგუფის ეფექტი განსაკუთრებით კარგად
ვლინდება.

ოჯახების არსებობას შთამომავლობაზე ზრუნვა უდევს საფუძვლად.
ოჯახური ცხოვრება ცხოველთა სამყაროს თითქმის ყველა ჯგუფისთვისაა
დამახასიათებელი, თუმცა სხვადასხვა სახეობაში სპეციფიკურად ვლინდე-
ბა. იმისდა მიხედვით, თუ რომელი სქესის წარმომადგენელი იღებს თავის
თავზე შთამომავლობაზე ზრუნვის ფუნქციას, არჩევენ მდედრობით, მამრო-
ბით და შერეული ტიპის ოჯახებს. ოჯახური ცხოვრების დროს ტერიტორი-
ული იზოლაცია მკვეთრადაა გამოხატული. ეს ხორციელდება სხვადასხვა-
გვარი სიგნალებით, ტერიტორიის დაცვადვით, მუქარის რიტუალური ფორმე-
ბით, პირდაპირი აგრესიით და ა.შ. ოჯახების ტერიტორიულ დამოუკიდებ-
ლობაზე შეიძლება ვიმსჯელოთ მგლის საბუღარების განაწილების მიხედვით
ოკის ნაკრძალის პირობებში. ყველა საბუღარს თავისი მკვეთარი ტერიტო-
რია გააჩნია, რომელიც აქტიურადაა დაცული ოჯახის წევრების მიერ
(ნახ.15).



ნახ.15. მგლის საბუღარების სახანადრო ნაკვეთები ოკის ნაქრძალის ტერიტორიაზე; კოზლოვის (1952) მიხედვით. 1-საბუღარის ადგილი, 2-სახანადრო ნაკვეთების საზღვრები, 3-სახანადრო მარშრუტები



კოლონიები - მოზინადრე ცხოველთა ჯგუფური დასახლებები. ისინი შესაძლოა არსებობდნენ ხანგრძლივად, ან იქმნებოდნენ ცხოველთა ტემპორალ-ვლების პერიოდში, როგორც ამას ადგილი აქვს, მაგალითად მკვდარი ცხოველების 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. უმადლეს ცხოველებში კოლონიის წევრთა ფუნქციები ერთობლივად ხორციელდება, რაც ამადლებს ცხოველთა გადარჩენის შესაძლებლობას.

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

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

გუნდები და ხროვები ცხოველების დროებითი გაერთიანებებია ამა თუ იმ სასიცოცხლო ფუნქციის ორგანიზებულად განხორციელებისათვის. გუნდურად ცხოვრობს მრავალი ფრინველი და თევზი. ხროვების წარმოქმნა დამახასიათებელია ძალისნაირთათვის. მოქმედების კოორდინაციის შესაბამისად, გუნდები და ხროვები ორნაირია - ექვიპოტენციური, როდესაც ყველა წევრი დაახლოებით თანაბარი უფლებით სარგებლობს და ლიდერიანი, როდესაც ცხოველები მოქმედებენ ერთი ან რამდენიმე ინდივიდის მოქმედების შესაბამისად. პირველი ტიპის გუნდები დამახასიათებელია თევზებისათვის, ზოგიერთი მცირე ზომის ფრინველისათვის; მეორე ტიპის ეხვედრით მსხვილ ფრინველებში და ძუძუმწოვრებში. თევზებში გუნდებს პირველ ყოვლისა თავდაცვითი მნიშვნელობა აქვთ. დაკვირვებებმა ცხადყვეს,



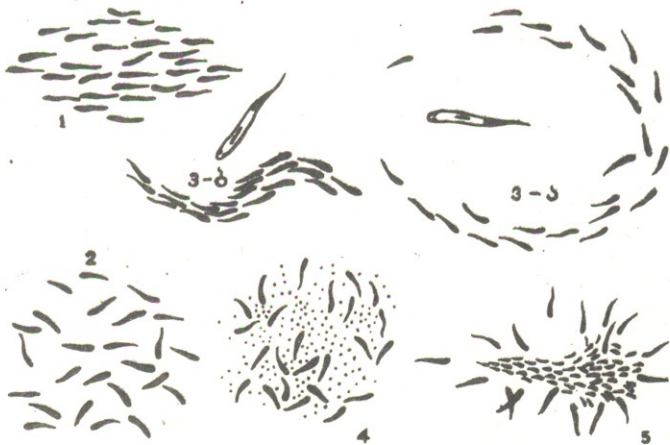
რომ მტაცებლის მიერ ერთეული თევზების დაჭერა ბევრად უფრო იოლია, ვიდრე გუნდის წევრებისა (ნახ. I6).

როგორც ჩანს, ცხოველების გუნდებად გაერთიანება არაა შემთხვევითი. ბლასტინის და ო'ხარას 80-იანი წლების გამოკვლევებით, ზოგიერთი გომბეშოს და ბაყაყის თავკომბალები ერთიანდებიან ნათესაური ურთიერთობის მიხედვით. ირკვევა, რომ ისინი თავისუფლად არჩევენ თავიანთ დაძმებს სხვა თავკომბალებისაგან.

ფრინველთა შორის გუნდები ფორმირდება სეზონური მიგრაციების დროს (მიმომიფრენი სახეობების შემთხვევაში), ან ზამთრის კვებისას (მთლადარი-გადამფრენი და მოზინადრე სახეობებში) (უორდანია, 1985). გადაფრენისას გუნდებად ის ფორმები ერთიანდებიან, რომელთათვისაც დამახასიათებელია კოლონიური ბუდობა, ან კოლონიური კვება; ერთეულად მოზინადრე, ან ერთეულად მკვებაგი სახეობები გუნდებს არ ქმნიან. მგლები ხროვებად ზამთარში ერთიანდებიან, ჯგუფური ნაღირობის მიზნით. ამ დროს ხროვის მოქმედება მეტად ორგანიზებულია, რასაც განაპირობებს მისი ყველა წევრის შეთანხმებული მოქმედება. ხროვები დამახასიათებელია აგრეთვე აფთრებისათვის, აფთრისებრი ძაღლებისათვის, კოიოტებისათვის და ა.შ.

ჯოგები - ცხოველთა შედარებით ხანგრძლივი ან მუდმივი გაერთიანებებია, რომლებიც ახორციელებენ სახეობის ყველა ძირითად ფუნქციას - საკვების მოპოვების, თავდაცვის, მიგრაციების, გამრავლების, შთამომავლობაზე ზრუნვის და ა.შ. ჯოგში ჯგუფურ ქცევას განაპირობებს დომინირებასა და დამორჩილებაზე დამყარებული ურთიერთობა, რომელსაც განსაზღვრავს ორგანიზმთა ინდივიდუალური თავისებურებანი. დომინირების ფორმები განსხვავებულია. ზოგიერთ სახეობაში (მაგალითად, ჩლიქოსნებში) ჯოგს ლიდერი მართავს. იგი არ მიისწრაფვის სხვების დამორჩილებისაკენ, მაგრამ, როგორც ყველაზე გამოვლილი ცხოველი, ხელმძღვანელობს ჯოგის დანარჩენი წევრების მოქმედებას.

ჯოგური ცხოვრების შედარებით რთული ფორმაა წინამძღოლების და იერარქიულად დაქვემდებარებული ჯგუფების არსებობა. ლიდერისაგან-სხვაგვებით, წინამძღოლი აქტიურად ხელმძღვანელობს ჯოგს, რისთვისაც მიმართავს სპეციფიკურ სიგნალებს, მუქარას, თავდასხმასაც კი. თითოეული ინდივიდის რანგი ჯოგში განისაზღვრება მისი ასაკით, გამოცდილებით, ფიზიკური მონაცემებით და სხვა თავისებურებებით. იერარქიული დაქვემდებარებულობა ჯოგში ასევე განსხვავებულია. ხაზობრივი იერარქიის დროს (A-B-C და ა.შ.), თითოეული რანგის წარმომადგენელი ემორჩილება წინა რანგის წევრებს, მაგრამ დომინირებს მომდევნო რან-



ნახ.16. გუნდის სტრუქტურის ძირითადი ტიპები პელაგიურ თევზებში; როდაკოვის (1972) მიხედვით
 1-გადაადგილებისას, 2-დაზვერვისას, 3(ა,ბ)-თავდაცვისას, 4-პლანქტონით კვებისას, 5-პელაგიური მტაცებლების კვებისას

გის მიმართ. ზოგიერთი სახეობის მაიმუნში ადგილი აქვს დამორჩილების პარალელურ რიგებს - ერთს დედლებში, მეორეს მამლებში. მამლები დომინირებენ დედლებზე, რომლებიც, თავის მხრივ, იმორჩილებენ ნაშიერს, დომინირება-დამორჩილების იერარქიული სისტემის ბიოლოგიური მნიშვნელობა იმაშია, რომ ჯოგი მოქმედებს ზედმიწევნით შეთანხმებულად, რაც ხელსაყრელია მისი ყველა წევრისათვის და, საბოლოო ჯამში, განაპირობებს მთელი პოპულაციის გადარჩენას; რთულ სიტუაციაში, მაგალითად შიმშილის დროს, პირველ რიგში შედარებით სუსტი ორგანიზმები იღუპებიან, მაგრამ ჯოგის შემადგენლობაში ისინი ინარჩუნებენ გადარჩენის მეტ შანსებს, ვიდრე იზოლირებულად ყოფნისას.

როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, ჯგუფის ეფექტი ვლინდება პოპულაციის სიმჭიდროვის მხოლოდ გარკვეულ საზღვრებში. თუ სიმჭიდროვე გადასცილდა ოპტიმალურ ზღვარს, პოპულაციაში თავს იჩენს სპეციფიკური მექანიზმები, რომლებიც განაპირობებენ რეზონანსის მკვეთრ დაცემას. ეს ხორციელდება პოპულაციის გაყოფით, მის წევრთა განსახლებით, შობადობის დაქვეითებით და ა.შ.

3. იზოლაცია, ტერიტორიულობა, ურთიერთინფორმაციის საშუალებები

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

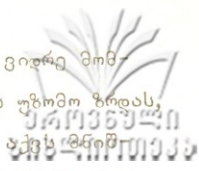
მაგრამ როგორც არ უნდა იყოს დისპერსია, ორგანიზმთა შორის თავს იჩენს კიდევ ერთი თავისებურება - მოთხოვნილება „საკუთარი

სივრცისადმი“. ეს თვისება მაშინაც ვლინდება, როდესაც ორგანიზმები ჯგუფურად არიან განაწილებული.

ამგვარად, პოპულაციის წევრთა ტერიტორიული განაწილების შესახებ საზრისი, ორი ურთიერთსაწინააღმდეგო ტენდენცია იჩენს თავს. მათგან ერთი - აგრეგაცია - აძლიერებს კონკურენციას, მაგრამ ამავე დროს, პოპულაციას მრავალ უპირატესობას ანიჭებს (მათ შერახებზე ზევით იყო აღნიშნული). მეორე - იზოლაცია - ამცირებს კონკურენციას, იცავს ცხოველებს საკვების ნაკლებობისაგან, ხელს უწყობს ენერჯის შენარჩუნებას და პოპულაციის ოპტიმალურ რიცხოვნობას.

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

სხვადასხვა ცხოველში მოთხოვნილება იზოლაციისადმი სხვადასხვა-

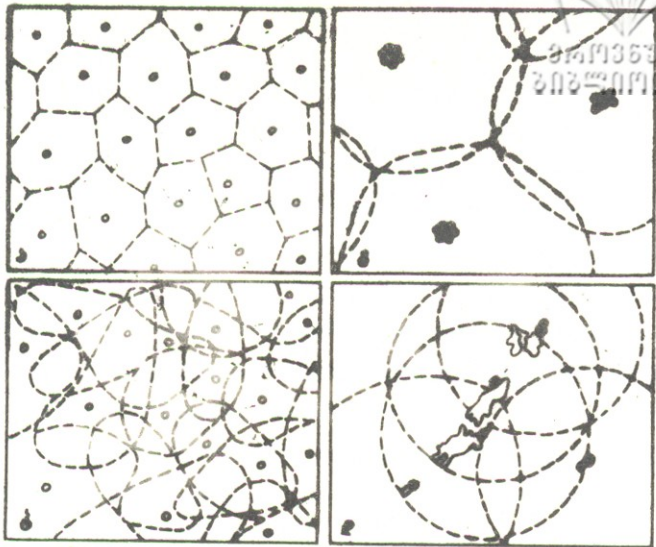


გვარია. მობუღარ სახეობებში იგი უფრო მეტად ვლინდება, ვიდრე მომთაბარეში. იზოლაცია ხელს უშლის პოპულაციის სიმჭიდროვის უზომო ზრდას, რასაც პირველ რიგში, სწორედ მობუღარი სახეობებისათვის აქვს მნიშვნელობა. მაგრამ იზოლაციას მომთაბარე ცხოველები საჭიროებენ. მათ შორის განვითარებულია ორიენტაცია მეზობელზე, რაც, ერთი მხრივ, ხელს უწყობს პოპულაციის წევრთა შორის მუდმივი მანძილის შენარჩუნებას, ხოლო მეორე მხრივ - განაპირობებს მაქსიმალურ ორგანიზებულობას გადაადგილების დროს.

ნებისმიერი აქტიური მექანიზმი, რომელიც ხელს უწყობს ინდივიდების ან მათი ჯგუფების ურთიერთგამიჯვნას სიცრცეში, ტერიტორიულობის სახელწოდებითაა ცნობილი. ტერიტორიულობა უნივერსალური მოვლენაა, რადგან 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.

ნაუმოგვა 1972 წელს ცხოველთა ინდივიდუალური და ჯგუფური ნაკვეთების (ანუ „სახლის ნაკვეთების“) 4 ძირითადი ტიპი გამოჰყო (ნახ.17): 1. ერთეული ორგანიზმებისა, როდესაც ნაკვეთები ერთმანეთისაგან გამოცალკევებულია და ცხოველები მათ აქტიურად იცავენ; 2. ერთეული ორგანიზმებისა, როდესაც ნაკვეთები ერთმანეთშია შეჭრილი, ხოლო ცხოველები იცავენ მხოლოდ ცენტრალურ უბნებს; 3. ჯგუფური ორგანიზმებისა, რომელთა ნაკვეთები მეტნაკლებად გამოყოფილია და დაცული; 4. ჯგუფური ორგანიზმებისა, რომელთა ნაკვეთები სუსტადაა დაცული, ამიტომ ისინი ერთმანეთს ფარავენ. ცხადია, ინდივიდუალური ტერიტორიები, ისევე როგორც ცხოველთა აქტიობა დაკავებული ნაკვეთების ფარგლებში, გაცილებით უფრო მრავალფეროვანია და რთული, ხოლო სხვადასხვა ტაქსონომიურ ჯგუფში შესაძლოა სრულიად განსხვავებულად ვლინდებოდეს.

მე-18 (ა,ბ) ნახატებზე ნაჩვენებია კუს (*Terrapene carolina*) პოპულაციის რამდენიმე წევრის ინდივიდუალური ნაკვეთები 2 ჰა-ს ფარგ-



ნახ.17. „სახლის ნაკვეთების“ ძირითადი ტიპები ცხოველებში; ნაუშოვის (1972) მიხედვით

ლებში. ეს ნაკვეთები არაა დაცული, ამიტომ მათი საზღვრები თითქმის არაა გამოყოფილი. სამაგიეროდ მე-18 (გ,დ) ნახატებზე მოტანილია მაგალითები შაშვის (*Turdus philomelos*) ინდივიდუალური ნაკვეთები ოქსფორდის ბოტანიკური ბაღის პირობებში (1955-56 წწ.). შაშვის ტერიტორიულობა იმაში გამოიხატება, რომ ნაკვეთები კარგადაა დაცული და საცესებით გამიჯნულია ერთმანეთისაგან. აღნიშნულ ნახატზე ციფრები შეესაბამება დანიშნულ მამლებს თითოეული ტერიტორიული წყვილიდან. როგორც ვხედავთ, 3 ფრინველი (I, 6, 7) ორივე წელს ერთსა და იმავე ტერიტორიას იკავებდა; დანარჩენი ორი (8 და II) - 1956 წელს არ დაბრუნებულა და მათი ტერიტორია დაიკავა სამმა სხვა წყვილმა (I3, I4, I5).

მე-19 ნახატზე ნარჩენებია ექვსი მცირე მემინდვრის ინდივიდუალური ნაკვეთები ქვემო ვოლგისპირეთში. როგორც ვხედავთ, ეს ნაკვეთები ერთმანეთს მეტნაკლებად ფარავენ - დედლებისა და მამლებისა შედარებით

სუსტად, სამაგვიროდ მამლები ნაკვეთები ღრმად არიან შეჭრილი დედობისაში.

ნაკვეთზე ცხოველის დამკვიდრება რამდენიმე გზით ხერხდება: საზღვრის აქტიური დაცვით, მუქარის რიტუალური ქვევებით, სპეციალური სიგნალებითა და ნიშნებით და ა.შ. პირდაპირი აგრესია და კონკურენტისათვის ფიზიკური ტრავმის მიყენება იშვიათი მოვლენაა. ტერიტორიულობა ჩვეულებრივ მუქარის გამომხატველ ქვევებში ელინდება. ცხოველთა ურთიერთდაპირისპირება ხშირ შემთხვევაში წარმოადგენს რიტუალური პოზებისა და ქვევების სისტემას და მთავრდება უცხო ცხოველის განდევნით.

საკუთარ ტერიტორიაზე ჩვეულებრივ თავს იჩენს აქტიური დაცვის რეფლექსი, სხვის ტერიტორიაზე - საორიენტაციო. ამიტომ ტერიტორიის ფარგლებში, როგორც წესი, მისი მფლობელი იმარჯვებს. მცირე შემინდვრია უმალ ესხმის თავს უცხო ცხოველს და სდევნის მას საკუთარი ტერიტორიის საზღვრამდე. მაგრამ თუ უნებლიედ მის ტერიტორიაზე გადავიდა, თვითონ აღმოჩნდება დევნილის როლში.

„პირველის უფლება“ საკუთარ ტერიტორიაზე მრავალი ფრინველისთვისაა დამახასიათებელი. ჭრელი მემატლიის ბუდეებს ექსპერიმენტის მიზნით მეზობელი წყვილების ნაკვეთებზე ათავსებდნენ ადგილი ჰქონდა კონფლიქტებს, 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 ენერჯის დიდი ნაწილი კონფლიქტებზე დაიხარჯებოდა, რაც აამაღლებდა სიკვდილიანობას და შექმნიდა დაბრკოლებებს შთამომავლობის

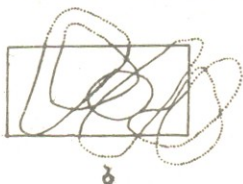
მოცემად. ეს კი, საბოლოო ფაზში, განხედვითა პოპულაციის დეტრანდრის მის მიზეზი.

როგორც ზემოთ აღინიშნა, ცხოველთა ქვევა დაკავებულ ტერიტორიას ფარგლებში ერთნაირი არაა. აქტიური დაცვის ინსტიტუტი ხორციელდება უპირატესად სოროს, ბუდის, ბუნაგის სიახლოვეს. მათგან დაშორებისას ინსტიტუტი ქვეითდება, ხოლო ტერიტორიის პერიფერიულ ზოლში შესაძლოა სრულიად გაქრეს.

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



1955



1956

ნახ. 18. ა, ბ - კუს ინდივიდუალური ნაკვეთები; სტიკელის (1950) მიხედვით. გ, დ - მგალობელი შაშვის ტერიტორიები ოქსფორდის ბოტანიკურ ბაღში; ლეკის (1966) მიხედვით

როგორც წესი, დაცული ტერიტორია ბევრად აღმატება იმას, რაც საჭიროა მშობლებისა და შთამომავლობის გამოკვებისათვის. ეს კარგად ვლინდება ცხოველთა ყველა ჯგუფის წარმომადგენლებში. ისეთი მკირე ზომის ფრინველი, როგორცაა კოლოჭერია (მისი წონაა 3 გრ.) იცავს და-ახლოებით 1,8 ჰა ნაკვეთს, თუმცა საკვების მოპოვებისათვის გაცილებით ნაკლები ტერიტორია ყოფნის. ამ მოვლენას დიდა ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგან ხელს უწყობს ჭარბი დასახლების თავიდან აცილებას.

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

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

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

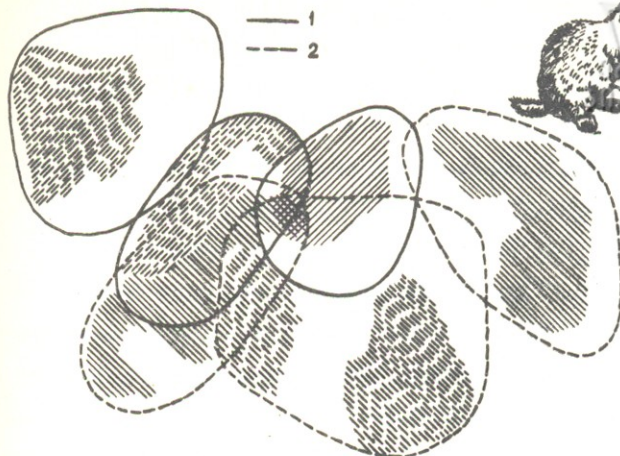
ცხოველთა შორის ინფორმაციის გაცვლის მრავალი საშუალება არსებობს. ესენია: აკუსტიკური, ოპტიკური, ოლფაქტორული და სხვა სახის სიგნალები.

ფრინველთა მიერ გამოცემული ბგერები ინდივიდუალური განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე ან წლის სხვადასხვა დროს განსხვავებულ ინფორმაციას შეიცავენ და ემსახურებიან გუნდის წევრთა ორიენტირებას მდებარეობაში. მრავალმხრივ ინფორმაციას შეიცავს მგლის ყმულიც.

ცალკეული ინდივიდების, თუ მათი ჯგუფების მიერ დაკავებული ტერიტორიის ფიქსირებისათვის ცხოველები მიმართავენ დანიშენის სხვადასხვა ხერხს, რომლებიც, ამავდროულად, ურთიერთკონტაქტის საშუალებას წარმოადგენენ. დათვები, მაგალითად, ოჯახური ან ინდივიდუალური ნაკვეთების საზღვრებზე ინტენსიურად კაწრავენ მცენარეებს, გლეჯენ მერქანს. ნიშნის განლაგებისა თუ ნაკაწრის სიღრმის მიხედვით შეიძლება მსჯელობა ცხოველის ასაკზე, ფიზიკურ ძალაზე და ა.შ. ზოგჯერ დათვი ასეთ ნიშანს მოკლული მსხვერპლის სიახლოვესაც სტოვებს. სხვადასხვა ინფორმაციას შეიცავს ჩლიქოსნების მიერ ხე-მცენარეებზე და ბუჩქებზე აღბეჭდილი ნიშნებაც.

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

ინფორმაციას და დანიშენას ემსახურებიან ე.წ. ტელერგონები, ანუ ფერომონები, რომლებსაც ცხოველები გამოიმუშავენ ანალური, მუცლის, ზურგის და სხვა ჯირკვლებიდან. განსაკუთრებით ინტენსიურად ეს ჯირკვლები ფუნქციონირებენ ცხოველთა გამრავლების პერიოდში; ექსკრემენტებით სარგებლობენ ჭიანჭველავაზები, სხვადასხვა მტაცებელი, მღრღნელები, ჩლიქოსნები და ა.შ. თევზების მიერ გამოყოფილი ნივთიერება ხშირად განსაცდელის სიგნალის როლს ასრულებს. თუ აკვარაჟიმიდან, სადაც იმყოფებოდა დაჭრილი თევზი, მცირე რაოდენობის წყალს გადავიტანთ



ნახ. 19. მემინდვრების ინდივიდუალური ნაკვეთები ქვემო ვოლგისპირეთში; სოლდატოვას (1955) მიხედვით I-დედლების ნაკვეთების საზღვრები, 2-მამლების ნაკვეთების საზღვრები

ჯანმრთელი თევზების შემცველ აკვარიუმში, უკანასკნელნი აშკარად აფორიაქდებიან.

არარჩვეულბრივად ეფექტურია დედალი მწერების სასქესო ატრაქტანტები. სუნიანი ჯირკვლების გამონაყოფი ხშირად რამდენიმე კილომეტრზე იზიდავს მამლებს, თუმცა ნივთიერების კონცენტრაცია ძალზე დაბალია - არ აღემატება I მოლექულას I მ³ ჰაერში.

მრავალ შემთხვევაში ცხოველთა მიერ გამოყოფილ მეტაბოლიტებს მნიშვნელობა აქვთ მათი ზრდის რეგულირების თვალსაზრისით. ეს დადასტურებულ იქნა ამფიბიებზე, თევზებზე და ცხოველთა სამყაროს სხვა წარმომადგენლებზე ჩატარებული ექსპერიმენტებით. ბაყაყის თავკომბალებს ათავსებდნენ ერთი და იმავე მოულობის აკვარიუმში, საცვების იდენტური რაოდენობით თითოეულზე; აკვარიუმთა ერთ ჯგუფში ცხოველები ორჯერ მეტი

იყო, ვიდრე მეორეში. პირველ შემთხვევაში თავკომბალები ბევრად ნელა იზრდებოდნენ, მაგრამ როდესაც აცვარიუმების პირველი ჯგუფიდან მეორეში გადაასხეს მცირე რაოდენობის წყალი, თავკომბალებს ზრდა განვიწყობა აქ აშკარად შეენლდა.

შემდგომმა გამოკვლევებმა ცხადყვეს, რომ მსხვილი და სწრაფად მზარდი თავკომბალები სპეციფიკური ქიმიური გამონაყოფების მეშვეობით აბრკოლებენ მცირე ზომის ცხოველთა განვითარებას, ხოლო ეს უკანასკნელები - პირიქით, თავისი გამონაყოფებით აჩქარებენ მსხვილი თავკომბალების ზრდას. შვარცის აზრით, ეს მოვლენა ჯგუფის ეფექტის ერთ-ერთი დადასტურებაა: გადაჭარბებული სიმჭიდროვისა და სივრცის უკმარობის პირობებში, თავკომბალების მაქსიმალური გადარჩენა არაა ხელსაყრელი პოპულაციისათვის, რადგან ეს მნიშვნელოვნად დააქვეითებს მის სოცოლუსისუნარიანობის საერთო დონეს. ამიტომ თავკომბალების ღიდი ნაწილი იღუპება ზრდის შეჩერების გამო. სამაგიეროდ დანარჩენი ცხოველების ზრდა ინტენსიურად მიმდინარეობს, ხოლო მათი სოცოლუსისუნარიანობა მაღალ დონეზე რჩება. ზრდის რეგულატორები მოქმედებენ არა მხოლოდ თავისი სახეობის წარმომადგენლებზე, არამედ ახლომონათესავე ცხოველებზეც, თუმცა ამ შემთხვევაში მათ მოქმედებას შესაძლოა საწინააღმდეგო ხასიათი ჰქონდეს.

III. პოპულაციური პოლიმორფიზმი და შიგაპოპულაციური ეკოლოგიური ჯგუფები

როგორც აღვნიშნეთ, პოპულაცია ფუნქციონირებს როგორც ერთი მთლიანი, თუმცა ეს იმას არ ნიშნავს, რომ იგი ერთგვაროვანი სისტემაა. პოპულაციების უმრავლესობა რთული სტრუქტურით ხასიათდება. მაგრამ შიგაპოპულაციური ერთეულები, პოპულაციებისაგან განსხვავებით, უმრავლეს შემთხვევაში სივრცობრივად არ გამოირჩევიან ერთმანეთს და მეტნაკლებად მჭიდროდ კონტაქტირებენ; სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ისინი სიმპატრი-

ული ფორმებიც.

შიგაპოპულაციური ცვალებადობა შესაძლოა იყოს რაოდენობრივი და თვისობრივი. ცვალებადობა რაოდენობრივია, თუ მორფოლოგიურ ტიპებში თანდათან გადადიან ერთმანეთში და ცვალებადობის მეტნაკლებად უწყვეტ რიგებს ქმნიან. ცვალებადობის ეს სახე თავს იჩენს ისეთ ნიშან-თვისებებში, როგორცაა სხეულის ზომა, წონა, კანის ფერი და ა.შ.

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

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

საზგასმით უნდა აღინიშნოს, რომ პოლიმორფიზმი გულისხმობს ცვალებადობას პოპულაციის შიგნით. ტერმინი „პოლიმორფული“ მკვეთრად უნდა გაიმიჯნოს ტერმინისაგან „პოლიტიპური“, რადგან ეს უკანასკნელი მიესადაგება მხოლოდ სისტემატიკურ კატეგორიებს. სახეობა პოლიტიპურია, თუ შედგება რამდენიმე ქვესახეობისაგან. იგივე შეიძლება ითქვას გვარის მიმართ, თუ იგი რამდენიმე სახეობისაგან შედგება. ადამიანის ნებისმიერი პოპულაცია პოლიმორფულია, ხოლო სახეობა - *Homo sapiens* პოლიტიპური.

პოლიმორფიზმი შეგუებითი თვისებაა; იგი მნიშვნელოვნად ზრდის პოპულაციის სასიცოცხლო შესაძლებლობებს და ხელს უწყობს სახეობის არსე-



ბობას ცვალებად პირობებში. რაც უფრო მეტადაა გამოხატული პოლიმორფი-
ზმი, მით ფართოა პოპულაციის ეკოლოგიური პლასტიკურობა, ექსტენსიუ-
ლად ეგუება იგი გარემოს ციკლურ და უცვარ ცვლილებებს. **ბიბლიოციტა**

შიგაპოპულაციური არაერთგვაროვნების ერთ-ერთი გამოვლინებაა პო-
პულაციის დემოგრაფიული სტრუქტურა. ამ უკანასკნელში იგულისხმება სხვა-
დასხვა ასაკისა და სქესის თანაფარდობა, რომელიც განსაზღვრავს შობა-
დობას, სიკვდილიანობას და, საბოლოო ჯამში, პოპულაციის რიცხოვნობის
ცვლილებას დროში. ქვემოთ მოგვყავს სქესთან და ასაკთან დაკავშირებუ-
ლი თავისებურებების დახასიათება.

სქესთა თანაფარდობა პოპულაციაში. როგორც ცნობილია, სქესის გან-
საზღვრა განაყოფიერების მომენტში ხდება, სასქესო ქრომოსომების კომ-
ბინაციის შედეგად. ეს უზრუნველყოფს ზიგოტების მეტნაკლებად სტაბილურ
თანაფარდობას სქესის მიხედვით. მაგრამ ეს იმას როდი ნიშნავს, რომ
ასეთი თანაფარდობა მთელი პოპულაციისთვისაცაა დამახასიათებელი. სქე-
სობრივი თავისებურებები განსაზღვრავენ ორგანიზმთა მნიშვნელოვან გან-
სხვავებებს ფიზიოლოგიის, გარემოსთან შეგუების, ქვევის თვალსაზრისით,
რაც, საბოლოო ჯამში, იწვევს თანაფარდობის მეტნაკლებ ცვლილებას.

სქესთა თანაფარდობა სხვადასხვა სახეობის ცხოველებში განსხვა-
ვებულია. მონოგამურ ორგანიზმებში იგი ჩვეულებრივ შეესაბამება 1:1,
მკირე გადახრით ერთი ან მეორე მიმართულებით. პოლიგამებში სქესთა
თანაფარდობა დედების სასარგებლოდ იცვლება; თანაც დისპროპორცია,
როგორც წესი, მკვეთრადაა გამოხატული. ბერისა და ტრაუქსის (1950) მო-
ნაცემებით, ონდატრის ნაყარში დედებისა და მამლების რაოდენობა და-
ახლოებით თანაბარია, მაგრამ სამი კვირის შემდეგ მამლები თითქმის
1,5-ჯერ სჭარბობენ დედებს. ბინგვინებში (*Megadiptes antipodes*)
ბარტყების გამოჩენისას განსხვავება სქესთა რიცხოვნობაში თითქმის
არ შეიმჩნევა, მაგრამ 10 წლის შემდეგ ყოველ დედალზე ორი მამალი მო-
დის. ზამთრის ძილქუშის პერიოდში დედალი ღამურების სიკვდილიანობა
მნიშვნელოვნად სჭარბობს მამლებისას; ამ დროს დედების წილი თითქმის

20%-მდე კლებულობს (ჩერნოვა, ბილოვა, 1981). ადამიანის პოპულაციის
ში ახალდაბადებულთა შორის სჭარბობენ ვაჟები, თუმცა ქალები, როგორც
წესი, უფრო სიცოცხლისუნარიანი არიან.



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

ზოგიერთ თევზს, ხვლიკს და წყლის უხერხემლოს მამლები საერთოდ არ გააჩნიათ; დედლები პროდუცირებენ კვერცხებს, რომლებიც ვითარდებიან განაყოფიერების გარეშე. მრავალი სახეობის პოპულაციათა სქესობრივი სტრუქტურა გარემო პირობებზეა დამოკიდებული. მაგალითად, დაფნიები (*Daphnia magna*) ოპტიმალური ტემპერატურის დროს პარტენოგენეზურად მრავლდებიან; შედარებით მაღალი ან დაბალი ტემპერატურისას პოპულაციებში ჩნდებიან მამლები. ტყის რუხი ჭიანჭველის (*Formica rufa*) მიერ +20°-ის პირობებში დადებული კვერცხებიდან ვითარდებიან მამლები, უფრო მაღალი ტემპერატურის დროს კი დედლები. ამ მოვლენის მექანიზმი იმაშია, რომ თესლმიმღები, სადაც ინახება სპერმა კოპულაციის შემდეგ, აქტიური ხდება მხოლოდ მაღალი ტემპერატურის პირობებში, რის შედეგად ხორციელდება განაყოფიერება. განაყოფიერებელი კვერცხებიდან სიფრიფანაფრთხიანებში ვითარდებიან მხოლოდ მამლები.

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

ლოტკამ ჯერ კიდევ 1925 წელს თეორიულად დაამტკიცა, რომ ნებისმიერ პოპულაციას გააჩნია სტაბილური ასაკობრივი სტრუქტურის შენარჩუნ-

ნების ტენდენცია. შობადობის ან სიკვდილიანობის ურველო გაზრდა, ისევე როგორც ემიგრაცია და იმიგრაცია, იწვევენ ოპტიმალური სტრუქტურის დროებით დარღვევას. მაგრამ დროთა განმავლობაში, სპეციალური მეტა-ნიზმების მეშვეობით, პოპულაცია კვლავ უბრუნდება ნორმალურ მდგომარეობას. ლიტკას ეს მტკიცება შემუშავებში მრავალი სახეობის პოპულაციის მიმართ დადასტურდა.

ბოლენჰეიმერმა 1938 წელს მცენარეთა და ცხოველთა 3 ეკოლოგიური ასაკი გამოჰყო: პრერეპროდუქტიული, რეპროდუქტიული და პოსტრეპროდუქტიული. ამ პერიოდების ხანგრძლივობა სხვადასხვა სახეობის წარმომადგენლებში, ისევე როგორც სხვადასხვა პოპულაციაში, ძლიერ ვარირებს. ამ მხრივ განსაკუთრებული მრავალფეროვნებით მწერები ხასიათდებიან. მაგალითად, ეფემერიდების ზოგიერთ სახეობაში უარფული პერიოდი გრძელდება ერთიდან რამდენიმე წლამდე, ზრდასრული კი მხოლოდ რამდენიმე დღეს. ზოგიერთ ფიჭინობელაში პოსტემბრიონული 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.

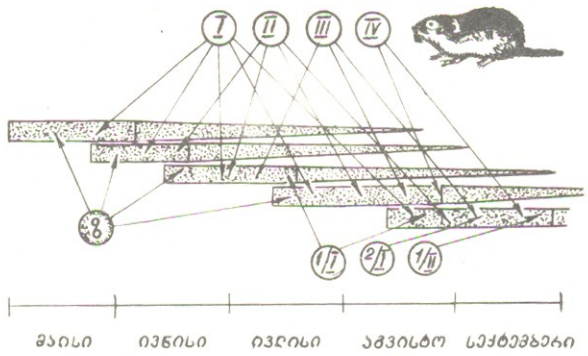
ასაკობრივი ჯგუფების გამოყოფის აღნიშნული პრინციპი ზოგიერთმა ავტორმა მეტისმეტად გაუბრალოებულად მიიჩნია და რამდენიმე შუალედური რგოლი შემოგვთავაზა (ნოვიკოვი, 1979). ხერხემლიან ცხოველებში პრერეპროდუქტიული ასაკი გაყოფილია 3 ჯგუფად: ახალდაბადებულების (მოწიფულობის მომენტამდე), ახალგაზრდების (მოზრდილი ორგანიზმები, რომლებმაც ჯერ არ მიაღწიეს სქესობრივ სიმწიფეს) და ნახევრადმოზრდილების (ორგანიზმები, რომლებმაც თითქმის მიაღწიეს სქესობრივ სიმწიფეს).

ცხოველთა პოპულაციები, როგორც წესი, მრავალი ასაკობრივი ჯგუფისაგან შედგებიან. მაგალითად, ზოგიერთი მემინდვრის (*C. p. h. cono-*

mys) დედლები წელიწადში სამჯერ მრავლდებიან. 2-3 თვის ორგანიზ-
მებს უკვე აქვთ გამრავლების უნარი. ამიტომ, თუნდაც ერთი წლის მან-
ძილზე, მემინდვრიის პოპულაციაში მრავალი ასაკობრივი ჯგუფი მოთარღ-
ვა (ნახ.20). ლოსის პოპულაცია წლის ნებისმიერ დროს I0-II ასაკობრი-
ვი ჯგუფისაგან შედგება, თუმცა გამრავლებას ეს ცხოველი 5 წლის ასა-
კიდან იწყებს.

მოზარდების რიცხოვნობა წლების მანძილზე შესაძლოა მკვეთრად მერ-
ყობდეს. არსებული მონაცემებით, იამალის ნახევარკუნძულზე თეთრი მე-
ლას მოზარდულის წილი 1957 წელს შეადგენდა 79%-ს, 1958 წელს - 20-ს,
1961 წელს - 68-ს, მაშინ როდესაც 1962 წელს - მხოლოდ 1,4%-ს. უკანას-
კნელ შემთხვევაში თეთრი მელას პოპულაცია დებრესიულ მდგომარეობაში
იმყოფებოდა, რადგან, ერთი მხრივ, დედლები თითქმის არ მრავლდებოდნენ,
მეორე მხრივ კი შეიძინებოდა მასობრივი კანიბალიზმი მოზარდების ხარჯ-
ზე.

წლის სხვადასხვა დროს დაბადებული ორგანიზმების ბიოლოგიური თა-



ნახ.20. მემინდვრიის პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა; ტიმოფეევ-რესოვსკის (1973) მიხედვით

ზ - გადაზამთრებული ცხოველები, I-IV - გადაზამთრე-
ბული დედლების თაობები, 2/I - პირველი თაობის მეორე
ნამატე, I/II - მეორე თაობის პირველი ნამატე

ვისებურებანი განსხვავებულია. ამის კარგ მაგალითებს იძლევა პოლიტიკური ცხოველები (ანუ ცხოველები, რომლებიც რამდენიმეჯერ მრავლებიან რეპროდუქტიული პერიოდის მანძილზე). მცირე ზომის მრავლები, რომლებიც სხვადასხვა ნაყარს ეკუთვნიან, მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან როგორც გარეგნულად, ისე გადაზამთრების უნარით, სქესობრივი მომწიფების ხანგრძლივობით, ნაყოფიერებით და ა.შ.

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

ზოგჯერ განსხვავებულ სურათს ვაწყდებით. მაგალითად, ზრდასრული კალმახი ცულად ეგუება წყლის ქიმიზმის უარყოფით ცვლილებას. სამაგიეროდ ქვირილი და ლიფსიტები, რომლებიც მდინარის სათავეებში იყრიან თავს, დაზღვეული არიან წყლის უარყოფითი ზემოქმედებისაგან. ასეთ შემთხვევაში კალმახის პოპულაციაში ახალგაზრდა ინდივიდები რიცხობრივად ბევრად აღემატებიან ზრდასრულებს.

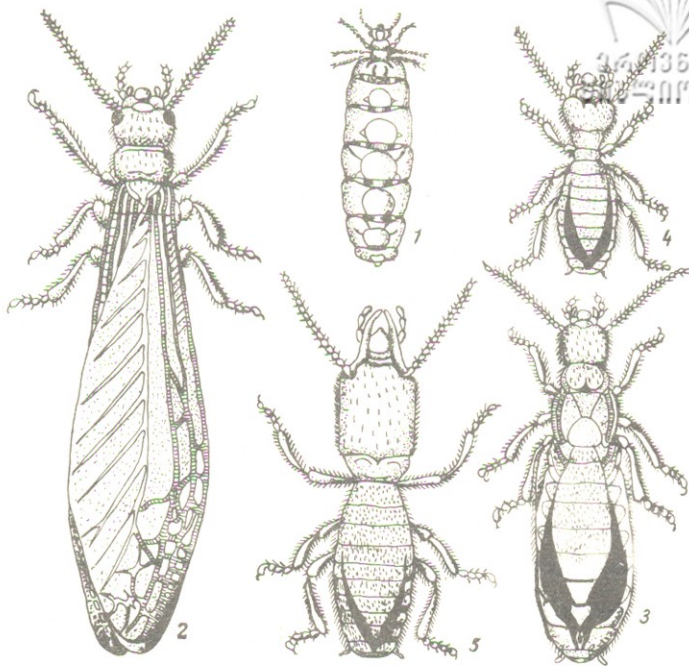
ამგვარად, ერთი და იმავე სახეობის პოპულაციები (რომ არაფერი ვთქვათ სხვადასხვა სახეობის წარმომადგენლებზე) შესაძლოა მკვეთრად განსხვავდებოდნენ დემოგრაფიული პარამეტრების მიხედვით. როგორც დავინახავთ, პოპულაციის ზრდა დამოკიდებულია არა იმდენად რიცხონობის დღევანდელ მარცენებლებზე, რამდენადაც სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფისა და სქესის რაოდენობრივ თანაფარდობაზე. ასაკობრივი ჯგუფების მნიშვნელობა და მასთან დაკავშირებული პოპულაციის ზრდის ტემპი შემდგომ თავებში იქნება განხილული.

პოლიმორფიზმის სხვა სახეები. პოლიმორფიზმის მკაფიო გამოხატულება კასტების არსებობა საზოგადოებრივ მწერებში (ფუტკრები, ტერმიტები, ჭიანჭველები) (ნახ. 21). ამ მწერთა ოჯახების მხოლოდ ერთი წარმომადგენლებია სპეციალიზებული გამრავლებაზე; სხვები კი სხვა სოციალური როლები არ უფიქრობენ და ისინი ასრულებენ „მუშების“ როლს; მათგან ერთნი იცავენ კოლონიას, სხვები აგროვებენ საკვებს, მესამენი შთამომავლობას უფლიან და ა.შ. ყველა შემთხვევაში ორგანიზმები ემსახურებიან ოჯახის, როგორც მთლიანის, ინტერესებს. მაგალითად, „მუშებს“ გააჩნიათ ბუსუსები ყვავილის მტვრის შესაგროვებლად, ჩირახვი - ნექტარის დასაგროვებლად და ა.შ.

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

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

ზოგიერთ გამსვლელ თევზში (ორაგულისებრნი, თართისებრნი) დაღენილია განსხვავებული სეზონური ფორმების არსებობა, რომელთაც ბერგმა „საშემოდგომო“ და „საგაზაფხულო“ რასები უწოდა. მათგან პირველნი სასქესო პროდუქტების მომწიფებისათვის საჭიროებენ ხანგრძლივ დი-აპაუზას დაბალი ტემპერატურის პირობებში. ამიტომ ისინი შემოდგომაზე მდინარეებში გადადიან, აქ იზამთრებენ და მხოლოდ გაზაფხულზე აღწევენ ტოფობის ადგილს. რაც შეეხება „საგაზაფხულო თევზებს“, ისინი მდინარეებში შედიან არსებითად მომწიფებული სასქესო პროდუქტებით და დაუ-



ნახ. 21. ტერმიტების პოლიმორფიზმი; შმაღაუზენის (1969) მიხედვით
 I - კვერცხმდები ღველავი, 2-3-სქესობრივი ფორმები, 4-5 - მუსები

ყოველზე გადადიან ტოფობის ადგილზე.

მრავალ მწერში შემჩნეულია პოლიმორფიზმი ადგილსამყოფელის მიხედვით. სხვადასხვა მცენარეზე მობინადრე რასები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან კვების სპეციფიკით, გამრავლების ვადებით და ა.შ. მაგალითად, ცნობილია ტირიფის ფოთოლჭამიას ორი რასა - ტირიფისა და არყისა. მორფოლოგიურად ეს ფორმები იდენტურია, მაგრამ იკვებებიან სხვადასხვა მცენარის ფოთლით და ერთმანეთს არ ეჯვარებიან.

პოლიმორფული ცვალებადობა მჭიდროდაა დაკავშირებული კონკრეტულ

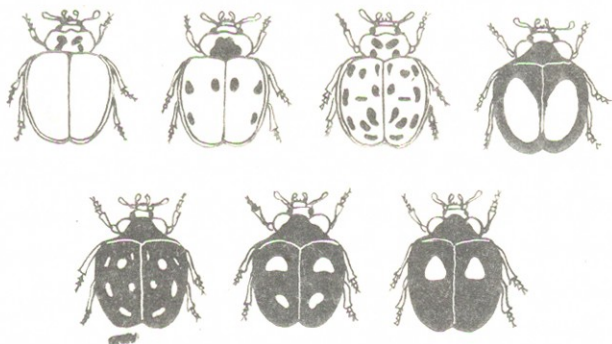


საარსებო პირობებთან. შედარებით ერთგვაროვან პირობებში ცვალებადობის სპექტრი ვიწროა. თუ საარსებო პირობები მრავალფეროვანია, პოლიმორფიზმი იზრდება. მცენარეებს შორის, სახეობებს, რომლებიც ბინადრობენ ერთგვაროვან პირობებში (მაგალითად, წყლის მცენარეები) პოლიმორფიზმი შედარებით სუსტად აქვთ გამოსატული. ცხოველთა დიდი ჯმრავლესობა, რომლებიც განსხვავებულ და არამდგრად პირობებში ცხოვრობენ, გამოირჩევიან მაღალი პოლიმორფიზმით და რთული შიგაპოპულაციური სტრუქტურით. მაგალითისათვის მოვიყვანოთ ამფიბიების ის სახეობები, რომელთა ზრდასრული ინდივიდები მეტწილად ხმელეთზე ბინადრობენ. მათ თავი-კომბალებს, ერთგვაროვან პირობებში ცხოვრებასთან დაკავშირებით, პოლიმორფიზმი გაცილებით სუსტად აქვთ გამოსატული ზრდასრულ ცხოველებთან შედარებით.

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

პოლიმორფიზმის დისკრეტულ ვარიანტებს შორის ფენოტიპური განსხვავება სხვადასხვაგვარია. მაგრამ ცალკეული მორფები ხშირად იმდენად განსხვავდებიან პოპულაციის „ნორმალური ტიპისაგან“, რომ ზოგიერთ მათგანს შეცდომით დამოუკიდებელი სახეობის ტანგსაც კი აკუთვნებენ. ასეთ ლაფსუსებს ადგილი აქვს, პირველ რიგში, იმ სისტემატიკოსთა შორის, რომლებიც სახეობების გამოყოფისას ემყარებიან მარტოოდენ მორფოლოგიურ სტანდარტებს. 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 ცნობილი იყო ღროის მანძილზე ცნობილი იყო მ ქვესახეობით, მეორე მხარეს კი როგორც შემდეგ გაირკვა, ეს „ქვესახეობები“ სხვა არაფერია, თუ არა შიდაპოპულაციური მორფები, განსხვავებული მორფოლოგიური თავისებურებებით.



ნახ.22. ჭია-მაიების შეფერილობის ტიპები; დოხუანსკის (1964) მიხედვით

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

ხოლო ზოლიანი დედლის შთამომავლობაში 52 ზოლიანი და 12 რგოლიანი ნაშიერი.



პოლიმორფიზმი შეგუებითი თავისებურებაა, თუმცა ადრეადაპტაციის ბუნება ყოველთვის აშკარად არაა გამოხატული. ასეთი „ინდიფერენტული“ თავისებურებებია ზოლების რაოდენობა ზოგიერთი მოლუსკის ნიჟარაზე, ლაქების რაოდენობა და ზომა ჭია-მაიების ზედა ფრთებზე (ნახ.22), კულისწინა ლაქების ფორმა ზოგიერთი თევზის სხეულზე (ნახ.23) და მრავალი სხვა. მაგრამ აბსოლუტურად ინდიფერენტული თავისებურებები, როგორც ჩანს, არ არსებობს. საქმე მხოლოდ იმაშია, რომ ზოგიერთის როლი პოპულაციისათვის უფრო აშკარაა, სხვებისა კი ნაკლებად.

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

აღნიშნული მორფების თავისებურებები მხოლოდ სუბსტრატთან კავშირში როდი გამოიხატება! როგორც გამოკვლევებმა ცხადყვეს, სხვადასხვა შეფერილობის ცხოველები განსხვავებული მოთხოვნილებით ხასიათდებიან გარემო ფაქტორების მიმართ. მაგალითად, მოლუსკ *Cepaea hortensis*-ის 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°-ს, ხოლო წითელი 3-ზოლიანი ინდივიდები +14°-ს. სხვადასხვა ტემპერატურის, ტენიანობის, განათების დროს ჩამოთვლილ სახეობათა მორფების აქტივობა ასევე განსხვავებულია.



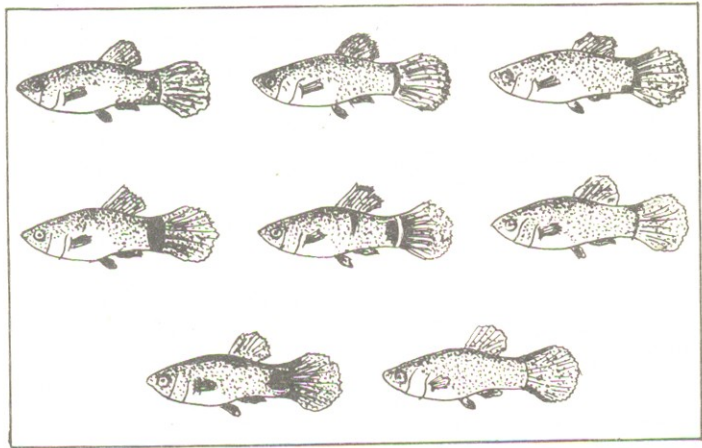
მოვიყვანოთ პოლიმორფიზმის შეგუებითი მნიშვნელობის კიდევ რამდენიმე მაგალითი: ჩვეულებრივი მექვიშია ხასიათდება წითელი ზურგით და შავი მუცლით. მაგრამ ზოგჯერ პოპულაციაში ვხვდებით შავი შეფერილობის ცხოველებს, რომლებიც ხასიათებიან მაღალი ნაყოფიერებით, თუმცა შედარებით ცუდად იტანენ გადაზამთრებას. კლიმატური პირობების შესაბამისად პოპულაციებში შავი და ჭრელი მექვიშების რაოდენობრივი თანაფარდობა განსხვავებულია. მაგალითად, ჩელიაბინსკის ოლქში გაზაფხულზე ჭრელი ცხოველების რიცხოვნობა ოთხჯერ აღემატება შავებისას, შემოდგომაზე კი პირიქით - ამ უკანასკნელთა რაოდენობა სამჯერ მეტია (ნოვიკოვი, 1979).

სახლის თაგვებს შორის ორი ტიპის ცხოველებს ვხვდებით - ნაცრისფერს გრძელი კუდით და მოყვითალოს მოკლე კუდით. მათგან პირველი უფრო მდგრადი არიან ზოგიერთი ავადმყოფობის (მაგალითად, ტულარემიის) მიმართ, თუმცა შედარებით ძნელად ეგუებიან კლიმატის უარყოფით ცვლილებებს.

მექვიშების მსგავსად, ავსტრალიური ოპოსუმის პოპულაციებში, ტიპური შეფერილობის ცხოველებთან ერთად, ვხვდებით შავ ცხოველებსაც, რომლებიც უკეთ იტანენ სიცხეს და მაღალ ტენიანობას, თუმცა უფრო ძნელად ეგუებიან საკვების დეფიციტს. საინტერესოა ნიჩაბუხას - ჩვეულებრივი მყვარის მონათესავე სახეობის - პოლიმორფიზმი. ეს ცხოველი ქვირითს წყალში ყრის. დაბალი სიმჭიდროვის დროს გამოჩეკილი თავკომბალები ერთგვაროვანია. სამაგიეროდ მაღალი სიმჭიდროვისას წარმოიქმნება ორი დისკრეტული მორფა - შედარებით წვრილი და მრავალრცხოვანი, რომელიც იკვებება წყლის უხერხემლოებით და მცენარეული ნარჩენებით და მსხვილი, მაგრამ მცირერცხოვანი, რომელსაც კანიბალიზმი ახასიათებს. როგორც ირკვევა, ამ შემთხვევაში კანიბალიზმი შესაძლოა სა-

სარგებლო იყოს სახეობისათვის. ეს დასტურდება მაშინ, როდესაც წყალ-სატევში საკვები მცირდება და პოპულაცია დაღუპვის საშიშროების წინაშე დგას. ასეთ პირობებში მეორე ტიპის თევზობალები იწყებენ თევზის სახეობის ინდივიდებით კვებას. როგორც წესი, შედეგი ხელსაყრელია, რადგან გადარჩენილი ორგანიზმების ხარჯზე პოპულაცია იოლად აღადგენს ნორმალურ რიცხოვნობას.

პოლიმორფიზმის ადაპტურ ბუნებაზე მიუთითებს მდგრადი რასების უცვარი წარმოქმნაც. ამ მოვლენას ადგილი აქვს გარემოს ამა თუ იმ ფა-



ნახ.23. თევზ *Platypoecilus maculatus*-ის შ მორფა კულისწინა ღაქების ფორმის მიხედვით; გორდონის (1947) მიხედვით

ქტორის ძლიერი დაწოლის დროს, რაც ზოგჯერ ბრძოლის ეფექტურ საშუალებათა გამოყენებასთანაა დაკავშირებული. ლიტერატურაში აღწერილია ფარისანების ერთ-ერთ სახეობასთან (*Aspidiatius aurantii*) ბრძოლის შედეგები სამხრეთ კალიფორნიაში. სალკუნის დასაწყისში ეს სახეობა ცნობილი იყო, როგორც ლიმონის ნარგავების სერიოზული მავნებელი, რომლის წინააღმდეგ მიმართული ღონისძიებები პირველ ხანებში 100%-იან შედეგს იძლეოდა. მაგრამ შემდგომში ქ.კორნას ერთ-ერთ ბაღში აღმოაჩინეს მდგრადი რასა (მორფა), რომელიც ძველი მეთოდებით ბრძოლის მიუხედავად, მაინც მრავლდებოდა და ბოლოს ფართოდაც გავრცელდა.



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

ზავადსკის (1968) განმარტებით, ეკოლემენტი პოპულაციის შედარებით მსხვილი ქვედანაყოფია, რომელსაც გააჩნია დამოუკიდებლად არსებობის უნარი. უმეტეს შემთხვევაში ეკოლემენტები ალპათრული ან ნახევრადსიმპათრული ფორმებია; ისინი განსხვავდებიან ცხოვრების წირით, გამრავლების ვადებით და სხვ. მაირის (1968) მონაცემებით, აზიური მიკროლემპისი (*Microlepis leucocephalus*) ბირმიდან ცენტრალურ ჩინეთამდე მრავალრეცხოვან პოლიმორფულ პოპულაციას ქმნის, რომელთაგან თითოეული რამდენიმე ეკოლემენტს შეიცავს.

მორფოლოგიურად იდენტური ორგანიზმების ერთობლიობები, რომლებიც, ამავდროულად, ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან ბიოლოგიური მარცვლებით - განვითარების რიტმით, მოთხოვნილებით განათების, ტენიანობის და სხვა ფაქტორების მიმართ - მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფების სახელწოდებითაა ცნობილი (ზავადსკი, 1968). ეკოლემენტებისაგან განსხვავებით, მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფები, როგორც წესი, სიმპათრული ფორმებია. ზოგიერთ სახეობაში ისინი მკვეთრად არიან გამიჯნული მორფოლოგიურად, სხვებში - გარეგნული განსხვავება სუსტადაა გამოხატული. ზოგიერთ განსხვავება იმდენად აშკარაა, რომ მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფი დამოუკიდებელ სახეობასთანაა გაიგივებული.

შვარცის (1980) შეხედულებით, პოპულაციის ერთადერთი ქვედანაყოფი მიკროპოპულაციაა, რომელსაც, პოპულაციისაგან განსხვავებით, არ შეუძლია არსებობა მეტნაკლებად ხანგრძლივი დროის მანძილზე. ამ ავტორის მონაცემებით ტყის თაგვი შუა რუსეთის ტყე-ველეში 3 მიკროპოპულა-



ციითა წარმოდგენილი. ამათგან ერთი ბინადრობს ტყის კორომებში, მეორე - ნათესებში, მესამე კი წყალსატევების ნაპირებზე. ნათესებთან და წყალსატევებთან დაკავშირებული დასახლებები არ წარმოადგენენ მთლიან მოსახლეობას, 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 მთლიან მოსახლეობას, რადგან მათი რიცხოვნობა დიდადაა დამოკიდებული ნათესებისა და წყალსატევების ნაპირების დასახლებებზე. ამგვარად, ეს სამი დასახლება უნდა განვიხილოთ როგორც ერთი პოპულაციის მიკროპოპულაციები, რომელთა არსებობა ერთმანეთის გარეშე შეუძლებელია.

როგორც გარიშინა (1979) აღნიშნავს, ბიოტიპი - უმდაბლესი შიდაპოპულაციური ერთეულია, რომელიც აერთიანებს გენოტიპურად ერთგვაროვან ორგანიზმებს. ბიოტიპში შედიან ინდივიდები, რომლებიც სხვა ბიოტიპებისაგან თუნდაც ერთი მუტაციით მაინც განსხვავდებიან. ბიოტიპებს ძირითადად მკენარეთა პოპულაციებში გამოყოფენ. ანალოგიური ცნება ზოოლოგთა შორის პარცელაა. ნაუმოვის (1963) განმარტებით, პარცელას შეადგენენ ორგანიზმები, რომელთაც ახასიათებს ერთიანი წარმოშობა, ერთობლივი ცხოვრება, მსგავსი ჩვევები და „პირადი ნაცნობობაც“ კი. პარცელების არსებობა, როგორც წესი, რამდენიმე თვეს არ აღემატება. წლის გარკვეულ პერიოდში ისინი იშლებიან, რაც განაპირობებს პოპულაციის სტრუქტურის შესამჩნევ ცვლილებებს. პარცელების მაგალითობა მწერების დროებითი დასახლებიანი ლეშზე ან ნაკელზე, დაფინებისა და ციკლოპების დაჯგუფებები დროებით გუბურებში და ა.შ.



როგორც ოღუმი (1975) აღნიშნავს, ბიოლოგია მასშტაბურად, როდესაც ვაყენებთ კითხვას - რამდენი ან როგორი. ოღუმის ეს გამოთქმა, პირველ რიგში, სწორედ პოპულაციებს მიესადაგება, რადგან მათი როლი ეკოსისტემებში განისაზღვრება არა მხოლოდ იმით, თუ რომელ ორგანიზმებთან გვაქვს საქმე, არამედ იმითაც, თუ რა რაოდენობით არიან ისინი. პოპულაციის რიცხოვნობა - ესაა ინდივიდების საერთო რაოდენობა მოცემულ ტერიტორიაზე.

რიცხოვნობა უფრო კონკრეტულ ხასიათს ღებულობს, როდესაც იგი სივრცის ერთეულშია გამოხატული. ასეთ შემთხვევაში შეგვიძლია ვიმსჯელოთ პოპულაციის სიმჭიდროვის შესახებ. სიმჭიდროვეს გამოხატავენ ორგანიზმთა რაოდენობით (ან ბიომასით) ფართის (ან მოკულობის) ერთეულზე (მაგალითად, 200 ხე I ჰა-ზე, I გრ. წყალმყენარე I მ³ წყალში, 200 კგ. თევზი წყლის ზედაპირის I ჰა-ზე და ა.შ.).

პოპულაციის რაოდენობა 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 სახეობების წარმომადგენლებთან ურთიერთობაზე, მტაცებლების აქტივობაზე და ა.შ. ისინი ზემოქმედებენ პოპულაციის წევრთა გამრავლების ინტენსივობაზე, სიცვლილიანობაზე და მიგრაციებზე, რის შედეგად საერთო რიცხოვნობა იცვლება. იგივე ითქმის სიმჭიდროვის შესახებ, რომელსაც განსაზღვრავს პოპულაციის რიცხოვნობა, არეალის ცვლა და ა.შ. მაგრამ როგორც ერთის, ისე მეორის ცვლილება უსასრულო რაოდენობის სახეობის ნებისმიერი პოპულაციისათვის დამახასიათებელია რიცხოვნობისა და სიმჭიდროვის სპეციფიკური სიდიდე, რომლისგანაც მკვეთრი გადასრა ნორმალურ პირობებში არ ხდება. როდესაც პოპულაციას შე-

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

ქვემოთ მოტანილია ძუძუმწოვრების ზოგიერთი სახეობის რიცხოვნობისა და ბიომასის მაჩვენებლები საბჭოთა კავშირის ტერიტორიაზე. ეს მონაცემები ასახავენ იმ კვლევის შედეგებს, რომელიც ჩვენში 60-70-იან წლებში ტარდებოდა ცხოველთა სამეურნეო ათვისების ოპტიმალური ნორმების დადგენის მიზნით. როგორც ჩანს, დაცვას დაქვემდებარებულ ტერიტორიებზე გარეული ჩლიქოსნების ბიომასა ბევრად უფრო მაღალია, ვიდრე დაუცველში; მინიმალური ბიომასით ხასიათდებიან ნახევრადუდაბნოები, მაქსიმალურით - შერეული ტყეები (ცხრილი 2).

ლოსის ბიომასა რუსეთის პირობებში არ განიცდის შესამჩნევ ტერიტორიულ ცვალებადობას. მაქსიმალური მაჩვენებლების ზონაში (ტაიგა) იგი მხოლოდ 1,7-ჯერ სჭარბობს მინიმალურისას (ველები, ცხრილი 3).



გარეული ჩლიქოსნების ბიომასა (კგ/ჰა) სსრკ-ს

სხვადასხვა ბუნებრივ ზონაში

დობრინსკის (1975) მიხედვით,

ცვლილებებით



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

ცხრილი 3

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

დობრინსკის (1975) მიხედვით

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

სანადირო ცხოველთა რიცხოვნობა (ათასებში) რსფსრ-ს

ევროპულ ნაწილში

დობრინსკის (1975) მიხედვით

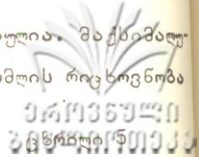


სახეობები	1967 წ.	1968 წ.
ლოსი	264,7	260,1
შველი	17,6	23,2
ჩრდილოეთის ირემი	21,9	10,0
გარეული ღორი	11,9	17,5
მგელი	2,4	2,5
ჩრდილოეთის მელა	243,2	239,9
ველის მელა	2,2	6,5
კვერნა	55,9	52,4
ყარყუმი	248,7	242,4
დედოფალა	820,0	700,0
სამურაკი	0,9	0,9
ფოცხვერი	8,7	10,6
კურდღელი	1852,0	1668,3
ცოცვი	2720,0	2878,0

მე-4 ცხრილში მოტანილი მონაცემები გვიჩვენებენ, რომ სანადირო ცხოველების რიცხოვნობა სხვადასხვაგვარად იცვლება დროში. ერთი წლის მანძილზე შედარებით მკვეთრად შემცირდა ჩრდილოეთის ირემის რიცხოვნობა (2,5-ჯერ); ამავე დროს გაიზარდა ველის მელას (თითქმის სამჯერ), შველის (1,35-ჯერ), გარეული ღორის (თითქმის 1,5-ჯერ) რიცხოვნობა. ყველა დანარჩენი სახეობისათვის ეს მაჩვენებელი დაახლოებით იმავე დონეზე დარჩა.

მე-5 ცხრილი ცხადყოფს, რომ სხვადასხვა სახეობის ფრინველის

რეზონანსი და ბიომასა მდ.ობის ჭაღებში განსხვავებულია. მაქსიმალური მარცვნილობით ხასიათდება ბოლოსადგისა იხვი, რომლის რეზონანსი



მკურავი ფრინველების რეზონანსი და ბიომასა მდ.ობის ჭაღებში

დობრინსკის (1975) მიხედვით

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

76-ჯერ, ხოლო ბიომასა 80-ჯერ სჭარბობს მინიმალური მარცვნილებების რქონე სახეობას (რუხი იხვი).

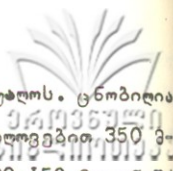
ბორჯომის ხეობაში მოპინადრე მურა ბაყაყი, ჩვეულებრივი და მწვა-ე გომბეშოები და კავკასიური ჯვრიანა ხშირად ერთსა და იმავე ბიომას იკავებენ. მაგრამ მათი შეფარდებითი რეზონანსი, როგორც წესი,



მკვთობად განსხვავდება და შეესაბამება 10:7:3:1. იგივე შეიძლება იქცას თბილისის მიდამოებში მობინადრე ტრიტონებზეც. ჩვეულებრივად ტრიტონის მიკროპოპულაციები მოიცავენ რამდენიმე ასეულიდან 1500-მდე ცხოველს, მცირეაზიური ტრიტონის რიცხოვნობა 3-10-ჯერ ნაკლებია, მაშინ როდესაც სავარცხლიანი ტრიტონის რიცხოვნობა რამდენიმე ათეულს არ აღემატება (თარხნიშვილი, 1986; თარხნიშვილი, ბახტაძე, 1988). ტრიტონების მიკროპოპულაციათა განსხვავებულ რიცხოვნობას ავტორები ხსნიან მათი განვითარების ადრეული ფაზების გადაარჩენის განსხვავებული უნარიით. როგორც ირკვევა, სავარცხლიანი ტრიტონის ქვირითი და ემბრიონები უფრო ნაზია და მათ მალალი სიკვდილიანობა ახასიათებთ.

განსხვავება პოპულაციებს შორის რიცხოვნობის მხრივ კარგად იყო ნაჩვენები მუსხელიშვილის (1970, 1974) მიერ გრძელდება სვინკის (*Umececs schneideri*) მაგალითზე. ამ სახეობის პოპულაციათა რიცხოვნობა შუა აზიაში და ამიერკავკასიის სამხრეთ ნაწილში მეტად მაღალია. ამავდროს, საქართველოს ცალკეულ რაიონებში პოპულაციები მხოლოდ ერთეულ ინდივიდებს მოიცავენ. თანაც, შემჩნეულია, რომ დაბალი სიმჭიდროვე ჩვენს პირობებში არაა დაკავშირებული ანთროპოგენულ ფაქტორებთან. საინტერესო სურათს იძლევა კავკასიური ხვლიკი ყაზბეგის მიდამოებში. პოპულაცია, რომელსაც დასავლეთი ფერდობები უკავია, რამდენიმეჯერ უფრო მრავალრიცხოვანია აღმოსავლეთ ფერდობებზე მობინადრე ცხოველებთან შედარებით.

როგორი ერთგვაროვანაც არ უნდა იყოს პოპულაციის მიერ დაკავებული სივრცე, მისი შემადგენელი ინდივიდები აქ ერთნაირად არ არიან განაწილებული, სივრცის ნაწილი კი სახეობის მიერ თითქმის აუთვისებელია. ამის შესაბამისად, არჩევენ პოპულაციის საშუალო და ეკოლოგიურ (ანუ სპეციფიკურ) სიმჭიდროვეს. საშუალო სიმჭიდროვე დგინდება ინდივიდთა საერთო რაოდენობიდან პოპულაციის მთელი არეალის ფარგლებში, ეკოლოგიური კი - ინდივიდთა რაოდენობიდან მაქსიმალურად ათვისებული სივრცის ფარგლებში.



სპეციფიკური სიმჭიდროვე ბევრად აღემატება საშუალოს. ცნობილია, რომ მსოფლიო ოკეანეში პლანქტონის ქვედა ზღვარი დაახლოებით 350 მ-ს აღწევს, მისი ძირითადი მასა კი თავმოყრილია ზედა 100-150 მ-იან შრეში. მაგრამ აქაც ფიტოპლანქტონი თანაბრად არაა განაწილებული, ხოლო ზედა 10-15 მ-ის შრეში მისი საერთო მასა რამდენიმეჯერ აღემატება შუა საბამის მარცხენებულს ქვედა შრეში.

ალბერტის ნაციონალურ პარკში (აფრიკა) ძუძუმწოვრების მრავალი სახეობა ბინადრობს. მათი საარსებო პირობები აქ განსხვავებულია, ამიტომ ცხოველები უპირატესობას მხოლოდ ცალკეულ ბიოტოპებს ანიჭებენ. მაგალითად, სპილო და წყლის თხა - სავანას, კამეჩი - მდელოს და ა.შ. ამის შესაბამისად ძუძუმწოვრების საშუალო და ეკოლოგიური სიმჭიდროვე ნაციონალურ პარკში განსხვავებულია (ცხრილი 6.).

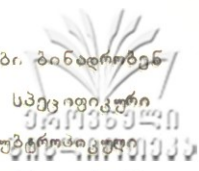
ცხრილი 6

ძუძუმწოვრების სხვადასხვა სახეობის სიმჭიდროვე
(ინდივიდთა რაოდენობა კმ²-ზე) ალბერტის ნაციონალურ
პარკში

ოღუმის (1975) მიხედვით

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

Acarus farris - თავისუფლადმცხოვრები ტკიპების ერთ-ერთი სახეობა - ფართოდაა გავრცელებული კავკასიაში. მაგრამ ბუნებრივი ზონების მიხედვით პოპულაციების არეალი და, შესაბამისად, სიმჭიდროვე განსხვა-



გებულისა. სახელდობრ, ნახევრადუღებანობის ზონაში ტკიპები. ბინადრობენ უპირატესად სხვა ცხოველების ბუდეებში, ამიტომ აქ მათი სპეციფიკური სიმჭიდროვე რამდენიმე ასეულჯერ აღემატება საშუალოს. სუბტროპიკული ტყეების პოპულაციები არეალის ფარგლებში შედარებით თანაბრად არიან განაწილებული. ამის გამო მათი საშუალო და სპეციფიკური სიმჭიდროვე აქ მეტნაკლებად გათანაბრებულია (ქაჯაია, 1975).

ბოლო წლების ბიოცენოლოგიურმა გამოკვლევებმა გამოავლინა რიგი კანონზომიერება, რომელიც ეხება ცხოველთა მასის, რიცხოვნობისა და ტროფიკული მარცენბლების ურთიერთდამოკიდებულებას იმისდა მიხედვით, თუ როგორია სახეობის რთლი ბიოცენოზში, ანუ რომელ ტროფიკულ ჯგუფს მიეკუთვნება იგი. აღმოჩნდა, რომ ამასთან დაკავშირებით პოპულაციის სიმჭიდროვე განსხვავებულია. ამის საილუსტრაციოდ ოდუმს (1975) მოყავს ძუძუმწოვრების რამდენიმე სახეობა, რომლებიც 4 ტროფიკულ ჯგუფს მიეკუთვნებიან და, შესაბამისად, ხასიათდებიან სხვადასხვა სიმჭიდროვით. როგორც ავტორი აღნიშნავს, ეს სახეობები ოპტიმალურ პირობებში ბინადრობენ, ე.ი. აღამიანის ან სხვა გარეშე ფაქტორის ზემოქმედება მინიმალურია.

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

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



ძუღუმწოგრების სხვადასხვა სახეობის სიმჭიდროვე
 ბიოცენოზებში
 ოდუმის (I975) მიხედვით ცვლი-
 ლებებით

კვების სპეციფიკა		სახეობები	ბიომასა, კგ/ჰა
ა ბ გ დ ე ვ	სტენოფაგები	დედოფალა	0,0008-0,006
		ატთარი	0,003-0,03
		პუმა	0,007-0,02
ა ბ გ დ ე ვ	ეპროფაგები	მყრალა	0,008-0,4
		მელა	0,03-0,08
		რუხი დათვი	0,2-1,0
ა ბ გ დ ე ვ	მარცვლით და ნაკოფით მკვებავნი	მექვიშია	0,5-4,5
		ბურუნდუკი	0,6-7,5
		ციყვი	1,5-6,5
ა ბ გ დ ე ვ	ფოთლებით მკვებავნი	მემინდვრია	0,7-11,5
		ზაზუნა	1,5-50
		შველი	1,2-12

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

როგორც უკვე იტყვა, პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე ყოველთვის არ ემთხვევა ერთმანეთს, ზოგჯერ კი რიცხოვნობის მომატებას

ან დაკლებას საწინააღმდეგო ცვლილებები ახლავს ბიომასაში. წლის გარკვეულ პერიოდში პოპულაციის რიცხოვნობა ახლადდაბადებულთა ხარჯზე შესაძლოა მეტად მაღალი იყოს. დროთა განმავლობაში რიცხოვნობა თანდათან კლებულობს. მაგრამ რადგან გადარჩენილი ინდივიდების მასა, მათ ზრდასთან ერთად, იზრდება, პოპულაციის საერთო ბიომასა შესამჩნევად მატულობს და კიდევ აჭარბებს პირვანდელ მაჩვენებელს. რიცხოვნობისა და ბიომასის ამგვარი ურთიერთობის საილუსტრაციოდ მოგვყავს რიკერისა და ფორესტერის (1948) მონაცემები ნერკის პოპულაციისათვის, რომელიც ბრიტანეთის კოლუმბიის ერთ-ერთ შტატში ბინადრობს (ცხრილი 8). ეს თევზი მდინარეებში მრავლდება, ლიფსიტები აპრილში ტბაში მიგრირებენ, აქ აღწევენ სქესმწიფობას, რის შემდეგ კვლავ მდინარეებს უბრუნდებიან.

ცხრილი 8

ნერკის პოპულაციის რიცხოვნობისა და ბიომასის

ურთიერთდამოკიდებულება

ოქტომის (1975) მიხედვით, რიკერისა და ფორესტერის (1948) მონაცემებით

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

როგორც ცხრილიდან ჩანს, მაისში ნერკის პოპულაციის რიცხოვნობა საკმაოდ მაღალია, ოქტომბრისათვის იგი კლებულობს 8-ჯერ, აპრილისათვის კიდევ ორჯერ. ნერკა ამ დროის მანძილზე იზრდება, ამიტომ პოპულაციის ბიომასა ოქტომბრისათვის არამც თუ მცირდება, არამედ 3,3-ჯერ მატულობს. ამ ცხრილიდან ჩანს აგრეთვე, თუ როგორ იცვლება წლის მანძილზე თევზის საშუალო წონა: მაისში იგი უახლოვდება 0,25 კგ-ს, ოქტომბერში



6,6-ს, ხოლო აპრილში - 8 კგ-ს.

კიდევ უფრო მკაფიოდ ეს პროცესი ვლინდება ცხოველურების რეგულაციის მაღალი ნაყოფიერება გააჩნიათ. მაგალითად, ბორჯომის ხეობაში მდინარე ბაყაყის ერთ-ერთი პოპულაციის რიცხოვნობა დაახლოებით 700-ის ტოლია. თითოეული დედალი გამრავლებისას 1500 ქვირითს ყრის, ამიტომ აპრილში პოპულაციის რიცხოვნობა 750-ჯერ მატულობს და აღწევს 0,5 მილიონს. ზაფხულის ბოლომდე თავკომბალების დიდი ნაწილი იღუპება, ისე რომ პოპულაციის რიცხოვნობა 50-100-ჯერ მცირდება. მაგრამ გადარჩენილი თავკომბალების მეტამორფოზის ხარჯზე პოპულაციის ბიომასა შემოდგომამდე მაინც რამდენიმეჯერ მატულობს.

მე-8 ცხრილიდან შეგვიძლია გამოვიანგარიშოთ შეფარდებითი რიცხოვნობის მარცენებელი, რომელიც გამოხატავს პოპულაციის მატებას ან დაკლებას დროში. როგორც ჩანს, ნერკის პოპულაციის შეფარდებითი რიცხოვნობა II თვის მანძილზე უარყოფით ცვლილებებს განიცდიდა; 6 თვეში რიცხოვნობა შემცირდა 87,5%-ით, შემდეგი 5 თვის მანძილზე - კიდევ 50%-ით.

შეფარდებითი რიცხოვნობის მარცენებელს განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს პოპულაციების შედარებისას, მეტადრე მაშინ, როდესაც ისინი ერთი მიმართულებით იცვლებიან. აბსოლუტური ციფრების გამოყენებით ძნელია იმის დადგენა, თუ რომელი პოპულაცია განიცდის უფრო ინტენსიურ ცვლილებას. მაგალითისათვის მოვიყვანოთ 3 აბსტრაქტული პოპულაცია, რომელთა რიცხოვნობა ერთი და იმავე დროის მანძილზე სხვადასხვაგვარად შეიცვალა; სახელობრ, I პოპულაციისა - 563-დან 601-მდე, II პოპულაციისა - 990-დან 1025-მდე, III პოპულაციისა - 1150-დან 1201-მდე.

ელემენტარული გადაანგარიშება გვიჩვენებს, რომ I პოპულაციის ნამატი შეადგენს 6,7%-ს, II პოპულაციისა - 3,5%-ს, ხოლო III პოპულაციისა - 5,3%-ს.



იმის მიხედვით, თუ რომელ ორგანიზმებს ვიცვლივთ და როგორ გარე-
მოში ბინადრობენ ისინი, პოპულაციების რცხონობისა და სიმჭიდროვის
დადგენის მეთოდები განსხვავებულია. ქვემოთ მოგვყავს ზოგიერთი მათ-
განის აღწერა:

I. უშუალო ათვისის მეთოდი .

რცხონობის აღრცხვის ეს მეთოდი გამოიყენება იმ შემთხვევაში,
როდესაც საქმე ვვაქვს შედარებით მცირერცხონი და მსხვილი ზომის
ორგანიზმებთან, რომლებიც მეტნაკლებად ღია ტერიტორიაზე ბინადრობენ.
როდესაც დრო შეზღუდულია, ხოლო ტერიტორია ვრცელი, იყენებენ თვით-
მფრინავს, ვერტმფრენს, მიმართავენ აეროფოტოგრაფირებას.

ძუძუმწოვრებისა და ფრინველების აღრცხვისათვის ფართოდ გამო-
იყენება მარშრუტული მეთოდი, რომელიც იმაში მდგომარეობს, რომ შესას-
წავლი ობიექტების აღრცხვა სწარმოებს გარკვეული სიგრძისა და სიგა-
ნის სამარშრუტო ზოლებზე.

2. ნიშანდების მეთოდი ცხოველთა განმეორებით დაჭერით

მეთოდს საფუძვლად უდევს შემდეგი პრინციპი: თუ პოპულაციის ნა-
წილი წინასწარაა ნიშანდებული, მაშინ ცხოველთა გაშვებისა და ხელმე-
ორედ დაჭერისას, ნიშანდებულთა წილი პოპულაციის საერთო რცხონობის
უკუპროპორციული იქნება. ამ მეთოდით რცხონობის დადგენისათვის პო-
პულაციის ნაწილს იჭერენ, ნიშნავენ (შედებვით, ღარგოლვით და ა.შ.)
და შემდეგ ათავისუფლებენ. მას შემდეგ, რაც დანიშნული ცხოველები შე-
ერევიან პოპულაციის ძირითად მასას, ცხოველებს ხელმეორედ იჭერენ და
დანიშნული ინდივიდების რაოდენობის მიხედვით ადგენენ პოპულაციის რი-
ცხონობას.

თუ პოპულაციის რცხონობას აღვნიშნავთ N -ით, ნიშანდებული ორ-
განიზმებისას α -თი, ხელმეორედ დაჭერილი ორგანიზმების რაოდენობას



ბ-თი, რომელშიც დანიშნული აღმოჩნდა c ინდივიდი, შეგვიძლია შევადგინოთ განტოლება:

$$\frac{\alpha}{N} = \frac{c}{\beta}, \text{ საიდანაც } N = \frac{\alpha\beta}{c}$$

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

$$N = \frac{\alpha(\beta + 1)}{c + 1}$$

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

3. სინჯების მეთოდი

მეთოდი წარმატებით გამოიყენება როგორც ხმელეთის, ისე ზღვისა და მტკნარი წყლების მოზინადრეთა რიცხოვნობის დასადგენად. ბალახოვან მცენარეებზე გავრცელებული მწერებისა და სხვა ფეხსახსრიანთა შესწავლისათვის ენტომოლოგები დიდი ხანია იყენებენ მწერბადეს. შედარებით ახლო წარსულში გამოიყენებოდა აგრეთვე ე.წ. სელექტორი, რომელიც საშუალებას იძლევა მასალა აღირიცხოს იარუსების მიხედვით. მწერბადის ნაკლი ისაა, რომ მასალის ნაწილი იკარგება; ამის გარდა მისი გამოყენება დიდადაა დამოკიდებული ამინდზე - წვიმის, ძლიერი ქარის დროს მწერბადით მუშაობა თითქმის შეუძლებელია.

მდელოს ფაუნის შესწავლისას მიღებულია კვადრატების გამოყოფა. კვადრატის სიდიდე დამოკიდებულია ცხოველის ზომაზე: შედარებით მსხვილი ცხოველებისათვის ფართი შესაძლოა შეადგენდეს 20-25 მ²-ს, მცირე ზომის ცხოველების შესწავლისას კვადრატის ფართი ჩვეულებრივ ბევრად

ნაკლებია. თითოეულ კვადრატში ბალახი იმკება და ნიადაგის ზედა ფენასთან ერთად ისინჯება. სხვადასხვა კვადრატისათვის დადგენილი მონაცემების საფუძველზე გამოიანგარიშება პოპულაციის საშუალო სიმჭიდროვე.

ხეებზე მცხოვრები ფეხსახსრიანების აღრიცხვა ტოტების დაფარვის ვით ხდება. ცხადია, ფრთიანი ფორმებისათვის, ისევე, როგორც, იმ სახეობის წარმომადგენლებისათვის, რომლებიც მერქანში ან ხის ფულფროში ბინადრობენ, მეთოდი მიუღებელია. ამ მეთოდით მუშაობისას მკვლევარი უნდა ცდილობდეს მაქსიმალურად ერთგვაროვანი სინჯების აღებას, რისთვისაც უნდა ითვალისწინებდეს ხის ასაკს, ფიზიოლოგიურ მდგომარეობას, ტოტების განლაგებას, მოჭრილი ხეების წონას და ა.შ.

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

ნიადაგიდან ცხოველთა გამოდენის მეთოდები ეფუძნება მათ უარყოფით დამოკიდებულებას განათების, ტემპერატურის და ტენის მიმართ. შედარებით ფართოდაა გავრცელებული ბერლეზეს აპარატი, რომელც 1905 წელს შეიქმნა, მაგრამ შემდეგ არაერთი მკვლევრის (ტულგრენი, მაკფედინი, კანი და სხვ.) მიერ იყო მოდიფიცირებული. აპარატის მოქმედების თავისებურებები და ცხოველთა შეგროვების მეთოდები აღწერილი აქვთ გილიაროვს (1941), ქაჯაიას (1965), დატოს (1975) და სხვ.

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



1915 წელს გამოქვეყნდა ჩეხვერიკოვის საინტერესო მონაცემების ცხლის ტალღები“, რომელშიც ნაჩვენებია, რომ სახეობის რეგულარულად განიცდიან მეტნაკლებ რაოდენობრივ მერყეობას. რეცხონობის ცვლა, ანუ ფლუქტუაცია უნივერსალური მოვლენაა, თუმცა სახეობრივი კუთვნილებისა და გარემო პირობების შესაბამისად, იგი სხვადასხვაგვარად ვლინდება. ზოგიერთ სახეობაში ფლუქტუაცია მეტად ნელა და შეზღუდულად მიმდინარეობს, სხვებში იგი შედარებით კარგადაა გამოხატული და მეტნაკლებად რეგულარულად მეორდება. ზოგჯერ პოპულაციის მაქსიმალური რეცხონობა დროის შედარებით მცირე მონაკვეთშიც კი მრავალჯერ აღემატება მინიმალურს. ასე, თავისუფალი მღრღნელების რეცხონობა წლის მანძილზე შესაძლოა მერყეობდეს 300-500-ის, ზოგიერთი მწერისა რამოდენიმე ათასის ფარგლებში.

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

პოპულაციის დინამიკა გულისხმობს მისი რეცხონობის ცვლილებას დროში. რაოდენობრივი მერყეობა ყოველთვის განაპირობებს თვისობრივ, რადგან იცვლება პოპულაციის ისეთი პარამეტრები, როგორცაა სიმჭიდროვე, დემოგრაფიული სტრუქტურა, თავდაცვისა და თავდასხმის უნარი, გავრცელების ხასიათი და ა.შ.

როდესაც საქმე ლაბორატორიულ პოპულაციასთან გვაქვს, მისი დინამიკის შესწავლა არ წარმოადგენს სიძნელეს. თუ, მაგალითად, უმარტივესთა 50 ინდივიდისაგან შემდგარი პოპულაციის რეცხონობა I საათის მან-

ძილზე გაიზარდა 150-მდე, შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ პოპულაციის ზრდის სიჩქარემ შეადგინა 100 ინდივიდი საათში, ხოლო ზრდის სიჩქარემ ერთ ინდივიდზე გადაანგარიშებით - $100:50=2$ ინდივიდი საათში.

მაგრამ ბუნებრივი პოპულაციების შემთხვევაში საქმე განად რთულდება, რადგან მათ დინამიკას მრავალი მიზეზი 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, მათი როლის დადგენა პოპულაციის ცხოვრებაში შეუძლებელია. მიუხედავად ამისა, თანამედროვე ეკოლოგიამ გამოავლინა წამყვანი ფაქტორები, რომლებიც განსაზღვრავენ პოპულაციის დინამიკის ზოგად სურათს.

ქვემოთ მოგვყავს ამ ფაქტორებისა და მათი მოქმედების თავისებურებათა აღწერა და პოპულაციების რაოდენობრივი მერყეობის ძირითადი მექანიზმების დახასიათება.

I. პოპულაციის რეცხოვნობის განმსაზღვრელი ფაქტორები

პოპულაციის რეცხოვნობა და მისი ცვალებადობა განპირობებულია ორი ძირითადი და ურთიერთსაწინააღმდეგო ფაქტორით - შობადობით და სიკვდილიანობით, რომლებსაც ემატება ორგანიზმთა განსაზღვრა (ემიგრაცია) და სხვა პოპულაციების წევრთა შემოსახლება (იმიგრაცია).

თეორიულად ნებისმიერ პოპულაციას აქვს რეცხოვნობის განუსაზღვრელი ზრდის უნარი, თუ იგი არაა შეზღუდული გარემო ფაქტორების უარყოფითი ზემოქმედებით. როგორც აღნიშნავდა ჩ.დარვინი (1952), „ყველა ორგანიზმი ბუნებრივად იმდენად სწრაფად მრავლდება, რომ მოსპობის ფაქტორი რომ არ მოქმედებდეს, ერთი წყვილი მოკლე დროში დაფარავდა მიწს დედამიწის ზურგს“. ასეთ შემთხვევაში პოპულაციის რეცხოვნობა დამოკიდებული იქნებოდა სახეობის ბიოტურ პოტენციალზე, რომელიც შეესაბამება

შთამომავლობის თეორიულ მაქსიმუმს ერთი წყვილისაგან (ან ერთი ინდივიდისაგან) სიცოცხლის მანძილზე.

ცხოველთა სხვადასხვა სახეობის ნაყოფიერება განსხვავებულია. მაგალითად, დედალ ირემს მთელი სიცოცხლის მანძილზე შეუძლია შობოს 15-მდე ნუკრი, ტრიქინელა (*Trichinella spiralis*) ღებს 1,5-1,8 ათას კვერცხს, შინაური ფუტკარი კი 40-50 ათასს, მთვარა თევზი 3 მილიარდამდე ქვირითს ყრის და ა.შ.

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

ამის საილუსტრაციოდ მოგვყავს ორი სახეობის მაქსიმალური და ეკოლოგიური შობადობის მაჩვენებლები. ერთ-ერთი მათგანი წარმოდგენილია ბუნებრივი პოპულაციით, მეორე კი ლაბორატორიულით (ცხრილი 9).

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

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

ასპუჭაკას და ფქვილის ღრავიკას მაქსიმალური

და რეალური შობადობა

ოღუმის (1975) მიხედვით



I ასპუჭაკას პოპულაცია

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

II ფქვილის ღრავიკას პოპულაცია

ადგილსამყოფელი	მაქსიმალური შობადობა (დადებული კვერცხების მიხედვით)	ეკოლოგიური შობადობა			
		დადებული კვერცხები		ლარვები	
		რაოდენობა	% მაქსიმალურიდან	რაოდენობა	% მაქსიმალურიდან
ახალი ფქვილი	II 988	2617	22	773	6
ძველი ფქვილი	II 988	839	7	205	2



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

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

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

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

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

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

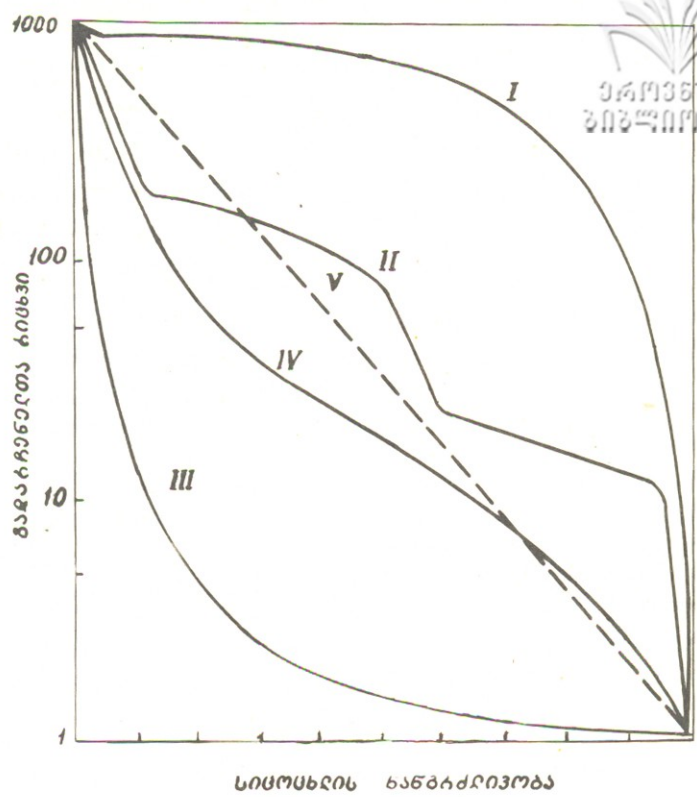
ცხოველთა სახეობრივი კუთვნილების შესაბამისად, არჩევენ სი-

კვდილიანობის, ანუ გადარჩენის უნარის 4 ძირითად ტიპს, რომლის შესაბამისი მრუდეები ნაჩვენებია ნახევრადლოგარითმულ შკალაზე (ნახ.24): I (ამოზნექილი) მრუდი ახასიათებს ცხოველებს მაქსიმალური სიკვდილიანობით სიცოცხლის ბოლო სტადიებზე; II (საფეხურებრივი) მრუდი ახასიათებს სიკვდილიანობის მკვეთრი ცვლილებით ონტოგენეზის ერთი სტადიიდან მეორეზე გადასვლისას; III (ჩაზნექილი) მრუდი - სახეობებს მაქსიმალური სიკვდილიანობით სიცოცხლის ადრეულ სტადიებზე; IV (დაკლაკნილი) მრუდი - სახეობებს, რომელთა გადარჩენა სხვადასხვა ასაკში დაახლოებით თანაბარია. ეს მრუდი ახლოა წრფესთან, რომელიც ასახავს პიპოთეტურ პოპულაციას გადარჩენის ერთნაირი მაჩვენებლებით მთელი სიცოცხლის მანძილზე (V).

უნდა აღინიშნოს, რომ გადარჩენის ჩამოთვლილი ტიპები პირობითია, რადგან ყველა ორგანიზმისათვის დამახასიათებელია შედარებით მაღალი სიკვდილიანობა სიცოცხლის ადრეულ ეტაპებზე. ამ მოვლენას რამდენიმე მიზეზით ხსნიან. მაგალითად, სილერი (1979) თვლის, რომ ერთ-ერთი მიზეზი მდგომარეობს მუდმივად მოქმედ უარყოფით ფაქტორებში, რომელთა ინტენსივობა პოპულაციის არსებობის მანძილზე მეტნაკლებად სტაბილურია. ახალდაბადებული ორგანიზმების მნიშვნელოვანი ნაწილი იღუპება, მაგრამ განვითარების შემდგომ ეტაპებზე შეგუებულობა მატულობს, რის შედეგად გადარჩენის ალბათობა თანდათან იზრდება.

არანაკლებ მნიშვნელოვანია სიმჭიდროვესთან დაკავშირებული ფაქტორი. მაღალი სიმჭიდროვე უარყოფითად მოქმედებს ახალდაბადებულ ორგანიზმებზე, მაგრამ სიკვდილიანობის შედეგად პოპულაციაში მყარდება მეტნაკლებად ოპტიმალური სიმჭიდროვე, რაც იწვევს გადარჩენის ალბათობის ზრდას.

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, პოპულაციის რიცხოვნობას, შობადობასა და სიკვდილიანობასთან ერთად, განაპირობებენ მიგრაციები. პოპულაციის წევრთა განსახლება (ემიგრაცია) და მისი შევსება სხვა პოპულაციების წევრებით (იმიგრაცია) - კანონზომიერი მოვლენებია; პირველი ხელს



ნახ.24. გადარჩენის მრუდების ძირითადი ტიპები;
ოლუმის (1975) მიხედვით

უწყობს სახეობის არეალის გაფართოვებას, მეორე კი - პოპულაციის მრავალფეროვნების ზრდას .

სახეობრივი კუთვნილების შესაბამისად, ცხოველთა განსახლება სასიცოცხლო ციკლის სხვადასხვა პერიოდში ხორციელდება, სახელობრ, მწერებში - ძირითადად ზრდასრულ სტადიაზე, ტკიპების მრავალ ჯგუფში, ისევე როგორც უმაღლეს ძუძუმწოვრებში - განვითარების ადრეულ სტადიებზე; მჯღომარე უხერხემლოები ვრცელდებიან მათი მოძრავი ლარვების მეშვეობით, ამფიბიები - ხმელეთზე გამოსვლის შემდეგ; დაფნიები, ციკლოპები და



სხვა უმდაბლესი კიბოსნაირები - კვერცხებით, რომლებიც გადაიტანება ქარის, წყლის მეშვეობით და ა.შ.

ყველა ცხოველი განსახლების სპეციფიკური მარცენდელი ზედა მხარით ღება. მაგალითად, კურდღლის პოპულაციებში ახლადდაბადებულთა მხოლოდ 1% ტოვებს თავის არეალს, სამაგიეროდ დიდი წიგწივას შემთხვევაში იმიგრანტთა რიცხვი 2/3-ს უახლოვდება.

განსახლების ინტენსივობა ერთსა და იმავე პოპულაციაში შესაძლოა სხვადასხვაგვარი იყოს. პოპულაციის სიმჭიდროვის მატივისას იგი, როგორც წესი, იზრდება; სამაგიეროდ რიცხოვნობის დეპრესიის დროს იზრდება სხვა პოპულაციებიდან შემოსახლებულთა რიცხვი. ცნობილია, რომ მობლარ ცხოველებს ტერიტორიულობა კარგად აქვთ გამოხატული. მაგრამ დეპრესიის პერიოდში იგი სუსტდება. ამიტომ იმიგრანტები წინააღმდეგობას თითქმის არ განიცდიან და შედარებით უმტკივნეულოდ ხდებიან ადგილობრივი პოპულაციების წევრები.

2. რიცხოვნობის რეგულირება. გარემოს ტევადობა

ზემოთ ჩამოთვლილი ფაქტორების ზეგავლენით პოპულაციების რიცხოვნობა მუდმივ ცვლილებას განიცდის. როგორც კი რიცხოვნობა გადააჭარბებს გარკვეულ ზღვარს, თავს იჩინს 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 სტაბილიზებული. პოპულაციის ასეთი მდგომარეობა შეესაბამება ე.წ. გარემოს ტევადობას.

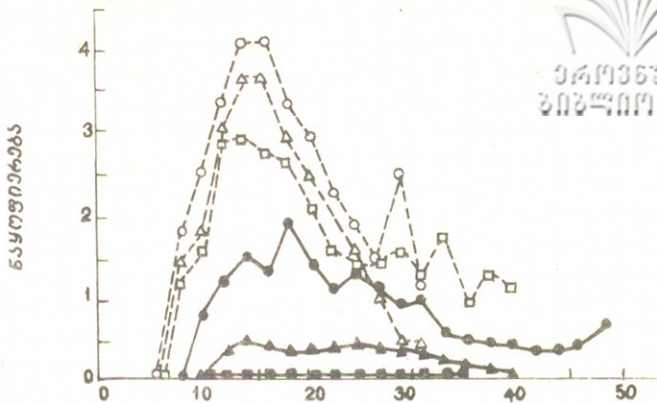
შობადობის ცვლილებას, დაკავშირებულს სხვადასხვა სიმჭიდროვის-

თან, შეიძლება დავაცვირდეთ ლაბორატორიულ პირობებში. რიკლეფსს (1979) აღწერილი აქვს ცდები დაფნიას (*Daphnia pulex*) რამდენიმე ლაბორატორიულ პოპულაციაზე, რომელთა სიმჭიდროვე შეადგენდა I, 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 ვარიანტი-სათვის იგებოდა დემოგრაფიული ტაბულა.

როგორც 25-ე ნახატიდან ჩანს, მაქსიმალური ნაყოფიერებით ხასიათდება მინიმალური საწყისი სიმჭიდროვის პოპულაცია (I ინდივიდი მლ.წყალზე). საწყისი სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად დაფნიების შობადობა ქვეითდება, მაქსიმალური საწყისი სიმჭიდროვის პოპულაციაში (32 ინდივიდი მლ.წყალზე) გამრავლება არ ხორციელდება და პოპულაცია მე-40 დღეზე იღუპება.

სიმჭიდროვისა და გადარჩენის უნარის ურთიერთკავშირს შეიძლება დავაცვირდეთ უმაღლესი ძუძუმწოვრების ბუნებრივ პოპულაციებშიც. როგორც ნაჩვენებია 26-ე ნახატზე, ირმის პოპულაცია (I) მაღალი სიმჭიდროვით (40-მდე სული კმ²-ზე), სივრცხლის ნაკლები ხანგრძლივობით ხასიათდება დაბალი სიმჭიდროვის პოპულაციასთან შედარებით (II, 17-მდე სული კმ²-ზე).

დავუბრუნდეთ გარემოს ტევადობას. როგორც ჩანს, პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე, საბოლოო ჯამში, კონკრეტული საარსებო პირობებით განისაზღვრება. იმისათვის, რომ პოპულაციამ იარსებოს მოცემულ ბიოცენოზში, რესურსები მეტნაკლებად სტაბილური უნდა იყოს, ანუ მათი ხარჯვა შეესაბამებოდეს წარმოქმნას. შესაბამისად, გარემოს ტევადობა-ესაა მისი უნარი, შეინარჩუნოს პოპულაციის სიმჭიდროვე ოპტიმალურ დონეზე. თუ სიმჭიდროვე გადააჭარბებს გარემოს ტევადობის ზღვარს, რესურსების ხარჯვა აღემატება აღწარმოებას, რაც, საბოლოო ჯამში, პოპულაციის დაკნინებას გამოიწვევს. წინააღმდეგ შემთხვევაში პოპულაციის სიმჭიდროვე ნორმის ფარგლებშია.



ნახ. 25. დაფნიას ლაბორატორიული პოპულაციების ნაყოფიერება სხვადასხვა სიმჭიდროვისას; რიკლესის (1979) მიხედვით
დაფნიების რაოდენობა I მლ წყალში: თეთრი რგოლები - 1, თეთრი სამკუთხედები - 2, თეთრი კვადრატები - 4, შავი რგოლები - 8, შავი სამკუთხედები - 16, შავი კვადრატები - 32

აქედან გამომდინარე, პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე დამოკიდებული უნდა იყოს ბიოცენოზის სპეციფიკაზე - რაც უფრო მაღალია ბიოცენოზის პროდუქტიულობა, მით მაღალია პოპულაციის სიმჭიდროვე და პირიქით. განსხვავებულ ბიოცენოზებში მოხინაღრე პოპულაციები რიცხოვნობისა და სიმჭიდროვის განსხვავებული მარცენებლებით უნდა ხასიათდებოდნენ.

მე-10 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 მარცენებელს, სიმჭიდროვე მაქსიმალურია (581 წყვილი, ანუ 26-ჯერ მეტი უდაბნოსთან შედარებით).

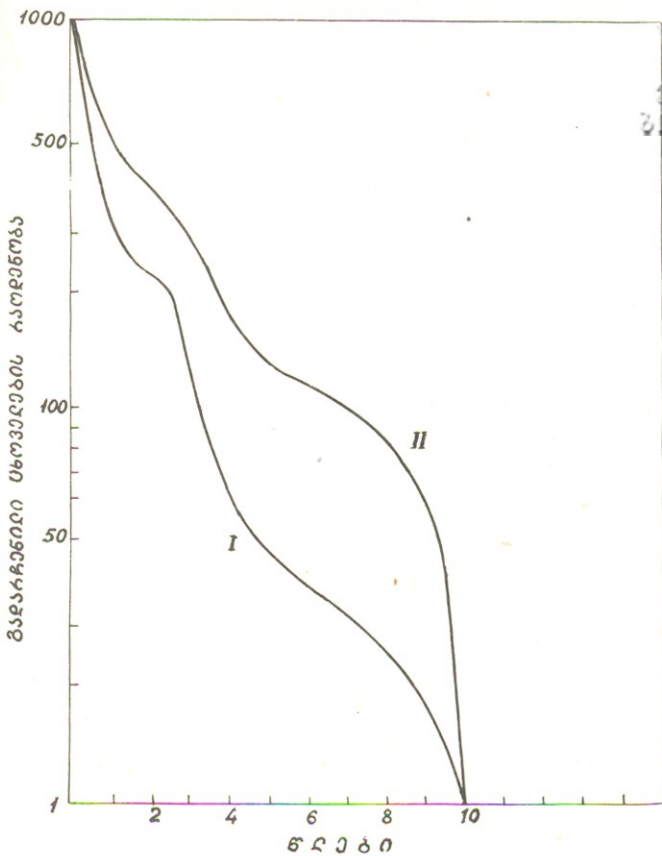
ფრინველთა სიმჭიდროვე განსხვავებულ ბიოცენოზებში

რიკლეფსის (1979) მიხედვით



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

ბიოცენოზის პროდუქტიულობის ამადლება იწვევს პოპულაციის სიმჭიდროვის სწრაფ ცვლილებას. ამის მაგალითს აღწერს რიკლეფსი (1979), რომელიც შეისწავლიდა შავკუდა ირმის პოპულაციას აშშ კალიფორნიის შტატში. დიდი ხნის მანძილზე ირემი ბინადრობდა ამ რეგიონისათვის დამახასიათებელ ჩაპარალის ტყეებში. თავდაპირველად ტყის ბიოცენოზი შედარებით ერთგვაროვანი იყო და ირმის პოპულაციის სიმჭიდროვე წლების მანძილზე თითქმის არ იცვლებოდა. მაგრამ როდესაც ტყის ზოგიერთი უბანი გაამეჩხერეს და ცარიელ ადგილებზე დათესეს ბალახოვანი მცენარეები, ხემცენარეთა ფოთლოვანი საფარველის მასა გაიზარდა 2,8-ჯერ, ხოლო ბალახოვანისა თითქმის 17-ჯერ. გაუმჯობესდა საკვების ხარისხიც (მაგალითად, ცილების საერთო რაოდენობამ მოიმატა 5%-ით). საბოლოო ჯამში, ირმის პოპულაციის სიმჭიდროვე გაიზარდა დაახლოებით ორჯერ, ხოლო ცხოველის წონამ მოიმატა 5-10%-ით. როგორც ავტორი აღნიშნავს, საკვების სიჭარბემ განაპირობა გამრავლების ინტენსივობისა და მკვე მდებარების პროცენტული რაოდენობის ზრდაც.

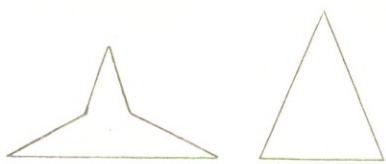


ნახ. 26 შავკულდა ირმის ორი პოპულაციის გადარჩენის მრუდეები კალიფორნიაში; ტეიბერისა და სხვ. (1957) მიხედვით

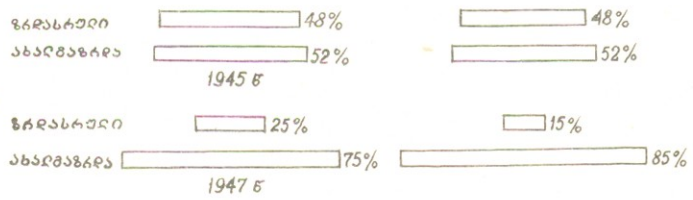
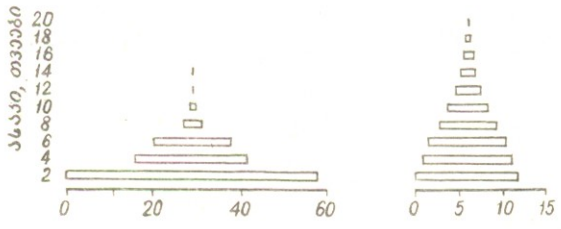
3. პოპულაციის ზრდის უნარის დადგენა

როგორც აღვნიშნეთ, პოპულაციის ზრდა ორ ფაქტორზეა დამოკიდებული - შობადობაზე და სიკვდილიანობაზე. პოპულაციის სტრუქტურის შესაბამისად, ამ ფაქტორების როლი განსხვავებულია. თუ პოპულაციაში სჭარბობენ ხანდაზმული ან მეტისმეტად ახალგაზრდა დედლები, მისი რიცხოვ-

ა ასაკი



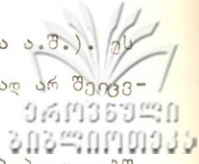
ბ



ნახ.27 ასაკობრივი პირამიდები; ოლუმის (1975) მიხედვით

27-ე (ბ) ნახატზე გამოხატულია საზოგადოებრივი მემინდვრის ორი კონკრეტული პოპულაციის ასაკობრივი პირამიდები. მათგან პირველი გვიჩვენებს, რომ ახალშობილ ინდივიდების რიცხოვნობა პოპულაციაში ძალიან მაღალია, ხანდაზმულებისა კი დაბალი (მაგალითად, 2-თვიანი ცხოველების რაოდენობა შეადგენს 60%-ს, 4-თვიანი ცხოველებისა - 26%, 14-თვიანი ცხოველებისა კი მხოლოდ 1-2%-ს). ამ პირამიდის მიხედვით შეგვიძლია დავადგინოთ, რომ პოპულაციის რიცხოვნობა მომავალში გაიზრდება. მეორე პირამიდა ასახავს მეტნაკლებად სტაბილურ პოპულაციას, რომელშიც სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფის წილი დაახლოებით თანაბარია (2-თვიანი ცხოველების რიცხოვნობა შეადგენს 12%-ს, 4-თვიანი ცხოვე-

ლებისა - IO-II%-ს, I4-თვიანი ცხოველებისა - 2-3%-ს და ა.შ.). ეს პირამიდა ცხადყოფს, რომ პოპულაციის რიცხოვნობა მკვეთრად არ შეიცვლება.



27-ე (გ) ნახატი გამოსახტავს სოხბის და ონდატრის პოპულაციებში ახალგაზრდა და ზრდასრული ინდივიდების პროცენტულ თანაფარდობას 1945 და 1947 წლებში. როგორც ჩანს, 1945 წელს ამ ცხოველთა პოპულაციებში სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფის თანაფარდობა დაახლოებით თანაბარი იყო (52 და 48%). 1947 წელს ახალგაზრდების რაოდენობა 3-5,5-ჯერ ჭარბობდა ზრდასრულებისას, რაც გვაფიქრებინებს, რომ პოპულაციების რიცხოვნობა შემდგომ წლებში საგრძნობლად უნდა გაზრდილიყო.

საინტერესო ასაკობრივ პირამიდებს გვთავაზობს დარლინგი, რომელიც შეინიშნავდა შოტლანდიის ორი პუნქტის მოსახლეობის დემოგრაფიულ მარცენებლებს (ნახ.28). როგორც ჩანს, 1861 წელს ორივე პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა დაახლოებით ერთნაირი იყო, თანაც, შედარებით ახალგაზრდები (30 წლამდე) პროცენტულად მნიშვნელოვნად ჭარბობდნენ ხანდაზმულებს. ერთ-ერთ პოპულაციაში (მარცხენა პირამიდა) 1901 წლისათვის შეიმჩნევა ახალგაზრდა და საშუალო ასაკის მოსახლეობის რაოდენობრივი გათანაბრების ტენდენცია; 1931 წლისათვის პირამიდის ზედა ნახევარი აშკარად გაფართოვდა, რაც იმაზე მეტყველებს, რომ პოპულაციაში მოიმატეს ხანდაზმულებმა. პოპულაციების დემოგრაფიული მარცენებლების ასეთ ცვლილებას დარლინგი განსხვავებული საარსებო პირობებით ხსნის. მან დააფინა, რომ ერთ-ერთი პოპულაცია (მარცხენა პირამიდა) წლების მანძილზე მატერიალურად გაცილებით უფრო უზრუნველყოფილი იყო, ვიდრე მეორე.

დროდადრო პოპულაციებში შეიმჩნევა ამა თუ იმ ჯგუფის ორგანიზმთა რაოდენობრივი ღრმინირება. ეს გამოწვეულია არარეგულუბრივად მაღალი შობადობით ერთ-ერთ წელს მომდევნო წლებთან შედარებით. ასეთი მოვლენა აღწერილი იყო ჩრდილოეთ ზღვაში მობინადრე ქაშაყის პოპულაციაში. 1907 წელს აქ რიცხოვნობის მხრივ გამოირჩეოდნენ 4-წლიანი თევზები, რომელთა პროცენტული წილი 1913 წლამდე თითქმის არ შეცვლილა და აღემატე-

ბოდა 60-ს. შემდგომში, 1918 წლამდე, ასაკობრივი ჯგუფის რიცხოვნობა ოდნავ კლებულობს, თუმცა პროცენტულად იგი მაინც ჭარბობს დანარჩენი ასაკის თევზებს (ჯგუფის რიცხოვნობა ამ ხნის მანძილზე მერყეობდა 30-50%-ის ფარგლებში).

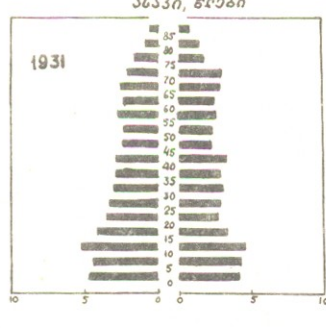
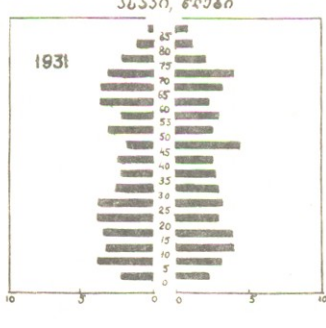
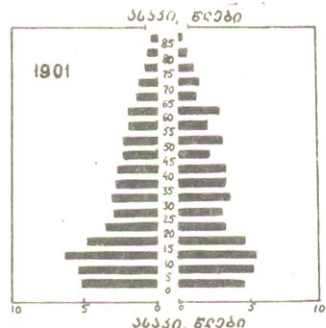
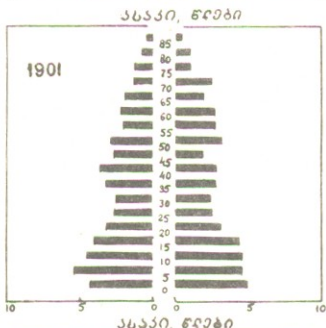
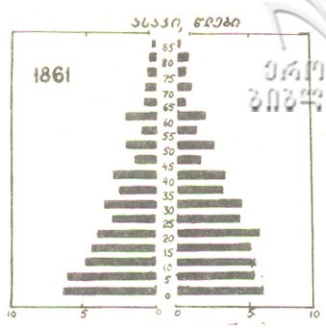
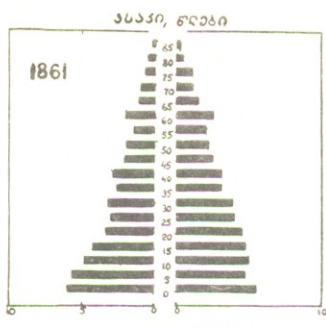
გადარჩენის მაღალი უნარი ცალკეულ წლებში და შესაბამისი ჯგუფის რაოდენობრივი დომინირება სხვა ცხოველებშიც შეიმჩნევა. არსებობს სხვადასხვა მოსაზრება ამ მოვლენის მნიშვნელობის შესახებ, თუმცა მისი მექანიზმი ზეწრ შემთხვევაში ჯერჯერობით დაუდგენელია.

ბ) დემოგრაფიული ტაბულები

დემოგრაფია - მეცნიერების დარგია, რომელიც შეისწავლის მოსახლეობის სტრუქტურას და ასაკობრივ შედგენილობას და მის დინამიკას. ეს უკანასკნელი ღვინდება პოპულაციის წევრთა ნაყოფიერებით და სიკვდილიანობით. აღნიშნული პარამეტრები ასახულია სხვადასხვა ტიპის დემოგრაფიულ ტაბულებში, რომლებიც საშუალებას გვაძლევენ ვიმსჯელოთ პოპულაციის გადარჩენის უნარზე და რაოდენობრივ ცვლილებებზე. ბიოლოგიაში ასეთი ტაბულები პირველად 1921 წელს შეადგინეს. მათი ავტორებია პარკერი და პირლი, რომლებიც დროზე დასაბამო რაოდენობის პოპულაციების რეგულაციას იკვლევდნენ. ორმოციანი წლების ბოლოს დივიმ განაზოგადა მრავალრიცხოვანი მონაცემი და დემოგრაფიული ტაბულების საშუალებით დაადგინა ცხოველთა სხვადასხვა ჯგუფის პოპულაციათა ზრდის სიჩქარე.

როგორც დახვეწილიც არ უნდა იყოს კვლევის მეთოდები, მთელი პოპულაციის შესწავლა დემოგრაფიული მარცენებლების მიხედვით შეუძლებელია. ამიტომ ეკოლოგები მიმართავენ პოპულაციის ნაწილს, რომელიც მეტწილად ასახავს მის საერთო თავისებურებებს. ჩვეულებრივ, ასეთად მიიღებულია 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



ნახ. 28 ადამიანის ორი პოპულაციის ასაკობრივი პირამიდები; დარლინგის (1951) მიხედვით

ინფორმაციას შეიცავენ. შეღარებით მარტივია ე.წ. გადარჩენის ტაბულე-
ბი, რომელთა საშუალებით ადგენენ ცხოველთა გადარჩენის უნარს (l_x)
ასაკობრივი კლასების მიხედვით. უფრო რთულ დემოგრაფიულ ტაბულეებში,
გადარჩენის ინდექსის გარდა, ანგარიშობენ მეორე მაჩვენებელსაც - ასა-



კობრივი კლასების ნაყოფიერებას (B_x).

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

მაგალითისათვის გავანალიზოთ ამერიკული მუფლონის (*Ovis dalli*) ერთ-ერთი პოპულაცია, რომელიც მაკ-კილნის (ალიასკა) ნაციონალურ პარკში ბინადრობს. იგი დაცულია კანონით, ამიტომ მისი სიკვდილიანობა განპირობებულია მხოლოდ ბუნებრივი მიზეზებით. მიჯრიმ 40-იან წლებში შეისწავლა 608 ცხოველის ქალბ და რქები, რომელთა მიხედვით დაადგინა დაღუპულ ცხოველთა ასაკი და ააგო პოპულაციის გადარჩენის ტაბულა.

ცხრილში ძირითადი მარცენებელია თითოეული ასაკობრივი კლასის გადარჩენის ინდექსი (L_x), რომელიც გამოიანგარიშება ფორმულით:

$$L_x = \frac{N_x}{N_0}, \text{ სადა } x$$

- $N_x - x$ - ასაკამდე მიღწეულ ორგანიზმთა რიცხვია,
- N_0 - კოჰორტის თავდაპირველი რიცხოვნობა.

მე-II ცხრილიდან ჩანს, რომ აღნიშნულ პოპულაციაში I2I ცხოველი დაიღუპა I წლის ასაკამდე, 7 ცხოველი - I-დან 2 წლამდე, 8 ცხოველი 2-დან 3 წლამდე და ა.შ. თუ ჩავთვლით, რომ დაბადებისათვის 608-ვე ცხოველი ცოცხალი იყო, I წლის ასაკამდე მიღწევია 487-ს (608-I2I), 2 წლის ასაკამდე - 480-ს (608-I28), 3 წლის ასაკამდე - 472-ს და ა.შ., ხოლო მე-I4 წელზე დაიღუპა ყველაზე ხანდაზმული 2 მუფლონი.

ამერიკული მუფლონის გადარჩენის ტაბულა მაკ-კილნის

ნაციონალური პარკის პირობებში; რიკლესის (1979)

მიხედვით, დამატებებით

ასაკი (x)	ცხოველთა რიცხოვნობა ასაკის დასაწყისში	დაღუპულ ცხო- ველთა რაოდენ- ობა ასაკობ- რივ ინტერვალ- ში (აბსოლუტუ- რი სიკვდილია- ნობა)	გადარჩენის ინდექსი (l_x)	შეფარდებით გადარჩენის ინდექსი (P_x)
0	608			
1	487	121	0,801	0,80
2	480	7	0,790	0,99
3	472	8	0,776	0,98
4	465	7	0,764	0,99
5	447	18	0,734	0,96
6	419	28	0,688	0,94
7	390	29	0,640	0,93
8	348	42	0,571	0,89
9	268	80	0,439	0,77
10	154	114	0,252	0,57
11	59	95	0,096	0,38
12	4	55	0,006	0,07
13	2	2	0,003	0, 5
14	0	0	0,000	0,00

როგორც აღინიშნა, გადარჩენის ინდექსი (l_x , ცხრილის მე-4 სვეტი) წარმოადგენს თითოეულ ასაკამდე მიღწეულ ცხოველთა წილს პოპულაციის თავდაპირველი რიცხოვნობიდან. ასე, 2 წლის ასაკს მიღწეული 480 ცხოველი, შეადგენს თავდაპირველი რიცხოვნობის 0,79-ს. 7 წლის



ასაკამდე მიუღწევია თავდაპირველი რიცხოვნობის 0,64-ს, 13 წლის ასაკამდე - 0,003-ს და ა.შ.

როგორც ვხედავთ, მაქსიმალური სიკვდილიანობით ცხოველები ერთი წლის მანძილზე ხასიათდებიან. შემდეგ ეს მარცენაბედი ცვლადი ასაკამდე უმნიშვნელოდ იზრდება, ხოლო მომდევნო წლებში კვლავ მცვეთრად მატულობს. ამგვარად, მოცემულ პოპულაციაში გადარჩენის მაქსიმალური ინდექსი ახასიათებთ 2-7 წლის ცხოველებს. ამ ასაკში დაიღუპა ხოლოდ 218 ცხოველი, ანუ თავდაპირველი რიცხოვნობის 35,8%.

მე-II ცხრილში მოტანილი მონაცემების საფუძველზე შეგვიძლია რამდენიმე დამატებითი პარამეტრის განსაზღვრა. ერთ-ერთი მათგანია შეფარდებითი გადარჩენის ინდექსი (P_x), რომელიც გვიჩვენებს, თუ როგორია გადარჩენის ალბათობა ღროის (ასაკის) ამა თუ იმ ინტერვალში:

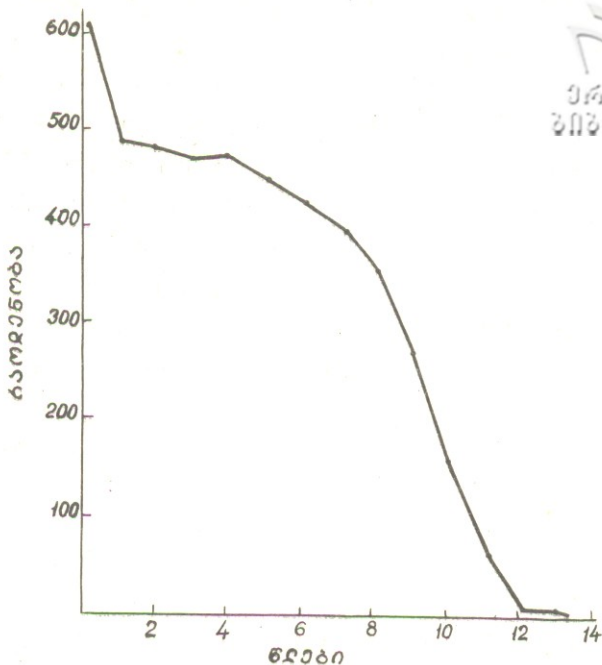
$$P_x = \frac{N_x}{N_{x-1}}$$

სადაც $x-I$ 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 $P_7 = \frac{N_7}{N_6} = 0,93$ და ა.შ.

თუ ასაკობრივ ინტერვალებს გადავზომავთ ჰორიზონტალურ ღერძზე (აბსცისა), ხოლო თითოეულ ასაკამდე მიღწეულ ცხოველთა წილს პოპულაციის თავდაპირველი რიცხოვნობიდან - ვერტიკალურზე (ორდინატა), შეგვიძლია ავაგოთ მუფლონის პოპულაციის გადარჩენის მრუდი (ნახ.29).

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, სრულყოფილი დემოგრაფიული ტაბულის ასაგებად, გადარჩენის ასაკობრივი მარცენაბედი გარდა, აუცილებელია თითოეული ასაკობრივი კლასის ნაყოფიერების ცოდნაც. რაც უფრო მაღალია ორივე მარცენაბედი, მით მეტია პოპულაციის ზრდის სიჩქარე. თუ, მაგალითად, ორწლიანი დედის ნაყოფიერება შეადგენს 3 ნაშიერს, მაშინ მისი წველილი პოპულაციის ზრდაში მეტი იქნება იგივე ნაყოფიერების 3-წლიან დედალთან შედარებით, რადგან 2 წლამდე მიღწევის ალბათობა უფრო



ნახ. 29. მუფლონის გადარჩენის მრული

მაღალია. ასაკობრივი კლასის გადარჩენის ინდექსისა და ნაყოფიერების საშუალებით ანგარიშობენ გამრავლების სუფთა სირქარეს (R) და გენერაციის საშუალო დროს (T), რომლებიც საშუალებას გვაძლევენ ვიმსჯელოთ პოპულაციის ზრდის ტემპის შესახებ.

გამრავლების სუფთა სირქარე (R) - ესაა ერთი დედის მიერ სიცოცხლის მანძილზე გარჩენილი მდედრობითი სქესის ორგანიზმთა საშუალო რაოდენობა. გასაგებია, რომ დედების შესაძლებლობა ამ მხრივ განსხვავებულია. ზოგიერთი მათგანი იღუპება, სანამ რეპროდუქციულ ასაკს მიაღწევს; სხვები სიცოცხლის მაღალი ხანგრძლივობით ხასიათდებიან და ტოვებენ გაცილებით მეტ შთამომავლობას, ვიდრე დანარჩენი დედები. ამიტომ როდესაც ვმსჯელობთ გამრავლების სუფთა სირქარეზე, ვგულისხმობთ მარცხენებლებს ყველა პარამეტრის გათვალისწინებით - ასაკის, გადარჩე-



ნის შესაძლებლობის, ნაყოფიერების და ა.შ. ცხადია, თუ თითოეული დედალი შობს საშუალოდ I დედალ ორგანიზმზე მეტს, პოპულაცია გაიზარდება; წინააღმდეგ შემთხვევაში - იგი შემცირდება.

გამრავლების სუფთა სირქარის დასადგენად ჯერ განვარაუბოთ შთამომავლობის საშუალო რიცხვს თითოეულ ასაკში. ამისათვის გადარჩენისა და ნაყოფიერების მარცენებლებს ერთმანეთზე ვამრავლებთ. მიღებული რიცხვების შეკრებით ვაღვენთ, თუ როგორია თითოეული დედის წვლილი პოპულაციის ზრდაში.

ქვემოთ მოგვყავს ორი ჰიპოტეტიური პოპულაციის დემოგრაფიული ტაბულა გადარჩენისა და ნაყოფიერების განსხვავებული მარცენებლებით და, შესაბამისად, ზრდის სხვადასხვა ინტენსივობით (ცხრილი I2). ორივე პოპულაციის დედების სიცოცხლის ხანგრძლივობა ერთნაირია, ახალდაბადებულთა გადარჩენის ინდექსი შეესაბამება I,00-ს (100%), ნაყოფიერება 0,0-ს, ხოლო I წლის ასაკისათვის ($X=I$) ეს მონაცემები ტოლია 0,50-ისა (50%) და I,0-სა. ორი წლის დედების გადარჩენის ინდექსი და ნაყოფიერება აღწევს 0,40-ს და 4,0-ს (I პოპულაცია) და 0,25-ს და 2,0-ს (II პოპულაცია), სამი წლის დედებისა - 0,20-ს და 4,0-ს (I) და 0,10-ს და 2,0-ს (II) და ა.შ.

როგორც ცხრილიდან ჩანს, ორივე პოპულაციაში თითოეული დედის შთამომავლობა ერთი წლის ასაკში შეადგენს საშუალოდ 0,5-ს (საშუალო ნაყოფიერება, $I,0 \times$ გადარჩენის ინდექსზე, 0,50), ორი წლის ასაკში ეს მარცენებელი შეადგენს I,6-ს (I პოპულაცია) და 0,5 (II პოპულაცია), 3 წლის ასაკში - 0,8-ს (I) და 0,2-ს (II) და ა.შ., რაც საბოლოო ჯამში გვაძლევს გამრავლების სუფთა სირქარეს -

$$R_1 = 3,1 \qquad R_2 = 1,3$$

ამგვარად, შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ I პოპულაციის თითოეული დედალი სიცოცხლის მანძილზე ბადებს საშუალოდ 3,1 მდედრობითი სქესის ორგანიზმს, მეორე პოპულაციისათვის ეს მარცენებელი I,3-ის ტოლია.

გასაგებია, რომ რაც უფრო ადრე ჩნდება შთამომავლობა, მით ადრე



ორი ჰიპოტეტური პოპულაციის დემოგრაფიული ტაბულა
გადარჩენისა და ნაყოფიერების განსხვავებულ
ჩვენებლებით

რიკლესის (1975) მიხედვით, დამატებებით

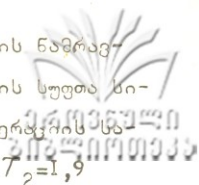
ასაკი (x)	გადარჩენის ინდექსი (l_x)		ნაყოფიერება (b_x)		შთამომავლობის მოსალოდნელი რიცხვი ($l_x b_x$)		ასაკისა და შთამომავლობის ნამრავლი ($x l_x b_x$)	
	I	II	I	II	I	II	I	II
0	1,00	1,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
1	0,50	0,50	1,0	1,0	0,5	0,5	0,5	0,5
2	0,40	0,25	4,0	2,0	1,6	0,5	3,2	1,0
3	0,20	0,10	4,0	2,0	0,8	0,2	2,4	0,6
4	0,10	0,10	2,0	1,0	0,2	0,1	0,8	0,4
5	0,00	0,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

გამრავლების სუფთა სირქარე: $R_1 = 3,1$ $R_2 = 1,3$

საერთო ასაკი: $6,9$ $2,5$

გენერაციის საშუალო დრო: $T_1 = 2,22$ $T_2 = 1,9$

მრავლდება იგი და პოპულაციაც უფრო სწრაფად იზრდება. ამიტომ პოპულაციის რიცხოვნობის თვალსაზრისით მნიშვნელობა აქვს არა მხოლოდ გამრავლების სუფთა სირქარეს, არამედ იმასაც, თუ რა ასაკში აჩენენ დედები ნაშვილებს. სწორედ ამიტომ დემოგრაფიული ტაბულა კიდევ ერთ მარცხენებელს საჭიროებს - ესაა გენერაციის საშუალო დრო (T), ანუ საშუალო ასაკი, როცა მდედრები იძლევიან შთამომავლობას. გენერაციის საშუალო დროის დადგენისათვის ჯერ ანგარიშობენ საერთო ასაკს, რისთვისაც აჯა-



მებენ თითოეული ასაკისა და მისი შესაბამისი შთამომავლობის ნამრავ-
 ლებს ($x \ell_x b_x$), ხოლო მიღებულ სიდიდეს ყოფენ გამრავლების სუფთა მი-
 რქარეზე. როგორც ცხრილიდან ჩანს, I პოპულაციისათვის გენერაციის სა-
 შუალო დრო $T_I=2,22 (6,9:3,1)$, ხოლო II პოპულაციისათვის $T_2=1,9$
 (2,5:1,3):

ამგვარად, ცხრილში მოტანილი მონაცემები მეტყველებენ, რომ I ჰი-
 პოტეტური პოპულაცია გაიზრდება 3,1-ჯერ ყოველ 2,22 წელიწადში, ხოლო
 მეორე პოპულაცია 1,3-ჯერ ყოველ 1,9 წელიწადში.

შეიძლება დაისვას კითხვა: რომელი ზრდაა უფრო ინტენსიური -
 3,1-ჯერ ყოველ 2,22 წელიწადში, თუ 1,3-ჯერ ყოველ 1,9 წელიწადში?
 გაუგებრობის თავიდან აცილების მიზნით პოპულაციის ზრდას გამოსატყვევე
 ერთ წელზე გადაანგარიშებით:

$$\lambda = R^{1/T}$$

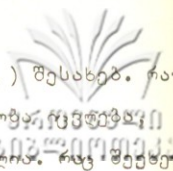
ამ ფორმულის საშუალებით შეიძლება დავასკვნათ, რომ I ჰიპოტეტური პო-
 პულაციის ზრდის წლიური სიჩქარე $\lambda_I = 3,1^{1/2,22} = 3,1^{0,45} = 1,6$; II
 პოპულაციისათვის $\lambda_2 = 1,3^{1/1,9} = 1,3^{0,53} = 1,14$

ამგვარად, ზემოთ მოტანილი ჰიპოტეტური პოპულაციებიდან I იზრ-
 დება 1,6-ჯერ, II კი 1,14-ჯერ წელიწადში.

გ) ლესლის მატრიცული სისტემა

1945 წელს ამერიკელმა მეცნიერმა ლესლიმ დაამუშავა პოპულაციის
 ზრდისა და ასაკობრივი სტრუქტურის დახასიათების ორიგინალური მეთოდი.
 იგი ემყარება ზუსტ სტატისტიკურ პარამეტრებს პოპულაციის დემოგრაფი-
 ული მარცენებლების მიხედვით და საშუალებას გვაძლევს ვიმსჯელოთ პო-
 პულაციების რეცხონობის შესახებ ნებისმიერი დროისათვის.

ლესლის მიერ დამუშავებული სისტემა შედგება მონაცემების ორი
 ჯგუფისაგან - ვექტორ-სვეტისაგან, რომელიც გვიჩვენებს პოპულაციის
 ასაკობრივ სტრუქტურას დროის გარკვეულ მონაკვეთში და საკუთრივ მა-
 ტრიცისაგან, რომელიც შეიცავს მონაცემებს თითოეული ასაკობრივი კლა-



სის ნაყოფიერებისა (b_x) და გადარჩენის უნარის (l_x) შესახებ. რადგან პოპულაციის რიცხოვნობა და ასაკობრივი შემადგენლობა ვექტორ-სვეტი დროის ნებისმიერ მომენტში განსხვავებულია. რაც შეეხება საკუთრივ მატრიცას, მისი მონაცემები მეტნაკლებად სტაბილურია.

განვიხილოთ სამი ასაკობრივი კლასისაგან შემდგარი პოპულაცია - 0-1, 1-2 და 2-3 წლის. დავუშვათ, რომ I ასაკობრივი კლასის ორგანიზმებისათვის (+) $b_1 = 0$, $l_1 = 0,5$. ეს იმას ნიშნავს, რომ ამ ჯგუფის ორგანიზმები შთამომავლობას არ იძლევიან, მათი 50% იღუპება, ხოლო დანარჩენები გადადიან II ასაკობრივ კლასში.

II ასაკობრივი კლასისათვის (++) $b_2 = 2$, $l_2 = 0,5$

III ასაკობრივი კლასისათვის (+++) $b_3 = 2$, $l_3 = 0$

(II ასაკობრივი კლასის გადარჩენის ინდექსი ანალოგიურია I-სა, ხოლო დედლები იძლევიან საშუალოდ 2 ნაშიერს; III ასაკობრივი კლასის ნაყოფიერება ანალოგიურია II-ისა, ხოლო მე-3 წლის ბოლოსათვის ყველა ორგანიზმი იღუპება).

ასეთი საწყისი პარამეტრებით ზესლის მატრიცა მიიღებს შემდეგ სახეს:

ასაკი	I	II	III
0^+		2^{++}	2^{+++}
$0,5^+$		0	0
0		$0,5^{++}$	0^{+++}

დავუშვათ, რომ საკმე გვაქვს ახლად ჩამოყალიბებულ პოპულაციასთან; t_0 მომენტში მათ არ არიან I ასაკობრივი კლასის ორგანიზმები, II ასაკობრივი კლასის ორგანიზმთა რაოდენობაა 10, III-სა კი 100:

$$t_0 \begin{matrix} 10 & \text{პოპულაციის საერთო რიცხოვნობა} & N = 110 \\ 100 \end{matrix}$$

ვექტორ-სვეტისა და მატრიცის მონაცემების საფუძველზე ვაძგენთ შემდეგ ვექტორ-სვეტს, ანუ პოპულაციის რიცხოვნობას ასაკობრივი კლას-

სების მიხედვით მომდევნო t_1 დროისათვის. ეს ხდება t_0 -ის ვექტორ-სვეტისა და მატრიცის კომპონენტების წყვილ-წყვილად გადამრავლებით:

$$\begin{bmatrix} 0 \\ 10 \\ 100 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 0 & 2 & 2 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} (0 \times 0) + (10 \times 2) + (100 \times 2) \\ (0 \times 0,5) + (10 \times 0) + (100 \times 0) \\ (0 \times 0) + (10 \times 0,5) + (100 \times 0) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 220 \\ 0 \\ 5 \end{bmatrix}$$

$N = 225$

ასევე ვანგარიშობთ პოპულაციის ვექტორ-სვეტს t_2, t_3 და ა.შ.

დროისათვის:

$$\begin{bmatrix} 220 \\ 0 \\ 5 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 0 & 2 & 2 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 10 \\ 110 \\ 0 \end{bmatrix} \quad N = 120 \quad t_2$$

$$\begin{bmatrix} 10 \\ 110 \\ 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 0 & 2 & 2 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 220 \\ 5 \\ 55 \end{bmatrix} \quad N = 280 \quad t_3$$

როგორც ვხედავთ, 3 წლის განმავლობაში პოპულაციის რიცხოვნობა ვერ ამყდვენებს ზრდისა თუ დაკლების ტენდენციას. თუ $t_0 - t_1$ დროში იგი გაიზარდა 2,05-ჯერ, $t_1 - t_2$ დროში - შემცირდა 1,8-ჯერ, სამაგა-ეროდ $t_2 - t_3$ დროში კვლავ გაიზარდა 2,3-ჯერ. ამასთან მისი ასაკო-ბრივი შედგენილობა მკვეთრად იცვლება. შესაბამისად მხოლოდ $t_0 - t_3$ წლების ვექტორ-სვეტების მონაცემებით არ შეიძლება მსჯელობა პოპულა-ციის რიცხოვნობის მატების შესახებ. მაგრამ შემდგომში პოპულაციის ზრდა, ისევე როგორც მისი ასაკობრივი სტრუქტურა, თანდათან სტაბილი-ზდება:

t_3	$\begin{bmatrix} 220 \\ 5 \\ 55 \end{bmatrix}$	t_4	$\begin{bmatrix} 120 \\ 110 \\ 2,5 \end{bmatrix}$	t_5	$\begin{bmatrix} 225 \\ 60 \\ 55 \end{bmatrix}$	t_6	$\begin{bmatrix} 230 \\ 112,5 \\ 30 \end{bmatrix}$	t_7	$\begin{bmatrix} 285 \\ 115 \\ 56 \end{bmatrix}$
	$N = 280$		$N = 232,5$		$N = 340$		$N = 372,5$		$N = 456$
	$2,3^x$		$1,94^x$		$1,46^x$		$1,10^x$		$1,22^x$

t_8	t_9	t_{10}	t_{11}	t_{12}	t_{13}	t_{14}
$\begin{bmatrix} 342,5 \\ 112,5 \\ 57,5 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 400 \\ 171 \\ 71 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 484 \\ 200 \\ 86 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 572 \\ 242 \\ 100 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 684 \\ 286 \\ 121 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 814 \\ 342 \\ 148 \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 970 \\ 407 \\ 171 \end{bmatrix}$

$N=542,5$ $N=642$ $N=770$ $N=914$ $N=1091$ $N=1299$ $N=1542$
 1,19 1,18 1,20 1,19 1,19 1,19 1,19

საბოლოო ჯამში, პოპულაციის ზრდა მხოლოდ მე-8 წლისთვისაა გათანაბრებული; ამის შემდეგ ყოველწლიურად იგი 1,19-ჯერ იზრდება. ამავდროს I, II და III ასაკობრივი კლასების თანაფარდობა მეტნაკლებად მუდმივია.

როგორც სტატისტიკა ვეაუწყებს, პოპულაციის სტაბილური ზრდისას მისი რიცხოვნობა მოცემული დროისათვის გამოიანგარიშება ფორმულით:

$$N_t = N_0 \lambda^t, \text{ სადაც}$$

N_0 - სტაბილური პოპულაციის რიცხოვნობა,

λ - რიცხოვნობის ნამატია ერთ წელიწადში

ჩვენს შემთხვევაში ასეთი ზრდა მხოლოდ მე-8 წელს აღინიშნება, როდესაც პოპულაციის რიცხოვნობა აღწევს 542,5-ს, ხოლო წლიური ნამატი $\lambda = 1,19$ -ს. შესაბამისად, ფორმულა მიიღებს შემდეგ სახეს:

$$N_t = N_8 \cdot 1,19^t; \quad N_t = 543 \cdot 1,19^t, \quad t \geq 8$$

აქედან გამომდინარე, მაგალითად 20 წლის შემდეგ პოპულაციის რიცხოვნობა

$$N_{20} = 543 \cdot 1,19^{12} \approx 4379$$

მოვიყვანოთ გადარჩენის კიდევ ერთი ტაბულა, სადაც რიცხოვნობა ლოგარითმულ მარცენებლებშია გამოსატული. იგი ეხება კომპოსტოს ხვატა-

რის (*Mamestra brassica*) ორ ლაბორატორიულ პოპულაციას, რომლებიც სხვადასხვა საკვებ არეზე ვითარდებოდნენ. ცხრილი საშუალებას გვაძლევს დავადგინოთ პოპულაციის ცვლილებები განვითარების სხვადასხვა ფაზაში მყოფი ინდივიდების სიკვდილიანობის მიხედვით. ამ მიზნით ჯერ დადგენილია ცალკეული ფაზების რიცხოვნობა (N_x), ციფრობრივი მონაცემები ვადაყვანილია ათობით ლოგარითმებში, რის შემდეგ წინა და მომდევნო მარცენებლების სხვაობის მიხედვით, გამოანგარიშებულია თითოეული ფაზისათვის დამახასიათებელი (ანუ სპეციფიკური) სიკვდილიანობა ($\lg K_x$). მაგალითად,

$$\lg K_1 (\alpha - \beta) = \lg N_\alpha - \lg N_\beta, \text{ სადაც}$$

N_α და N_β გამოხატავენ α და β ფაზების რიცხოვნობას.

როგორც მე-13 ცხრილიდან ჩანს, კომპოსტოს ხვატარის პოპულაციების თავდაპირველი რიცხოვნობა განსხვავებულია. კვერცხებისა და დაბალი ასაკის მუხლუხობების სიკვდილიანობის მხრივ I პოპულაცია (მისი ლოგარითმული მარცენებლებია 0,1194 და 0,0122) რამდენადმე უსწრებს II-ს (0,1184 და 0,0029), სამაგიეროდ მაღალი ასაკის მუხლუხობების სიკვდილიანობის მხრივ საწინააღმდეგო სურათს ვაწყდებით.

ხოლდენის განტოლების მიხედვით, სიკვდილიანობის მარცენებელი მთელი ონტოგენეზის მანძილზე

$$\lg K = \lg K_1 (\alpha - \beta) + \lg K_2 (\beta - \gamma) + \dots + \lg K_n (i - j),$$

სადაც $\alpha, \beta, \gamma \dots i, j$ - განვითარების ფაზებია.

გადაანგარიშება გვიჩვენებს, რომ მიუხედავად ცალკეული ფაზების სიკვდილიანობის არაერთგვაროვნებისა, ორივე ლაბორატორიული პოპულაციისათვის დამახასიათებელია სიკვდილიანობის ერთი და იგივე საერთო მარცენებელი:

$$\lg K = 0,23$$

ქვემოთ მოგვყავს ბრინჯის ცხვირგრძელას ლაბორატორიული პოპულაციის დემოგრაფიული ტაბულა, შედგენილი ბირჩის მიერ 1948 წელს (იხ. ცხრილი I4). პოპულაცია ოპტიმალურ პირობებში ვითარდებოდა (29°C ,

კომპოსტოს ხვატარის პრეიმადგინალური ფაზების სიკვდილიანობის დინამიკა ორ ლაბორატორიულ პიპეტაჟში; ი. ზახვატკინას (1988) მიხედვით

ფ ა ზ ე ბ ი	რიცხოვნობა (N_x)	$\lg N_x$	სპეციფიკური სიკვდილიანობა ($\lg K_x$)
-------------	-------------------------	-----------	---

პუატუს საკვები არე

კვერცხები	287	2,4579	
I-III ასაკის მუხლუხობები	218	2,3385	0,1194
IV-VI ასაკის მუხლუხობები	218	2,3385	
პრონიმფები	212	2,3265	0,0122
ჭუპრები	196	2,2923	0,0340
ზრდასრული	169	2,2279	0,0644
საერთო სიკვდილიანობა (K)			0,2300

ბორისოვას საკვები არე

კვერცხები	197	2,2945	
I-III ასაკის მუხლუხობები	150	2,1761	0,1184
IV-VI ასაკის მუხლუხობები	150	2,1761	
პრონიმფები	149	2,1732	0,0029
ჭუპრები	124	2,0934	0,0798
ზრდასრული	116	2,0645	0,0289
საერთო სიკვდილიანობა (K)			0,2300

ბრინჯის ტენიანობა 14%) და სავსებით იზოლირებული იყო მტაცებელ სა-
ხეობებისაგან. როგორც ვხედავთ, გამრავლების სუფთა სირქარე $R=113,56$,
რაც იმას ნიშნავს, რომ გადარჩენისა და ნაყოფიერების ადრეობითი მან-
ჩვენებლების პირობებში ერთი თაობის მანძილზე პოპულაციის რიცხოვნო-
ბა იზრდება 113,6-ჯერ.

ცხრილი 14

ბრინჯის ცხვირგრძელას ლაბორატორიული პოპულაციის

დემოგრაფიული ტაბულა;

ბირჩის (1948) მიხედვით

ასაკი, კვირები (x)	გადარჩენის ინდექ- სი (l_x)	ნაყოფიერება (b_x)	შამომავლობის მოსალოდნელი რცხვი ($l_x b_x$)
4,5	0,87	20,0	17,400
5,5	0,83	23,0	19,090
6,5	0,81	15,0	12,150
7,5	0,80	12,5	10,000
8,5	0,79	12,5	9,870
9,5	0,77	14,0	10,780
10,5	0,74	12,5	9,250
11,5	0,66	14,5	9,570
12,5	0,59	11,0	6,490
13,5	0,52	9,5	4,940
14,5	0,45	2,5	1,145
15,5	0,36	2,5	0,900
16,5	0,29	2,5	0,800
17,5	0,25	4,0	1,000
18,5	0,19	1,0	0,190

გამრავლების სუფთა სირქარე $R=113,560$

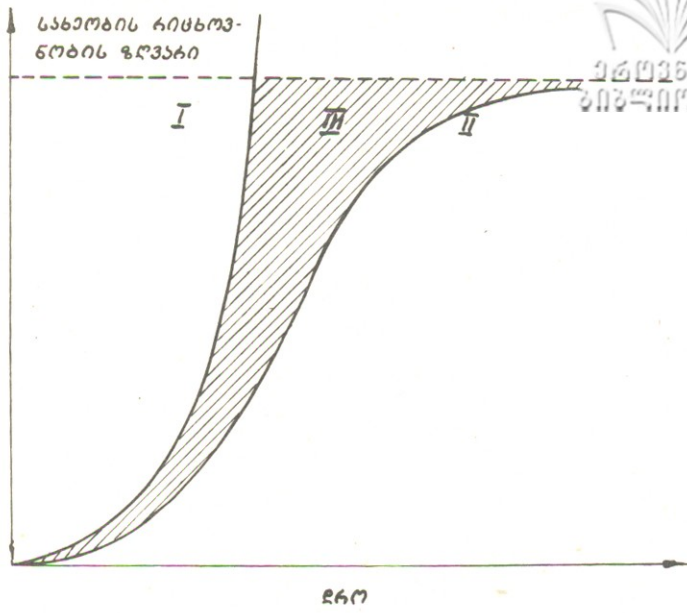
ბუნებაში, მეტნაკლებად სტაბილურ პირობებში, R ხშირ შემთხვევაში I-ის ტოლია. პერისმა და პიტელკამ (1962), გამოიყენეს რა შესაბამისი პარამეტრები, დაადგინეს, რომ ცხრაფეხას (*Oniscus*) პოპულაციისათვის $R = 1,02$. ეს იმაზე მეტყველებს, რომ პოპულაციაში შობალობა და სიკვდილიანობა დაახლოებით თანაბარია.

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.

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, თეორიულად ნებისმიერ პოპულაციას გააჩნია რიცხოვნობის განუსაზღვრელი ზრდის უნარი, რომელიც შეესაბამება სახეობის ბიოტურ პოტენციალს. თუ დავუშვებთ, რომ სახეობის ბიოტური პოტენციალი რეალიზებულია, ხოლო საცვები არაა ლიმიტირებული, პოპულაციის ზრდა განხორციელდება გეომეტრიული პროგრესით. თუ ასეთ ზრდას გრაფიკულად გამოვხატავთ, მივიღებთ უსასრულოობისაკენ მიმართულ მრუდს, რომელსაც ექსპონენციალურს უწოდებენ (ნახ.30).

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



ნახ.30. პოპულაციის ზრდის მრუდეები; დაჯოს (1975) მიხედვით
 I - ექსპონენციალური ზრდის მრუდი,
 II - ლოგისტური ზრდის მრუდი,
 III - გარემოს წინააღმდეგობა

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

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

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

ბუნებრივი პოპულაციების შემთხვევაში ჩვენ უმეტესწილად არ გავაჩნია მონაცემები შობადობისა და სიკვდილიანობის შესახებ. ამიტომ პოპულაციის რიცხოვნობის ცვლილებაზე იძულებული ვართ ვიმსჯელოთ ჯა-

მური მარცხენებლების მიხედვით, რომელიც გვამცნობს, თუ როგორ იზრდება (ან მცირდება) პოპულაცია დროის მონაკვეთში.



მაგალითისათვის განვიხილოთ ორი პოპულაციის ზრდა, რომელიც შეესაბამება 30-ე ნახატზე გამოსატულ ექსპონენციალურ მრუდს: 1920 წელს კუნძულ ტასმანიაზე შეიყვანეს შინაური ცხვარი, რომლის რიცხოვნობა არ აღემატებოდა 200 ათასს. 1950 წლისათვის ცხვრის რაოდენობა მიუახლოვდა 2 მილიონს. ჩვენ არ გაგვარჩია მონაცემები იმის შესახებ, თუ როგორ იყო ცხვრის შობადობა და სიკვდილიანობა ამ 30 წლის მანძილზე; ცხადია, რომ საერთო ჯამში შობადობა მნიშვნელოვნად სუპერობდა სიკვდილიანობას. თუ გამოვიყენებთ ზემოთ მოტანილ ტოლობებს, დავრწმუნდებით, რომ ცხვრის პოპულაციის ზრდა შეადგენდა საშუალოდ 60 000-ს წელიწადში ($\frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{2\,000\,000 - 200\,000}{30}$); ხოლო პოპულაციის ზრდის კოეფიციენტი ერთ ინდივიდზე - 0,3-ს ($\frac{\Delta N}{\Delta t \cdot N} = \frac{1\,800\,000}{200\,000 \cdot 30}$)

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

უნდა აღინიშნოს, რომ პოპულაციის რიცხოვნობის ზრდის ასეთი გამოხატვა მეტისმეტად მიახლოებულია, რაშიც იოლად დავრწმუნდებით ელემენტარული მათემატიკური გაანგარიშებით. მაგრამ იგი მაინც იძლევა წარმოდგენას ექსპონენციალური ზრდის შესახებ და, ამავდროულად, პოპულაციების შედარების საშუალებას გვაძლევს.

ჩვენს მიერ წინა თავში განხილული ლესლის მატრიცული სისტემა პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდის გამოსატვის გაცილებით უფრო ზუსტი საშუალებაა. თუ ჩავთვლით, რომ ცხვრის პოპულაციის ზრდა 30 წლის მანძილზე სტაბილური იყო, შეგვიძლია გამოვიანგარიშოთ მისი ზრდის წლიური ტემპი. ამისათვის დავუბრუნდეთ ფორმულას

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

სადაც

λ^t - პოპულაციის ნამატია t დროში.



ჩავსვით მასში ჩვენთვის ცნობილი სიდიდეები:

$$2\,000\,000 = \lambda^{30} \cdot 200\,000,$$

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

ამგვარად, 30 წლის მანძილზე ცხვრის პოპულაციის წლიური ნამატი

(λ) შეადგენდა 1,08-ს ანუ 8%-ს.

აღნიშნული ფორმულა საშუალებას გვაძლევს გამოვიანგარიშოთ ცხვრის პოპულაციის რეცხონობა ნებისმიერი დროისათვის; მაგალითად მე-3 წელს იგი შეადგენდა დაახლოებით 252 000-ს ($N_3 = 1,08^3 \cdot 200\,000$), მე-10 წელს - 432 000 ($N_{10} = 1,08^{10} \cdot 200\,000$) და ა.შ.

შევეცადოთ პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდა გამოვხატოთ გრაფიკულად. ჩვეულებრივი მასშტაბით თუ ვისარგებლებთ, მაშინ მრუდის მნიშვნელობა დროის ერთსა და იმავე მონაკვეთში ერთი და იგივე პროცენტით შეიცვლება, მაგრამ ამ ცვლილების აბსოლუტური მარცენებელი თანდათან მოიმატებს. (იხ. ნახატი 3I, I). მართლაც, თუ პირველი წლის 8%-იანი ნამატი შეადგენს დაახლოებით 16 000-ს; მეორე წლის ასეთივე ნამატი $\approx 17\,300$ და ა.შ. ლოგარითმულ მასშტაბში გამოხატვისას, ექსპონენციალური მრუდის მნიშვნელობა ერთნაირად იზრდება, სახელობრ

$$\Delta \ln N_{t-z} - \ln N_{t-z} = \Delta \ln N_{t-z} \quad \text{და ა.შ. (ნახატი 3I, II).}$$

სწორედ ამ მარცენებლით აღნიშნავენ პოპულაციის ბიოტურ პოტენციალს, რომლის შესახებ ზემოდ იყო ლაპარაკი. შესაბამისად, ბიოტური პოტენციალი შეიძლება დავახასიათოთ, როგორც პოპულაციის წლიური ნამატის

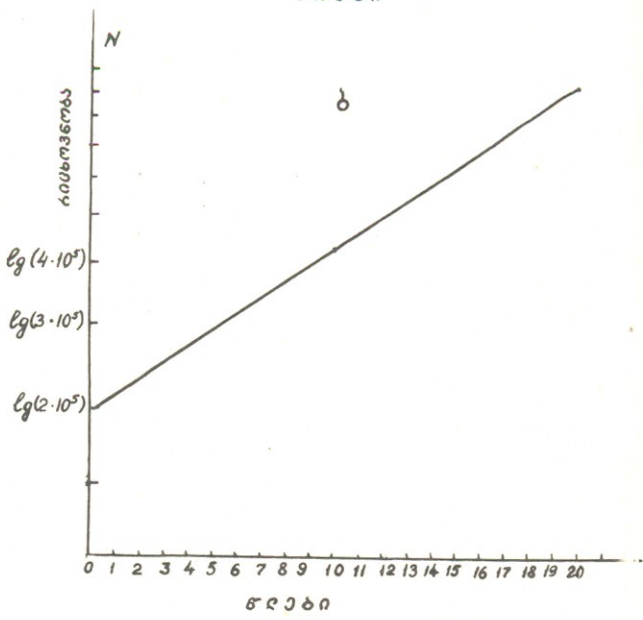
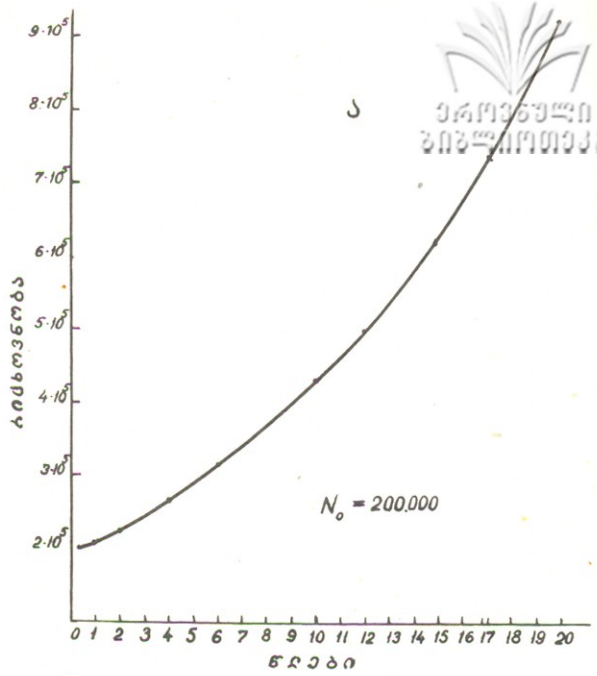
(λ) ნატურალური ლოგარითმი:

$$z = \ln \lambda, \quad \text{საიდანაც } \lambda = e^z, \quad \text{სადაც}$$

e - ლოგარითმის ფუძე ($e = 2,71828$)*.

* ყურადღება უნდა მიექცეს იმას, რომ ბიოტური პოტენციალის დადგენისას ვიყენებთ არა ათობითი ლოგარითმის (\lg) მარცენებელს, არამედ ნატურალური ლოგარითმის (\ln) მნიშვნელობას.

ნახ. 31. შინაური ცხვრის პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდა:
 I - ჩვეულებრივ მასშტაბში,
 II - ლოგარითმულ მასშტაბში





ამრიგად, ლოგარითმულ მასშტაბში გამოხატვისას, ექსპონენციალური ზრდის შემთხვევაში მოტანილი ფორმულა შემდეგ სახეს მიიღებს:

$$N_t = N_0 \cdot e^{zt}$$

თუ ტოლობის ორივე ნაწილს გავალოვებთ, მივიღებთ

$$\ln N_t = \ln N_0 + zt, \quad \text{საიდანაც}$$

$$z = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t}$$

ტოლობაში შესაბამისი მაჩვენებლების ჩასმით შეგვიძლია დავადგინოთ ცხვრის პოპულაციის ბიოტური პოტენციალი:

$$z = \frac{14,50 - 12,20}{30} = 0,07$$

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

ფრანგმა მათემატიკოსმა ვერხილესტმა 1845 წელს გამოთქვა ჰიპოთეზა, რომლის თანახმად ადამიანის პოპულაციის ზრდა შეესაბამება S-ის მაგვარ მრუდს; ასეთ მრუდს მან ლოგისტური უწოდა (ნახ.30). პერლმა 1925 წელს ეს მრუდი მიუსადაგა ცხოველთა ნებისმიერ პოპულაციას, რომლისთვისაც საკვები შემზღვეველი ფაქტორია, თუმცა მისი შევსება მაინც მუდმივად ხდება (გასაგებია, რომ თუ საკვები რესურსების შევსება არ მოხდა, პოპულაციის რიცხოვნობა იწყებს კლებას, სანამ არ დავა ნულამდე).

ადვილად დასანახია პრინციპული განსხვავება 30-ე ნახატზე გამოხატულ მრუდეებს შორის. ექსპონენციალური მრუდი ასახავს სახეობის ბიოტურ პოტენციალს, რომელიც არაა დამოკიდებული რესურსების საერთო რაოდენობაზე. რაც შეეხება ლოგისტურ მრუდს, იგი გამოხატავს პოპულაციის რიცხოვნობას რეალურ პირობებში, როდესაც რესურსები მეტნაკლებად შეზღუდულია. ამ მრუდში ვლინდება, ერთის მხრივ, სახეობის მისწრაფება მაქსიმალური გამრავლებისაკენ (ანუ ბიოტური პოტენციალის განხორციე-

ლებისაკენ), მეორეს მხრივ კი გარემოს ზემოქმედება; რაც უფრო იზრდება პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე, მით ძლიერდება გარემოს უკუემოქმედება. ბოლოს და ბოლოს ღვება მომენტი, როდესაც პოპულაციის შემდგომი ზრდა შეუძლებელია.

პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდა გამოიხატება ტოლობით:

$$\frac{dN}{dt} = zN, \quad \text{საიდანაც} \quad z = \frac{dN}{dt \cdot N}$$

ამ ტოლობაში dN გამოხატავს პოპულაციის ზრდის სირქარეს კონკრეტულ მომენტში, N - პოპულაციის აბსოლუტური რიცხოვნობაა დროის ამ ან თუ იმ მომენტში (გავიხსენოთ შეფარდება $\Delta N/\Delta t$, რომელიც გვიჩვენებს ზრდის საშუალო სირქარეს დროის მონაკვეთში).

პოპულაციის ლოგისტური ზრდა შეიძლება გამოიხატოს ტოლობით:

$$\frac{dN}{dt} = zN \left(\frac{K-N}{K} \right), \quad \text{საიდანაც} \\ z = \frac{dN}{dt \cdot N} \left(\frac{K-N}{K} \right)$$

ეს ტოლობა ანალოგიურია ექსპონენციალური ზრდის ტოლობისა; განსხვავება მხოლოდ დამატებით სიდიდეშია $\frac{K-N}{K}$, რომელიც შეესაბამება გარემოს წინააღმდეგობას. მასში K - პოპულაციის რიცხოვნობის ზედა ზღვარია. რაც უფრო იზრდება პოპულაციის კონკრეტული რიცხოვნობა (N), მით ნაკლებია $K-N$, სანამ იგი 0-ს არ გაუტოლდება.

იმისათვის, რომ უკეთ წარმოვიდგინოთ ექსპონენციალური ზრდა და შეფარდების $\frac{K-N}{K}$ მნიშვნელობა, განვიხილოთ ორი ჰიპოთეტური პოპულაცია, რომელთაგან ერთი იზრდება ექსპონენციალურად, მეორე კი ლოგისტურად. ღავშვათ, რომ ზრდის სირქარე $\lambda = e^z = 2$, საიდანაც ბიოტური პოტენციალი $z = 0,69$; ჩავთვალოთ, რომ პოპულაციის რიცხოვნობის ზედა ზღვარი ლოგისტური ზრდის შემთხვევაში $K = 100$. იმისდა მიხედვით, თუ როგორია პოპულაციის კონკრეტული რიცხოვნობა, ექსპონენციალური და ლოგისტური ზრდა სხვადასხვაგვარად წარიმართება. თუ, მაგალითად $N = 2$, პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდა

$$\frac{dN}{dt} = rN = 0,69 \cdot 2 = 1,38, \text{ ხოლო ლოგისტური ზრდა}$$

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N}{K} \right) = 0,69 \cdot 2 \left(\frac{100-2}{100} \right) = 1,35$$

როგორც ვხედავთ, მიუხედავად დაბალი საწყისი რიცხოვნობისა, ექსპონენციალურ და ლოგისტურ ზრდას შორის მაინც შეიმჩნევა განსხვავება. რაც უფრო იზრდება პოპულაციის რიცხოვნობა, მით მეტია ეს განსხვავება, რაზეც მიტყველებს ქვემოთ მოტანილი მონაცემები N -ის ოთხი მნიშვნელობით.

N	ექსპონენციალური ზრდა	ლოგისტური ზრდა
10	6,9	6,21
50	34,5	17,25
90	62,1	6,21
100	69	0

ამგვარად, პოპულაციის ერთი და იგივე რიცხოვნობისას, ექსპონენციალური და ლოგისტური ზრდა სხვადასხვაგვარია; N -ის ზრდასთან ერთად ექსპონენციალური ზრდა მატულობს, ხოლო ლოგისტური კლებულობს.

30-ე ნახატზე მოტანილი ექსპონენციალური მრული ასახავს პოპულაციის რიცხოვნობის ცვლილებას საწყის ეტაპზე. ცხადია, ასეთი ზრდა უსასრულოდ ვერ განხორციელდება; ალრე თუ გვიან თავს იჩენს მალიმიტირებელი ფაქტორები, რომელთა მოქმედებით პოპულაციის ზრდა წყდება. ლოგისტური ზრდის შემთხვევაში სიმჭიდროვის მატება პროპორციულია გარემოს უკუმოქმედებისა. ამიტომ პოპულაციის ზრდის სირქარე თანდათან ეცემა და ბოლოს ისიც წყდება. ცალკეულ შემთხვევებში შეიმჩნევა სიმჭიდროვის ზრდისა და მალიმიტირებელი ფაქტორების ზემოქმედების შეუთავსებლობა ღროში, რის შედეგად პოპულაციის რიცხოვნობა სკილდება ზედა

დასაშვებ ზღვარს. მაგრამ ეს დიდხანს არ გრძელდება და რიცხოვნობა სწრაფად უბრუნდება გარემოს ტევადობის დონეს.



5. რაოდენობრივი მერყეობა ბუნებრივ

პოპულაციებში

ზემოთ მოტანილი მონაცემები პოპულაციების დინამიკის შესახებ ეფუძნება უპირატესად ლაბორატორიულ დაკვირვებებს, ან თეორიულ განზოგავლებებს. ნებისმიერი თეორიული დასკვნა, როგორი დახვეწილაც არ უნდა იყოს იგი, ბოლომდე ვერ ასახავს ბუნებრივ პროცესებს. ამიტომ მათი გადატანა ბუნებრივ მოვლენებზე, შესაბამისი კორექტივების გარეშე, არამართებულია. მეორეს მხრივ, ბუნებრივი პოპულაციები ნებისმიერ მომენტში მრავალრიცხოვანი ფაქტორის ერთობლივ ზემოქმედებას განიცდიან, რისი გათვალისწინება ექსპერიმენტის პირობებში ასევე შეუძლებელია. შესაბამისად, ბუნებრივი პოპულაციების დინამიკის შესწავლა საშუალებას გვაძლევს, ერთის მხრივ, ავსახოთ რეალური სურათი, მეორეს მხრივ, კორექტივები შევიტანოთ თეორიულ დასკვნებში და, საბოლოო ჯამში, დავამუშავოთ პოპულაციის დინამიკის სრულყოფილი მოდელი.

ბუნებრივი პირობები იშვიათადაა ისეთი სტაბილური, როგორც ლაბორატორიული. საცვები, კლიმატი, მტაცებლები, რომლებიც განსაზღვრვენ ორგანიზმთა გადარჩენის უნარს, მუდმივ ცვლილებას განიცდიან და სხვადასხვა ინტენსივობით ზემოქმედებენ პოპულაციაზე. შესაბამისად, პოპულაციის სიდიდე დამოკიდებულია, ერთის მხრივ, გარემო პირობების მერყეობაზე, ხოლო, მეორეს მხრივ, ავით პოპულაციის უნარზე, შეინარჩუნოს ოპტიმალური რიცხოვნობა და სტრუქტურა.

ოპტიმალური რიცხოვნობა მნიშვნელოვანი ფაქტორია არა მხოლოდ მოცემული პოპულაციისათვის, არამედ იმ ბიოკენოზისთვისაც, რომლის წევრიცაა იგი. სხვადასხვა სახეობის ხანგრძლივი თანაარსებობა მხოლოდ მაშინაა შესაძლებელი, როდესაც მათი რაოდენობრივი თანაფარდობა ნორმის ფარგლებში მერყეობს. ამიტომ ყველა ბარიერი, რომელიც ზღვდავს პოპუ-

ლაციების უზომო გაზრდას, შენარჩუნებულია და განმტკიცებული ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებით.

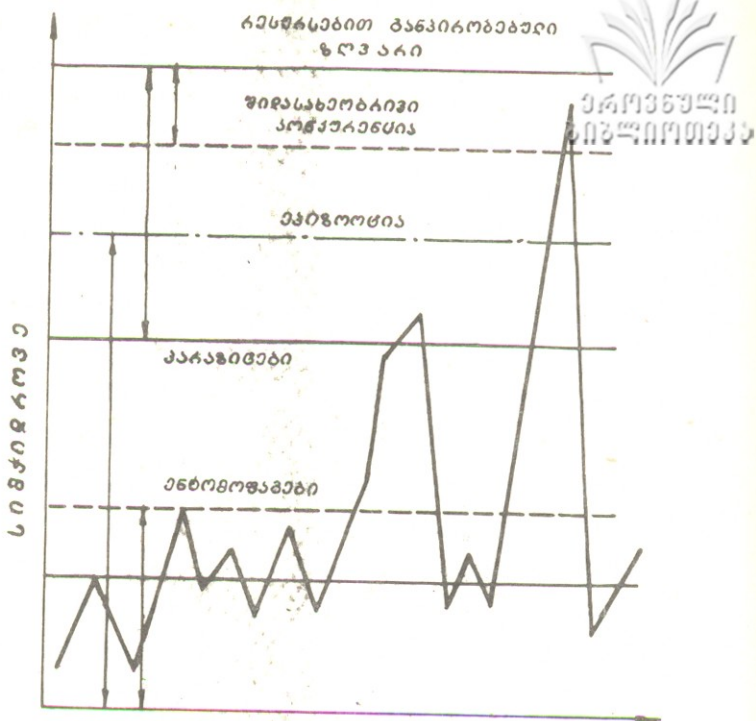
მრავალრცხოვანი მოსაზრება პოპულაციების რიცხოვნობისა და მისი მერყეობის მიზეზთა შესახებ პირობით შეიძლება გაიყოს 3 ძირითად ჯგუფად:

1. ავტორთა ნაწილი (ბოდენჰეიმერი, უვაროვი, ანდრეევარტა, ბირჩი და სხვ.) თვლის, რომ რიცხოვნობის ცვლილებაში ძირითადია კლიმატური ფაქტორები; ბიოტური ფაქტორების - საკვების, პარაზიტების, ბუნებრივი მტრების, დაავადებების და სხვათა მნიშვნელობა მეორეხარისხოვანია;

2. სხვა ავტორთა (ლოტკა, ვოლტერა, ნიკოლსონი, სმიტი და სხვ.) მიხედვით, რიცხოვნობა დამოკიდებულია მხოლოდ იმ ფაქტორებზე, რომლებიც განსაზღვრავენ პოპულაციის სიმჭიდროვეს;

3. შლადელური პოზიცია უკავიათ მილნეს, ნაუმოვს და ზოგიერთ სხვა ეკოლოგს. ისინი რიცხოვნობის მერყეობას ორი ჯგუფის ფაქტორებით ხსნიან. მათგან ზოგი (მტაცებლები, პარაზიტები, სახეობათაშორისი და შიდასახეობრივი კონკურენცია) დაკავშირებულია პოპულაციის სიმჭიდროვესთან; სხვა ფაქტორები (კლიმატური, ფიზიკურ-გეოგრაფიული და ა.შ.) სიმჭიდროვისაგან დამოუკიდებლად მოქმედებენ.

აღნიშნულ შეხედულებათა ერთ-ერთი ვარიანტია ფაქტორთა თანმიმდევრული მოქმედების პრინციპი, დამუშავებული საბჭოთა ენტომოლოგის ვიქტოროვის მიერ 1967 წელს (ნახ.32). ავტორის აზრით, მწერების მრავალ ჯგუფში პოპულაციების დინამიკას რამდენიმე ფაქტორი განსაზღვრავს: შედარებით დაბალი რიცხოვნობისას - მტაცებელი მონოფაგები; შემდგომ ეტაპზე - სპეციალიზირებული პარაზიტები, რომლებიც მასობრივად მხოლოდ მაშინ მრავლდებიან, როდესაც მასპინძელ ორგანიზმთა რიცხოვნობა მაღალია. სიმჭიდროვის შემდგომი მომატებისას იზრდება პოპულაციაში ინფექციურ დაავადებათა აღმოცენებისა და გავრცელების შესაძლებლობა. ამასთან ერთად მოქმედებაში მოდის „ჰომეოსტაზის შიგაპოპულაციური მექანი-




ნახ.32. მწერების რიცხოვნობის განმსაზღვრელ ძირითად მექანიზმთა აქტიობის ზონები; ვიქტოროვის (1967) მიხედვით

ზმები“. პოპულაციის უკიდურესი გაზრდა იწვევს საკვები რესურსების ამოწურვას, რასაც მოყვება რიცხოვნობის მკვეთრი დაცემა.

რიცხოვნობის რეგულირების აღნიშნულ სქემას მრავალი ავტორი მეტისმეტად გაუბრალოებულად მიიჩნევს; სხვები ანალოგიურ სქემებს საერთოდ უარყოფენ, რადგან თვლიან, რომ პოპულაციის რიცხოვნობა და მისი მერყეობის ხასიათი დამოკიდებულია არა ცალკეულ ფაქტორებზე, არამედ მათ ერთობლიობებზე, რომლებიც, საარსებო პირობების შესაბამისად, სხვადასხვაგვარად მოქმედებენ. როგორც აღნიშნავს ოდუმი (1975), ხშირ შემთხვევაში ჩვენ არ შეგვიძლია ფლუქტუაციის მიზეზების დადგენა და

იძულებული ვართ დავკმაყოფილოთ მხოლოდ ფაქტების კონსტატაცია.

თუ გავანალიზებთ შესაბამის მონაცემებს, შეიძლება გამოვყოთ ბუნებრივი პოპულაციების დინამიკის ორი ძირითადი ტიპი: 

I - როდესაც 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 სტაბილურია; სხვები გარემოს ნებისმიერ ცვლილებაზე რეაგირებენ, ამიტომ მათი რიცხოვნობა მუდმივ მერყეობას განიცდის;

II - როდესაც პოპულაციის დინამიკას, გარემო პირობების ცვლილების მიუხედავად, ციკლური ხასიათი აქვს. ერთ შემთხვევაში, რიცხოვნობა ხასიათდება მკვეთრად გამოსატყლი მერყეობით სეზონების მიხედვით; მეორეში - მისი მკვეთრი მომატება და დაკლება რამოდენიმე წლის ინტერვალით მეორდება.

დინამიკის I ტიპი დამახასიათებელია ხანგრძლივად მცხოვრები ცხოველებისათვის, რომელთაც გააჩნიათ ჯადარჩენის მაღალი უნარი და დაბალი ნაყოფიერება; პოპულაციები ხასიათდებიან რთული ასაკობრივი სტრუქტურით, ორგანიზმთა შორის კარგადაა გამოსატყლი შთამომავლობაზე ზრუნვის ინსტიქტი. მაგალითად, მსხვილ ჩლიქოსნებს პრერეპროდუქტიული და რეპროდუქტიული პერიოდები ხანგრძლივი აქვთ, ამიტომ მათ პოპულაციებში შედარებით ახალგაზრდა ინდივიდების წილი ყოველთვის მაღალია; შესაბამისად, გამრავლება რეგულარულად ხორციელდება, ხოლო შობადობის ხანმოკლე დაყოვნება თითქმის არ ახდენს გავლენას პოპულაციის სტრუქტურასა და რიცხოვნობაზე.

პოპულაციის არარეგულარული ცვლილების მაგალითს ასახავს 33-ე ნახატი. როგორც ჩანს, რუხი ყანჩას (*Ardea cinerea*) პოპულაციების რიცხოვნობა დიდი ბრიტანეთის ორ პუნქტში წლების მანძილზე ძირითადად მსგავსი იყო; ძლიერი ყინვების წლებში (1940-47 და 1962-63) ადგილი ჰქონდა რიცხოვნობის დაკლებას, თუმცა ყველა შემთხვევაში რიცხოვნობა ნორმას უბრუნდებოდა.

დინამიკის ციკლური ხასიათის მაგალითია ცხვრის პოპულაციის ცვლილება ტასმანიაზე. მას შემდეგ, რაც ეს ცხოველი აქ დამკვიდრდა, მისი რიცხოვნობა 1920 წლიდან მუდმივ, მაგრამ „არაკანონმდებლურ“ ენაცვლებას განიცდიდა.

დინამიკის იგივე ტიპი დამახასიათებელია ორგანიზმებისათვის ხანმოკლე სიცოცხლით, მაგრამ მაღალი რეპროდუქტიული უნარით. მაგალითად, მრავალი ერთჯირედიანის სიცოცხლის ხანგრძლივობა რამოდენიმე დღით განისაზღვრება, ამიტომ პოპულაციის განახლება სწრაფად ხორციელდება. გარემოს ნებისმიერ ცვლილებაზე ისინი სათუთად რეაგირებენ; შესაბამისად, მათი რიცხოვნობა დროის შედარებით მცირე მონაკვეთშიც კი მკვეთრ ფლუქტუაციას განიცდის.

ხშირ შემთხვევაში, რაც უფრო მრავალრიცხოვანია პოპულაცია, მით უფრო სათუთად რეაგირებს იგი გარემოს უარყოფით ცვლილებებზე. ასე, თბილისის მიდამოებში ჩვეულებრივი ტრიტონის პოპულაციათა რიცხოვნობა რამოდენიმეჯერ აღემატება მცირეაზიური ტრიტონისას, მაგრამ 1983-84 წლებში ცივი ზამთრის უარყოფითი ზემოქმედება პირველ რიგში ჩვეულებრივი ტრიტონის პოპულაციებს დაეცყოთ (იხ. ცხრილი I5).

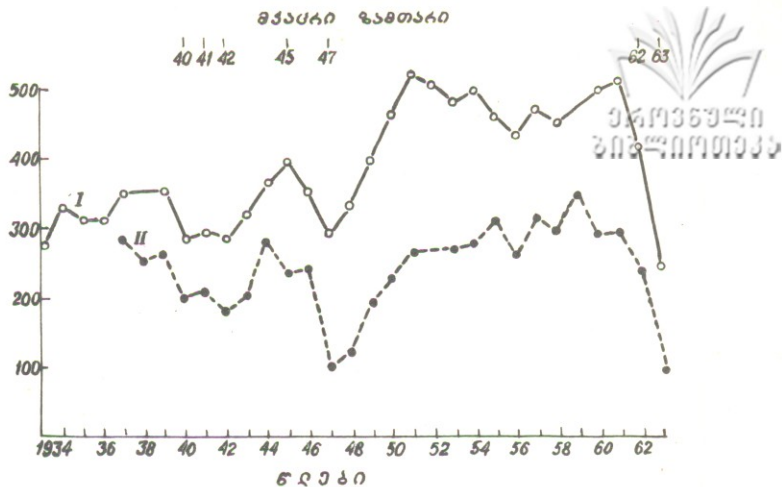
ცხრილი I5

მცირეაზიური და ჩვეულებრივი ტრიტონების რიცხოვნობის ცვლილება 1983-85 წლებში

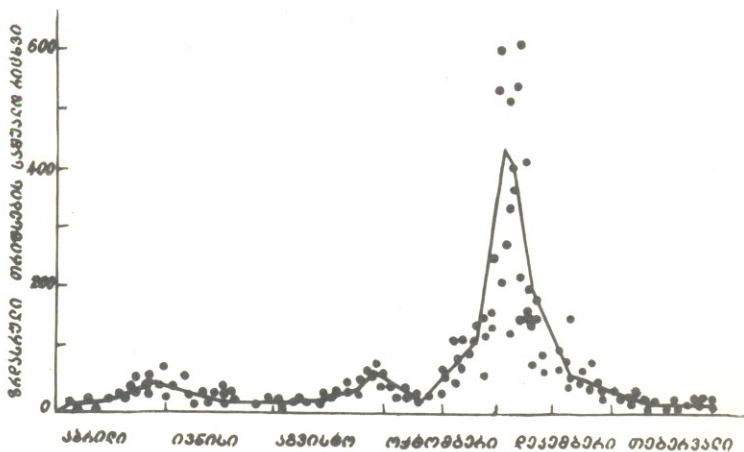
თარხნიშვილის (1988) მიხედვით

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

თუ ორგანიზმთა სიცოცხლის ხანგრძლივობა თვეებით განისაზღვრება, ხოლო წლის მანძილზე ერთმანეთს რამდენიმე თაობა ენაცვლება, პოპულა-



ნახ.33. რუბი ყანჩას რცხოვნობის ცვლილება დიდი ბრიტანეთის ორ უნქტში; ლეკის (1966) მიხედვით



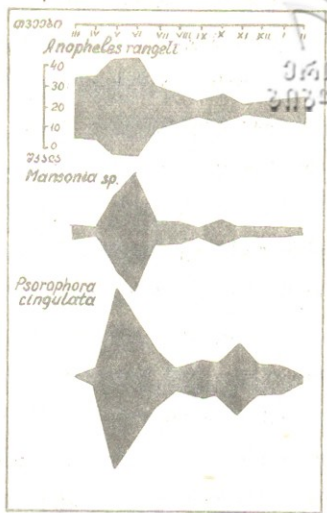
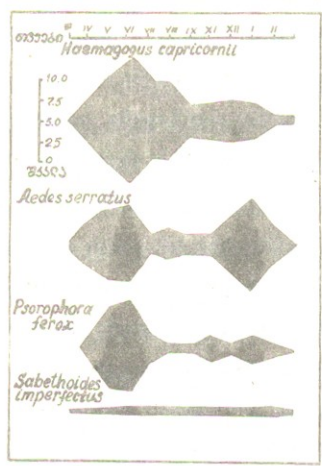
ნახ.34. ორიფების სეზონური დინამიკა კ.ადელაიდის მახლობლად; რიკლეფსის (1979) მიხედვით

ციის რცხოვნობა, პირველ რიგში, წლის დროზე და მოკიდებული - ხელსა-
ყრელ თვეებში რცხოვნობა მკვეთრად იზრდება, არახელსაყრელ პერიოდებ-
ში კი მცირდება. ამ მხრივ საინტერესოა თრიფსების ერთ-ერთი სახეობის
(*Trips imaginis*) სეზონური დინამიკა ქ. ადელაიდის მახლობლად (ავსტრალია),
სადაც ეს ფორმა ცნობილია, როგორც დეკორატიული კულტურების მა-
გნებელი. ადელაიდაში ხმელთაშუაზღვისეული კლიმატია - ზამთარში ცივა,
ზაფხულში გვალვა და სიცხე. სამაგიეროდ გაზაფხულზე მაგნებლისათვის
საესებით ხელსაყრელი პირობებია - ოპტიმალური ტენიანობა და ტემპერა-
ტურა, საკვების სიუხვე და ა.შ. ამის გამო წლის მანძილზე თრიფსის
რცხოვნობა ციკლურ ცვალებადობას განიცდის: რცხოვნობის მკვეთრი
ზრდა (გაზაფხულზე) ენაცვლება უცვარ დაცემას ძლიერი გვალვებისა და
ყინვების პერიოდში (ნახ. 34).

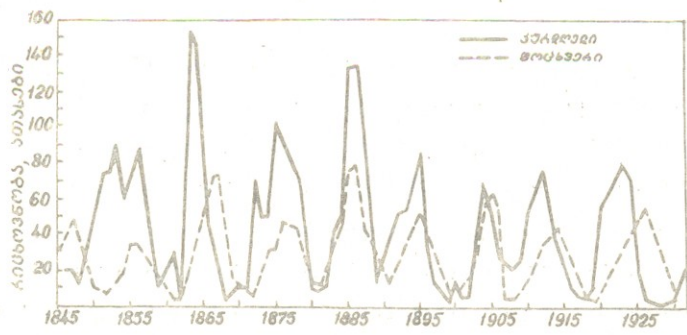
35-ე ნახატი გვიჩვენებს კოლოების წლიურ დინამიკას ტროპიკებში
(კოლუმბია). როგორც ჩანს, 7 სახეობიდან მხოლოდ ერთი არ რეაგირებს
გარემოს ცვალებადობაზე; დანარჩენ სახეობათა წლიური დინამიკა თითქ-
მის იდენტურია, რაც იმაში გამოიხატება, რომ მაქსიმალურ რცხოვნობას
პოპულაცია მაის-ივნისში აღწევს.

ხანგრძლივად მცხოვრები ორგანიზმებისათვის (პირველ რიგში, ფრ-
ნველებისა და ძუძუმწოვართათვის) დამახასიათებელია დინამიკის მრავალ-
წლიანი (3-დან 10 წლამდე) ციკლი. მაგალითად, კანადაში ფოცხვერის პო-
პულაციის რცხოვნობა ყოველ 9-10 წელიწადში ერთხელ მკვეთრად მატლობს.
თანაც შემჩნეულია, რომ მტაცებლის რცხოვნობის ცვლილება ემთხვევა
მისი ძირითადი მსხვერპლის - კურდღლის რცხოვნობას (ნახ. 36).

ეკოლოგებს შორის არაა ერთიანი აზრი ამ მოვლენის მიზეზების შე-
სახებ. ბუნებრივია ვიფიქროთ, რომ ფოცხვერისა და კურდღლის რცხოვნო-
ბა ურთიერთკავშირშია: კურდღლის პოპულაციის ზრდა განაპირობებს მტაცე-
ბლის რცხოვნობის მატებას. საკვები რესურსების ამოწურვის შემდეგ,
კურდღლის რცხოვნობა სწრაფად ეცემა, რაც, თავის მხრივ, განაპირობე-
ბს ფოცხვერის რცხოვნობის დაქვეითებას. როდესაც მტაცებლის პოპულა-



ნახ.35. კოლხების შვიდი სახეობის სეზონური დინამიკა აღმოსავლეთ კოლუმბიაში; ბეიტსის (1945) მიხედვით



ნახ.36. კორდლისა და ფოცხეერის პოპულაციების რიცხოვნობის მერყეობა კანადაში; შაკ-ლულირის (1937) მიხედვით

ცია მინიმუმამდე დავა, ხოლო საკვები აღდგება, კურდღლის რიცხოვნობა კვლავ იწყებს მატებას და ციკლი განახლდება.

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

არის მოსაზრება, რომ კურდღლისა და ფოცხვერის რიცხოვნობის ციკლორობა განპირობებულია საკვები რესურსებით. საკვების რაოდენობის და ხარისხის შეცვლა იწვევს კურდღლის რიცხოვნობის მკვეთრ დაქვეითებას. სხვების აზრით, რიცხოვნობის 9-10-წლიანი ციკლები დაკავშირებულია კოსმიურ მოვლენებთან, სახელდობრ მზის აქტივობის ცვლასთან. ასეთი ვარაუდის სასარგებლოდ მეტყველებს მრავალი სხვა ცხოველის რიცხოვნობის ანალოგიური სურათი, რომელზეც არაა დაკავშირებული არც მტაცებელთან, არც საკვებთან.

უფრო ხანმოკლე ციკლები დამახასიათებელია თაგვისნაირთათვის. 3-4 წელიწადში ერთხელ ჩრდილოეთ ამერიკისა და ევრაზიის ტუნდრაში ადგილი აქვს ლემინგების (გვარ *Lemus*-ის 2 სახეობა ევრაზიაში, ერთი სახეობა ჩრდ.ამერიკაში და გვარ *Dicrostonyx* -ის ერთი სახეობა ჩრდ.ამერიკაში) რიცხოვნობის კატასტროფულ ზრდას. ეს განაპირობებს ჩრდილოეთის მელას (*Alopex lagopus*) და პოლარული ბუს (*Nyctea scandiaca*) რიცხოვნობის მკვეთრ მომატებას. მსხვერპლის და მტაცებლების რიცხოვნობის დაცემა ასევე ემთხვევა ერთმანეთს - ჩრდ.მელას დიდი ნაწილი ადგილზე იღუპება, ბუ კი მიგრირებს სამხრეთისაკენ. ანალოგიური ურთიერთობა შეიმჩნევა, ერთი მხრივ, მემინდვრებისა (*Microtus*),

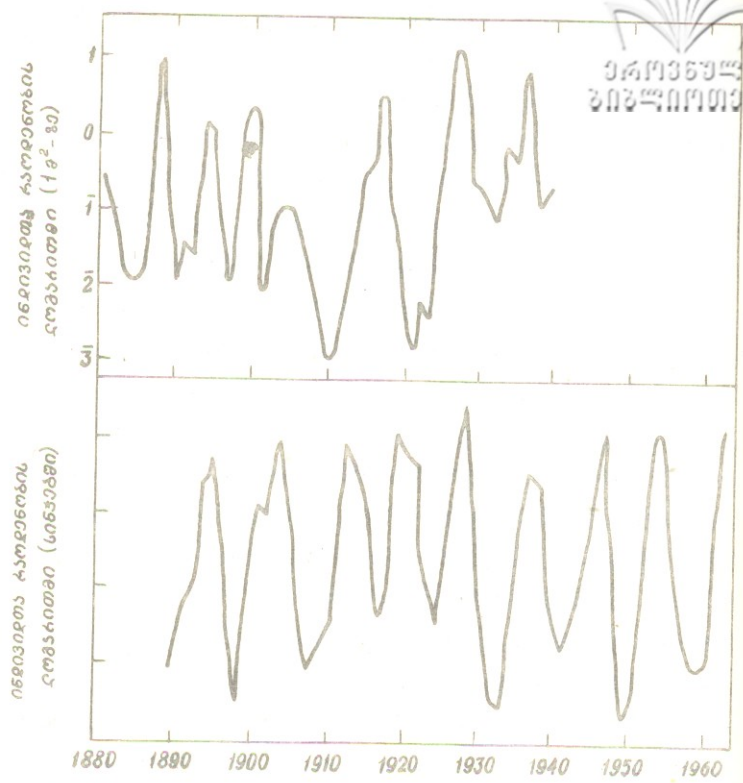


მეორეს მხრივ კი შელასა (*Vulpes fulva*) და ლაქოს (*Lanius excu-
biatus*) პოპულაციებს შორის ტაიგაში.

პოპულაციის რეცხონობის ცვლილებაში საკვების ხარისხის მნიშვნე-
ლობის შესახებ შემდეგი ფაქტი მეტყველებს: 50-60-იან წლებში ალიას-
კაზე შეისწავლებოდა ლემინგის რეცხონობის დინამიკა და მისი განმსა-
ზღვრელი ფაქტორები. დადგინდა, რომ თითოეული ციკლი მეორდება 4-5 წე-
ლიწადში ერთხელ. ზამთარში, თოვლის საფარის ქვეშ, რეცხონობა მკვეთ-
რად ეცემა, რაც მტაცებლების როლზე მეტყველებს. მაგრამ რეცხონობის
მერყეობის ძირითადი მიზეზი მაინც საკვებ მცენარეთა ხარისხი გამო-
დგას; პოპულაციათა სიდიდე ხშირ შემთხვევაში ემთხვეოდა ცილების შემ-
ცველობას მცენარეებში. მაგალითად, მაქსიმალური რეცხონობის დროს
1960 წელს (125 ინდ/კმ^2) ცილების რაოდენობა (%) მცენარეებში შეად-
გენდა 22-ს; მომდევნო წლებში ეს მაჩვენებელი შემდეგნაირად იცვლებო-
და: 1961 წელს - 2,5 ინდ/კმ² (14%), 1962 წელს - 10 ინდ/კმ² (17%),
1963 წელს - 50 ინდ/კმ² (15%) და ა.შ.

მოგვყავს პოპულაციების ციკლური მერყეობის კიდევ რამდენიმე მა-
გალითი: ნაძვის მხერხავი (*Drino Bohemica*) ვეროპიდან კანადაში და-
ახლოებით 1930 წელს შეიტანეს. 1938 წლისათვის იგი ფართოდ გავრცელდა
ზღვისპირა პროვინციებში, სადაც სერიოზულ ზარალს აყენებდა ნაძვნარს.
დაახლოებით 20 წლის მანძილზე რეგულარულად აღირყხებოდა მხერხავის
რეცხონობა. დადგინდა, რომ ყოველი ციკლის ხანგრძლივობა შეადგენდა
5-6 წელს; რეცხონობის მკვეთრი მატება აღინიშნებოდა მატლის სტადია-
ზე, რომლის რეგულირებას ახდენდა პარაზიტი ექსენტერუსი (*Exenterus sp.*).
პარაზიტის აქტივობა პირდაპირ კავშირში აღმოჩნდა მხერხავის პოპულა-
ციის სიმჭიდროვესთან - მის ზრდასთან ერთად იზრდებოდა პარაზიტის ეფე-
ქტურობა.

37-ე ნახატი ასახავს პეპლების ორი სახეობის რეცხონობის დინა-
მიკას ვეროპაში. როგორც ჩანს, მინიმალური სიმჭიდროვე რამდენიმე ათა-
სჯერ აღემატება მაქსიმალურს, რომელიც მეორდება 8-12 წლის ინტერვა-



ნახ. 37. პეპლების ორი სახეობის რიცხოვნობის მერყეობა ევროპაში: ზემოთ - *Bupalus* sp. ლიტვლინგენის (გფრ) ტყეებში; ვარლის (1949) მიხედვით; ქვემოთ - *Zeizaphera* sp. ენგაღინის (შვეიცარია) ფოთლოვან ტყეებში; ბალტენსგაილერის (1964) მიხედვით

ლით. ალპებში ლარიქსის ფოთოლმხვევიას რიცხოვნობის ციკლი შეადგენს 10 წელიწადს. ამ ხნის მანძილზე მანგებლის მაქსიმალური რიცხოვნობა დაახლოებით 10 000-ჯერ აღემატება მინიმალურს.

ცხადია, ბუნებრივ პოპულაციათა რიცხოვრივი მერყეობის სურათი მხოლოდ აღწერილით არ შემოიფარგლება. სახეობრივი სპეციფიკის შესაბა-

მისად, დინამიკა შესაძლოა სხვადასხვაგვარად განხორციელდეს. როგორც არაერთხელ აღინიშნა, ნებისმიერი პოპულაცია რიგი მახასიათებლების მიხედვით განსხვავდება დანარჩენებისაგან. ეს დინამიკასაც შეეხება რომელიც, გეოგრაფიული ფაქტორების შესაბამისად, სპეციფიკურად იწვევს თავს. ამ მხრივ პოპულაციათაშორისი განსხვავებები ისეთ თავისებურებებში ვფინდება, როგორცაა მაქსიმალური და მინიმალური მაჩვენებლების ცვლა სეზონების მიხედვით, რეცხვონობის პიკების ცვლილება დროში, მოკლე თუ გრძელი ციკლების ხანგრძლივობა და ა.შ. სამწუხაროდ, ეს და მრავალი სხვა ანალოგიური საკითხები სუსტადაა შესწავლილი და თავის შემდგომ დასაბუთებას საჭიროებს.

დასკვნები

მოტანილი მონაცემები ცხადყოფენ, რომ ნებისმიერი პოპულაცია ფუნქციონირებს, როგორც ერთიანი სისტემა, რომლის თავისებურებები არსებითად განსხვავდებიან მისი თითოეული წევრის თავისებურებებისაგან. ინდივიდი იბადება და კვდება, დროის ნებისმიერ მომენტში ხასიათდება ამა თუ იმ ასაკით. მაგრამ როდესაც ვლაპარაკობთ შობადობაზე, სიკვდილიანობაზე, ასაკობრივ სტრუქტურაზე, ცხადია, ცალკეულ ორგანიზმებს არ ვგულისხმობთ; ამ ცნებებს მხოლოდ მაშინ აქვთ აზრი, როდესაც საქმე მათ ერთობლიობებთან გვაქვს.

ჩვენ მიერ განხილული პოპულაციური მოვლენები რეალური პროცესების მხოლოდ ზოგად სურათს ასახავენ. ცხადია, ყველა კონკრეტულ შემთხვევაში ისინი სპეციფიკურად ვლინდება. 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. როგორც აღინიშნა, პოპულაციები წარმოადგენენ ბუნებრივი გადარჩევის ხანგრძლივი მოქმედების შედეგს, ამიტომ

თითოეული მათგანი მეტნაკლებად განსხვავდება დანარჩენებისაგან.

პოპულაციების სპეციფიკურობა მრავალ (თეორიულად ყველა!) მახასიათებელში ვლინდება, მათ შორის ეკოლოგიურშიც, რომელთა შესახებ ზევით იყოს ლაპარაკი. ცხადია, ეს უნდა გაითვალისწინონ მკვლევარმა ეკოლოგებმა, მეტადრე იმათ, ვინც სახეობებს პოპულაციურ დონეზე შეისწავლიან. საყოველთაოდ აღიარებული ზოგადი დებულება - ნებისმიერი პოპულაცია მორფო-ფიზიოლოგიურად სპეციფიკურია - უთუოდ უნდა იყოს გათვალისწინებული ყველა კონკრეტულ შემთხვევაში. ცხოველთა ნებისმიერი ჯგუფის შესწავლისას უნდა ვცვალოთ, რომ ეს დებულება ფაქტობრივი მონაცემებით დავადასტუროთ, მრავალფეროვან პოპულაციურ მოვლენებს კი შესაბამისი დასაბუთება მივცეთ.



- I. Дажо Р., Основы экологии. - М., 1975
2. Захваткин Ю.А., Курс общей энтомологии. - М., 1986
3. Каджая Г.Ш., Опыт эколого-морфологического анализа акарид Кавказа. - Тбилиси, 1975
4. Майр Э., Зоологический вид и эволюция. - М., 1968
5. Майр Э., Популяции, виды и эволюция. - М., 1974
6. Наумов Н.П., Экология животных. - М., 1975
7. Новиков Г.А., Основы общей экологии и охраны природы. - Л., 1979
8. Одум Ю., Основы экологии. - М., 1979
9. Радкевич В.А., Экология. - Минск, 1977
10. Риклефс Р., Основы общей экологии. - М., 1979
11. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В., Краткий очерк теории эволюции. - М., 1969
12. Чернова Н.М., Былова А.М., Экология. - М., 1981
13. Шварц С.С., Эволюционная экология животных. - Свердловск, 1969
14. Шидловский М.В., Определитель грызунов Закавказья. - Тбилиси, 1962
15. Шмальгаузен И.И., Проблемы дарвинизма. - Л., 1969



- აგრეგაცია 20, 22, 24, 28, 29, 31
 39, 40
 - ქალაქის 32
 - კოეფიციენტი 25, 28
 აგრესია 45
 ადაპტაცია 9, 59
 ალუმატრია 62
 ანტაგონიზმი 39
 არეალი 5, 7, 9, 13, 14, 20, 21,
 64, 65, 69-71, 84, 85, 127
 ასაკი ეკოლოგიური 52
 - პოსტრეპროდუქტიული 52
 - პრეპროდუქტიული 52, 109
 - რეპროდუქტიული 52
 ასაკობრივი პირამიდა 90-92
 - ჯგუფი 54
 ატრაქტანტი 47
 ბიომასა 64, 65-68, 71-73
 ბიოტიპი 62, 63
 ბიოტოპი 17, 18, 68, 70
 ბიოტური პოტენციალი 79, 108, III,
 III3, III4
 ბიოცენოზი 4, 5, 15, 71, 86-88, 107, III6
 -პროდუქტიულობა 87, 88
 ბუნებრივი გადარჩევა 5, 9, III7, 127
 ბუნებრივი ზონა 66
 გადარჩევა (გადარჩენის უნარი)
 83, 86, 93, 97, 98, 100, 102,
 107
 - შეფარდებითი 96, 97
 გადარჩენის ინდექსი 95-100
 - ტაბულა 94, 96
 გამრავლების სუფთა სიჩქარე
 98 (განმარტება), 99, 100, 107
 განაწილება (ორგანიზმების) 21-
 28
 - თანაბარი 22
 - კონგრეგაციული 22
 - შემთხვევითი 21, 22, 26, 27
 - ჯგუფური 22, 26-28
 განსახლება 85
 გარემოს ტევადობა 85, 86 (გან-
 მარტება)
 - წინააღმდეგობა III4
 გენერაციის საშუალო დრო 98,
 100, 101
 გუნდი 34, 36 (განმარტება),
 38, 40
 დემოგრაფია 93 (განმარტება)
 დემოგრაფიული ტაბულები 93,
 99, 100
 დისპერსია შიგაპოპულაციური
 21-26, 28, 39

ეგოლუცია 9, 127
ევერეფაგია 71, 72
ეკოლემენტი 62
ეკოსისტემა 64
ემიგრაცია 52, 79, 83
ენდეშურობა 6, 21
ეფექტი ჯგუფის 32-34, 39, 48, 85
- მასობრივი 33
ექსპონენციალური ზრდა I08, II0-II3
- მრული I08, II0, III, II3

ვერტიკალური სარტყელი 66
ვექტორ-სვეტი (მატრიცული სისტე-
მების) I0I-I03

ზოოფაგია 71, 73

იზოლატი გეოგრაფიული 9-13
იზოლაცია სქესობრივი 8
- ტერიტორიული 8-II, 13, 34, 39, 40
იზორეაგენტი 62
იმიგრაცია 52, 79, 83
ინფორმაცია (შიგაპოპულაციური)
45, 46
- აკუსტიკური 45
- ოლფაქტორული 45, 46
- ოპტიკური 45, 46

კანიბალიზმი 53, 60
კასტა (საზოგადოებრივ მწერებში) 55

კოლონია I5, 22, 34, 36, 55
კონკურენცია 28, 29, 40
- სახეობათაშორისი I17
- შიგასახეობრივი I17
კონტინუუმი II, I4
კოჰორტა 93 (განმარტება), 95

ლიდერი ჯგუფის 37, 38
ლოგისტური ზრდა I09
- მრული I09, II3

მატრიცული სისტემა (ლესლის)
I0I, II0

მიკროპოპულაცია 62, 63, 69

მეტაბოლიტი 47

მეტამორფიზი 74

მიგრაცია I6, 33, 64, 76, 83

- სეზონური 37

- ტერიტორიული 37

მონოგამია 50

მონოფაგია ორგანიზმები II7

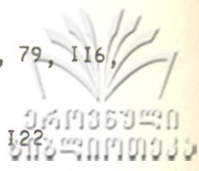
მორფა (შიგაპოპულაციური) 57-59,
6I

მორფო-ბიოლოგიური ჯგუფი 62

ნაკვეთი ინდივიდუალური 37, 42,
44, 45

- ოჯახური 46

ნაყოფიერება I6, 30, 34, 5I, 54,
60, 79, 80, 82, 86, 87, 93-95, 99-
I02



- ოჯახი 34, 55
- მამრობითი 34
- მდედრობითი 34
- შერეული 34

- პანმიქსია 5
- პარცელა 62, 63
- პლანქტონი 70
- პოლიგამია 50
- პოლიმორფიზმი 48, 50, 55, 57-64
- პოლიციკლურობა 54
- პოპულაცია 3, 5 (განმარტება), 13, 16, 19
- ადგილობრივი 14, 15
- გეოგრაფიული 14
- დამოკიდებული 18
- დროებითი 18
- ეკოლოგიური 14
- ელემენტარული 14
- ლაბორატორიული 20, 78, 80, 105-107
- ნახევრადდამოკიდებული 18
- პოლიმორფული 62
- სტაბილური 51
- პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა 101, 119
- ასაკობრივი ჯგუფები 54
- დემოგრაფიული სტრუქტურა 50

- დინამიკა 20, 78, 79, 116, 117, 119
- - სეზონური 119, 122
- - ციკლური 122
- რიცხოვნობა 14, 20, 21, 33, 50, 64-68, 75-80, 96, 102, 111
- - შეფარდებითი 68, 74
- - ფლუქტუაცია 118, 120
- სიმჭიდროვე 20, 25, 31, 32, 33, 48, 60, 64, 66, 83, 85, 86, 115
- ეკოლოგიური (სპეციფიკური) 69-71
- - საშუალო 69, 71
- პოპულაციური ტალღები 9
- რასა გეოგრაფიული 13
- ეკოლოგიური 61
- რეგულატორი ზრდის 48
- რელიქტი 6

- სიკვდილიანობა 43, 50-54, 64, 69, 76, 79, 82-85, 89, 93, 95, 97, 106, 108
- აფსოლუტური 96
- ეკოლოგიური 82
- სპეციფიკური 105, 106
- სიმბატრია 48, 49
- სტენოფაგია 69, 72

ბეღერგონები 46

ტერიტორიულობა 39, 41 (განმარტება),
42, 85

ფაქტორები (გარემოს) 9

- აბიოტური 3, 64

- ანთროპოგენული 69

- ბიოტური II7

- ეკოლოგიური 54

ფენოტიპი 9

ფიტობლანქტონი 70

ფიტოფაგია 71, 72

ფსევდოპოპულაცია 18

ქვიშა ტერიტორიული 44

შობადობა 20, 50, 52, 76, 79,

82-86, 107, 109

- ეკოლოგიური 80, 81

- მაქსიმალური 80, 81

ცვალებადობა გეოგრაფიული 13, 14

- დენსობრივი 49

- პოპულაციური 107

- რაოდენობრივი 49

- ფაზური 32

ძილქუში 52

ხროვა 15, 34, 36 (განმარ-
ტება), 37

- ექვიპოტენციური 36

- ლიდერიანი 36

ჯოგი 15, 24, 37 (განმარტე-
ბა), 39

ჰემიპოპულაცია 18

ჰიდრობიონტი 28

ჰომეოსტაზი 21, 117

შესავალი

I	პოპულაციების ზოგადი დახასიათება	
1.	პოპულაცია, როგორც სახეობის არსებობის ფორმა	5
2.	სახეობის არეალი და პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება	9
3.	პოპულაციების არაერთგვაროვნება	14
II	პოპულაციების სივრცობრივი სტრუქტურა	21
1.	ორგანიზმების განაწილების ხასიათი პოპულაციებში	21
2.	აგრეგაცია და ჯგუფის ეფექტი	29
3.	იზოლაცია, ტერიტორიულობა, ურთიერთინფორმაციის საშუალებები	39
III	პოპულაციური პოლიმორფიზმი და შიგაპოპულაციური ეკოლოგიური ჯგუფები	48
IV	პოპულაციების რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე	64
	რიცხოვნობის დადგენის ზოგიერთი ექთოდი	75
V	პოპულაციების დინამიკა	78
1.	პოპულაციის რიცხოვნობის განმსაზღვრელი ფაქტორები	79
2.	რიცხოვნობის რეგულირება. გარემოს ტევადობა	85
3.	პოპულაციის ზრდის უნარის დადგენა	89
	ა) ასაკობრივი პირამიდები	90
	ბ) დემოგრაფიული ტაბულები	93
	გ) ლესლის მატრიცული სისტემა	101
4.	პოპულაციების რაოდენობრივი ცვალებადობა	108
5.	რაოდენობრივი მერყეობა ბუნებრივ პოპულაციებში	116
	დასკვნები	127
	ლიტერატურის სია	129
	საგანთა საძიებელი	130



Гия Шалвович Каджая
ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ
(на грузинском языке)
Издательство Тбилисского университета
Тбилиси 1990