28.08
Б81

А.К. Бродский

ЖАЛПЫ ЭКОЛОГИЯНЫҢ қысқаша курсы



Бродский А. К. Жалпы экологияның қысқаша курсы (Оқу құралы). — Алматы: Ғылым, 1998. 176 б.

Оқу құралында табиғи жүйелердің қызметіне терең талдау жасалған. Экологиялық факторлардың әсері жайындағы мағлұматтар қорытылып, жүйеге келтірілген, популяция санына қатысты мәселелер талданған, экожүйе концепциясы ұсынылған. Оқу құралының осыған ұқсас аударма және отандық басылымдардан өзгешелігі — баяндауы ықшам және оқырман назарын осы күнгі экология ғылымының ең маңызды концепциялары төңірегінде шоғырландырады.

Қітап университеттердің табиғаттану факультеттерінің студенттері мен «Экология және табиғи ресурстарды оңтайлы пайдалану» арнайы курсының тыңдаушыларына арналған.

Библиографиялық атаулар — 15. Суреттер — 55. Кестелер — 5.

Орыс тілінен аударған **Қ. С. Көшкімбаев**

ISBN—5—628—02179—2

© Бродский А. К., 1996
© ДЕАН+АДИА — М., 1996
© Көшкімбаев Қ. С. — қазақша аудармасы, 1998

«Адам деген — асқақ ат» — М. Горькийдің гуманизмге толы үндеуі осындай еді. «Табиғат, Табиғат-Ана» — деген сөздің асқақтығы одан кем емес. Жаңа экологиялық мәдениет осыны мойындауы тиіс. Табиғатқа деген ілтипат — бұл адамға да көрсетілген құрмет.

АЛҒЫ СӨЗ

Қазіргі әлемде экологиялық проблемалар өзінің қоғамдық мәні жағынан алдыңғы қатардағы мәселелердің біріне айналды, тіпті ядролық соғыс қауіпі де оның көлеңкесінде қалып қойды. Адамның шаруашылық іс-әрекетінің қауырт дамуы, айналадағы ортаға үдемелі, көбіне бүлдірушілік сипатта әсер етуде. Адамның табиғатқа әсері мыңдаған жылдар бойында қалыптасқан табиғи жүйелерді өзгерту, сондай-ақ, топырақты, су көздерін, ауаны ластау арқылы жүзеге асуда. Бұл табиғат ахуалының күрт төмендеуіне әкеліп соқты, көп жағдайларда орны толмас зардаптар қалдырды. Экологиялық дағдарыс шын мәніндегі қауіпті төндіріп отыр: іс жүзінде тез өріс алып бара жатқан дағдарыстық жағдайларды кез келген аймақтардан көруге болады.

«Экологияның танымал сөзге айналғаны соншалық, оны не болса соған — тазарту ғимараттарын салуға, жерді пайдалануды аймақтық деңгейде жоспарлауға, қағазды қайта өңдеуге және көкөністерді тек органикалық тыңайтқыштарды пайдалана отырып өсіруге айдар етіп таға салатын болды. Осы іс-әрекеттердің бәрі аса қажет екендігіне қарамастан, мұның ар жағында көбіне ойынды әдеттегі талай сыннан өткен ережелер бойынша жүргізбей, табиғат заңдарын сорақылықпен бұзғанымыз үшін табиғаттың өз үкімімен бізге берер соққысын жеңілдетумен лайықты жазаны аз да болса кешеуілдетуге тырысуымыз жатыр». Американдық оқымысты Р. Риклефстің «Жалпы экология негіздері» оқулығынан алынған осы үзінді, табиғатты ұтымды пайдаланудың өткір проблемаларын шешудегі экологияның ғылым саласы ретіндегі маңызын барынша айқын көрсетеді. Алайда, табиғат қорғаудың нақтылы мәселелерін шешуге тым бой алдырып, біз табиғаттың өмір сүру және даму заңдарын білмейінше, жұмсаған бар күш-жігеріміз табиғат пен адам арасындағы қайшылықтарды туғызған себептермен емес, оның зардаптарымен күресуге жұмсалатынын естен шығарып аламыз. «Адамды құтқару дегеніміз — ең алдымен табиғатты сақтау. Бұл жерде тек биологтар ғана айтылған тезистің әділдігін мойындатар дәлелдер келтіре алады», — деп жазады Ф. Рамад «Қолданбалы экология негіздері» атты еңбегінде. Жоғарыда айтылғандардан шығатын қорытынды айқын: адамды құтқару жолындағы әре-

кетті табиғаттың тіршілік ету және даму заңдылықтарын оқып-үйренуден бастау қажет.

Экологияның жекелеген проблемаларына көптеген ғылыми және ғылыми-танымдық кітаптар мен мақалалар арналған. Орыс тілінде шыққан оқу құралдары мен шолу еңбектері әзірге өте аз. Б. Г. Иогансеннің «Экология негіздері» (Томск, 1959), Н. Л. Наумовтың «Жануарлар экологиясы» (М., 1963) сияқты отандық оқу құралдары әлдеқашан библиографиялық сирек кездесетін басылымдарға айналған. Оқу құралы ретінде француз ғалымы Р. Дажоның «Экология негіздерін» (М., 1975) біршама пайдалануға болады. Негізгі экологиялық проблемаларға кең ауқымды шолу әйгілі американ экологы Ю. Одумның «Экология негіздері» атты іргелі еңбегінде (М., 1975) келтірілген. Бірақ кітаптың үлкендігіне байланысты оны оқу құралы ретінде пайдалануға қиындық келтіреді. Осы автордың екі томдық «Экологиясы» да (М., 1986) қолдануға (әсіресе студенттер үшін) онша қолайлы дей алмаймыз. Атауында «Экология» сөзі ұшырасатын өзге аудармалардың ішінде тамаша оқу құралдары аз емес, бірақ олар негізінен осы сала бойынша білімін тереңдетушілерге арналғандықтан, қазіргі экологияның жекелеген тараулары ғана жан-жақты талқыланады.

Ұсынылып отырған оқу құралы — кітаптың екінші басылымы. Бірінші басылымы 1992 жылы жарық көріп, тез арада сирек кездесетін кітапқа айналды. Алғашқы басылым таралымының аздығы мен оқырман сұранысының өсуі кітапты қайта шығару қажеттігін туғызды.

Кітаптың екінші басылымы дайындалып жатқан кезде жоғары мектепте экологиялық білім жүйесі енді ғана қалыптаса бастаған еді. Сондықтан да ұзақ уақыттан бері экология пәнін оқытудың әдістері мен нысандары іздестіріліп келе жатқан орта мектептегі экологиялық білім беру жүйесін қалыптастыру тәжірибесін ескеру өте маңызды. «Экология» саласындағы жалпыға бірдей білім берудің анағұрлым негізделген мазмұндық құрылымын И. Д. Зверева мен И. Т. Суравегина жетекшілік еткен авторлар ұжымы ұсынды. Олардың жүйесінде экология іргелі және қолданбалы болып бөлінеді. Іргелі ілімді экология, өз кезегінде, әлемдік ауқымдағы экологияға, биологиялық жүйелер экологиясына, адам экологиясына, әлеуметтік және геоэкологияға бөлінеді. Экологиялық білім берудің талқыланып отырған құрылымында, өзге құрылымдардың көпшілігіндегі сияқты, экологияны бірнеше пәнге бөлшектеу тенденциясы айқын көрінеді: тек классикалық, геккельдік экология ғана мектеп оқушыларының жаңа дүние танымын, айналадағы оқиғаларға ерекше экологиялық көзқарасын қалыптастыра алатыны айқын бола тұрса да, практикалық мәселелер классикалық экологиядан бөлініп алынады да, олар жалпы экологиямен бірдей немесе тіпті одан көбірек көлемде баяндалады. Қазіргі кезде мектептегі экологиялық білім беру саласында *себептен* гөрі *салдарға* көбірек көңіл бөлінетіні айқын болып отыр. Нәтижесінде, табиғат пен қоғамда орын алатын күрделі байланыстарды талдаудың орнына, адамзат бар күшін табиғатты ұтымды пайдаланбаудың жағымсыз салдарларын жоюға жұмсауда. Адамзат қоғамы, бұл орайда, өз құйрығын ұстамақ болып әлектенген күшіктің күйін кешуде.

Бұл жерде Р. Риклефстің «Егер біз табиғатпен қандай да бір үйлесімділікке қол жеткізгіміз келсе, онда көбіне көп ол ұсынған шарттарды қабылдауымызға тура келеді...» — деген сөзін еске салған жөн. Бұл шарттар табиғаттағы барлық процестер мен құбылыстар бағынатын заңдарға негізделген және адамзат қоғамының да олармен ерте ме, кеш пе санасуына тура келеді. Кезінде Россиядағы экологиялық сананың дамуына американдық журналист Б. Коммонордің көпшілік оқырманға арналған «Тарылып келе жатқан шеңбер» деген шағын кітапшасы септігін тигізді. Бұл кітапта автор өзінің 4 заңын тұжырымдайды. Солардың ішінде қысқа ғана атпен аталған «Табиғат бізден жақсы біледі» деген заң адамзат болашағы үшін ең маңыздысы сияқты. Бұл заңның тек КСРО-да ғана емес, сондай-ақ бүкіл әлемде де назардан тыс қалып қойғаны қазір айқын көрініп отыр. Сонда оның мәні неде? Егер біз өткенге көз тастасақ, онтогенезде филогенездің қысқаша қайталануы сияқты (биогенетикалық заң) сукцессия барысында Органикалық Дүниенің эволюциясы да қысқаша қайталанатынын айқын көре аламыз. Оның мәні—ластанған немесе басқадай бір ауыр антропогендік зақымға ұшыраған экожүйенің даму векторы қарама-қарсы бағытқа өзгереді. Заңның түйіні осында. Яғни, табиғатты пайдаланумен іс жүзінде айналысқан кезде естен шығаруға болмайтын заттар бар және олар экологиялық білім берудің негізіне алынуы тиіс.

Жоғарыда айтылған көзқарастарды ұстана отырып, оқырман назарына ұсынылып отырған «Қысқаша курста» қазіргі заманғы экологияның принциптері мен концепцияларына көбірек назар аударылды. Мұнда автордың «Экология және табиғи ресурстарды оңтайлы пайдалану» арнайы факультетінде және Санкт-Петербург мемлекеттік университетінің биология және топырақтану факультетінде «Жалпы экологиядан» лекциялар оқудағы көп жылғы тәжірибесі сараланған. Қандай да бір пән бойынша лекция оқып жүрген кез келген оқытушы үшін, баяндалатын материал сапасының ең айқын көрсеткіші — тыңдаушылардың ықылас қоюы екені белгілі. Фактілер мен концепцияларды осындай «сүзгіден» өткізе отырып, біз мұны басы артық, жанама нәрселерден тазарттық, тек табиғаттың тіршілік ету және даму заңдары туралы түсінік алу үшін қажет те жеткілікті материалды ғана қалдырдық. Сонымен қатар тәжірибе принциптер мен концепциялар көрнекі, әсерлі мысалдармен толықтырылса әлдеқайда жақсы игерілетінін көрсетті. Автордың мамандық ерекшеліктерін ескере отырып, кітапта мүмкін болғанынша жануарлар мен өсімдіктер әлемінен алынған мысалдар бірдей шамада пайдаланылды. Әсіресе, Санкт-Петербург мем-

Авторлар неғұрлым дәл және қысқа тұжырымдама беруде бірбірімен жарыса отырып, бұл ғылымға ең толық анықтаманы Эрнест Геккельдің өзі бергенін естерінен шығарып алады: «Экология деп, біз табиғат экономикасына қатысты барлық білімдерді — жануардың оны қоршаған органикалық және органикалық емес ортамен, әсіресе оның өзімен тікелей немесе жанама қатысатын жануарлармен және өсімдіктермен өзара ынтымақтастық немесе қастастық әрекеттерінің бар жиынтығын зерттеуді түсінеміз. Бір сөзбен айтқанда, экология — Дарвин тіршілік үшін күресті туындатушы жағдайлар деп атаған, барлық күрделі қарым-қатынастарды зерттеу болып табылады».

Кез келген ғылым саласы сияқты, экологияның екі аспектісі бар. Оның бірі — таным шеңберін кеңейту. Бұл бағытта бірінші орынға табиғат дамуының заңдылықтарын ашу және оларды түсіндіру қойылады. Екіншісі — жинақталған білімдерді қоршаған ортаға қатысты проблемаларды шешу үшін қолдану. Экология маңызының барған сайын артуын — практикалық маңызы бар бірдебір ірі мәселе табиғаттың жанды және жансыз компоненттері арасындағы байланыстарды ескермей шешілмейтіндігімен түсіндіруге болады.

Экологияның практикалық нәтижесі ең алдымен табиғатты пайдалану мәселелерін шешуден көрінеді. Тек экология ғана табиғи ресурстарды пайдаланудың ғылыми негіздерін құрай алады. Бұл ретте, табиғи процестердің негізінде жатқан заңдылықтарды ескермеу табиғат пен адам арасындағы елеулі қайшылықтарға әкеліп соқтырғанын айта кеткен жөн. Американ экологы Р. Риклефс: «Табиғатқа келтірілген нұқсанды түзетудің ешқандай көпе-көрінеу жатқан әдістері жоқ екені айдан анық, сонымен қатар қоршаған ортаға деген келеңсіз көзқарасы үшін адамға тағылатын кінә да, өзендерге шайынды суларды төгу, егістіктерге пестицидтер бүрку, аңшылардың найзасы мен мылтығы, автомашиналардан шығатын түтін, қала іргесінің шексіз кеңеюі сияқты белгілі фактілерден құралмауы тиіс. Адамға табиғат экономикасы негізінде жатқан заңдарға тиесілі дәрежеде көңіл бөлмегендігі үшін айып тағылуы тиіс», — деп жазады.

Өзіндік табиғи процестердің негізінде жатқан заңдар біздің басты назарымызда болуға тиіс. Дегенмен, оларды талдамас бұрын, экология мен табиғатты қорғаудың арақатынасына тоқталып өткен жөн. Батыс ғалымдары әдетте экология ғылымы мен қоршаған орта туралы ғылымдарды дербес салалар ретінде қарастырады. Экология организмге әсер ететін сыртқы орта факторларының үш тобын — *абиотикалық, биотикалық және антропогендік* факторларды зерттейді. Табиғат қорғау болса, үшінші факторды ғана — адамның қоршаған ортаға әсерін қарастырады, соның өзінде де бұл жалпы экологиялық көзқараспен сәйкес келе бермейді. Табиғат қорғау ұғымы экологияның антропогендік фактордың табиғатқа әсерін зерттейтін бөлімінен — тарлау да, кеңдеу де. Тарлау

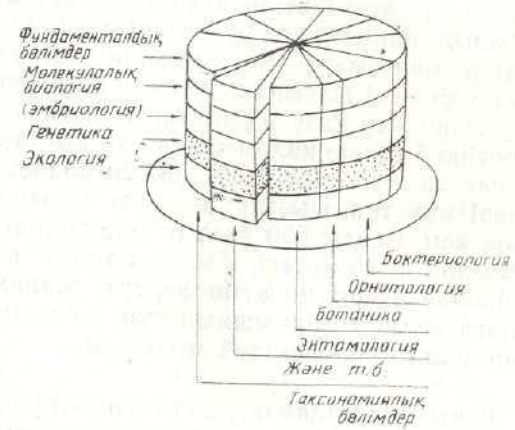
болатын себебі — әсерлердің кез келгені емес, нәтижесінде адамзат қоғамының өмірі үшін белгілі бір мәні болуы мүмкін факторлар ғана талданылады. Кеңдеу болатыны — антропогендік фактордың органикалық әлемге ғана емес, өлі табиғатқа әсері де қарастырылады.

Мемлекеттік, халықаралық және қоғамдық шаралар кешенін ескере отырып, табиғат қорғауды әдетте адамзат қоғамының игілігі үшін табиғатты оңтайлы пайдалануға, табиғи ресурстарды қалпына келтіруге, қорғауға және молайтуға бағытталған тәжірибенің бір саласы ретінде қарастырады. Бірақ табиғат қорғаудың әлеуметтік заттар алмасуын немесе табиғат пен қоғам арасындағы заттар алмасуын зерттеуші ғылым ретінде түсіндірілетін кездері де жиі ұшырасады. Қоғам мен табиғат арасындағы беталды (стихиялы) зат және энергия алмасуы интенсивтілігінің қазіргі кезде белең алғандығы соншалық, адамзаттың бұдан әрі тіршілік етуіне айтарлықтай қатер төніп отыр. Қоғам өзінің табиғатқа көрсетер ықпалының дәрежесі жағынан геологиялық күшке айналды. Кен өндіру және жер қазу жұмыстары нәтижесінде жыл сайын жер бетіне 5 текше километр тау жыныстары шығарылатынын айтсақ та жеткілікті: бұл біздің планетамыздың барлық өзендері мұхитқа ағызып әкететін жыныстар көлемінен үш есе ғана кем. Соңғы 500 жыл ішінде жер астынан ең кем дегенде 50 млрд т көміртегі, 2 млрд т темір алынды. Соңғы жүз жыл ішінде өнеркәсіп атмосфераға жалпы көлемі 360 млрд тоннаға жуық көмірқышқыл газын шығарды, бұл оның концентрациясын 13 процентте арттырды.

Жер жырту барысында адамзат, дәл осындай уақыт аралығында жер қойнауынан жер бетіне шығарылатын жанартау жыныстарының көлемінен 3 есе артық топырақ массасын аударады. Адамның әрекеті қазірдің өзінде, бұрын кен орындарында шоғырланған кейбір элементтердің шашырауы салдарынан жекелеген аудандардың геохимиясының өзгеруіне әкеліп соғуда. Бұның түбінде үлкен қатер жатыр, өйткені күллі организмдер, соның ішінде адам да, эволюция барысында қоршаған ортадағы химиялық элементтердің белгілі бір арақатынасына бейімделген.

Экология ғылымының зерттеу объектісі мен міндеттерін айқындау үшін оның биологияның өзге салаларымен арақатынасына сипаттама берейік. Бұны Ю. Одум өзінің «Экология негіздері» (1975) атты іргелі еңбегінде қолданған әдіспен көрсеткен қолайлы. Биология ғылымдарының құрылымын «қатпарлы самса» түрінде бейнелесек (1.1-сурет), оны екі түрлі әдіспен «бөлшектеуге» болар еді: біріншіден — көлденеңінен тілсек, морфология, физиология, генетика, эволюция теориясы, молекулалық биология, даму биологиясы т. б. сияқты тіршіліктің негізгі қасиеттерін зерттейтін және орга-

низмдердің жекелеген топтарын зерттеумен шектелмейтін іргелі ғылымдар шығар еді. Бірақ «самсаны» тігінен тілуге болады. Онда тірі организмдердің табиғи топтарын зерттеумен шұғылданатын «таксономиялық» ғылымдар шығады. Бұл ғылымдардың ішінде ботаника, зоология және микробиология бар. Өз кезегінде бұлардың әрқайсысы тірі организмдердің өзіне тиесілі шағындау тобымен шұғылданатын ғылым салаларын біріктіреді, соған сәйкес біз зоологияны протозоологияға, энтомологияға, ихтиологияға, орнитологияға т. т. бөлуге қақымыз бар. Экология биологияның фундаменталды іргелі ғылым бөліктері қатарына жатады және әрбір таксономиялық бөлімшенің құрамдас бөлігі болып табылады. Біз өсімдіктер экологиясы, жануарлар экологиясы, микроорганизмдер экологиясы туралы айта аламыз, ал осы бөлімдердің нақтылы элементтерін қарастырсақ, құстар, балықтар, буылтық денелілер экологиясы туралы да сөз қозғаймыз.



1.1-сурет. Биологияның «қатпарлы самсасы» (Одум бойынша, 1975).

Экология өз кезегінде биологиялық ұйымдастырылу деңгейлеріне сәйкес, дара организмнен (индивидуумнан) бастап, популяция және қоғамдастық арқылы экожүйеге дейінгі аралықта тағы төрт қабатқа (горизонтқа) жіктеледі. Экологияның пәні мен міндеттерін бұдан да айқындай түсу үшін (экологиялық) қабатты вертикаль бағытта систематикалық таксондар принципі бойынша емес, одан гөрі жалпылама — форма, функция, даму, реттелу және бейімделу сияқты биологиялық ұйымдастырылу принципі бойынша бөлуге болады. Егер қоғамдастыққа сәйкес келетін қабаттың барлық секцияларын қарап өтсек, онда біз түрлердің саны мен молдығын анықтайтын форма секциясын табар едік; жыртқыш пен жемтік популяциялары арасындағы өзара қарым-қатынасты және бәсекелес түрлердің екі жақты әсерлесуін анықтайтын функция секциясын; түрлердің ауысуын (мысалы, жаланаштанған топырақтан ормаңға қарай ауысқанда) зерттейтін даму секциясын; қоғамдастықтың өзіне тән орнықтылықты сақтау қабілетін зерттейтін реттелу секциясын және бейімделулер эволюциясын зерттейтін адаптация секциясын табар едік. Егер қандай да бір «секциялар бөлігін», айталық, функцияға сәйкес келетінің таңдап алсақ, онда экожүйе деңгейінде энергия ағындары мен заттар айналымы қаралады; қоғамдастық деңгейінде — жыртқыш-жемтік қарым-қатынасы (гетеротиптік реакциялар) және түр аралық бәсекелестік; популяциялар деңгейінде — өсімталдық, өлім-жітім мөлшері, иммиграция мен эмиграция; организмдер деңгейінде — дара организмнің физиологиясы мен мінез-құлқы қаралар еді.

1.2. ЭКОЛОГИЯНЫҢ БӨЛІМДЕРІ ЖӘНЕ ТЕМАТИҚАСЫ

Экологияның қамту саласын дәлірек анықтау үшін тірі материяның ұйымдастырылу деңгейлерінің спектрін қарастырып өтейік:

Молекулалық → Жасушалық → Ұлпалар мен органдар деңгейі → Организмдік → Популяциялық-түрлік → Экожүйелер деңгейі → → Биосфера.

Экология компетенттігінің негізгі аймағы экожүйелер деңгейі, сонымен қатар ол келесі деңгейді де, ілгері тұрған екі деңгейді де қамтиды. Осы деңгейлерді жеке-жеке талдап көрелік.

Биология маманы емес адамдарға әсіресе популяциялық-түрлік деңгей беймәлім. Осыған байланысты түр концепциясына қысқаша тоқталып өтейік. 1809 жылы, яғни Ч. Дарвиннің әйгілі «Табиғи сұрыптау жолымен түрлердің пайда болуы немесе тіршілік үшін күресте оңтайлы тұқымдардың сақталуы» атты еңбегінен жарты ғасыр бұрын Ч. Дарвинге дейінгі кезеңнің ең жарқын эволюционисі Ж. Б. Ламарк өзінің «Зоология философиясын» шығарып, жануарлар жүйесін құрудың принципін түсіндіру үшін мынадай тезистер ұсынды:

1. Түрлер баяу да болса өзгереді.

2. Түрлер бір-бірімен байқалмайтын өткелдер арқылы байланысқаны соншалық, түр шекарасы көмескіленіп, айқынсызданып кетеді. Басқаша айтсақ, нақтылығында түрлер жоқ: түр ұғымын классификациялауға қолайлы болу үшін оны адамдар енгізген.

Біз түр нақтылы нәрсе екенін, оның өзіне тән көптеген объективті белгілері бар екенін айқындай түсу үшін Ж. Б. Ламарктың көзқарасын әдейі еске салдық. Солардың жетеуін қарастырайық:

1. Өзіне тән ұйымдастырылу типі — бір түр особьтерін басқа түр особьтерінен ажыратуға мүмкіндік беретін өзіне тән белгілердің жиынтығы.

2. Географиялық шектеулілігі — түр особьтерінің жер ша-

рының нақтылы бір жерінде тіршілік етуі; ареал — нақтылы түр особьтерінің тіршілік ету ауданы.

3. Экологиялық нақтылылығы — түр особьтері температура, ылғалдылық, қысым т. б. сияқты сыртқы ортаның физикалық факторларының нақтылы диапозонында тіршілік етеді.

4. Дифференциалдануы, яғни түр особьтердің шағындау топтарынан құралады.

5. Түрдің дискреттігі — бір түрдің особьтері екінші түр особьтерінен жарықшақ (үзіліс) — хиатус арқылы бөлінген. Хиатус көбею маусымдарының сәйкес келмеуі, өзіндік мінез-құлқы реакцияларын пайдалану, будандардың (гибридтердің) стерильдігі (бедеу болуы) және т. с. с. оқшаулаушы механизмдердің әрекетімен анықталады.

6. Жаңғырғыштығы — особьтердің көбеюі жыныссыз жолмен (өзгергіштік дәрежесі төмен) және жыныстық жолмен (өзгергіштік дәрежесі жоғары, өйткені әр организм атасының белгілері мен анасының белгілерін қатар иемденеді) жүзеге асырылуы мүмкін.

7. Белгілі бір саң деңгейі: саны периодты (тіршілік толқындары) және периодсыз өзгерістерге ұшырап отырады.

Экологияның назарына ең алдымен жекелеген особьтердің және олардың популяцияларының бір-бірімен және бейорганикалық ортаның жағдайларымен қарым-қатынастары мен байланыстары ілігеді. Экология организмнің ортамен қарым-қатынастарының ішінде негізінен особьтердің дамуын, көбеюін, тірі қалуын, популяциялар мен қауымдастықтардың құрылымы мен сан динамикасын және олардың биоценоздарда өтетін процестердегі ролін анықтаушы жақтарымен айналысады. Мысалы, физиолог организмде өтетін процестердің температураға тәуелділігін зерттейді; эколог болса, температураның өзгеруі көбею интенсивтілігі мен организмнің көбею қабілетіне, онтогенезінің ұзақтығына, коректік байланыстарының сипатына, экологиялық жүйелердегі заттар айналымына қатысушы биологиялық процестердің жылдамдығы мен бағытына қандай әсер ететінін анықтайды.

Екеуі де бір ғана тірі организмді зерттейтін физиолог пен экологтың өз пәндерін түсінудегі айырмашылығын 1930 ж. Плантефоль жақсы анықтап берді: физиолог жасанды ортаға әкеліп орналастырылған организмдерді зерттейді де, алынған жеке-жеке деректерді синтездейді; эколог болса, организмді үнемі өзгеріп тұратын күштер әсер ететін табиғи ортада зерттейді. Лабораториялық жағдайда және табиғатта жүргізілген зерттеулердің нәтижелері бір-біріне сәйкес келмейтініне көптеген жәйттерді мысалға келтіруге болар еді. Айталық, теңіз жұлдызы (Echinaster sp.)\ мен бұқпа-шаянның *(Eupagurus sp.)* табиғи тіршілік ортасында таралуы олардың стеногалиндігіне, яғни су тұздылығының жоғары болуын талап ететіндігіне байланысты, бірақ лабораториялық жағдайда олардың судың күрт, тіпті тез тұщылануына да төзімді екені анықталды.

Қандай да бір түрге жататын дара организмнің немесе организмдер тобының қоршаған орта жағдайларымен қарым-қатынасын зерттеу жалпы экологияның негізгі бөлімдерінің бірі — *аутэкологияның* үлесіне тиеді. Әдетте, аутэкологиялық зерттеулер осы күнгі ботаникалық, зоологиялық, салыстырмалы-физиологиялық және басқа да еңбектердің маңызды бөлігін құрайды. Эколог үшін зерттелініп отырған түрдің экожүйедегі орны мен маңызын анықтауға мүмкіндік беретін нәтижелері маңызды. Экожүйелерде айтарлықтай роль атқаратын түрлердің экологиясын мұқият зерттеудің мәні айрықша зор. Соның ішінде зерттелетін түр тіршілігінің экожүйе құрамына кіретін өзге түрлермен байланыстарын айқындайтын қырларын білу өте маңызды.

Популяциялық экологияны (демоэкологияны) жекелеген түрлер популяцияларының құрылымы мен динамикасын зерттеумен айналысатын аутэкологияның арнайы бөлімі ретінде қарастыруға болады. Организмдер санының реттелу механизмдері, пайдаланылатын түрлер популяцияларының оптималды тығыздығы, мысалы олар өндірістік негізде ауланатын болса, аулаудың шекті нормасы; зиянкестермен күресте олардың популяцияларын тоздырып жіберу немесе біржола жою т. с. с проблемалардың шешілуі популяциялық экология жетістіктерімен тікелей байланысты. Теориялық мәселелер ғана емес, бірқатар маңызды практикалық міндеттер де шешілетіндіктен, бұл бағыттың болашағы мейлінше зор. Аутэкология мен этология (жануарлардың мінез-құлқы туралы ғылым) тығыз байланысты.

Экологияның айрықша міндеті — тірі табиғатты экологиялық жүйелер деңгейінде зерттеу. Осыған сәйкес, экологияның негізгі және басты бөлігі болып *синэкология (биоценология)*, яғни бір-бірімен және органикалық емес тіршілік ортасымен тығыз қарым-қатынастағы өсімдіктердің, жануарлардың және микроорганизмдердің қауымдастықтары туралы ілім танылуы тиіс. Биоценология дами келе қазіргі кезде экожүйелер туралы ғылымға айналды, оны құрлық биоценоздарына қатысты әдетте *биогеноценология* деп атайды.

Биоценоз компоненттері мен олардың абиотикалық қоршауының тығыз қауышып кеткені соншалық, олар біртұтас бірлестік құрайды, бұл бірлестікті 1935 ж. А. Г. Тенсли «экожүйе» терминімен белгілеуді ұсынған; экологияның сәйкес бөлімі қазіргі кезде *экожүйелер туралы ілім* деп аталады. Отандық және неміс тіліндегі әдебиеттерде В. Н. Сукачев енгізген биогеоценоз ұғымы көбірек таралған. Биогеоценоз — жер бетінің белгілі бір танабына қатысты қарастырылатын биоценоз бен биотоптың біртұтастығы, экожүйе болса одан біршама ауқымдырақ ұғым.

Биоценоздарды (биогеоценоздарды) зерттеу бірнеше аспектілерден құралады:

1) құрылымдық — түрлердің доминанттығы, түр әр алуандылығы, түрлік қанықкандық, бейімделгіштік типтерінің арақатынасы және басқалары;

2) хорологиялық — ценоздардың кеңістіктік таралуы және ортаның жалпы климаттық, зоналдық-белдеулік, ландшафттық және аймақтық ерекшеліктеріне байланысты құрылымы;

3) сукцессиялық-динамикалық — ценоздардың өз ішіндегі қарым-қатынастардың нәтижесінде, сондай-ақ, ортаның антропогендік қысым әсерінен өзгеруіне байланысты пайда болатын циклды және бастапқы қалпына оралмайтын процестер;

4) функционалдық-ценотикалық — трофикалық, симбиоздық, антибиоздық, бәсекелестік (конкуренттік) және басқа қатынастар, орта қалыптастыру қызметі және т. с. с.;

5) энергетикалық — трофикалық деңгейлер, энергия ағыны, биологиялық өнімділікті қалыптастыру;

6) биогеохимиялық — биогеоценоздағы заттар айналымының механизмдері.

Бұл аспектілерді зерттеу табиғи комплекстердің өзгерістерін болжау үшін және оларды басқару принциптерін бағдарлау үшін, комплекстердің қызмет істеу механизмдерін ашу мақсатына бағындырылуы тиіс.

Экологияның тематикасы көбінесе биологияның өзге — физиология, генетика, биофизика, эволюция теориясы сияқты салаларымен тоғысып жатады. Бұл экологиялық физиология, цитоэкология, өнімділік-энергетикалық экология, эволюциялық экология және т. б. пән аралық және синтетикалық бағыттардың қалыптасуына әкеп соғады. Популяция ішіндегі және түр аралық қатынастардың формаларын анықтау сияқты экология айналысатын кейбір мәселелердің эволюция механизмдерін түсіну үшін және селекция үшін маңызы зор. Сұрыпталу да экологиялық құбылыс, өйткені ол түрдің бірте-бірте өзгеріске ұшырау процесін көрсетеді. Экология мен физиологияның шектес аймақтарында жүргізілетін зерттеулер сыртқы ортаның әр түрлі шарттарына бейімделу механизмдерін анықтау, соның ішінде — суық, құрғақшылық, гравитацияның әлсіреуі және т. с. с. төтенше (экстремалдық) жағдайларға бейімделу сияқты өзекті мәселелерді шешу үшін қажет.

Экология химия, физика, геология, география және т. б. биологиялық емес ғылымдармен де тығыз сабақтас. Физика-географиялық және геофизикалық проблемаларды шешуге экологиялық көзқарас, әсіресе, гидробиология саласынан айқын көрінеді: судың терең қабаттары мен табанын мекендеуші организмдер жиынтығын зерттеу судың әр түрлі физикалық факторларын, мұхит суларының жағалауға лықсуы мен қайту құбылыстарын, су массаларының айналымын т. б. зерттеу жұмыстарымен бірге жүргізіледі.

Геология мен палеонтология түйіскен аралықта, қазба формалардың құрылысы және олардың көмілу жағдайлары негізінде өткен дәуірлерде жоғалып кеткен түрлердің экологиялық байланыстарын анықтайтын палеоэкология пайда болды. Экологиялық көзқарастың ландшафттану принциптерімен жалғасуы нәтижесінде табиғи ресурстарды ұтымды пайдалану, жаңғырту және қорғау проблемаларымен тығыз байланысты бағыт — ландшафт экологиясы пайда болды. Экологияға термодинамика принциптерін енгізу энергия ағынының қоректік тізбектерде шашырау заңдылықтарын зерттейтін өнімдік-энергетикалық экологияны дүниеге келтірді.

Өсімдіктер мен жануарлар организмдерінің Жердің мүжілу қабатына әсері жайлы мағлұматтарды пайдалану В. В. Докучаевтың осы заманғы топырақтанудың негізін құруына әкеліп соқты. Американ ғалымы Ю. Одумның Докучаевты «экологияның негізін салушылардың бірі» — деп атауы тегін емес. Топырақтану негізінде, өзге ғылымдармен біріге отырып, топырақ микробиологиясы, топырақ экологиясы және т. б. экологиялық пәндер дүниеге келді.

Ақырында, экология космонавтикамен де тығыз байланысты, өйткені ұзақ мерзімдік космостық ұшу жағдайында тіршілікті қамтамасыз ету нағыз экологиялық проблема.

Сонымен, экологияның жетістіктері қазіргі заманның бірқатар өзекті міндеттерін шешуге негіз болып отыр. Экология — келешектің ең маңызды ғылымдарының бірі деген ойды әлем ғалымдарының көпшілігі барған сайын мойындай түсуде. Экологиялық принциптердің ғылым мен өндірістің ауқымды проблемаларын шешуге араласуы бірте-бірте кеңейіп келеді. Атап айтқанда, толық автоматтандырылған ірі өнеркәсіп бірлестіктерін басқару немесе көп адам жұмыс істейтін мекемелерде тіршілікті қамтамасыз етудің кондиционерленген қуатты жүйелерін құру тәрізді проблемаларды шешуде экология жинақтаған мағлұматтарды ескеру қажет. Бұл ретте, табиғатта қызмет атқарушы көптеген принциптер мен механизмдер, мысалы, кері байланыс және доминанттық принциптері, сенімділікті көпсалалы қамтамасыз ету және лабилдік (өзгергіштік) пен стабилдік (тұрақтылық) арақатынасы принциптері және т. с. с. қолданыс табуы мүмкін. Соңғы кездері биологиядан ауылы алыс сәулет және құрылыс сияқты мамандықтар өкілдерінің экологияға назар аударуы да кездейсоқ нәрсе емес. Қазірдің өзінде жаңа ғылыми бағыттар — инженерлік экология, қала құрылысының экологиясы пайда болды.

Синтетикалық жаңа бағыттардың қалыптасуы — осы күнгі қоғам дамуының бірқатар проблемаларын шешуде экологияның ролі артуына байланысты туындаған объективтік процесс. Осыған байланысты «экология» ұғымы барған сайын тұрлаусыз болып барады, өйткені оны адам қызметінің саналуан салаларына таңа беретін болды. Экологияны синтетикалық ғылым ретінде түсіндіру де жиі кездесіп жүр. Сонымен қатар А. Ф. Алимов (1989) жазғанындай «синтетикалық материалдарға қарағанда, синтетикалық ғылым туралы сөз етудің жөні келмейтін сияқты, сондай-ақ пән аралық ғылымды да көз алдымызға елестету қиын нәрсе». Біздің ойымызша, аталмыш автордың ұсынғанындай, адам қоғамның табиғи

экожүйелермен әсерлесуін сандық тұрғыдан бағалаумен шұғылда натын экологияның арнайы бөлімін — *әлеуметтік экологияны* (әлеуметтік салаға ұқсастығы бойынша) бөліп шығарған жөн си яқты. Сонда экологияның организм деңгейінен жоғары тұрға жүйелердің құрылымы мен қызметін табиғи және өзгертілген сырт қы орта жағдайларында зерттейтін таза биологиялық ғылым ре тіндегі мәні сақталар еді. Әрине, бұл әр түрлі мәселелерді шешуг байланысты жекелеген синтетикалық бағыттардың қалыптасуы жоққа шығармайды.

1.3. ЭКОЛОГИЯ ЗЕРТТЕЙТІН ПРОБЛЕМАЛАР

Осы заманғы экологияның негізгі салалары мен бөлімдері тоғысатын бірнеше маңызды мәселелер бар. Соларды шешу жолындағы жетістіктер едәуір мөлшерде бүкіл экологияның алға басуын қамтамасыз етеді, сондықтан күш ең алдымен сол мәселелерді зерттеуге бағытталуы тиіс.

Ортаға бейімделудің экологиялық механизмдері. Бұл механизмдерді экология әдістерімен айқындау үшін ең алдымен популяциялардың адаптивтік құрылымы зерттелуі қажет. Экологтардың алдында: мінез-құлықтың адаптивтік белгілерін, географиялық, локалдық (жергілікті) және маусымдық өзгергіштікті, популяциялардағы биологиялық процестердің адаптивтік ырғағын, түр ішіндік топтардың (ұяның, үйірдің, отардың, колонияның, популяцияның және т. с. с.) бейімделуге байланысты құбылмалылығын, өсімдіктер мен жануарлардың кеңістіктік таралуының бейімделгіштік формаларын және т. т. зерттеу сияқты мәселелер тұр.

Популяциялардың ауыр жағдайларға бейімделуімен байланысты мәселелер, мысалға, құрлық биоценоздары зерттелетін болса, суыққа, құрғақтыққа, жоғары температураларға бейімделуі ерекше мәнге ие болады. Адамның экстремалдық (арктикалық, шөлді, биік таулы және т. б.) ландшафттарды игерудегі жетістіктері осындай зерттеулердің нәтижелері арқасында мүмкін болып отыр.

Популяцияның санын реттеу. Ауыл шаруашылығы және орман шаруашылығы зиянкестерінің, адамның және малдың ауруларын таратушы жәндіктердің, сондай-ақ, кәсіптік мақсатта ауланатын және арнайы өсірілетін түрлердің сан динамикасын басқаруға бағытталған шараларды жобалаудың негізінде осы проблемалар жатыр. Аулау көлемін жоспарлау, особьтердің бір бөлігін популяциядан әр түрлі жағдайларда алудың нәтижелерін болжау осындай зерттеулерге негізделеді. Балық шаруашылығы үшін бұл бірінші орында тұрған мәселелер.

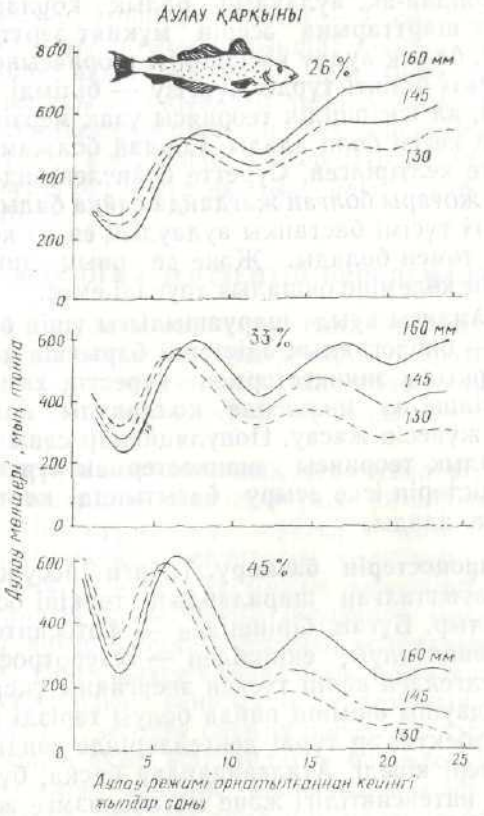
Балық аулау мөлшерін популяция құрылымының қалпына келу шарттарын бұзбайтындай етіп оптималдандыру нақты балық түрлерінің өсу, даму заңдылықтарын, популяциялардың көлемдік-сандық құрамын, тіршілік ортасының жағдайларына байланысты жекелеген және жасына қарай көбею қабілетін, сондай-ақ, аулаудың балық қорлары мен олардың ұдайы өсу шарттарына әсерін мұқият зерттеу нәтижелеріне сүйенетін, балық аулау кәсіпшілігі теориясынсыз мүмкін емес. Кәсіпшілікті білікті түрде жүргізу — білімді экологтарды қажет етеді, ал кәсіпшілік теориясы ұзақ мерзімдік болжамдар жасаудың негізі бола алады. Сондай болжамның бір мысалы 1.2-суретте келтірілген. Суретте бейнеленгендей, аулау интенсивтілігі жоғары болған жағдайда сайка балығының 25 жылдан кейінгі түсімі бастапқы аулаудың ең аз көлемімен салыстырғанда төмен болады. Және де оның динамикасы аудың тор көзінің көлеміне оншалық тәуелді емес.

Осы заманғы ауыл шаруашылығы үшін басты мәселелердің бірі — биологиялық әдістерді барынша дамыту және жетілдіру арқылы зиянкестермен күрестің химиялық құралдарын мейлінше аз мөлшерде қолдануды қамтамасыз ететін шаралар жүйесін жасау. Популяциялар саны динамикасының синтетикалық теориясы зиянкестермен күрестің интеграцияланған әдістерін іске асыру бағытында көптеген шараларға негіз бола алады.

Өнімділік процестерін басқару. Табиғи ресурстарды ұтымды пайдалануға бағытталған шаралардың төркіні осы проблеманың шешілуінде жатыр. Бұған, біріншіден — фотосинтез және бастапқы өнімнің жинақталуы, екіншіден — гетеротрофтардың бірінші трофикалық деңгейден келіп түскен энергияны ұқсатуы және ақырында — туындаушы өнімнің пайда болуы тәрізді энергия ағынын трофикалық тізбектің әр түрлі деңгейлерінде сандық жағынан сипаттау мәселелері кіреді. Аталғандардан басқа, бұл проблеманың құрамына өсім интенсивтілігі және метаболизмге жұмсалатын шығын; қоректік тізбектің әр түрлі мүшелерінің өнім түзу эффективтілігі; өнім түзу процесінің бағытына, өнім түзу-энергетика қатынастарындағы қауымдастықтар құрылымының роліне әсер етуші факторлар және т. б. жайлар кіреді.

Осы проблема бойынша жүргізілген экологиялық зерттеулер кешеніне, сонымен қатар топырақ құнарлылығын сақтау, тыңайтқыштардың әр түрлі типтерінің эффективтілігі, жоғары түсім алуды ғана емес, топырақ құнарлылығын неғұрлым ұзақ сақтауды және онда жүріп жатқан процестердің орнықтылығын, егістік жерді тозудан, эрозиядан сақтауды көздейтін дақылдарды оңтайлы орналастыру мен топырақты өңдеу режимін оптималдандыру секілді мәселелер де кіруі тиіс. Түптеп келгенде, теңіздер мен ішкі сулардың өнімділігін сақтау қажеттігіне байланысты туындайтын мәселелер тобы да жоғарыда талқыланғандарға ұқсас.

Табиғи және антропогендік ценоздардың орнықтылығы. Бұл проблема сукцессиялар теориясымен, түр әр алуандылығы және



1.2-сурет. Аулау қарқынының үш түрлі режиміне және ау торкөздерінің үш түрлі көлеміне сәйкес сайка балығы үйірінің Гарро мен Джойс жасаған болжамы. (Бигон, Харпер, Таунсендтен алынды, 1989).

ценоздық қарым-қатынастардың ерекшелігі мәселелерімен байланысты. Келешекте адамның орнықты және орнықсыз экожүйелерді оңтайлы мөлшерде арнайы аралас орналастыруы, агроценоздарда реттеуші механизмдерді қолдауы тұр. Бұндай зерттеулер келешекте биосфераның принципті түрде жаңа құрылымдық бөлімдерін — бірінші орынға орнықтылық, тұрақтылық, өнім түзу процесінің ең жоғары эффективтілігі сияқты ерекшеліктер қойылатын табиғи шаруашылық экожүйелерін құруға мүмкіндік береді.

Экологиялық индикация. Бұған теориялық мәселелер, сондай-ақ өнеркәсіптің, ауыл шаруашылығының, теңіз транспортының әр түрлі салаларының мұқтажымен және адамның тіршілік ортасын сақтау қажеттілігімен тығыз байланысты мәселелердің үлкен тобы кіреді.

Экологиялық индикацияның міндеті — ландшафттың кейбір компоненттері мен элементтерінің ерекшеліктерін анықтау және олардың өзгеру бағытын нақтылы жағдайда тіршілік етуші организмдердің түр құрамы арқылы айқындау. Экологиялық индикация топырақ типтерін диагностикалау және топырақ түзу процесі бағытының өзгеруін анықтау үшін, су мен ауаның сапасын анықтау үшін, пайдалы қазба байлықтарды, әсіресе шашыраңқы орналасқан, әдеттегі геологиялық және геофизикалық әдістермен табылмайтын кендерді іздеуде кеңінен қолданылады.

Біздің елімізде бұндай зерттеулер едәуір кең шеңбердегі мәселелерді қамтиды. Атап айтқанда, топырақ фаунасының сипаты бойынша топырақтарды диагностикалау әдісі жүзеге асырылды. Өсімдік жамылғысын талдау нәтижелері негізінде кең байлықтарын іздеу жөнінде кең ауқымды зерттеулер жүргізілуде. Адамның табиғи процестерге ықпалын, атап айтқанда, судың, атмосфера мен топырақтың ластану деңгейін анықтауда экологиялық индикацияны пайдалануға үлкен мән беріліп отыр. Бұл мақсат үшін индикаторлық организмдер тізімі пайдаланылады.

Жоғарыда сипатталған жалпы экологиялық проблемалардан басқа, экологтардың қатысуынсыз шешілмейтін көптеген нақтылы практикалық мәселелер бар. Оларды төмендегіше топтастырайық:

1. Ландшафтты сауықтыру, яғни табиғи ландшафтта әр түрлі аурулардың таралуы нәтижесінде болатын адамның науқастану қаупін жоюға бағытталған шараларды белгілеу. Аурулардың табиғи ошақтарын зерттеу; ауру қоздырушы, таратушы, сақтаушы (резерватор) түрлердің экологиясын зерттеу; табиғи ошаққа ықпал ету мақсатымен оның құрылымындағы ең осал жерлерін іздеп табу және т. б. экологияның міндетіне жатады.

2. Бүлінген экожүйелерді қалпына келтіру, яғни адам іс-әрекетінің жағымсыз зардаптарына байланысты және бәріне ортақ бір мүдде — ландшафттың бүлінген бөліктерін мәдени-шаруашылық үшін пайдалануға қайтару мақсатын біріктіретін мәселелер кешені. Төмендегі проблемалар осылардың мысалы бола алады: 1) бүлінген және шаруашылық айналымнан шығарып тасталған жер алқаптарын — шымтезек (торф) өндірілген шұңқырларды, террикондарды (шахталардың жанындағы бос жыныс үйінділерін), пайдалы қазбаларды ашық әдіспен алу кезінде пайда болған үйінділерді рекультивациялау; 2) шамадан тыс мал жаю нәтижесінде пайдалануға жарамай қалған жайылымдарды қалпына келтіру; 3) эрозияға ұшыраған топырақ жамылғысын қалпына келтіру; 4) тозған топырақтардың құнарлылығын қалпына келтіру; 5) ағаштары жаппай кесілген алқаптарда орманның өнімтал типтерін қалпына келтіру; 6) су қоймаларының антропогендік факторлар әсерінен бүлінген өнімділігін және басқа да адам үшін жағымды қасиетте-

рін қалпына келтіру. Осы тәрізді мәселелер экожүйелер дамуының ерекшелігін анықтау негізінде іске асырылады. Сукцессиялардың қалай жүретінін біле отырып қана рекультивациялық процестерді тиісті арнаға бағыттауға болады.

3. Қалалардан шығарылатын органикалық қоқысты пайдаға асыру, яғни органикалық қалдықтарды гумусқа (қарашірікке) айналдыру және минералдық заттар деңгейіне дейін ыдырату тәсілдерін іздестіру; органикалық затты ұқсату процестеріне қатысатын және біртұтас өндірістің келесі буындарында пайдалануға жарамды белгілі бір биологиялық өнім беретін организмдердің әр алуан топтарын қолдану негізінде тұйықталған технологиялық циклдар жасау. Проблема экожүйелердің трофикалық-энергетикалық қызметі мен заттар айналымы теориясы негізінде шешіледі.

4. Кәсіпшіліктен шаруашылыққа көшудің, яғни «терушіліктен» жоғары өнімді егіншілікке, «аңшылықтан» мәдениетті шаруашылыққа жүргізуге көшудің принциптері мен стратегиясын іздестіру; кәсіптік мақсатта ауланатын жануарларды жартылай еркін және еркін жағдайда өсіру және оларды толығымен қолға үйрету, балықтар мен кәсіпшілік мәні бар омыртқасыз жануарлардың аквадақылдарын шығару, балық өсіретін қуатты кешендер салу және т. б. соның мысалдары бола алады.

Қазіргі кезде жер жүзінде балық және басқа да су организмдерін өсіру көлемі 6 млн тоннаға жетті (4 млн т. балық, моллюскалар мен балдырлардың әрқайсы 1 млн тоннадан) ал олардың ауланыу 70 млн тоннадан асады. Кейбір болжамдар бойынша XX ғасырдың аяғына дейін теңіз шаруашылығы өнімі 40 млн тоннаға дейін ұлғаяды.

Кәсіпшіліктен ұдайы өсіруге көшу — орман шаруашылығының ең таяу уақыттағы перспективасы. Орман кәсіпшілігінің ресурстары 2000-шы жылы іс жүзінде сарқылып бітеді (Табиғатты қорғаудың әлемдік стратегиясында көрсетілгендей, ормандарды шабу минутына 20 га жылдамдықпен жүріп жатыр, әлемдік көлемде бұл ағаштың табиғи өсімінен 18 есе артық).

Планетаның орман жамылғысы әлі де бірқатар жыл бойында жылына 1%-ке жуық жылдамдықпен тарыла бермек, ормандардың әлемдік аумағы жалпы құрлық бетінің 20%-не жуықтағанда тарылу қауіпті шегіне жетеді. Одан соң адамдар жанталаса орман өсіруге кіріседі, оны тек демалыс немесе ағаш алу үшін емес, «оттегі үшін» де өсіретін болады, өйткені оттегі ресурсы әзір сарқыла қоймағанымен, көз алдымыздан кеміп барады.

5. Биосфераның эталондық бөліктерін сақтап қалу, яғни әр түрлі табиғи аймақтар мен белдеулердің неғұрлым өздеріне тән ландшафттарын, көлдері мен өзге су қоймаларын, экожүйелерін, жануарлары мен өсімдіктерінің жекелеген түрлерін ұзақ уақыт сақтауға бағытталған қорық шаруашылығының жүйесін жобалау. Экожүйеге адам әр түрлі дәрежеде ықпал ететін (толық қорылудан белгілі режимде ұстап отыруға дейін) қорықтық жерлер жүйесін құру қажет. Қорықтар көптеген аутэкологиялық және синэкологиялық мәселелердің шешімін табуға мүмкіндік беретін экологиялық лабораториялар ретінде қарастырылуы тиіс. Табиғи қорықтарды жобалағанда «аралдық теория» принциптері мен заңдылықтарын ескерудің маңызы зор.

2-ші тақырып

ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ФАКТОРЛАР ҰҒЫМЫ

Бірінші тақырып материалдарынан айқын болғанындай, эколо-гияның құрамына бір-бірімен сабақтас екі бөлім — аутэкологи және синэкология кіреді. Аутэкологияның назары дара организм-дердің немесе организмдер топтарының қоршаған орта жағдайла-рымен қарым-қатынасы төңірегінде шоғырланады.

2.1. ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ФАКТОРДЫҢ ӘСЕР ЕТУ ПРИНЦИПТЕРІ

Жағдайлар ұғымын экология фактор ұғымымен алмастырды Өзінің тіршілік ету ортасында кез келген организм сан алуан кли-маттың, эдафикалық және биотикалық факторлардың әсеріне ұшы-райды. «Экологиялық фактор» — тірі организмдерге олардың дер бес дамуының бір ғана кезеңінде болса да тікелей немесе жанам әсер ете алатын, ортаның кез келген әрі қарай бөлшектенбейті элементі. Бұл анықтамада экологиялық фактордың мынадай кри терийлерін ерекше атап айту қажет:

1. Ортаның қарастырылып отырған элементінің одан әрі бөл шектенбеуі. Мысалы, су қоймасының терендігін немесе тіршілі ету орнының теңіз деңгейінен биіктігін экологиялық фактор ретінд қарастыруға болмайды, себебі терендік суды мекендеуші организм дерге тікелей емес, қысымның артуы, жарықталудың кемуі, темпе ратураның төмендеуі, еріген оттегінің азаюы, су тұздылығының жоғарылауы, т. б. арқылы әсер етеді; биіктіктің әсері температу раның, атмосфералық қысымның төмендеуі арқылы жүзеге асыры лады. Шын мәнінде температура, жарықталу, тұздылық және т. т тірі организмдерге тікелей әсер етуші сыртқы ортаның экологиялық факторлары ретінде білінеді.

2. Экологиялық фактордың әсері тікелей емес, аралық буындар арқылы берілуі мүмкін, яғни бұндай жағдайда ол көптеген себеп салдарлық байланыстар арқылы ықпал көрсетеді. Экологиялық фактордың аралық буындар арқылы ықпал етуінің мысалын құс базарларынан көруге болады.

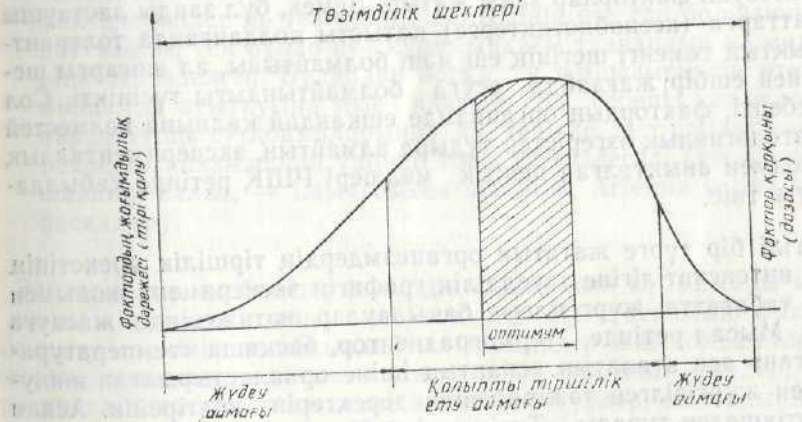
Құс базарларында құстар орасан көп мөлшерде шоғырла нады. Құстардың осынша тығыз қоныстануын қалай түсінді руге болады? Бұнда басты рольді биогендік заттар атқарады құстардың саңғырығы суға түседі; судағы органиканы бакте риялар минералдандырады, соған байланысты осы жерлерде балдырлар шоғырланады. Бұл өз кезегінде планктондық орга низмдердің, негізінен шаян тәрізділердің концентрациясының артуына әкеліп соғады. Соңғыларымен балықтар қоректенеді ал олармен базарды мекендеуші құстар қоректенеді. Демек бұл жерде құс саңғырығы экологиялық фактор ретінде көрі неді. Ол қоршаған орта элементі ретінде бөлшектеуге кел мейді, бірақ төтелей емес, әр түрлі экологиялық факторлар-дың өзара күрделі әсерлесу жүйесі арқылы ықпал етеді.

Экологиялық факторлар табиғаты жағынан қаншалық әр алуан болмасын, олардың әсерінің нәтижелері экологиялық тұр-ғыдан салыстыруға келеді, өйткені әрқашанда организмдердің тір-ғыдан салыстыруға келеді, өйткені әрқашанда организмдердің тір-шілік әрекетінің өзгерісі арқылы білінеді (2.1-сурет), ал бұл, ақы-рында, популяция санының өзгеруіне әкеліп соғады. Осы тәуелді-лікті талдау, оның төмендегідей заңдылықтарын атап көрсетуге мүмкіндік береді:

1) фактордың белгілі бір мәндерінде организмдердің тіршілік етуі үшін ең қолайлы жағдайлар туады; бұл жағдайлар оптималды жағдайлар деп аталады, ал фактор мәні шкаласындағы тиісті ау-мақ *оптимум* деп аталады.

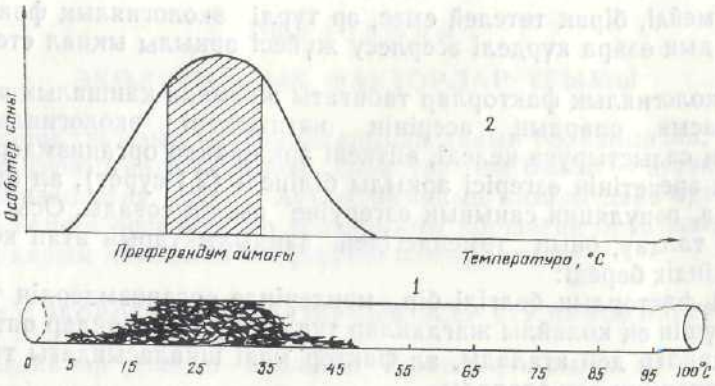
2) фактордың мөлшері оптималдық жағдайдан неғұрлым көбі-рек ауытқыса, дара организмдердің тіршілік әрекеті де солғұрлым нашарлай түседі; осыған байланысты *қалыпты (нормалды) тіршілік ету аймағы айқындалады.*

3) фактор мөлшерінің дара организмдер қалыпты тіршілік ете алатын аралығы *төзімділік шектері* деп аталады; төзімділіктің төменгі және жоғарғы шектері ажыратылады.



2.1-сурет. Фактор қарқынының организмдердің тіршілік әрекетіне әсерінің жалпы заңдылықтары.

Белгілі *экологиялық толеранттық* ұғымы төменгі шектен, яғни төменгі пессимумнан (экологиялық фактор мөлшері шкаласында оған экологиялық минимум сәйкес келеді), жоғарғы шекке, яғни жоғарғы пессимумге (экологиялық максимум) дейінгі аралықты қамтиды. Экологиялық максимумның экологиялық минимум әсерімен теңдес шектеуші әсері туралы түсінікті, толеранттық «заңын» тұжырымдаған В. Шелфорд енгізді. 1910 жылдан бері



2.2-сурет. Жәндіктердің термоградиентор ішінде таралу заңдылығы.

«толеранттық экологиясы» толып жатқан зерттеулер жүргізілді, нәтижесінде көптеген өсімдіктер мен жануарлардың тіршілік ету шектері белгілі болды.

Ластаушы заттардың рұқсат етілген шекті концентрация (РШҚ) мөлшерін теориялық жағынан негіздеудің түбінде лимиттеуші факторлар заңы жатыр. Демек, бұл заңды ластаушы заттарға (ксенобиотиктерге) қатысты қолданғанда толеранттықтың төменгі шегінің еш мәні болмайтыны, ал жоғарғы шегінен ешбір жағдайда асуға болмайтындығы түсінікті. Сол себепті, фактордың организмде ешқандай қалпына келместей патологиялық өзгерістер тудыра алмайтын, эксперименталдық жолмен анықталған шектік мөлшері РШҚ ретінде қабылдануы тиіс.

Белгілі бір түрге жататын организмдердің тіршілік әрекетінің фактор интенсивтілігіне тәуелділік графигін эксперимент жолымен немесе табиғатта жүргізілген бақылаулар нәтижесінде жасауға болады. Мысал ретінде, термоградиентор, басқаша «температуралық орган» деп аталатын аспаптың ішіне орналастырылған жануарлармен жүргізілген тәжірибенің деректерін келтірейік. Аспап ұзын түтікшеден тұрады. Түтікшенің бір ұшы мұзға, екінші ұшы ыстық суға батырылады, нәтижесінде түтікшенің ішінде температуралар градиенті пайда болады (2.2,1-сурет). Түтікшеге шыбын-шіркей, немесе өзге бір майда жәндіктер, мысалы кенелер салынады да, одан соң олардың түтікше бойымен таралу заңдылығы зерттеледі. Жәндіктердің көпшілігі түтікшенің белгілі бір бөлігінде ғана шоғырланатыны анықталды. График арқылы сипаттағанда, бұл заңдылық қалыпты (нормалды) таралу қисық сызығы түрінде кескінделеді (2.2,2-сурет), жануарлар неғұрлым көбірек шоғырланған жер графиктегі *температуралық қолайлылық* аймағына немесе термопреферендумға сәйкес келеді.

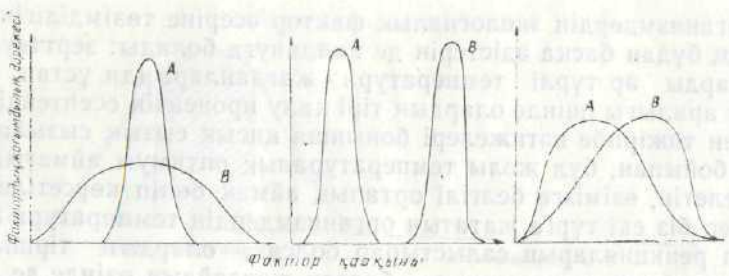
Организмдердің экологиялық фактор әсеріне төзімділігін анықтаудың бұдан басқа әдістерін де қолдануға болады: зерттеуші жануарларды әр түрлі температура жағдайларында ұстап, белгілі уақыт аралығы ішінде олардың тірі қалу процентін есептейді. Жүргізілген тәжірибе нәтижелері бойынша қисық сызық сызылады да, оның бойынан, бұл жолы температуралық оптимум аймағына сәйкес келетін, өзімізге белгілі орталық аймақ бөліп көрсетіледі.

Егер біз екі түрге жататын организмдердің температура әсеріне жауап реакцияларын салыстырар болсақ, олардың тіршілік ету оптимумдарының мөлшері тең болған жағдайдың өзінде де, термопреферендум немесе термооптимум қисық сызықтары бірдей бола бермейтіндігі анықталады (2.3,1-сурет). Демек, әр түрдің өзіне ғана тән бейімділігі, фактордың әсеріне әр түрлі дәрежеде төзімділігі арқылы да көрінеді. Жеке алынған әрбір өкілі (особі) фактор мөлшерінің оптимумнан шамалы ғана ауытқуларына төзе алатын түрлер — *стенобионттық* (2.3,1-сурет. А қисық сызығы), ал фактордың едәуір көп өзгерістеріне төтеп бере алатын түрлер — *эвробионттық түрлер* (В қисық сызығы) деп аталады.

Теңіздерді мекендеуші организмдердің көпшілігі судың жоғары тұздылығына бейімделген, судағы тұздар концентрациясының төмендеуі — олар үшін апатты жағдай. Тұщы суларды мекендеушілер де төзімділік шектерінің өте тар болуымен сипатталады, тек бұлар су құрамындағы тұздардың аз мөлшеріне бейімделген. Бұлардан басқа, су тұздылығының өте көп мөлшерде ауытқуына төзе алатын, сол себепті көп жағдайларда тұщы су қоймаларында да, теңізде де тіршілік ете беретін, организмдердің үшінші тобы да кездеседі (үш тікенекті шаншар балық — Lasterosteus aculatus, Artemia salina және басқалар).

Экологиялық әдебиеттерде түрдің фактордың құбылмалы мәніне төзімділік деңгейін ғана емес, сонымен бірге аталмыш фактордың шығу төркінін де айқындайтын терминдер жиі қолданылады. Мысалы, тұздылыққа қатысты *стено-* және *эвригалл* түрлер, температураға қатысты *стено-* және *эвритерм* түрлер, ылғалдылыққа қатысты *стено-* және *эвригигробионт* түрлер, тіршілік мекеніне қатысты *стено-* және *эвриойк* түрлер ажыратылады.

Енді, екі түрге жататын организмдердің тіршілік оптимумдары үйлеспейтін жағдайды қарастырайық. Бұл жағдайда график бірбірінен алшақ орналасқан екі қисық сызық түрінде сызылады (2.3,2-сурет), **А** түріне жататын организмдердің тіршілік процестері **В** түрімен салыстырғанда, фактордың азырақ мөлшері кезінде оптимал жылдамдықпен өтеді. Егер фактор ретінде температура алынып отырса, онда **А** түрі *суық стенотермдік*, ал **В** түрі *жылы стенотермдік* болып аталады. Тағы бір айта кетер жай, оптимумдар фактор ауқымының орта шеніне келе бермейді: қайта керісін-



2.3-сурет. А және В түрлер особьтерінің бір фактор әсеріне жауап реакциялары.

ше, оптимум төзімділіктің оң жақ немесе сол жақ шегіне таман жылжи орналасатын жағдайлар табиғатта жиі кездеседі (2.3,3 сурет), оларды практикалық жұмыс кезінде ескеру қажет.

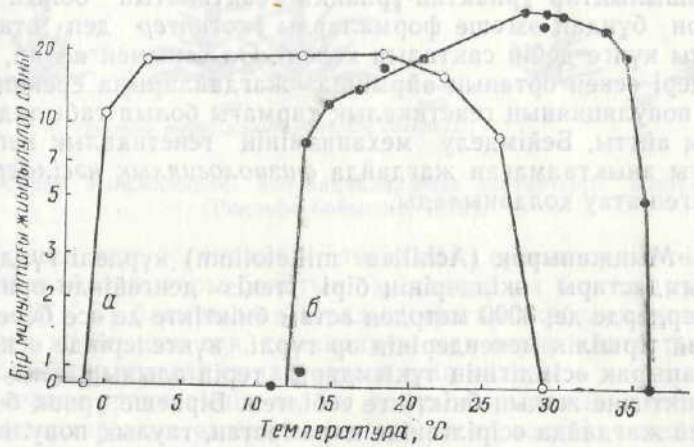
Әдетте, жылу сүйгіш гидробионт түрлердің термооптимумы төзімділіктің жоғарғы шегіне таман жылжи орналасады (2.3 сурет. В қисық сызығы). Атом электр станцияларының салқын датқыш су қоймаларындағы су температурасының бірнеш градусқа жоғарылауы бұндай түрлер үшін аса қауіпті. Со нымен қатар, су температурасының осылайша болар-болма жоғарылауы оптимум аймағы әдетте төзімділіктің сол жа шегіне таман жылжи орналасқан салқынсүйгіш түрлерге жа татын организмдердің тіршілігіне айтарлықтай әсер етпей (2.3,3-сурет. А қисық сызығы).

Эволюция барысында тар ауқымды толеранттықтың қалыпта суын, адаптивтік мүмкіндіктерін шектеу арқылы неғұрлым жоға экологиялық эффективтілікке қол жеткізген, маманданудың бі формасы ретінде қарастыруға болады, нәтижесінде қауымдастық тағы әр алуандылық артады (11-ші тақырыпты қараңыз).

2.2. ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ФАКТОР ӘСЕРІНЕ ОРГАНИЗМДЕР РЕАКЦИЯСЫНЫҢ КЕҢІСТІК ПЕН УАҚЫТҚА БАЙЛАНЫСТЫ ӨЗГЕРУІ

Тіршілік әрекетінің экологиялық фактор әсерінің қарқынын тәуелділігі кеңістік пен уақытқа байланысты өзгере ме? Бұл сұрақ ты шешу үшін канадалық және флоридалық Aurelia aurita меду заларына температуралық фактордың әсері зерттелді. Сонда, ар алдың солтүстік бөлігінен, Канада жағалауларынан алынған меду залардың қоңырауының максималды жиілікпен жиырылуы +18 ° градусқа — судың осы аймақтағы табиғи орташа температурасын сәйкес келетіндігі, ал Флорида жағалауынан алынған медузалар дың қоңырауының максимал жиілікпен жиырылуы +29° С кезінд болатындығы анықталды (2.4-сурет). Басқаша айтқанда, солтүс

тік және оңтүстік популяцияларының өкілдері әр түрлі температуралық оптимумдармен сипатталады. Келесі мысал Пордан (1946) алынды. Nereis тұқымдастығына жататын шығыршық құрттардың кейбір даналары, Румын жағалауының литораль аймағында, Қара теңізден кем дегенде 60 жыл бұрын бөлініп қалған лагуналарда тіршілік етеді. Бұл полихеталар өте жоғары — 62‰ тұздылыққа бейімделген. Егер оларды Қара теңізге жіберсе өліп қалады. Өз кезегінде, сол түрдің Қара теңізде тіршілік ететін өкілдерін лагуналарға жіберсе олар да өліп қалады.



2.4-сурет. Aurelia aurita медузалары қоңырауының жиырылу жиілігінің су температурасына тәуелділігі (Дажодан алынды, 1975). *а* — канадалық популяция; *б* — флоридалық популяция.

Келтірілген мысалдардан бір түр өкілдерінің экологиялық факторларға реакциясы кеңістікте өзгеретіндігі көрінеді. Организмдер сыртқы орта жағдайларының белгілі бір тар диапозонында тіршілік етуге неғұрлым жақсырақ бейімделгенімен, қарастырылып отырған түр популяциялары көбіне экологиялық талаптары әр түрлі келетін және сол талаптарына сәйкес, аталмыш түрдің ареалы шеңберінде экологиялық жағдайлары біркелкі емес жерлерде кездесетін топтарға жіктеледі. Түр ареалының белгілі бір бөлігіндегі жағдайларда түр үшін өте пайдалы болған бейімделулер, ареалдың өзге бөліктерінде сыртқы орта жағдайларына оншалық сәйкес келмеуі мүмкін. Ботаниктер, көптеген түрлердің ішінде морфологиялық ерекшеліктері бойынша өздері тіршілік еткен жерлеріне сәйкес келетін өсімдік топтарының кездесетінін әлдеқашан байқаған.

Саршатыр (Hieraciurn umbellatum) өсімдігі орман ішінде әдетте тік, құмды ашық алаңдарда тарбиып жайыла өседі, ал шағыл құмдардағы өсімдіктер аралық сипатта болады. Орман ішінде өскен даналарының жапырақтары мейлінше жалпақ,

шағыл құмдарда өскендерінің жапырақтары өте сүйрік, ал құмды ашық алаңдарда өскендерінікі аралық сипатта болады. Ашық құмды алаңдарда өскен өсімдіктерді майда түкшелер басқан, басқа жерлерде өсетін өсімдіктерде мұндай белгі жоқ.

Осыдан 50 жылдай бұрын швед ботанигі Г. Турессон әр түрлі жерлерде өскен саршатыр өсімдіктерінің тұқымын жинап алып, оларды өз бағында өсірді. Бірдей жағдайда өсірілуіне қарамастан, әр жерден әкелінген өсімдіктердің арасындағы морфологиялық айырмашылықтар ұрпақтан-ұрпаққа сақталатын болып шықты. Турессон бұндай өзгеше формаларды *экотиптер* деп атады, бұл атау осы күнге дейін сақталып келеді. Ол сонымен қатар, экотиптер өздері өскен ортаның айрықша жағдайларына ерекше бейімделген популяцияның генетикалық тармағы болып табылады деген болжам айтты. Бейімделу механизмінің генетикалық негізі баржоқтығы анықталмаған жағдайда *физиологиялық нәсілдер (расалар)* деген атау қолданылады.

Мыңжапырақ (Achillea millefolium) күрделі гүлділер тұқымдастары өкілдерінің бірі, теңіз деңгейінде орналасқан жерлерде де, 3000 метрден астам биіктікте де өсе береді. Сондай тіршілік мекендерінің әр түрлі нүктелерінде өскен мыңжапырақ өсімдігінің тұқымдары теріп алынып, теңіз деңгейі биіктігіне жақын биіктікте себілген. Бірнеше ұрпақ бойы бірдей жағдайда өсірілгеніне қарамастан, таулық популяциялардан шыққан өсімдіктер өзінің ерекше белгілерін — көлемінің көрінер көзге шағындығы мен тұқым түсімінің төмендігін — сақтап қалған (2.5-сурет). Әр түрлі жерлерден шыққан өсімдіктердің бейімделуіндегі осындай айырмашылықтар, көптеген түрлердің экологиялық төзімділік шектерін кеңейтетіндігі сөзсіз.

Экологиялық факторлар әсеріне жауап реакциясындағы байқалатын уақытқа байланысты өзгерістерді талқылаған кезде, ең алдымен организмдердің жас ерекшеліктеріне көңіл аудару қажет. Әдетте, жас организмдердің төзімділік шектері ересектерге қарағанда тарлау болады.

Коршаған орта температурасының өзгеруіне керемет төзімділіктің үлгісін теңіз жаңғақтары — балянустардан көруге болады. Олар температураның 0° С-тан (қыста мұзбен қапталып қалады) +40° С-қа дейін ауытқуын көтереді. Олардың жұмыртқалары жазда пайда болады, ұрықтануы қыста өтеді, ал личинкалары сыртқа көктемде шығады. Көбею процесінің әр түрлі сатыларына температура мен жарықталу өте күшті ықпал етеді. Мысалы, тәулік бойы жарық жерде ұстау жұмыртқаларының жетілуін тоқтатып тастайды.



2.5-сурет. Мыңжапырақ популяцияларының экотиптерге жіктелуі (Риклефс бойынша, 1979).

Керісінше, жас организмнің төзімділігі ересектердің төзімділігінен әлдеқайда жоғары болатын мысалдар да белгілі: сұйық гелийге (—271° С) батырылған жұлдызқұрттар (көбелек личинкалары) қайта жібігеннен соң, тамақтануы мен өсуін жалғастыра берген. Көбелектер мұндай сынақтан соң өліп қалады.

Кез келген организмнің дербес дамуы барысында, әдетте, оның орта факторларының өзгерістеріне өте осал келетін кезеңдері болады. Олар көбіне ұрпақ беру және ерте онтогенез кездеріне сәйкес келеді де, дағдарыс (кризистік) кезеңдері деп аталады. Бұл кезеңдерінде ортаның көптеген факторлары шектеуші (лимиттеуші) факторларға айналады. Көбеймейтін ересек жануарлар немесе өсімдіктерге қарағанда, әдетте, көбеюші организмдердің, тұқымның, жұмыртқаның, эмбрионның, өнген дән мен личинкалардың төзімділік шектері тарлау келеді.

Ересек кипарис құрғақ қыраттарда да, су басып жатқан жерлерде де өсе алады, бірақ ылғалды, сонымен қатар су басып жатпайтын топырағы бар жерде ғана көбейеді. Portunus тұқымдасына жататын ересек крабтар, сондай-ақ басқа да теңіз жануарлары тұздылау, тіпті тұщы суға төзе алады, сондықтан бұл жануарлар өзен арнасымен жоғары жиі көтеріледі. Ал краб личинкаларына судың жоғары тұздылығы қажет, сондықтан олардың өзендерде көбеюі мүмкін емес және бұл түрлер өзендерде тұрақты қоныс тебе алмайды. Кәсіпшілік мақсатта ауланатын құстардың географиялық таралуы, көбіне климаттық факторлардың ересек құстарға емес, олардың ерте онтогенез сатысына әсерімен анықталады. Азықтың жетіспеушілігіне де ересек организмдер төзімдірек болады.

Демек, дербес даму, яғни онтогенез барысында, жануарлар мен өсімдіктердің экологиялық факторларға реакциясы өзгеріп отырады.

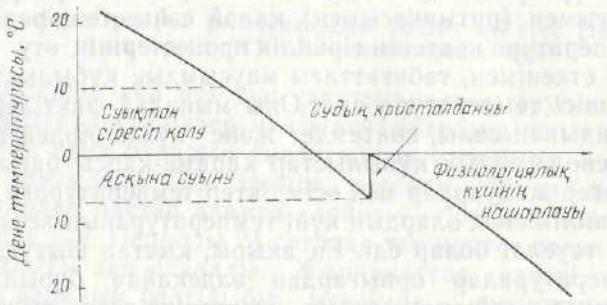
Енді, астрономиялық уақытқа байланысты организмдердің экологиялық факторлар әсеріне реакциясы қалай өзгеретінін қарастырайық. Бұл жерде уақыттық тәуелділіктің екі түрі, жастық және астрономиялық бір-бірімен тығыз байланысты болуы мүмкін екендігін (әсіресе тіршілік циклы қысқа организмдер үшін) айта кету қажет. Ең алдымен түрлер реакциясының маусымдық динамикасын талдап шығайық. Маусымдық периодтылық табиғаттағы ең бір баршаға ортақ құбылыстардың қатарына жатады; ол әсіресе қоңыржай және солтүстік ендіктерде айқын білінеді. Маусымдық периодтылық үшін температураның жылдық қозғалысының басты мәні бар; дамылдау және активтілік сатыларының ауысуын да сол анықтайды. Қысқы дамылдау күйі көптеген жануарлар және өсімдіктер түрлеріне тән, дегенмен бұл құбылыс, әсіресе, өз денесінің жоғары температурасын сақтау қабілеті жоқ организмдерден, яғни өсімдіктерден, омыртқасыз жануарлардың барлығынан және төменгі сатыдағы омыртқалы жануарлардан (балықтар, қосмекенділер, бауырымен жорғалаушылар) айқын байқалады. Жануарлардың бұл топтары *пойкилотермді* деп аталып, *гомойотермді* немесе жылы қандыларға қарама-қарсы қойылады.

Қысқы дамылдау — бұл физиологиялық күй. Дамылдау кезінде морфогенез процестері тежеледі немесе толық тоқталады және де тоқталу сыртқы факторлардың тікелей әсер етуі емес, организмнің ішкі күйімен қамтамасыз етіледі. Демек, қысқы дамылдау — бұл адаптивтік белгі. Өсімдіктер мен жануарлардың қыстаушы сатыларының арасында ұқсас көптеген физиологиялық ерекшеліктер бар. Тіпті температура жоғарылағанда да олар әдетте дамымайды, немесе өте баяу дамиды. Зат алмасу интенсивтігі едәуір төмендейді. Мысалы, тұқымдардың тыныс алуы болар-болмас сезіледі, ал насекомдардың дамылдаушы сатылары, активті даму кезімен салыстырғанда, оттегін бірнеше есе кем пайдаланады.

Дамылдау сатысына тән белгі — экзогендік коректенуден эндогендік коректенуге, яғни организмнің ішкі резервтерін пайдалануға көшу болып табылады. Әдетте, мұндай жағдайда жануарлардың тканьдеріндегі, өсімдіктердің тұқымдарындағы, қысқы бүршіктеріндегі және т. б. судың мөлшері азаяды. Сонымен қатар тәжірибелер өсімдіктер мен жануарлардың суыққа төзімділігі қыс бойында күшейе түсетіндігін көрсетті. Организм күз бен қыс барысында температураның төмендеуіне бірте-бірте бейімделеді. Бұл құбылыс *суықпен шынықтыру* деп аталады. Суықпен шынықтырудың екі кезеңін атап көрсетуге болады.

Өсімдіктердің суықпен шынығуының бірінші кезеңі әлі оң температураларға, 0°-тен +6° С-ка дейін сәйкес келеді. Бұл кезде өсімдік жасушаларының бір бөлігіндегі су коллоидтық күйге көшеді, ал крахмал қант пен майға айналады. Шамалы аяздың (—5° С-ка дейін) түсуімен шынығудың екінші кезеңі басталады. Жасушалар аралығындағы қуыстарда түзілген мұз кристалдары жасушалардағы еркін жүрген суды өзіне тартып алады, соның арқасында олар қатты аяздарға төзімдірек болады. Осылайша өсімдіктердің төмен температураларға төзімділік шектері әлдеқайда кеңейе түседі. Мұндай өзгерістер маусымдық сипатта болады және уақыт бойында циклды түрде өзгеріп тұрады.

Пойкилотермді жануарлардың төмен температуралардан аман өтуі де, олардың денесіндегі судың қатуына жол бермеу процестерімен байланысты. Мысал ретінде насекомдарды алып қарастырайық.



2.6-сурет. Температураның әсерінен жәндіктің физиологиялық күйінің өзгеруін сипаттайтын Бахметьев қисық сызығы (Яхонтов бойынша, 1964).

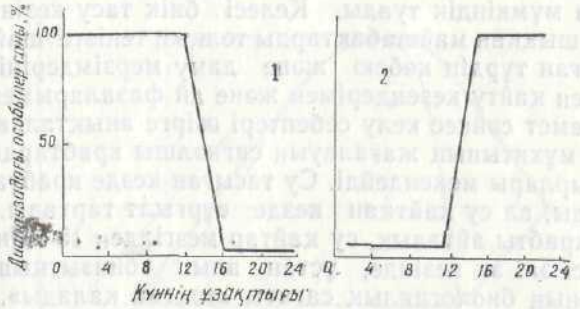
Насекомдардың физиологиялық күйінің дене температурасына тәуелділігі графигінен (2.6-сурет) 10° С-тан төмен температурада олардың қимылдау қабілетінен айрылатынын, 0° С-тан төмендесе асқына суынуға душар болатыны көрініп тұр. Бұл жағдай судың кристалдану сәтіне дейін созылады. Су кристалданғанда едәуір мөлшерде жылу бөлінеді, соның салдарынан насекомның дене температурасы да күрт көтеріледі. Осы сәттің жәндік өмірі үшін шешуші мәні бар: температураның күрт өзгеруіне дейінгі кез келген сәтте, ортаның температурасын көтеру арқылы жәндікті тірілтіп алуға болады; егер қоршаған ортаның температурасы одан әрі төмендесе, онда организмде қалпына келмес өзгерістер орын алады. Салқындату барысындағы насекомның физиологиялық ахуалы температураның төмендеу жылдамдығына тәуелді екендігі анықталды. Баяу салқындатқан жағдайда жасушалардың ішінде мұз кристалдары түзіліп, олар жасуша қабығын жыртып жібереді. Өте тез салқындатқан жағдайда кристалдар түзіліп үлгермейді, оның орнына шыны тәріздес құрылым пайда болады. Соның нәтижесінде цитоплазма зақымдалмайды. Яғни өте төмен, бірақ тез суыту тіршіліктің қайтымды, уақытша тоқталуына әкеліп соғады. Организмнің бұндай күйі анабиоз деп аталады.

Бірақ табиғатта мұндай жағдай сирек кездеседі. Суықпен шы
нықтыру нәтижесінде организмнің асқына суынуға қабілеттілі
көп жоғарылайды, сөйтіп насекомдар өте төмен температураларғ
шыдай алатын болады. Шынықтыру кезінде жануарлардың ткань
дерінде судың қату нүктесін едәуір төмендететін, құрамында гли
церин бар қоспалар (криопротекторлар) түзіледі. Температураны
күрт жоғарылау сәті температураның төменірек мәніне сай келеті
аймақтарға жылжиды, бұл насекомдардың асқына суынған, бірақ
мұз болып қатпаған күйде қыстап шығуына мүмкіндік береді. Мы
салы —42° С суық қайың қабық құрты қоңызының (Scolytus ratze
burgi) тіршілігіне айтарлықтай қауіп төндірмейді.

Сонда түрлер өзінің төзімділік шектерін температураның жыл
дық ырғағымен (ритмикасымен) қалай сәйкестендіреді? Шын мә
нінде температура көптеген тіршілік процестерінің өту жылдамды
ғына әсер еткенімен, табиғаттағы маусымдық құбылыстардың бас
ты реттеушісі температура емес.Оны мынадай фактілермен дәлел
деуге болады: мысалы, көктемде және күзде бірдей температура
кезінде фенологиялық құбылыстар қарама-қарсы бағытта жүреді
Және де егер жануарлар мен өсімдіктер температураға жауап қай
тарып тіршілік етсе, олардың күйі температураның кездейсоқ ауыт
қуларына тәуелді болар еді. Ең ақыры, қыстап шығуға дайындық
теріс температуралар орнығардан әлдеқайда бұрын басталады
Демек, төзімділіктің маусымдық шектеріне әсер етуші басқа бір
шарттар болуы тиіс.

Өсімдіктер мен жануарлардың маусымдық циклдерін реттеуде
сигналдық роль атқарушы басты фактор жарықты күннің (тәулік
тің жарық бөлігінің) ұзақтығы деп санауға болады. Организмнің
күн ұзақтығына реакциясы *фотопериодизм* деп аталады. Бұл фак
тордың сигналдық роль атқаруы кездейсоқ нәрсе емес, себебі тек
фотопериод ұзақтығы ғана периодты астрономиялық құбылыстар
ға байланысты туындайды.

Фотопериодты реакцияның (ФПР) негізгі екі түрі (типі) —
ұзақ күндік және *қысқа күндік* реакциялар ажыратылады (2.7-су
рет). Жарықты күн ұзақтығының әсерін әдетте активсіз күйде,
яғни диапауза күйінде қалған особьтер проценті бойынша анық
тайды. Ұзақ күндік ФПР тән болған жағдайда, даму күн ұзақты
ғының артуымен басталады. Қысқа күндік ФПР тән жағдайда, ке
рісінше, күн ұзақтығы арта бастағанда даму тоқталады. Ұзақ күн
дік ФПР қара бидайға, сұлыға, зығырға, бидайға тән; бұл өсімдік
тер күннің ұзақтығы артып келе жатқан кезде гүлдейді. Күн қыс
қара бастаған кезде гүлдейтін қашқаргүлдер (астралар), нарғыз
гүлдер (георгиндер) қысқа күндік ФПР-мен сипатталады. Жануар
лар күн ұзақтығына дамылдау және активтілік сатыларының ал
масуы арқылы жауап қайтарады. Қысқа күндік реакциялы жану
арлар күн ұзарғанда ұйықтап қалады (тұт көбелегі). Бірақ
жануарлардың көпшілігіне ұзақ күндік реакция тән, сондықтан
олар күн ұзарған кезде қоректенуге, ұя басуға және т. б. кіріседі.



2.7-сурет. Фотопериодты реакциялардың (ФПР) екі түрі (типі).
1 — ұзақ күндік ФПР; 2 — қысқа күндік ФПР.

Организмдердің күн мен түн ұзақтығының өзгеруіне жауап реакциясын зерттеу, өсімдіктер мен жануарлардың уақытты өлшеуге қабілеттілігін, яғни олардың биологиялық сағаттары — *эндогенді* ырғақтары (ритмдері) бар екенін көрсетті. Мұндай қабілет бір жасушалылардан бастап адамға дейін — тіршілік нелерінің барлық түрлеріне тән. Периоды 24 сағатқа тең немесе соған жуық ырғақтар *циркадты* деп аталады. Жарқанаттар өздері паналаған қуыстардан әрдайым белгілі бір мерзімде — ымыртта ұшып шығады және активтілік ырғағын, тіпті лабораториялық жағдайда толық қараңғылықта ұстағанда да сақтайды.

Көптеген теңіз жануарларының айлық (ай фазаларына байланысты) ырғақтары белгілі. Кейбір авторлардың пікірінше, мұндай ырғақтардың тұщы суларда және құрлықта тіршілік ететін түрлерде де болуы ықтимал.

Полинезия аралдары маңында *тынық мұхиттық пололо* құрты *Eunice viridis* қазан мен қарашада ай фазаларының алғашқы ширектерінде теңіз бетіне көтеріледі. Олардың көптігі соншалық, теңіз суын кеспе көжемен салыстыруға болғандай. Жергілікті тұрғындар оларды сүзіп алып тамаққа пайдаланады.

Жануарлардың айлық ырғағының тағы бір мысалын келтірейік. *Leuresthes tenius* балығы көкек және маусым айларындағы теңіздің тасуларынан 3—4 күн өткеннен соң Калифорния жағалауының құмайт қайрандарына уылдырық шашады. Әдетте ашық теңізде тіршілік ететін осы бір майда балықты түнгі ең күшті тасулар кезінде толқын жағаға шығарып тастайды. Теңіз қайтқан кезде балықтар ылғал құмға батып кетеді. Осы жерде олардың ұрғашылары уылдырық салып, еркектері оларды ұрықтандырады. Су келесі жолы көтерілгенде олар теңізге қайтып оралады. Уылдырықтар теңіз ең күшті көтеріліп, қайтатын кезеңде салынатындықтан, келесі екі апта бойында оларға теңіз суы жете алмайды. Нәтижесін-

де, теңіз құмына көмілген уылдырықтардың тыныш жатып дамуына мүмкіндік туады. Келесі бұлық тасу кезінде уылдырықтан шыққан майшабақтарды толқын теңізге шайып әкетеді. Аталған түрдің көбею және даму мерзімдерінің теңіздің тасуы мен қайту кезеңдерімен және ай фазаларымен осыншалық керемет сәйкес келу себептері әзірге анықталған жоқ.

Үнді мұхитының жағалауын сигналшы крабтардың сансыз көп тобырлары мекендейді. Су тассыған кезде крабтардың түсі ақ болады, ал су қайтқан кезде сұрғылт тартады. Егер сигналшы крабты айталық, су қайтар мезгілден 15 минут бұрын, оның түсі әлі ақ кезінде, ұстап алып тоңазытқышка салып қойса, оның биологиялық сағаты «тоқтап қалады». Тоңазытқыштан шығарылған краб 15 минуттан соң сұр түске ауысады. Сөйтіп, сигналшы крабтың биологиялық сағаты таңқалрлықтай дәл, мүмкін бірер секунд ауысып, жұмыс істейді.

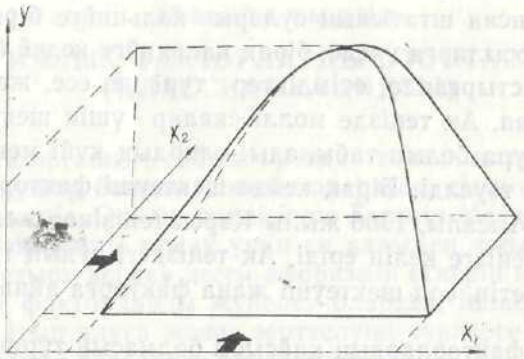
Жоғарыда келтірілген мысалдардың барлығы, түрлердің экологиялық факторларға реакциясы тұрақты еместігін, олардың ішкі, эндогенді ырғақтар және фотопериодты реакциялар арқылы табиғи процестердің орнау кезеңдерімен сәйкестендіріліп (синхрондалып) отыратынын көрсетеді.

2.3. ОРГАНИЗМНІҢ БІРНЕШЕ ФАКТОРДЫҢ БІР МЕЗГІЛДЕГІ ӘСЕРІНЕ РЕАКЦИЯСЫ

Табиғи жағдайда организм көптеген факторлардың ықпалына ұшырап отырады. Егер жеке бір фактордың әсері соған сәйкес функциямен өрнектелетін болса, екі фактордың бір мезгілдегі әсерін 2.8-суретте берілген график түрінде кескіндеуге болады. Бұл жағдайда фактордың қолайлылық дәрежесі $y=f(X_1, X_2)$ болады.

Практикалық жұмыста бұл төмендегідей көрініс табады. Айталық, табиғи қасиеттері бойынша түр X_1 фактордан гөрі (топырақ ылғалдылығы), X_2 фактордың (мысалы, температураның) әсеріне осалдау делік. Москва облысындағы температуралық жағдай қарағайдың өсуі үшін оптималды, батпақты орманды құрғатса, қарағай шапшаң өсе бастайды. Ал енді Архангельск облысының солтүстігіндегі жүргізілген құрғату қарағайдың өсуін айтарлықтай тездете алмайды, өйткені бұл жерде оның өсуі шамадан тыс ылғалдылықпен ғана емес, қолайсыз температурамен де тежеледі.

Көптеген факторлар бір мезгілде әсер еткен жағдайда, қарастырылып отырған функция мынадай түрге ие болады: $y=f(X_1, X_2, ...X_n)$. Түрдің бірнеше факторлардың бір мезгілде әсер етуіне төзімділігін анықтау үшін, оның әр фактор әсеріне төзімділігі туралы эксперименталдық мәліметтер болуы тиіс. Және де бұл теңдеу, бір



2.8-сурет. У түрдің X_1 және X_2 факторларының бір мезгілдегі әсеріне (жуан жебешелер) жауап реакциясының схема түрінде кескінделуі.

фактор әсерінің интенсивтілігі басқа бір фактордың интенсивтілігіне тәуелді болмаған жағдайда ғана шешіле алады. Бірақ әдетте, бір фактордың әсері басқа фактордың (немесе факторлардың) әсерімен аралас білінеді.

Мысалы, С.-Петербургке қарағанда Киров облысында аязға шыдау жеңілдеу, себебі С.-Петербургте ылғалдылық жоғарылау. Жоғары температура да ылғалдылық төмен болған жағдайда жеңілдеу сезіледі. Демек, түрге бірнеше фактор бірден әсер ететін болса, оның сәттілік (қамсыздық) дәрежесін қалай анықтауға болады деген сұрақ туады.

Әдетте, бір-екі факторға қатысты төзімділік шектерін білу, особьтердің бірнеше фактордың бір мезгілдегі әсеріне реакциясын анықтау үшін жеткілікті, бұл мәселенің шешуін жеңілдетеді, бірақ онда келесі — қай фактор немесе факторлар басты саналуы тиіс?— деген сұрақ пайда болады. 1840 ж. Ю. Либих организмнің төзімділігі оның экологиялық мұқтаждықтарының ішіндегі ең осал буынына тәуелді болатындығы туралы пікір айтты. Ғалым астық түсімінің әдетте көп мөлшерде қажет етілетін қоректік заттармен (мысалы, көмірқышқыл газы және су) емес, бұл заттар онсыз да жеткілікті, керісінше — аз мөлшерде қажет (мысалы бор), бірақ топырақ құрамында жеткіліксіз мөлшерде кездесетін заттармен шектелетінін (лимиттенетінін) анықтады. Соған байланысты Либих: «Түсім — минималды мөлшерде кездесетін затпен басқарылады және сол зат түсімнің көлемі мен уақыт бойындағы тұрақтылығын да анықтайды», — деген принцип ұсынды.

Басқаша атпен *шектеуші фактор* заңы немесе *минимум ережесі* деп аталатын Либих ережесі қазіргі кезде анағұрлым кең мағынаға ие болды. «Факторлар комплексінің ішінде қай фактор төзімділік шегіне жақынырақ тұрса, соның ықпалы күштірек болады». Айталық, егістіктің түсімі тыңайтқыштардың ішіндегі ең азының мөлшеріне тура пропорционал болады. Шектеуші фактор дегеніміз — мәні экстремалдық деңгейге жуық фактор.

Висконсин штатының сулары кальцийге біршама бай ек көлінде, осыларға ұқсас, бірақ кальцийге кедей басқа екі көл мен салыстырғанда, өсімдіктер түрі үш есе, жануарлар түр екі есе көп. Ақ теңізде моллюскалар үшін шектеуші фактор температура болып табылады: олардың күйі мен саны темпе ратураға тәуелді. Бірақ кейде шектеуші фактордың алмасуы мүмкін. Мысалы, 1966 жылы Карск теңізінен жел ығыстырға мұз Ақ теңізге келіп еріді. Ақ теңіздегі судың тұздылығы төмендеп кетіп, сол шектеуші жаңа факторға айналды.

Табиғатта факторлардың қайсысы болмасын тұрақты емес. Қа фактордың мәні түр төзімділігі шектерінен жиірек шығып кетіп тұрса, сол фактордың ауытқу эффектісі көбірек болады.

3-ші тақырып

ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ФАКТОРЛАРДЫҢ ТОПТАСТЫРЫЛУЫ (КЛАССИФИКАЦИЯСЫ)

Кез келген организм табиғи ортада толып жатқан факторлардың әсеріне душар болады. Эколог олардың тізімін жасаумен қанағаттанбауы тиіс. Ол, мүмкіндігінше Гетенің Мефистофельге айтқызатын «Шексіздікті ұғыну үшін ең алдымен ажырату, ал содан соң байланыстыру керек» деген афоризмін ескеріп әрекет етуі тиіс. Экологиялық факторларды жүйелеу олардың ішінен ең маңыздыларын ажыратып алуға және зерттелуші түрлерге көрсететін ықпалының сипатын бағалауға көмектеседі.

3.1. ДӘСТҮРЛІ КЛАССИФИКАЦИЯЛАР

Экологиялық факторларды классикалық және неғұрлым дәстүрлі жолмен жіктеу, оларды екі топқа: *абиотикалық* және *биотикалық* факторларға бөлу болып есептеледі. Бірінші топтың құрамына климаттық факторлар (температура, жарық, ылғалдылық, қысым және т. б.), топырақ пен судың физикалық қасиеттері кіреді. Екінші топқа — қоректену факторлары және особьтер мен түрлердің өзара әсерлесуінің әр алуан формалары (жыртқыштық, бәсекелестік, паразитизм және т. б.) жатады. Дегенмен, бұлайша жіктеу мәселені толық қамти алмайтын сияқты.

Шындығында, кейде берілген факторды топтардың біріне жатқыза салу қиын. Айталық, температураны алайық: егер оны абиотикалық фактор ретінде қарастырсақ, төңіректе тірі организмдердің болуы арқасында ол жиі өзгеріп отырады. Мысалы, лабораторияда өсірілетін ұн зауза қоңызының *(Tenebrio molitor)* личинкалары қоршаған орта тым суық болған жағдайда бір жерге шоғырланып, тобыр құруға бейім болады; тобырдың ішінде температура жоғарылап, организмнің дамуы үшін ең қолайлы шамаға жақындайды. Ауаның температурасы +17° С болғанда, личинкалар шоғырланған жердегі температура кейде +27° С-қа жетеді.

Кіші ұн зауза қоңызының *Tribolium castaneum* және *T. confusum)* микроклиматты өзгертуін әсіресе мұқият зерттеген Пименталь (1958) болды. Жәндіктер термостатқа қойылған Петри табақшаларында өсірілді. Термостаттағы ауаның температурасы +29 ±0,5° С, салыстырмалы ылғалдылығы —70±5%. Әр табақшаға 8 г ұн және 300-ге дейін жәндік салынды. Осындай жағдайларда табақшалардың ішіндегі температураның 24 сағаттың ішінде 0,4° С-қа көтеріліп, сонан соң баяу төмендейтіндігі, ал салыстырмалы ылғалдылықтың екі апта ішінде 11%-ке артатыны анықталды. Сонымен, температура мен салыстырмалы ылғалдылықтың мөлшері жәндіктердің бір жерге шоғырлануына тәуелді және де бұл микроклимат ортаның абиотикалық факторларымен және биотикалық

факторлармен, біз сөз етіп отырған жағдайда жәндіктер популяцияларының болуымен қамтамасыз етілетіндігін көрсетеді.

Көп астық құйылған элеваторларда дәнмен қоректенетін насекомдардың болуы температураның кейде қоршаған орта температурасымен салыстырғанда 25° С-қа артуын туындатады. Ақ аюдың мұз апанының температурасын реттеу организмдердің микроклиматқа көрсететін ықпалының ең жарқын мысалы бола алады. Аюдың қонжықтары дүниеге келген кезде, апанның ішіндегі ауаның температурасы сырттағыдан 40° С жоғары болады.

Бірінші топтастырудың жеткілікті дәрежеде анық болмауына байланысты, топтастырудың басқа жолы ұсынылды. Бұл әдіс бойынша барлық экологиялық факторлар екі категорияға: *популяция тығыздығына тәуелсіз* және *популяция тығыздығына тәуелді* факторларға бөлінеді. Бірінші категория факторларының популяцияға әсер етуі нәтижесінде жойылатын особьтер проценті олардың санына немесе тығыздығына байланысты болмайды; екінші категория факторлары әсерінен опат болғандардың проценті олардың тығыздығы өскен сайын пропорционал мөлшерде артып отырады. Бірінші категория факторларына негізінен климаттық факторлар жатады. Мысалы, ауа райының күрт суытуы салдарынан особьтердің бір бөлігі опат болуы мүмкін және бұл популяция тығыздығына тәуелсіз болады. Популяция тығыздығына тәуелді факторларға көбіне биотикалық факторлар жатады.

Бұлайша топтастыруды онан әрі жетілдіру популяция тығыздығына тәуелді факторлар категориясын популяция тығыздығы артқан жағдайда популяция ішіндегі өлім-жітімнің көбеюіне әкеліп соғатын — тура тәуелділік факторларына және популяция тығыздығы артқанда солардың әсерімен өлім-жітім кемитін — кері тәуелділік факторларына бөлумен байланысты болады. Бәсекелестік, жыртқыштық, паразитизм — ең маңызды тура тәуелділік факторлары. Кері тәуелділік факторларының әсерін суреттейтін екі мысал келтірейік. Мысалы, тобырдағы қандалалар неғұрлым көбірек болса, олар сілекейін инъекциялау (енгізу) арқылы қоректік затты соғұрлым жақсырақ ерітеді, опат болған особьтер саны да соғұрлым кеми түседі. Қар қатып қалғанда солтүстік бұғылары ягель мүгін бірлесіп тебіндейді. Қорек табудың қиындығы особьтердің белгілі бір бөлігінің опат болуына әкеліп соғуы мүмкін, дегенмен жануарлар бірлесе әрекеттенген жағдайда олардың шығыны кемірек болады.

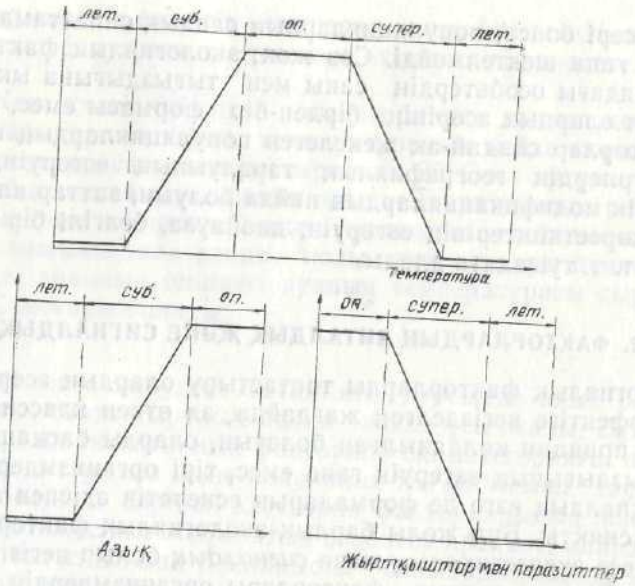
Бірақ факторларды популяция тығыздығына тәуелді және тәуелсіз деп ажырату оларды биотикалық және абиотикалық факторларға бөлуден де сәтсіз болып шықты, өйткені бұндай жағдайда экологиялық фактор өз алдына емес, популяция тығыздығымен берік байланыстырылған түрде біліпеді. Ал экологиялық факторлардың әсері болса, популяциялардың сандық сипаттамаларын өзгертумен ғана шектелмейді. Сөз жоқ, экологиялық факторлардың популяциядағы особьтердің саны мен тығыздығына ықпалы зор, бірақ бұл олардың әсерінің бірден-бір формасы емес. Экологиялық факторлар сондай-ақ жекелеген популяциялардың немесе бүтіндей түрлердің географиялық таралуының өзгеруін, әр алуан адаптивтік модификациялардың пайда болуын, заттар алмасуының сандық көрсеткіштерінің өзгеруін, диапауза, белгілі бір ФПР-ларды және т. т. туындата алады.

3.2. ФАКТОРЛАРДЫҢ ВИТАЛДЫҚ ЖӘНЕ СИГНАЛДЫҚ ӘСЕРІ

Экологиялық факторларды топтастыру олардың әсерінен туындаған эффектіге негізделген жағдайда, ал өткен классификацияда нақ осы принцип қолданылған болатын, оларды басқаша, популяция тығыздығының өзгеруін ғана емес, тірі организмдерге көрсетілетін ықпалдың өзге де формаларын ескеретін әдіспен ажыратқан ұтымды сияқты. Бұл жолы барлық экологиялық факторлар *виталдық* немесе *энергетикалық* және *сигналдық* болып негізгі екі топқа бөлінеді. Бірінші топтың факторлары организмдердің тіршілігіне тікелей ықпал етеді, олардың энергетикалық күйін өзгертеді. Бұндай факторлар қатарына температураны, бәсекелестікті, жыртқыштықты, паразитизмді және т. б. жатқызуға болады. Сигналдық роль атқарушы екінші топтың факторлары энергетикалық сипаттамалардың өзгерісі (жарықты күннің ұзақтығы, феромондар және т. б.) туралы информация әкеледі.

Кейбір абиотикалық саналатын факторлардың энергетикалық та, сигналдық та әсері болуы мүмкін. Мысал ретінде, негізгі экологиялық факторлардың бірі саналатын жарықты алуға болады. Жарық өсімдіктердің фотосинтезі үшін қажет энергияның негізгі көзі болып табылады және экожүйелердің өнімділігінде маңызды роль атқарады. Сонымен қатар оның басты экологиялық ролі — ұзақтығы әр түрлі биологиялық ырғақтарды (ритмдерді) синхрондастыру (уақыт бойынша үйлестіру) болып табылады. Жарықтың сигналдық әсері осыдан көрінеді. Жарықтың экологиялық фактор ретіндегі бұндай «екі жақты сипаты» бұл топтастырудың да құндылығын төмендетеді.

В. П. Тыщенко (1980) ұсынғандай, экологиялық факторлардың виталдық және сигналдық әсерін баса көрсету тиімдірек болады. Әр түрлі экологиялық факторлардың виталдық әсеріне тән өзгешелік, олардың біреулері (мысалы, температура) оптимумның екі жағында орналасқан екі бейоптималдық (субоптималды және супероптималды) және екі леталды аймақтарды ажыратуға мүмкіндік берсе, басқалары толық графиктің бір ғана сол жақ (азық) немесе оң жақ (жыртқыш, паразит) бөлігін, тиесінше бір-бір бейоптималды және леталды аймақтарды ажыратуға мүмкіндік беретіндігінде (3.1-сурет).

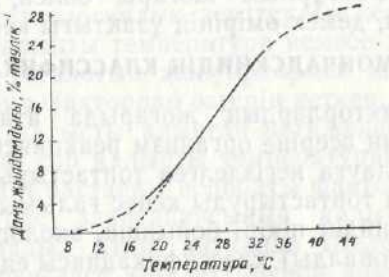


3.1-сурет. Температураның, азықтың, жыртқыштар мен паразиттердің виталдық әсерін көрсететін схема (Тыщенко бойынша, 1980). Экологиялық факторлардың әсер ету аймақтары: лет. — леталды, оп. — оптималды, суб. — субоптималды, супер. — супероптималды.

Организмдер үшін климаттық, коректік және биотикалық жағдайлар, олардың тірі қалуына тікелей ықпал көрсететін агенттер ғана емес, сонымен бірге экологиялық факторлардың виталдық әсерінің бейоптималдық және леталды аймақтарға ығысу ықтималдығын көрсететін сигнал да болып табылады. Мысалы, күзгі күннің қысқаруын жануарлар мен өсімдіктер қысқы маусымның және соған тән жағымсыз жағдайлардың (төмен температуралар, жердің тоң болып қатуы, азықтың тапшылығы немесе мүлде болмауы) жақындап қалғандығының белгісі ретінде сезінеді. Экологиялық факторлардың организмдерге осылайша ықпал етуін сигналдық әсер деп атау ұсынылған.

Жарықтың энергетикалық та, сигналдық та әсері болатын болса, температура мен ылғалдылық тек қана энергетикалық факторлар ретінде біліпеді. Бұның себебі, өсімдіктер мен жануарлардың, әсіресе пойкилотермді жануарлардың дене температурасының жоғарылауы барлық физиологиялық процестердің шапшаңдауын туындататындығында. Сондықтан температура неғұрлым жоғары болса, организмнің жекелеген сатыларының дамуы үшін де, бүтіндей тіршілік циклы үшін де соғұрлы кемірек уақыт қажет болады. Қапуста көбелегі жұлдызқұртының жұмыртқадан қуыршаққа дейін дамуы үшін +10° С температурада 100 тәулік, ал +26° С-та 10-ақ тәулік қажет. Демек, даму жылдамдығы 10 есе артады.

Даму жылдамдығының температураға тәуелділігі S тәріздес қисық сызықпен кескінделеді (сигмоидтық тәуелділік). Даму жылдамдығы даму мерзіміне кері шама түрінде немесе уақыт бірлігі ішінде дамып жетілген особьтердің орташа процентіне тең шама түрінде көрсетілуі мүмкін. Эксперименттің дәлдігіне онша қатал талап қойылмайтын жағдайларда, даму жылдамдығының температураға тәуелділігі түзу сызықтық сипатта болады деп ұйғаруға болады (3.2-сурет). Сонда **Vдам.=f(t°)** түзу сызығы температуралар шкаласын нөл, немесе даму табалдырығы деп аталатын белгілі бір **а** нүктесінде қиып өтеді; яғни температура одан төмен болғанда даму процесі жүрмейді. Әрбір түр үшін тұрақты шама болып табылатын **у(t°-а)** параметрі (бұндағы **у**- даму мерзімі, **t°**-дамудың нақтылы температурасы) эффективті температуралар жиынтығы деп аталады: **у(t°-а)=Σt°эфф; у=Σt°эфф/(t°-а)** қатынасын сипаттаушы қисық сызық тең қабырғалы гиперболаның бір тармағы болып табылады. Осы табылған байланыстылықтың практикалық маңызы бар.



3.2-сурет. Austroipetes cruciata секіртпесінің даму жылдамдығының температураға тәуелділігі (Бигон, Харпер, Таунсендтен алынды, 1989).

Эффективті температуралар жиынтығы түр үшін тұрақты шама екені белгілі болғандықтан, даму табалдырығын есептеп шығаруға болады. Айталық, температура 16° С болғанда даму ұзақтығы 24 күн, ал 27° С-та 8 күнге теңеледі делік, сонда: **24(16-а)=8(27-а)**. Осы теңдікті шешу нақтылы жағдайдағы даму табалдырығын анықтауға мүмкіндік береді. Ол 10,5° С-қа тең. Даму табалдырығын анықтап алғаннан кейін түрдің эффективті температуралар жиынтығын табу қиын емес. Бірақ практикалық жұмыста әдетте константаның мәні күні бұрын белгілі болғандықтан, нақтылы температура жағдайындағы даму ұзақтығын анықтауға тура келеді. Кез келген фенологиялық болжамның негізінде осы параметр жатыр.

Колорадо қоңызы үшін даму табалдырығы +12° С-қа тең. Бір қалыпты +25° С температура жағдайында личинка фазасы (сатысы) 14-тен 15 күнге дейін, ал +30° С-та 5,5 күнге созылады. +33° С-тан жоғары температурада дамуы тоқтап қалады. Эффективті температуралар жиынтығы 330—335° С-қа тең. Осы деректер Шығыс Европада колорадо қоңызының даму ұзақтығын болжау және жыл бойында ауысатын ұрпақ

саның анықтау үшін пайдаланылды. Картоп алқаптарын қорғау үшін жасалған болжамға сәйкес осы жәндікпен күрестің қажетті құралдары таңдап алынды. Қоңыздың жас личинкаларына қарсы улы заттар бүрку бірінші рет эффективті температуралар жиынтығы 150° С-қа жеткенде, екінші рет бүрку, екінші сатыдағы личинкаларға қарсы, эффективті температуралар жиынтығы 475° С-қа жеткенде жүргізіледі.

Температура тек даму жылдамдығына ғана емес, организм тіршілігінің өзге жақтарына да ықпал етеді. Мысалы, оның әсері пайдаланылатын коректік зат мөлшерінен, өсімталдықтан, жыныстық белсенділік деңгейінен және т. б. көрініс табады.

Температура сияқты ылғалдылықтың да өсімдіктер мен жануарларға ықпалы әркилы. Бұл фактор ең алдымен даму жылдамдығына әсер етеді. Үй шыбынының даму жылдамдығы мен ылғалдылық деңгейінің арасында түзу сызықтық тәуелділік бар екендігі анықталды: ылғалдылық неғұрлым жоғары болса, даму жылдамдығы да соғұрлы жоғары, демек өмірінің ұзақтығы кемірек болады.

3.3. А. С. МОНЧАДСКИЙДІҢ КЛАССИФИКАЦИЯСЫ

Экологиялық факторлардың жоғарыда аталғандардан басқа, орта факторларының әсеріне организм реакциясының бейімделгіштік дәрежесің бағалауға негізделген топтастырылуы (классификациясы) да бар. Бұл топтастыруды кеңес ғалымы А. С. Мончадский ұсынған. Мончадскийдің пікірі бойынша, экологиялық факторлардың оңтайлы (рационалды) классификациясы ең алдымен осы факторлар әсеріне тап болған тірі организмдер реакциясының ерекшеліктерін, оның ішінде организмдердің адаптациясының кемеліне жету дәрежесін ескеруі тиіс: аталмыш адаптация неғұрлым көне дәуірден басталған болса, оның кемелденуі соғұрлым жоғары болады. Бұл топтастыру барлық экологиялық факторларды үш топқа: *бастапқы периодты факторларға, туындаушы периодты факторларға* және *периодсыз факторларға бөледі.*

Соларға толығырақ тоқталайық.

Адаптация ең алдымен жер шарының өз осі төңірегінде айналуының және оның күнді айнала қозғалуының, ай фазалары алмасуының тікелей салдары ретінде күндік, айлық, маусымдық немесе *жылдық периодтылық тән сыртқы орта факторларына* қатысты пайда болады. Бұл факторлардың тұрақты циклдары Жерде тіршілік пайда болғаннан әлдеқайда бұрын қалыптасқан және осы жағдай *организмдердің бастапқы периодты факторларға адаптациясының* неліктен соншалық көне екенін және организмдердің тұқым қуалаушылық негіздерінде мықтап бекітілуінің себебін түсіндіреді. Температура, жарықталу, мұхит суының толысуы мен қайтуы *бастапқы* периодты факторларға жатады. Мончадскийдің айтуы бойынша, бастапқы периодты факторлар өзгерісінің особьтер санының реттелуіне ықпалы тек түрлер ареалдарының ауданына әсері арқылы ғана білінеді. Ал ареал ішінде олардың әсерінің шешуші мәні болмайды.

Бүтіндей алғанда, организмдердің бастапқы периодты факторлар *әсеріне адаптивтік реакциялары* жануарлардың барлық топтарында ұқсас және қандай да бір топқа ғана тән өзгешеліктер байқалмайды. Мысалға, тіршілік әрекеті көріністеріне температураның әсерін сипаттайтын математикалық заңдар насекомдар мен омыртқалы жануарлар тәрізді бірінен-бірі соншалық алшақ жатқан топтар үшін іс жүзінде бірдей. ФПР-лардың негізгі типтері құстар мен насекомдар үшін бірдей екені анықталды.

> Бастапқы периодты факторлар көптеген тіршілік мекендерінде басым роль атқарады. Бұл заңдылықтан тек абиссаль немесе жер асты қуыстары сияқты бастапқы периодты факторлардың өзгерітері нөлге тең не өте шамалы болатын ерекше тіршілік аймақтары ғана тысқары қалады.
>
> Бастапқы периодты факторларды әрдайым, әсіресе эксперименталдық экологиялық зерттеулер кезінде ескеріп отыру қажет. Бір қалыпты температура немесе тұрақты жарықталу жағдайында ұсталатын жануарлармен жүргізілген тәжірибе нәтижелері бұл факторлар өзгеріп кеткен, табиғи жағдайдағы жануарларға қатысты алынған нәтижелерден едәуір өзгеше болуы мүмкін. Бір қалыпты температураның қолайсыздығын организмдердің бастапқы периодты факторларға қатысты айқын, бұлжытпас адаптациясының қалыптасқандығымен түсіндіруге болады. Атап айтқанда, Шелфорд жануарлардың өсуі және қарсыласу қабілеттілігінің дамуы үшін ауа температурасының құбылып отыруы сөзсіз қажет екендігін көрсетті.

Туындаушы периодты факторлардың өзгеруі бастапқы периодты факторлар өзгеруінің салдары болып табылады. Туындаушы периодты факторлардың бастапқы периодты факторлармен байланысы неғұрлым тығыз болса, оның периодтылығы да соғұрлым жиі білінеді. Мысалы, ауаның ылғалдылығы — бұл температураға тікелей тәуелді туындаушы фактор. Тропиктерде, муссондық климатты аймақтарда жауын-шашынның түсуі тәуліктік немесе маусымдық *периодтылыққа бағынады.*

Сондай-ақ, азықтық қызмет атқарушы, өсіп-жетілу периодтылығы вегетациялық циклмен байланысты өсімдік жамылғысы да туындаушы периодты фактор мысалы бола алады. Жырткыштар мен паразиттердің жемтігі немесе иеленушісі болатын түрлердің биологиясына немесе физиологиясына қатысты маусымдық өзгерістер жыртқыштар мен паразиттер бейімделетін факторлар болып табылады. Сулық орта үшін оттегі мен ерітілген тұздар мөлшері, судың горизонталь және вертикаль бағыттарда сапырылуы, ылайлануы, су деңгейінің ауытқулары, ағыс жылдамдығы көбіне туын-

даушы периодты факторлар болып табылады. Бірақ, бастапқы периодты факторларға тәуелділігі біршама әлсіз болғандықтан, бұл факторлардың периодтылығы қатаң сақталмайды. Ақырында, түр ішіндегі биотикалық әсерлер де туындаушы периодты факторлар қатарына жатады, себебі особьтер арасындағы барлық өзара байланыстар жылдық циклдар сарынында (фонында) жүзеге асырылады.

Бастапқы периодты факторлармен салыстырғанда туындаушы периодты факторлар соншалықты көне замандарда пайда болмаған. Организмдер оларға беріректе бейімделген, сондықтан олардың адаптациялары онша айқын көрінбейді және де әр түрлі систематикалық топтарда әр алуан болады. Мысалы, ауаның салыстырмалы ылғалдылығы организмдер құрлықта тіршілік ету жолына көшкен кезде экологиялық факторға айналды. Сондықтан жануарлардың ауаның салыстырмалы ылғалдылығының өзгеруіне адаптациялары, мысалы, бастапқы периодты фактор — температураның ауытқуына қатысты адаптациялармен салыстырғанда кемірек дамыған; салыстырмалы ылғалдылықтың өзгеруіне төзімділік диапозоны көп жағдайларда температураның өзгеруіне төзімділік диапозонындай онша кең емес, сонымен қатар оған қатысты адаптивтік реакциялардың түрлері көбірек. Сол сияқты азыққа байланысты адаптациялар да алуан түрлі.

Туындаушы периодты факторлар көбіне түрлердің ареал ішіндегі санына әсер етеді, бірақ ареалдың өз ауқымына ықпалы шамалы болады.

Периодсыз факторлар организмнің тіршілік мекенінде қалыпты жағдайда ұшыраспайды. Олар кенеттен білінеді, сол себепті организмдер әдетте оларға бейімделіп үлгермейді. Бұл топқа кейбір климаттық факторлар, мысалы, кенеттен соққан дауылдар, найзағай түсуі, сондай-ақ өрттер кіреді. Адам әрекетінің барлық формалары және де жыртқыштардың, паразиттер мен патогенді жануарлар түрлерінің әсері де, яғни қалыптасқан терминологияға сәйкес бір түр особьтері арасындағы әрекеттесулерден өзге биотикалық факторлардың барлығы осы топқа жатқызылуы тиіс. Иеленушінің паразитке әсерін туындаушы периодты факторлар қатарына жатқызу қажет, өйткені паразит тап болған орта — (иеленуші) оның қалыпты (нормалды) тіршілік ету мекені. Онын есесіне иеленуші үшін паразиттің (немесе патогенді агенттің) болуы міндет емес: паразиттердің не патогенді организмдердің саны тым көп болуына байланысты олар белгілі бір биоценоздың тұрақты элементіне айналған, біршама сирек кездесетін кейбір жағдайларды есептемегенде (мысалы, жүре пайда болған иммунитет) бұлар әдетте ешқандай адаптация тудырмайтын периодсыз фактор болып табылады.

Көпшілік жағдайларда периодсыз факторларға адаптивтік реакцияның болмауы химиялық және биологиялық заттардың көмегімен зиянды жануарларға қарсы күресу әдістерін дайындау үшін теориялық негіздеме береді. Жәндіктердің көптеген ұрпақтарын инсектицидтермен дүркін-дүркін дәрілеу ғана олардың төзімді нәсілдерінің (расаларының) пайда болуына әкеліп соғады, себебі көптеген жылдар бойы қолданғанда инсектицидтер туындаушы периодты фактор мәніне ие болады. Осыдан бір ғасырдай бұрын швейцар ғалымы Мюллер ДДТ дәрісін ойлап шығарғаны үшін Нобель сыйлығын алды. Ол кезде дәрі зиянды жәндіктер үшін өте улы болатын. Бірақ ДДТ-ны көп дүркін пайдалану жәндіктердің оған төзімді нәсілдерінің қалыптасуына әкеліп соқты. ДДТ-ның пайдалы әсері барған сайын төмендей берді, ал зиянды әсері, керісінше, көбірек байқалатын болды. Қазіргі кезде мемлекеттердің көпшілігі ДДТ-ны қолдануға заңды түрде тыйым салған.

Периодсыз факторлардың ықпалы көбінесе нақтылы бір территория шегіндегі особьтер санынан білінеді. Әдетте ол ареал ауқымын немесе жекеше даму сатыларының ұзақтығын өзгертпейді.

Классификацияларды талқылауды аяқтай келе, табиғаттағы экологиялық факторлардың бүкіл сан алуандығын «синтетикалық» жүйе түрінде жинақтап қорыту қажет.

Климаттық факторлар: 1) бастапқы периодты факторлар (жарық, температура); 2) туындаушы периодты факторлар (ылғалдылық); 3) периодсыз факторлар (кенеттен соққан дауыл, атмосфераның едәуір иондалуы, өрттер).

Климаттық емес физикалық факторлар: 1) сулық орта факторлары (оттегі мөлшері, тұздылығы, pH, қысымы, тығыздығы, ағыны); 2) эдафикалық факторлар (pH, ылғалдылық, механикалық құрамы, тұздылығы және т. т.).

Қоректену факторлары: 1) азықтың мөлшері; 2) азықтың сапасы.

Биотикалық факторлар: 1) түр ішіндегі әсерлесулер; 2) түр аралық әсерлесулер.

4-ші тақырып

АБИОТИКАЛЫҚ ФАКТОРЛАРДЫҢ ӘСЕР ЕТУ ДЕҢГЕЙЛЕРІ

Жоғарыда қоршаған орта температурасының жануарларға әсерінің бірнеше мысалы келтірілген болатын. Онда біз температураның өзгеруі особьтердің өсуі мен дамуына қандай ықпал ететіндігіне назар аударған едік. Температураның популяция немесе түр деңгейінде әсер етуі жануарлар мен өсімдіктердің басқа параметрлерінің немесе қасиеттерінің көрсеткіштерінен білінетіні анық. Абиотикалық факторлардың жануарлар мен өсімдіктердің тіршілік әрекеттеріне особь (дара организм), популяция, түр және экожүйе деңгейінде көрсететін әсерін қарастырып өтейік.

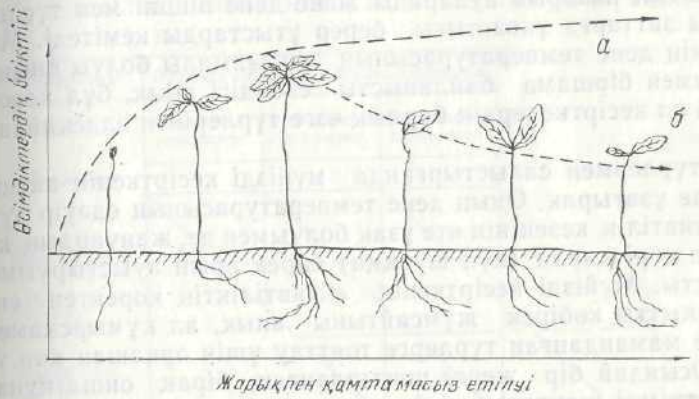
4.1. ДАРА ОРГАНИЗМДЕР (ОСОБЬТЕР) ДЕҢГЕЙІ

Особьтер деңгейінде абиотикалық факторлар ең алдымен жануарлардың мінез-құлқына ықпал етеді, ортамен трофикалық қарым-қатынастарын және метаболизмінің сипатын өзгертеді, көбею қабілетіне және өсімталдығына ықпал етеді, едәуір дәрежеде жануарлар мен өсімдіктердің дамуын, өсу жылдамдығын, өмірінің ұзақтығын анықтайды. Абиотикалық факторлардың өзгеруіне особьтердің адаптациясының негізгі екі жолы белгілі: мінез-құлықтық реакциялар және организмнің физиологиялық қайта реттелуі.

Физиологиялық механизмдердің организмдер тіршілік ететін экологиялық жағдайларға сәйкес болуы тиіс екендігі өз-өзінен түсінікті. Олардың физиологиясы мен экологиясы эволюция барысында тығыз байланысып кетеді. Нақ соның нәтижесінде абиотикалық факторлардың организмнің тіршілік әрекетінің әр түрлі жақтарына ықпалы бейімделушілік сипатқа ие болады, яғни олардың сәйкес (адекватты) реакциясын туындатады. Басқаша айтқанда, эволюция барысында экологиялық факторларға қатысты адаптациялар пайда болады.

Өсімдіктердің адаптациялану механизмдері әр түрлі. Олар өсімдіктердің құрылымына, дамуына және заттар алмасуына қатысты болады. Өсімдіктердің өсуі мен морфогенезіне тіршілік ету орнының жарықталуының модификациялаушы әсерін жаз айларындағы салыстырмалы жарықталуына байланысты екі жасар емендердің (*Quercus robur*) өсу динамикасы мысалында көрсетуге болады (4.1-сурет). *«Жарықтық»* және *«көлеңкелік»* деп аталатын жапырақтар бірқатар көрсеткіштері бойынша, яғни жапырақ тақтасының ауданы, жасушалар саны, жүйкелену жиілігі және т. т. ерекшеленеді. Жапырақтардың орналасуы мен формасына көптеген факторлар, соның ішінде жарықталу, судың болу-болмауы, желдің көбірек соғатын бағыты және шөпкоректі жануарлар ықпал етеді. Көптеген өсімдіктер көлеңкеде өскенде, жарық жердегімен салыстырғанда ірілеу және кемірек тілімденген жапырақ береді. Орман шымылдығын түзуші түрлермен салыстырғанда, көлеңкеге төзімді орман бұталарының жапырақтары ірілеу және формасы жағынан қарапайымдау келеді.

Ортаның сан алуан факторларына қатысты туындайтын адаптациялар өте кең таралған. Әрбір нақтылы организм бір-бірін толықтыратын және организмнің неғұрлым жемісті көбеюіне септігін



4.1-сурет. Екі жасар емендердің бойының жаз айларындағы салыстырмалы жарықтануға тәуелділігі (Лархерден алынды, 1978). Жарық мөлшерінің жеткіліксіздігі көбіне өсімдіктерді бойын ұзартуға итермелейді (*а*), жарықтың көп болуы өсімдіктердің бойын тежейді (*б*).

тигізетін физиологиялық, мінез-құлықтық, экологиялық ерекшеліктердің коадаптацияланған (сабақтас адаптацияланған) бірегей комплексіне ие. Адаптациялардың осындай «шоқжұлдызы» *адаптивтік комплекс* немесе *оптималды композиция* деп аталады. Адаптивтік комплекстің кемеліне жеткендігі мен үйлестірілгендігінің көрнекі мысалын Э. Пианка келтіреді.

Мүйізді кесіртке, *Phrynosoma platyrhinos,* Жаңа Әлем (Америка) шөлдерінің дағдылы жануары, құмырсқалармен қоректенуге маманданған және әдетте олардан басқа ештеңе жемейді. Құмырсқалар майда жануарлар және денесінде қорытылмайтын хитин көп болғандықтан, кесірткелер оларды көп мөлшерде жеуі тиіс. Құмырсқамен қоректенуге маманданған кез келген түр особьтерінің қарны дене көлеміне шаққанда үлкен болуы тиіс. Дене массасының үлесі арқылы өрнектегенде, мүйізді кесіртке қарнының массасы кесірткелердің өзге түрлерінің қарнының массаларына қарағанда едәуір үлкен (13%) болады. Осындай қомақты ас қорыту жүйесінің болуы дене формасының өзгеруіне әкеліп соғады (бұл жануардың денесі күбіні еске түсіреді), бұл өз кезегінде олардың қозғалу жылдамдығын және жыртқыштардан қашып құтылу қабілетін төмендетеді. Сондықтан табиғи сұрыпталу мүйізді кесіртке-

нің терісінде тікенекшелердің қалыптасуына және көзге түспейтін дей тіршілікке көшуіне көмектесті; кесірткелердің өзге түрлері болса — денесі жылтыр және шапшаң қимылдайды, бұл олардың жауларынан тез жасырынуына мүмкіндік береді. Жануар қорек іздеп, ашық жерлерде ұзақ аялдап қалған кезде оның жыртқышқа жем болып кету ықтималдығы артады. Осындай кезде мүйізді кесірткенің жайбасарлығы тиімді де болуы мүмкін, себебі қимыл жыртқыштың назарын аударады және дене пішіні мен түсінің айналадағы заттарға ұқсастығы берер ұтыстарды кемітеді. Мүйізді кесірткенің дене температурасының құбылмалы болуы оның баяу қозғалуымен біршама байланысты екендігі анық, бұл көрсеткіш бойынша ол кесірткелердің барлық өзге түрлерінен әлдеқайда озып кеткен.

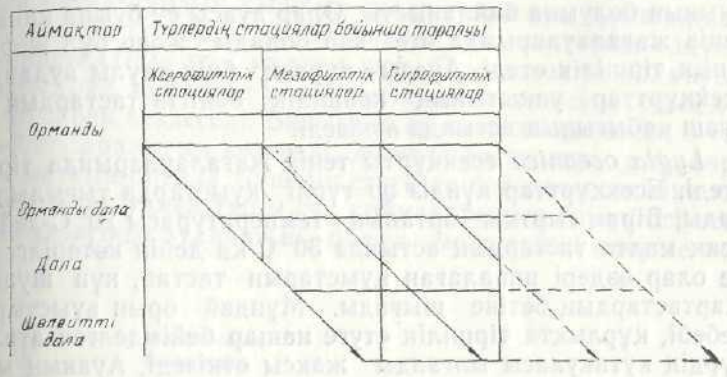
Өзге түрлермен салыстырғанда мүйізді кесірткенің активтілік мерзімі де ұзағырақ. Оның дене температурасының едәуір ауытқулары активтілік кезеңінің өте ұзақ болуымен де, жануардың көлеңкеге және кері қарай (күн шуаққа) сирек орын ауыстыруымен де байланысты. Мүйізді кесірткенің активтіліктің қоректену сияқты түріне уақытты көбірек жұмсайтыны анық, ал құмырсқамен қоректенуге маманданған түрлерге тояттау үшін әрқашан көп уақыт қажет. Осындай бір жерге шоғырланған, бірақ онша құнарсыз азықтың тиімді жақтарын пайдалану үшін, эволюция барысында мүйізді кесірткенің ерекше адаптациялар комплексі қалыптасқан: қарнының кеңдігі де, терісіндегі тікенектер де, активтілік кезеңінің ұзақ болуы да, терморегуляциясының нашарлығы (эвритермдігі) да соның көрінісі.

Міне, мүйізді кесірткенің эволюциялық жеңісін қамтамасыз еткен, адаптивтік комплекс деп аталатын бір-бірімен сабақтас мінез-құлықтық реакциялар мен физиологиялық өзгерістер осынша лық жетілген. Адаптивтік комплекстің түрге тән құбылыс екенін атап көрсету қажет, өйткені берілген түрдің барлық особьтері оған тән мінез-құлықтық және физиологиялық реакциялардың барлық түрлерін тең дәрежеде меңгереді. Жеке алынған бір ғана особьті зерттеу адаптивтік комплекстің бар-жоқтығын анықтауға мүмкіндік береді. Сонымен қатар, абиотикалық факторлардың әсерінен туындайтын өзге эффектілер популяциялық деңгейде ғана біліпеді.

4.2. ПОПУЛЯЦИЯЛЫҚ ДЕҢГЕЙ

Популяция деңгейінде абиотикалық факторлар көп жағдайда популяция санының динамикасы мен особьтердің кеңістік ішінде таралуын анықтаушы басты себеп бола отырып — өсімталдық, өлім-жітім, өмірінің орташа ұзақтығы, популяцияның өсу жылдамдығы мен көлемі сияқты параметрлеріне ықпал етеді. Абиотикалық факторлардың өзгеруіне популяция біріншіден — өзінің кеңістік ішінде таралу сипатын өзгерту арқылы, екіншіден — адаптивтік эволюция арқылы бейімделе алады.

Жануарлар мен өсімдіктердің орта факторларына талғамдылығы олардың мекен-жайға да талғамдылығын, яғни түр ареалының сол түр орын тебуге және мекендеуге тырысатын бөліктеріне қатысты экологиялық мамандануын туындатады. Ареалдың түр популяциясы орын тепкен және нақты экологиялық жағдайлармен сипатталатын бөлігі *стация* деп аталады. Стация, әдетте, қандай болмасын жеке бір факторға байланысты таңдап алынады; ол қышқылдық, тұздылық, ылғалдылық және т. т. болуы мүмкін.



4.2-сурет. Стациялардың аймақтық өзгеруінің диаграммасы (Бей-Биенко бойынша, 1966).

Эвритермдік түрлерге стациялардың аймақтық ауысуы, яғни бір табиғи аймақтан келесісіне өткенде тіршілік ету стацияларын ауыстыру бағытының қатаң сақталуы тән: солтүстікке қарай жылжығанда құрғақтау, өсімдік жамылғысы сиректеу, күн жақсы қыздыратын, көбіне құмдауыт немесе тастақ жеңіл топырақты жерлерге орналасқан ашық стациялар таңдап алынады; оңтүстікке қарай жылжығанда дәл сол түр көбірек ылғалданған, өсімдік жамылғысы қалың өскен және саз топырақты, көленкелі стацияларды қоныстанады (4.2-сурет). Келтірілген диаграммада өсімдік жамылғысының сипаты және микроклиматы бойынша барлық стациялар: *ксерофитті, мезофитті, гигрофитті* стациялар болып үш топқа бөлінген. Оңтүстікке қарай жылжыған сайын түр популяциясының неғұрлым ылғалдау стацияларға ығысуы қиғаш жебешелермен көрсетілген. Мұндай жағдайда орманды және ішінара орманды-дала аймақтарының ылғал сүйгіш популяциялары оңтүстік аудандарға таралу мүмкіндігінен айрылады, өйткені гигрофитті стациялардан да ылғалды стациялар физикалық және экологиялық тұрғыдан мүмкін емес нәрсе.

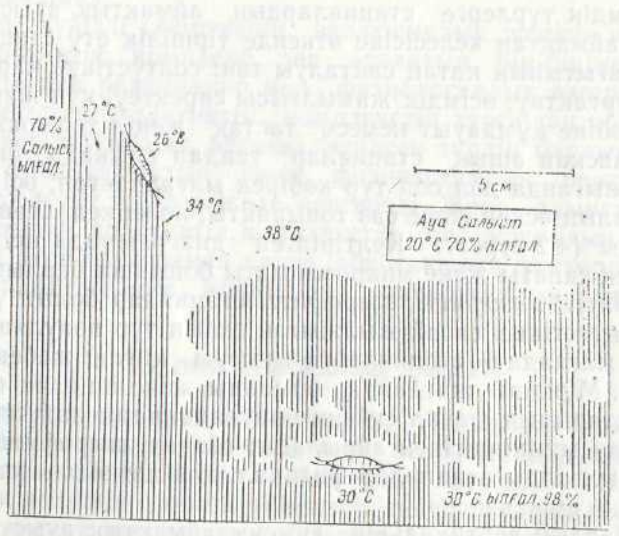
Стациялардың вертикальдік ауысуы аймақтық ауысуға ұқсас, тек ол таулы жерлерде байқалады. Оның ең бір жиі кездесетін көрінісі — тіршілік мекені теңіз деңгейінен жоғарылаған сайын популяциялардың неғұрлым ксерофитті стацияларға ауысуы болып

табылады. Мысалы, сұр секіртпе Қавказдың орманды белдеуінде мезо- және гигрофитті стацияларды, ал альпілік белдеуде ксеро- және мезофитті стацияларды мекендейді.

Стацияларды ауыстыру заңдылығы көрсеткеніндей, құрлық жануарлары мен өсімдіктердің тіршілік мекенін таңдауын анықтаушы маңызды экологиялық фактор — ауаның ылғалдылығы болып табылады.

Есекқұрттардың стациялдық үйірсектігі ауа құрамында су буының болуына байланысты. Олар ауасы су буына қаныққан теңіз жағалауларында өте көп болады және бұл жерлерде ашық тіршілік етеді. Ауасы құрғақ биік таулы аудандарда есекқұрттар уақытының көпшілік бөлігін тастардың және ағаш қабығының астында өткізеді.

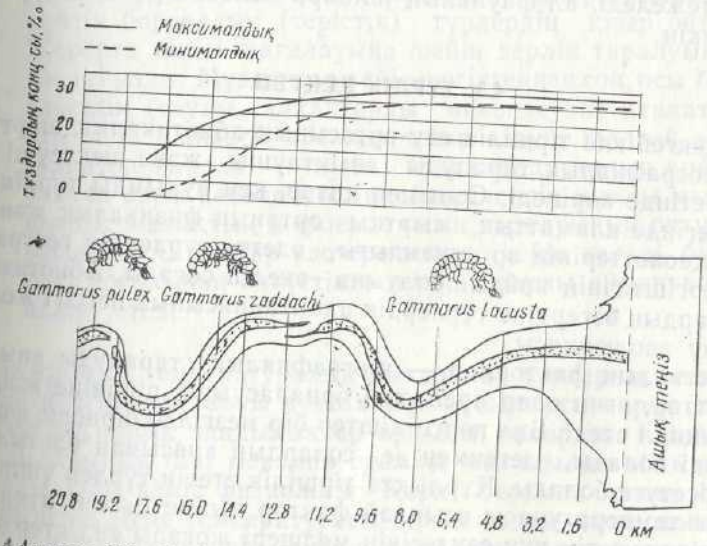
Lygia oceanica есекқұрты теңіз жағалауларында тіршілік етеді. Есекқұрттар күндіз әр түрлі қуыстарда тығылып отырады. Бірақ сыртқы ортаның температурасы 20° С-дейін, ал ұсақ малта тастардың астында 30° С-қа дейін көтерілген кезде олар өздері паналаған қуыстарын тастап, күн шуақтағы жартастардың бетіне шығады. Мұндай орын ауыстырудың себебі, құрлықта тіршілік етуге нашар бейімделген аталмыш түрдің кутикуласы ылғалды жақсы өткізеді. Ауаның ылғалдылығы төмен болған жағдайда есекқұрт булану арқылы көп мөлшерде су жоғалтады, күн шуақтағы жартастар сондай су буландыратын орын. Судың тез буланyы жәндік денесінің



4.3-сурет. Lygia oceanica есекқұртының ауа температурасының өзгеруіне байланысты стацияларын (уақытша тіршілік ету орындарын) ауыстыруы (Дажодан алынды, 1975).

температурасын төмендетеді — жартастың бетінде ол 26° С-қа тең (4.3-сурет). Ал егер есекқұрт ауаның салыстырмалы ылғалдылығы 100%-ке жуық, булану нөлге тең болатын ұсақ тастардың астындағы қуыстарда тығылып қала берсе, денесінің температурасы 30° С-қа жетеді.

Сулық ортада стациялардың таралуы басқа факторларға, атап айтқанда, қышқылдық факторына байланысты болады. Шымтезек басқан батпақтардың қышқыл сулары сфагнум мүктерінің дамуына мүмкіндік туғызады, бірақ оларда қос жақтаулы айқұлақ моллюскалары (*Unio sp.*) мүлдем жоқ. Суында әктің болмауына байланысты, бұл жерлерде қос жақтаулы моллюскалардың өзге түрлері де сирек кездеседі. Балықтар су қышқылдығының 5-тен 9 *pH*-қа дейінгі аралығын көтереді. Жекелеген түрлері *pH* көрсеткіші 3,7-ге жететін ортада тіршілік етуге де бейімделгендігіне қарамастан, *pH* 5-тен төмен тұщы су қоймаларының өнімділігі өте төмен, бұл өз кезегінде ауланатын балық мөлшерінің кемуіне әкеліп соғады.



4.4-сурет. Жамбасқұрттардың жақын туыстас үш түрінің өзен ағысы бойымен таралуының судағы тұздар концентрациясына тәуелділігі (Бигон, Харпер, Таунсендтен алынды, 1989).
Суреттің төменгі жағындағы цифрлар ашық теңізге дейінгі қашықтықты көрсетеді.

Су жануарлары мен су өсімдіктерінің таралуын лимиттеуші (шектейтін) және бір фактор — судың тұздылығы. Тип дәрежесіндегі көптеген ірі таксономиялық топтар (тікенек терілілер, ішекқуыстылар, шығыршық құрттар және т. б.) түгелдей немесе түгелге

жуық теңіз мекендеушілері болып табылады. Көбіне тіпті судағы тұздар концентрациясының болар-болмас ауытқулары жақын туыс-тас түрлердің таралуына әсерін тигізеді. Тұздылау су қоймаларын мекендеушілердің саны орасан зор, бірақ бұнда тек тұщы сулардан немесе теңіздерден шыққан эвригалиндік түрлер ғана тіршілік ете алатындықтан, олардың түрлік құрамы таншы. Мысалы, тұздылығы 2-ден 7%-ке дейін өзгеріп отыратын көлді тұқы, оңғақ, шортан, көксерке сияқты судың шамалы тұздылығын жақсы көтеретін тұщы су балықтары және тұздылық кемдігіне шыдай беретін, мысалы, кефаль сияқты теңіз балықтары мекендейді.

Абиотикалық факторлар жануарлар мен өсімдіктер популяцияларының тығыздығына елеулі ықпал етеді. Температураның төмендеп кетуі жануарлар популяцияларына көп жағдайларда апат әкеледі: ареланың солтүстік шекараларына жақын орналасқан аудандарда түрдің сиректеуі, тіпті жоғалып кетуі мүмкін. Және де, мұздың немесе қалың қардың астында қалған азыққа жануарлар мүлде жете алмайтындықтан, кей жағдайларда аяздың жанама әсері де болады. Күшті желдер жиі соғып тұратын жерлерде өсімдіктердің өсуі тежеледі, ал фаунаның ішінара немесе бүтіндей жойылып кетуі мүмкін.

4.3. ТҮРЛІК ДЕҢГЕЙ

Түр деңгейінде тіршілік ету ортасының абиотикалық шарттары көбіне географиялық таралуды анықтаушы және шектеуші факторлар ретінде көрінеді. Сонымен қатар, кең ауқымды түрлік ареалдар шегінде климаттың, сыртқы ортаның физикалық және химиялық қасиеттерінің әр алуандығы, әдетте түрлердің географиялық өзгергіштігінің пайда болуына әкеліп соғады. Абиотикалық факторлардың өзгеруіне түрлердің адаптациясының негізгі жолы — бейімделу эволюциясы.

Экологиялық факторлар — географиялық таралуды анықтаушы шарттар, яғни олар ареалдың орналасуына, пішініне және көлеміне ықпал етеді. Бұл көрсеткіштер бір мезгілде бірнеше факторға тәуелді болады, дегенмен де солардың арасынан бастыларын атап көрсетуге болады. Құрлықта тіршілік ететін түрлер үшін, әсіресе, *ауа температурасы осындай фактор қызметін жиі атқарады.* Жер бетіне түсетін күн сәулесінің мөлшері жоғары ендіктерден төмен ендіктерге қарай өсіп отыратындықтан, түрлердің көпшілігінің ареалдарына ендік бойымен созыла орналасу тән. Түр ареалдарының шекаралары көп жағдайда температураның орташа емес ұшқары көрсеткіштерімен анықталатындығын атап өткен жөн. Минималдық температура шектеуші фактор ретінде көптеген жылу сүйгіш түрлердің таралуына ықпал етеді.

Көшпелі шегіртке (*Locusta migratoria*) Шығыс Еуропаның солтүстігінде +20° С маусым айының изотермасынан әрі өтпейді. Скандинавияда бұлан Сібірге қарағанда 10° солтүстіке таман орналасады: Сібірде ауаның жылдық орташа температурасы Скандинавиядағыдан жоғары болуына қарамастан, қысы әлдеқайда қатаң. Континенттердің арасында температуралық айырмашылықтар болуына байланысты жыландардың таралуының солтүстік шегі біркелкі емес. Еуропада ол солтүстік ендіктің 67°-на, Азияда — 60°-на, Америкада — 52°-на сәйкес келеді. Өсімдіктерден мысал ретінде марданды (Rubia peregrina) келтіруге болады, оның таралуының солтүстік шегі Еуропада шамамен қаңтар айының +4,5° С изотермасымен анықталады. Буктың (емен тұқымдас ағаш — *Fagus sp.*) ареалы солтүстіктен —2° С изотермамен шектеледі.

Суық сүйгіш стенотермдік түрлердің таралуын лимиттеуші фактор қызметін максималды температура атқарады.

Еуропа мен Солтүстік-Батыс Африкада таралған капуста көбелегінің ареалының оңтүстік шекарасы Палестина болып табылады, себебі бұл жерде жазғы температуралар тым жоғары. Мұз басу дәуірлері жоғары температураларды көтермейтін бореалдық (терістік) түрлердің қиыр оңтүстікке — Жерорта теңізі жағалауына шейін дерлік таралуына мүмкіндік туғызды. Мұздақтар кейін шегінгеннен соң, осы бореалдық-альпілік (таулы алқаптарды мекендеуші) аталатын түрлер өздерінің қалыпты ареалдарынан едәуір шалғай орналасқан территорияларда — таулы аудандарда қалып қойды. Шымбатпақ сары көбелегі осындай түрлердің жақсы мысалы бола алады: жазықтық жерлерде оның таралуының оңтүстік шекарасы —2° С қаңтар изотермасына дейін келеді, бірақ ол негізгі ареалынан оңтүстікте жатқан таулы аймақтарда да тіршілік етеді.

Ақырында, температуралық жағдайлар түрлердің географиялық өзгергіштігін де туғызуы мүмкін. Бұл құбылысты морфо(логиялық)-зоогеографиялық заңдылықтар арқылы, солардың ішіндегі ең маңыздыларының бірі *Бергман ережесі* мысалында айқын көрсетуге болады. Оны неміс физиологы Карл Бергман сонау 1847 жылы анықтаған. Дене температурасы бір қалыпты және жоғары жылы қанды жануарлар үшін ыстық климатта жылуды шашырату, ал суық климатта — керісінше үнемдеу тиімді. Жануардың көлемі ұлғайған сайын оның денесінің беті, айталық денесінің ауданы — квадратқа (екінші дәрежеде), ал көлемі — кубқа (үшінші дәрежеде) артады. Демек, *салыстырмалы мөлшерде алғанда ірі жануардың дене беті ұсақ жануардікінен кішірек болады.* Бұдан, суық жерлерді мекендеуші жылы қанды жануарлар үшін ірі болу, ал жылы жерлерді мекендеуші жануарлар үшін ұсақ болу тиімді, — деген қарапайым қорытынды шығады. Кейініректе жүргізілген зерттеулер Бергман ережесінің тек бір түрдің тармақтары немесе

жақын туыстас түрлер шеңберінде ғана сақталатындығын көрсетті. Ол үшін жылдық орташа температуралар емес, минималдық температуралар, яғни ең суық айдың орташа температураларының маңызды екені анықталды. Қоңыр аюдың дене көлемінің өзгеруі Бергман ережесінің сақталуының нақты мысалы бола алады: Азияның солтүстік-шығысына қарай қоңыр аю ірілене түседі; ақ аю— қоңыр аюдан, қоңыр аю — гималай аюынан ірілеу.

Екінші морфо(логиялық)-географиялық ережені, немесе Аллен ережесін былайша тұжырымдауға болады: «Тропиктерге қарай жылжыған сайын жылы қанды жануарлардың құйрықтарының, құлақтарының, аяқ-қолдарының және әр түрлі өсінділерінің, тері қатпарларының және т. с. ұзаруы байқалады». Өзге морфо-географиялық заңдылықтар сияқты бұл ереже де тек бір түрдің тармақтарына немесе жақын туыстас түрлерге ғана қолданыла алады және оны дененің әр түрлі өсінділерінің жылуды шашыратуға септігі тиетіндігімен түсіндіруге болады. Демек, Аллен ережесі—Бергман ережесінің бір көрінісі ғана. Аллен ережесінің дұрыстығын қуаттайтын бірнеше мысал келтірейік. Солтүстік Американың ыстық шөлдерін мекендейтін американдық шөл түлкісінің прериялларда кездесетін американдық дала түлкісіне қарағанда денесі ашаңдау, аяғы мен құлағы ұзындау келеді. Солтүстік Африканың құмды шөлдерін мекендейтін, фенектер туыстасына жататын кішкене түлкінің бойы 30 сантиметрге жуық болса, құлағының ұзындығы 15 сантиметрден асады.

Жер бетінің әр түрлі бөліктерінің ылғалдылық мөлшері бойынша айырмашылықтары жануарлар мен өсімдіктердің таралу сипатына ғана емес, омыртқалы жануарлардың реңіне де әсерін тигізеді. *Глогер ережесі* — тағы бір морфо-географиялық заңдылық — сол туралы. Бұл заңдылықтың мәні — климаты ылғалды жерлерді мекендеуші омыртқалы жануарлардың түсі, сол түрге жататын құрғақ климатты жерлерде таралған географиялық популяцияларға қарағанда қоюлау және ашықтау келетіндігінде. Басқаша айтқанда, климаты континенталды аймақтарды мекендеуші омыртқалы жануарлар теңіздік климатты аймақтардағы өздеріне туыстас формаларға қарағанда солғындау боялады. Мысалы, қиыр шығыс жолбарысы үнді жолбарысынан біршама бозғылттау; кавказ леопардын *(Panthera pardus ciscaucasicus)* үнді-африкалық леопардтан *(P. p. pardus)* ақшылдау түсіне қарап ажыратуға болады және т. с.

Шөлді және далалы жерлердің жануарларына, яғни қатаң континенталдық климатты аймақтарды мекендеушілерге тән шөлдік реңдеп аталатын сұрғылт-сары түс ерекше тоқталып өтуді қажет етеді. Оны иеленушілер құм бетінде көзге түспейтіндіктен (криптикалық эффект), бұндай реңнің бейімделушілік мәні бар екені анық. Бірақ криптикалық эффекті бар түс жануарлардың бәріне бірдей пайдалы бола бермейді. Мысалы, жарқанаттар үшін оның айтарлықтай маңызы жоқ, өйткені олар күндіз қуыстарда тығылып отырады, ал ұшып жүрген кездерінде өздерінің оқыс қимылдарымен-ақ көзге түсіп қалады. Солай бола тұра шөлді аймақтардың, атап айтқанда, Орта Азия жарқанаттарының түгі, тіпті саусақтарындағы жарғақтары мен тырнақтарына дейін солғын сұрғылт-сары түсті болып келеді. Мүмкін бұндай түс жануарлардың шөлді аймақтарда тіршілік ету мүмкіндігін анықтайтын қандай да бір физиологиялық ерекшеліктерімен байланысты болар.

4.4. ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ЖҮЙЕЛЕР ДЕҢГЕЙІ

Абиотикалық факторлар әсерінің заңдылықтарымен танысуымыз, олардың экожүйелер деңгейінде біліну ерекшеліктерін талдамайынша, *толық болмас еді. Экологиялық факторлардың экожүйе* деңгейіндегі әсерінің ерекшеліктері, экожүйенің қасиеттері мен функцияларын жете білу негізінде ғана шешіле алатын ауқымды проблема болып табылады. Бірақ зерттеліп отырған экожүйенің құрамына кіретін жеке бір түрге ықпал етуші кез келген абиотикалық фактордың экожүйенің өзіне де, оның ең негізгі қасиеттеріне де әсер ететіндігін қазірдің өзінде айтып өтуге болады. Бұл әсерді мынадай себептермен түсіндіруге болады. Біріншіден, абиотикалық факторлардың жиынтығы экожүйенің климаттық режимін түзеді, түрдің барлық тіршілік процестері және түрлердің өзара әсерлесуі соның аясында жүзеге асырылады. Екіншіден, экожүйенің құрамына кіретін барлық особьтер абиотикалық факторлардың ықпал ету объектісі болып табылады. Абиотикалық факторлардың әсері особьтердің опат болуына әкеліп соғуы мүмкін, бұл экожүйе құрамына кіретін популяциялардың тығыздығын кемітеді. Ал егер организмдердің физиологиялық реакциясы абиотикалық фактор әсерінің сипаты мен күшіне барабар болса, онда пайда болған *адаптивтік жауап ақырында түр әр алуандылығынан, экожүйедегі* түрлердің кеңістіктік таралуынан, олардың бір-бірімен әсерлесу сипатынан, ал бәрі жиналып экожүйенің өзіндік қасиеттерінен көрініс табады. Абиотикалық факторлар экожүйенің биотикалық жиынтығына ықпал ете отырып, сол жүйенің қасиеттерін ғана емес, оның даму стратегиясын да анықтайды.

5-ші тақырып

АЗЫҚ ФАКТОРЛАРЫНЫҢ ЭКОЛОГИЯЛЫҚ РОЛІ

Көптеген экологиялық терминдерді мүшелері қарама-қарсы мағына беретін жұптарға біріктіруге болады. *Продуцент* және *консумент* терминдері бір ғана организмнің активтілігінің әр түрлі қырларына қатысты қолданылады. *Өндіру* (продукция) деп заттардың ассимиляциясын және олардың организмдер құрамына кіргізілуін айтады. Соның барысында күн сәулесі энергиясының немесе органикалық заттарда сақталған химиялық энергияның пайдаланылуына қарай бірінші (бастапқы), екінші, үшінші, төртінші т. т. қатардағы продуценттер ажыратылады. Және де продуценттердің барлығы бір мезгілде консументтер де болып табылады, тіршілік ету үшін өсімдіктер де, жануарлар да ассимиляцияланған заттарды өзгерістерге (метаболизмге) ұшыратуы, яғни оларды пайдалануы тиіс.

Терминдердің келесі бір тобы — *автотроф* пен *гетеротроф*. *Автотрофты* организмдер (жасыл өсімдіктер мен кейбір бактериялар) күн энергиясының және химиялық энергияның көмегімен органикалық емес ресурстарды ассимиляциялап, органикалық молекулалардың (белоктардың, көмірсулардың және басқаларының) «қаңқаларын» түзеді. Осы органикалық заттар жоғары энергиялы ресурстарға мұқтаж организмдер — *гетеротрофтар* үшін ресурстарға айналады және де соның барысында ілгерірек тұрған тұтынушы өзінен кейінгі тұтынушы үшін ресурсқа айналатын өзгерістер тізбегіне белсене араласады.

5.1. АЗЫҚТЫҢ ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ФАКТОР РЕТІНДЕГІ МАҢЫЗЫ

Өсімдіктердің қоректенуінің негізгі әдісі фотосинтез болып табылады. Фотосинтез барысында күн энергиясының әсерімен көмірқышқыл газы көмірсуларға (CH_2O) дейін тотықсызданады:

$$CO_2 + 2H_2A \xrightarrow{h\nu} (CH_2O) + 2A + H_2O,$$

бұндағы А — электрондар доноры. Жасыл өсімдіктерде (жоғарғы сатыдағы өсімдіктерде, балдырларда) электрондар доноры су болып табылады, сол себепті фотосинтез нәтижесінде оттегі пайда болады:

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow{h\nu} (CH_2O) + O_2.$$

Бактерияларды электрондар доноры ролін, мысалы, күкіртті сутегі, органикалық заттар атқаруы мүмкін. Айталық, жасыл және қарақошқыл күкірт бактерияларында көміртегі диоксидінің тотықсыздануы мына схема бойынша жүреді:

$$CO_2 + 2H_2S \xrightarrow{h\nu} (CH_2O) + 2S + H_2O.$$

Фотосинтез кезінде күн энергиясы хлоропластар арқылы тұтылып, ең ақырында көмірсулардың химиялық байланыстар энергиясына айналады: сіңірілген көміртегінің 1 грамм-атомына шаққанда, 114 ккал энергия жинақталады. Фотосинтез процесіне фотохимиялық реакциялармен қатар «қараңғылық реакциялар» деп аталатын таза ферментативтік реакциялар да, диффузия процестері де қатысады. Соның нәтижесінде өсімдіктер мен атмосфералық ауа арасындағы көмірқышқылы және оттегі алмасуы іске асады. Бұл процестердің әрқайсысы ішкі және сыртқы факторлардың ықпалында болады және фотосинтездің бүкіл өнімділігін шектей алады.

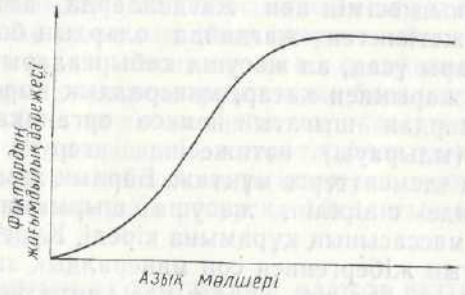
Өсімдік массасы тек фотосинтез өнімдері есебінен ғана құрылмайды. Көміртегі, оттегі және сутегімен қатар, оның құрамында орташа есеппен 2—4% (белоктық заттарда 15—19% дейін) азот бар. Өсімдіктер құрамындағы мөлшері жағынан азот *биоэлементтердің* арасында төртінші орын алады. Жеке бір өсімдік болсын немесе бүкіл Жер бетінің өсімдік жамылғысы болсын қай-қайсының да азотты сіңіруі мен өнімділігінің арасында корреляция бар. Өсімдік массасының өсімін көп жағдайларда азоттың мөлшері шектейді. Азот жетіспеген жағдайда олардың бойы аласа, ұлпа түзуші жасушалары ұсақ, ал жасуша қабырғалары қатқыл келеді.

Өсімдіктерге жарықпен қатар, минералдық қорек қажет. Олар табиғи минералдардан шығатын немесе органикалық заттардың минералдануы (ыдырауы) нәтижесінде игеруге жарамды күйге көшетін көптеген элементтерге мұқтаж. Барлық химиялық элементтер иондар түрінде сіңірілін, жасуша шырынында жинақталуы арқылы өсімдік массасының құрамына кіреді. Құрғақ органикалық материалды жағып жібергеннен соң минералдық заттар күл түрінде қалады. Өсімдік күлінің құрамында литосферада кездесетін барлық элементтердің болуы мүмкін. Тіршілік үшін маңызы зор және алмастыруға келмейтін, көп мөлшерде қажет етілетін элементтер қатарына *негізгі минералдық қоректену элементтері* натрий, фосфор, күкірт, калий, кальций, магний, сондай-ақ, темір, марганец, мырыш, мыс, молибден, бор және хлор сияқты *микроэлементтер* жатады. Бұлардан басқа, өсімдіктердің кейбір топтары үшін ғана қажет элементтер бар: алабота тұқымдастары үшін — натрий, бұршақ тұқымдастары үшін — кобальт, қырыққұлақтар (папоротниктер) үшін — алюминий және диатомды балдырлар үшін кремний қажет.

Заттар алмасуы ретті жүруі үшін өнімділігі жақсы болып және бөгетсіз дамуы үшін өсімдік қоректік заттарды, соның ішінде микроэлементтерді жеткілікті мөлшерде ғана емес және де тиесілі еселік қатынаста алып отыруы қажет. Қай зат қажетті мөлшерден кем болса, астық түсімінің соған тәуелді болатындығы Либихтың заманынан бері белгілі. Қоректік заттарды қажет етуі бойынша әр түрлі өсімдік түрлері

арасында едәуір айырмашылықтар бар. Бұл мәселе мәдени өсімдіктерге қатысты біршама жақсы зерттелген. Керісінше, қауымдастықтарға тән түрлер құрамын анықтаушы себептерді түсінуге септігін тигізетіндігіне қарамастан, жабайы өсетін түрлердің өзіндік талаптары жайындағы мағлұматтар аз.

Енді азықтың жануарлар өміріндегі ролін талқылайық. Олардың тіршілік әрекеттерінің барлық формалары жеткілікті азық мөлшерінің болу-болмауына тәуелді. Жануарлар үшін азықтың экологиялық фактор ретіндегі әсерінің ерекшелігі, төзімділіктің төменгі шегінің ғана экологиялық мәні болатындығында. Жетіспеген жағдайда азық маңызды шектеуші (лимиттеуші) фактор қызметін атқаратын болса, оның артық мөлшері дара организмнің дамуын шектемейді (5.1-сурет). Шектеуші фактор ретінде азық жануарлардың көбею қабілетіне және даму жылдамдығына әсер етеді.

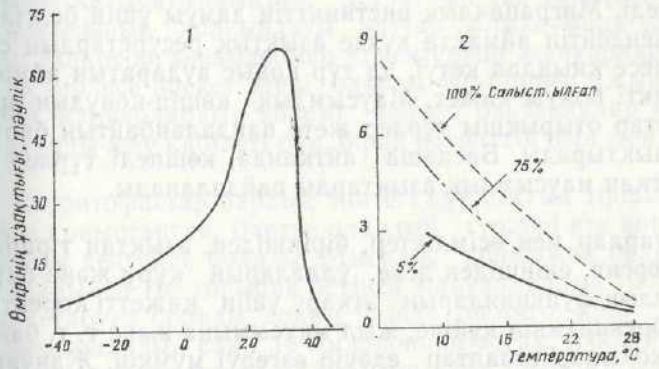


5.1-сурет. Азықтың жануарлардың қоректенуіндегі экологиялық фактор ретінде әсер ету ерекшеліктері.

Төсек қандаласының (*Cimex lecturalis*) салған жұмыртқаларының саны сорып алған қанының мөлшерімен анықталады. Колорадо қоңызының (*Leptinotarsa decemlineata*) көбею қабілеті жеп тауысқан жапырақтарының санына қарай арта түседі. Дәл сол сияқты жануарлардың дамуы да азық мол болған жағдайда әлдеқайда жылдамырақ жүреді. Сүңгуір қоңыздың (*Dytiscus marginalis*) үшінші личинкалық даму сатысы личинка күніне 25 шөмішбалықтан жеп тұрғанда 14 күнге, ал күніне 1 шөмішбалықтан ғана жеп тұрса, 51 күнге созылады.

Азықтың қажетті мөлшері жануардың көлемі ұлғайған сайын арта түседі. Бірақ ұсақ жануарлардың дене беті ауданының дене көлеміне қатынасы едәуір үлкен болғандықтан, оларға заттар алмасуының біршама жоғары интенсивтігі тән, соған сәйкес олар дене массасының бірлігіне шаққанда энергияны ірі жануарлардан гөрі көбірек қажет етеді. Демек масса бірлігіне шаққанда ұсақ түрлер ірі түрлермен салыстырғанда азықты көбірек қажет етеді. Сондай-ақ, денесінің ішкі температурасын бір қалыпты сақтайтын гомойотермді жануарлар пойкилотермді жануарларға қарағанда азықты көбірек жұмсайды.

Пойкилотермді жануарлар мен гомойотермді жануарлардың ашығуға төзімділігі де әр түрлі. Қоршаған орта температурасы артқан сайын, ашыққан пойкилотермді жануарлардың өмірі қысқара түседі (5.2,2-сурет). Аш күйде ұсталған гомойотермді жануарлардың өмірі, орта температурасы дене температурасына жақын бірақ одан төмен белгілі бір шамаға неғұрлым жуық болса, соғұрлым ұзақтау болады (5.2,1-сурет).



5.2-сурет. Жануарлардың қоректіз тіршілік ету мерзімінің температураға тәуелділігі (Дажодан алынды, 1975). *1* — үй торғайы (Passer domesticus); *2* — Panolis flammea көбелегінің жұлдызқұрты.

Жануарлардың географиялық таралуы көп жағдайларда қоректік факторлармен байланысты болады. Мысалы, алмұрт жемі көбелегі (*Laspeyresia pomonella*) жабайы алмұрт өсетін жерлерде ғана кездеседі. Емен жаңғағы ұзынтұмсық қоңызының (*Curculio glandium*) ареалы оның азықтық өсімдігі — еменнің таралу аймағына сәйкес келеді. Пальма субұркіті, *Gypohierax angolensis*, Африкада өзі тұқымымен қоректенетін *Elalis guinensis* пальмасы өскен жерлерді ғана ұялайды.

Азықтың болуы не болмауы жануарлардың стациялар бойынша таралуына елеулі әсер етеді: олар өздеріне жағымды азық бар биотоптарды тәуір көреді. Көп жағдайларда мұндай байланыс өте қатаң сипат алады. Мысалы, көптеген шөпқоректі насекомдар өздерінің қоректік өсімдіктерінде ғана кездеседі.

Жануарлардың тәуліктік, маусымдық және басқа да қайталанып отыратын миграциялары көпшілік жағдайларда қоректену қажеттігімен байланысты болады. Мысалы, бұғылардың кейбір түрлері түнде шалғынды жерлерде жайылып, күндіз жусау үшін орманға ойысады; күндіз үңгірлерде тығылып отыратын жарқанат

жуық теңіз мекендеушілері болып табылады. Көбіне тіпті судағы тұздар концентрациясының болар-болмас ауытқулары жақын туыс тас түрлердің таралуына әсерін тигізеді. Тұздылау су қоймаларын мекендеушілердің саны орасан зор, бірақ бұнда тек тұщы сулардан немесе теңіздерден шыққан эвригалиндік түрлер ғана тіршілік ете алатындықтан, олардың түрлік құрамы тапшы. Мысалы, тұздылығы 2-ден 7%-ке дейін өзгеріп отыратын көлді тұқы, оңғақ, шортан, көксерке сияқты судың шамалы тұздылығын жақсы көтеретін тұщы су балықтары және тұздылық кемдігіне шыдай беретін, мысалы, кефаль сияқты теңіз балықтары мекендейді.

Абиотикалық факторлар жануарлар мен өсімдіктер популяцияларының тығыздығына елеулі ықпал етеді. Температураның төмендеп кетуі жануарлар популяцияларына көп жағдайларда апат әкеледі: ареланың солтүстік шекараларына жақын орналасқан аудандарда түрдің сиректеуі, тіпті жоғалып кетуі мүмкін. Және де, мұздың немесе қалың қардың астында қалған азыққа жануарлар мүлде жете алмайтындықтан, кей жағдайларда аяздың жанама әсері де болады. Құшті желдер жиі соғып тұратын жерлерде өсімдіктердің өсуі тежеледі, ал фаунаның ішінара немесе бүтіндей жойылып кетуі мүмкін.

4.3. ТҮРЛІК ДЕҢГЕЙ

Түр деңгейінде тіршілік ету ортасының абиотикалық шарттары көбіне географиялық таралуды анықтаушы және шектеуші факторлар ретінде көрінеді. Сонымен қатар, кең ауқымды түрлік ареалдар шегінде климаттың, сыртқы ортаның физикалық және химиялық қасиеттерінің әр алуандығы, әдетте түрлердің географиялық өзгергіштігінің пайда болуына әкеліп соғады. Абиотикалық факторлардың өзгеруіне түрлердің адаптациясының негізгі жолы — бейімделу эволюциясы.

Экологиялық факторлар — географиялық таралуды анықтаушы шарттар, яғни олар ареалдың орналасуына, пішініне және көлеміне ықпал етеді. Бұл көрсеткіштер бір мезгілде бірнеше факторға тәуелді болады, дегенмен де солардың арасынан бастыларын атап көрсетуге болады. Құрлықта тіршілік ететін түрлер үшін, әсіресе, ауа температурасы осындай фактор қызметін жиі атқарады. Жер бетіне түсетін күн сәулесінің мөлшері жоғары ендіктерден төмен ендіктерге қарай өсіп отыратындықтан, түрлердің көпшілігінің ареалдарына ендік бойымен созыла орналасу тән. Түр ареалдарының шекаралары көп жағдайда температураның орташа емес, ұшқары көрсеткіштерімен анықталатындығын атап өткен жөн. Минималдық температура шектеуші фактор ретінде көптеген жылу сүйгіш түрлердің таралуына ықпал етеді.

Көшпелі шегіртке (*Locusta migratoria*) Шығыс Еуропаның солтүстігінде +20° С маусым айының изотермасынан әрі өтпейді. Скандинавияда бұлан Сібірге қарағанда 10° солтүстікке таман орналасады: Сібірде ауаның жылдық орташа температурасы Скандинавиядағыдан жоғары болуына қарамастан, қысы әлдеқайда қатаң. Континенттердің арасында температуралық айырмашылықтар болуына байланысты жыландардың таралуының солтүстік шегі біркелкі емес. Еуропада ол солтүстік ендіктің 67°-на, Азияда — 60°-на, Америкада — 52°-на сәйкес келеді. Өсімдіктерден мысал ретінде марданды (Rubia peregrina) келтіруге болады, оның таралуының солтүстік шегі Еуропада шамамен қаңтар айының +4,5° С изотермасымен анықталады. Буктың (емен тұқымдас ағаш — *Fagus sp.*) ареалы солтүстіктен —2° С изотермамен шектеледі.

Суық сүйгіш стенотермдік түрлердің таралуын лимиттеуші фактор қызметін максималды температура атқарады.

Еуропа мен Солтүстік-Батыс Африкада таралған капуста көбелегінің ареалының оңтүстік шекарасы Палестина болып табылады, себебі бұл жерде жазғы температуралар тым жоғары. Мұз басу дәуірлері жоғары температураларды көтермейтін бореалдық (терістік) түрлердің қиыр оңтүстікке — Жерорта теңізі жағалауына шейін дерлік таралуына мүмкіндік туғызды. Мұздақтар кейін шегінгеннен соң, осы бореалдық-альпілік (таулы алқаптарды мекендеуші) аталатын түрлер өздерінің қалыпты ареалдарынан едәуір шалғай орналасқан территорияларда — таулы аудандарда қалып қойды. Шымбатпақ сары көбелегі осындай түрлердің жақсы мысалы бола алады: жазықтық жерлерде оның таралуының оңтүстік шекарасы —2° С қаңтар изотермасына дейін келеді, бірақ ол негізгі ареалынан оңтүстікте жатқан таулы аймақтарда да тіршілік етеді.

Ақырында, температуралық жағдайлар түрлердің географиялық өзгергіштігін де туғызуы мүмкін. Бұл құбылысты морфо(логиялық)-зоогеографиялық заңдылықтар арқылы, солардың ішіндегі ең маңыздыларының бірі *Бергман ережесі* мысалында айқын көрсетуге болады. Оны неміс физиологы Карл Бергман сонау 1847 жылы анықтаған. Дене температурасы бір қалыпты және жоғары жылы қанды жануарлар үшін ыстық климатта жылуды шашырату, ал суық климатта — керісінше үнемдеу тиімді. Жануардың көлемі ұлғайған сайын оның денесінің беті, айталық денесінің ауданы — квадратқа (екінші дәрежеде), ал көлемі — кубқа (үшінші дәрежеде) артады. Демек, салыстырмалы мөлшерде алғанда ірі жануардың дене беті ұсақ жануардікінен кішірек болады. Бұдан, суық жерлерді мекендеуші жылы қанды жануарлар үшін ірі болу, ал жылы жерлерді мекендеуші жануарлар үшін ұсақ болу тиімді, — деген қарапайым қорытынды шығады. Кейініректе жүргізілген зерттеулер Бергман ережесінің тек бір түрдің тармақтары немесе

жақын туыстас түрлер шеңберінде ғана сақталатындығын көрсетті. Ол үшін жылдық орташа температуралар емес, минималдық температуралар, яғни ең суық айдың орташа температураларының маңызды екені анықталды. Қоңыр аюдың дене көлемінің өзгеруі Бергман ережесінің сақталуының нақты мысалы бола алады: Азияның солтүстік-шығысына қарай қоңыр аю ірілене түседі; ақ аю—қоңыр аюдан, қоңыр аю — гималай аюынан ірілеу.

Екінші морфо(логиялық)-географиялық ережені, немесе *Аллен ережесін* былайша тұжырымдауға болады: «Тропиктерге қарай жылжыған сайын жылы қанды жануарлардың құйрықтарының, құлақтарының, аяқ-қолдарының және әр түрлі өсінділерінің, тері қатпарларының және т. с. ұзаруы байқалады». Өзге морфо-географиялық заңдылықтар сияқты бұл ереже де тек бір түрдің тармақтарына немесе жақын туыстас түрлерге ғана қолданыла алады және оны дененің әр түрлі өсінділерінің жылуды шашыратуға септігі тиетіндігімен түсіндіруге болады. Демек, Аллен ережесі—Бергман ережесінің бір көрінісі ғана. Аллен ережесінің дұрыстығын қуаттайтын бірнеше мысал келтірейік. Солтүстік Американың ыстық шөлдерін мекендейтін американдық шөл түлкісінің прерияларда кездесетін американдық дала түлкісіне қарағанда денесі ашаңдау, аяғы мен құлағы ұзындау келеді. Солтүстік Африканың құмды шөлдерін мекендейтін, фенектер туыстасына жататын кішкене түлкінің бойы 30 сантиметрге жуық болса, құлағының ұзындығы 15 сантиметрден асады.

Жер бетінің әр түрлі бөліктерінің ылғалдылық мөлшері бойынша айырмашылықтары жануарлар мен өсімдіктердің таралу сипатына ғана емес, омыртқалы жануарлардың реңіне де әсерін тигізеді. *Глогер ережесі* — тағы бір морфо-географиялық заңдылық — сол туралы. Бұл заңдылықтың мәні — климаты ылғалды жерлерді мекендеуші омыртқалы жануарлардың түсі, сол түрге жататын құрғақ климатты жерлерде таралған географиялық популяцияларға қарағанда қоюлау және ашықтау келетіндігінде. Басқаша айтқанда, климаты континенталды аймақтарды мекендеуші омыртқалы жануарлар теңіздік климатты аймақтардағы өздеріне туыстас формаларға қарағанда солғындау боялады. Мысалы, қиыр шығыс жолбарысы үнді жолбарысынан біршама бозғылттау; кавказ леопардын *(Panthera pardus ciscaucasicus)* үнді-африкалық леопардтан *(P. p. pardus)* ақшылдау түсіне қарап ажыратуға болады және т. с.

Шөлді және далалы жерлердің жануарларына, яғни қатаң континенталдық климатты аймақтарды мекендеушілерге тән шөлдік реңдеп аталатын сұрғылт-сары түс ерекше тоқталып өтуді қажет етеді. Оны иеленушілер құм бетінде көзге түспейтіндіктен (криптикалық эффект), бұндай реңнің бейімделушілік мәні бар екені анық. Бірақ криптикалық эффекті бар түс жануарлардың бәріне бірдей пайдалы бола бермейді. Мысалы, жарқанаттар үшін оның айтарлықтай маңызы жоқ, өйткені олар күндіз қуыстарда тығылып отырады, ал ұшып жүрген кездерінде өздерінің оқыс қимылдарымен-ақ көзге түсіп қалады. Солай бола тұра шөлді аймақтардың, атап айтқанда, Орта Азия жарқанаттарының түгі, тіпті саусақтарындағы жарғақтары мен тырнақтарына дейін солғын сұрғылт-сары түсті болып келеді. Мүмкін бұндай түс жануарлардың шөлді аймақтарда тіршілік ету мүмкіндігін анықтайтын қандай да бір физиологиялық ерекшеліктерімен байланысты болар.

4.4. ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ЖҮЙЕЛЕР ДЕҢГЕЙІ

Абиотикалық факторлар әсерінің заңдылықтарымен танысуымыз, олардың экожүйелер деңгейінде біліну ерекшеліктерін талдамайынша, толық болмас еді. Экологиялық факторлардың экожүйе деңгейіндегі әсерінің ерекшеліктері, экожүйенің қасиеттері мен функцияларын жете білу негізінде ғана шешіле алатын ауқымды проблема болып табылады. Бірақ зерттеліп отырған экожүйенің құрамына кіретін жеке бір түрге ықпал етуші кез келген абиотикалық фактордың экожүйенің өзіне де, оның ең негізгі қасиеттеріне де әсер ететіндігін қазірдің өзінде айтып өтуге болады. Бұл әсерді мынадай себептермен түсіндіруге болады. Біріншіден, абиотикалық факторлардың жиынтығы экожүйенің климаттық режимін түзеді, түрдің барлық тіршілік процестері және түрлердің өзара әсерлесуі соның аясында жүзеге асырылады. Екіншіден, экожүйенің құрамына кіретін барлық особьтер абиотикалық факторлардың ықпал ету объектісі болып табылады. Абиотикалық факторлардың әсері особьтердің опат болуына әкеліп соғуы мүмкін, бұл экожүйе құрамына кіретін популяциялардың тығыздығын кемітеді. Ал егер организмдердің физиологиялық реакциясы абиотикалық фактор әсерінің сипаты мен күшіне барабар болса, онда пайда болған адаптивтік жауап ақырында түр әр алуандылығынан, экожүйедегі түрлердің кеңістіктік таралуынан, олардың бір-бірімен әсерлесу сипатынан, ал бәрі жиналып экожүйенің өзіндік қасиеттерінен көрініс табады. Абиотикалық факторлар экожүйенің биотикалық жиынтығына ықпал ете отырып, сол жүйенің қасиеттерін ғана емес, оның даму стратегиясын да анықтайды.

5-ші тақырып

АЗЫҚ ФАКТОРЛАРЫНЫҢ ЭКОЛОГИЯЛЫҚ РОЛІ

Көптеген экологиялық терминдерді мүшелері қарама-қарсы мағына беретін жұптарға біріктіруге болады. *Продуцент* және *консумент* терминдері бір ғана организмнің активтілігінің әр түрлі қырларына қатысты қолданылады. *Өндіру* (продукция) деп заттардың ассимиляциясын және олардың организмдер құрамына кіргізілуін айтады. Соның барысында күн сәулесі энергиясының немесе органикалық заттарда сақталған химиялық энергияның пайдаланылуына қарай бірінші (бастапқы), екінші, үшінші, төртінші т. т. қатардағы продуценттер ажыратылады. Және де продуценттердің барлығы бір мезгілде консументтер де болып табылады, тіршілік ету үшін өсімдіктер де, жануарлар да ассимиляцияланған заттарды өзгерістерге (метаболизмге) ұшыратуы, яғни оларды пайдалануы тиіс.

Терминдердің келесі бір тобы — *автотроф* пен *гетеротроф*. *Автотрофты* организмдер (жасыл өсімдіктер мен кейбір бактериялар) күн энергиясының және химиялық энергияның көмегімен органикалық емес ресурстарды ассимиляциялап, органикалық молекулалардың (белоктардың, көмірсулардың және басқаларының) «капшықтарын» түзеді. Осы органикалық заттар жоғары энергиялы ресурстарға мұқтаж организмдер — *гетеротрофтар* үшін ресурстарға айналады және де соның барысында ілгерірек тұрған тұтынушы өзінен кейінгі тұтынушы үшін ресурсқа айналатын өгерістер тізбегіне белсене араласады.

5.1. АЗЫҚТЫҢ ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ФАКТОР РЕТІНДЕГІ МАҢЫЗЫ

Өсімдіктердің қоректенуінің негізгі әдісі фотосинтез болып табылады. Фотосинтез барысында күн энергиясының әсерімен көмірқышқыл газы көмірсуларға (CH_2O) дейін тотықсызданады:

$$CO_2+2H_2A \xrightarrow{h\nu} (CH_2O)+2A+H_2O,$$

бұндағы А — электрондар доноры. Жасыл өсімдіктерде (жоғарғы сатыдағы өсімдіктерде, балдырларда) электрондар доноры су болып табылады, сол себепті фотосинтез нәтижесінде оттегі пайда болады:

$$CO_2+H_2O \longrightarrow (CH_2O)+O_2.$$

Бактерияларды электрондар доноры ролін, мысалы, күкіртті сутегі, органикалық заттар атқаруы мүмкін. Айталық, жасыл және қарақошқыл күкірт бактерияларында көміртегі диоксидінің тотықсыздануы мына схема бойынша жүреді:

$$CO_2+2H_2S \longrightarrow (CH_2O)+2S+H_2O.$$

Фотосинтез кезінде күн энергиясы хлоропластар арқылы тұтылып, ең ақырында көмірсулардың химиялық байланыстар энергиясына айналады: сіңірілген көміртегінің 1 грамм-атомына шаққанда, 114 ккал энергия жинақталады. Фотосинтез процесіне фотохимиялық реакциялармен қатар «қараңғылық реакциялар» деп аталатын таза ферментативтік реакциялар да, диффузия процестері де қатысады. Соның нәтижесінде өсімдіктер мен атмосфералық ауа арасындағы көмірқышқылы және оттегі алмасуы іске асады. Бұл процестердің әрқайсысы ішкі және сыртқы факторлардың ықпалында болады және фотосинтездің бүкіл өнімділігін шектей алады.

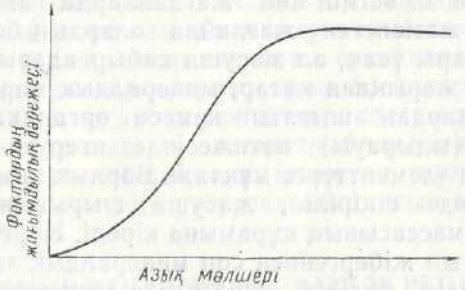
Өсімдік массасы тек фотосинтез өнімдері есебінен ғана құрылмайды. Көміртегі, оттегі және сутегімен қатар, оның құрамында орташа есеппен 2—4% (белоктық заттарда 15—19% дейін) азот бар. Өсімдіктер құрамындағы мөлшері жағынан азот *биоэлементтердің* арасында төртінші орын алады. Жеке бір өсімдік болсын немесе бүкіл Жер бетінің өсімдік жамылғысы болсын қай-қайсының да азотты сіңіруі мен өнімділігінің арасында корреляция бар. Өсімдік массасының өсімін көп жағдайларда азоттың мөлшері шектейді. Азот жетіспеген жағдайда олардың бойы аласа, ұлпа түзуші жасушалары ұсақ, ал жасуша қабырғалары қатқыл келеді.

Өсімдіктерге жарықпен қатар, минералдық қорек қажет. Олар табиғи минералдардан шығатын немесе органикалық заттардың минералдануы (ыдырауы) нәтижесінде игеруге жарамды күйге көшетін көптеген элементтерге мұқтаж. Барлық химиялық элементтер иондар түрінде сіңіріліп, жасуша шырынында жинақталуы арқылы өсімдік массасының құрамына кіреді. Құрғақ органикалық материалды жағып жібергеннен соң минералдық заттар күл түрінде қалады. Өсімдік күлінің құрамында литосферада кездесетін барлық элементтердің болуы мүмкін. Тіршілік үшін маңызы зор және алмастыруға келмейтін, көп мөлшерде қажет етілетін элементтер қатарына *негізгі минералдық қоректену элементтері* натрий, фосфор, күкірт, калий, кальций, магний, сондай-ақ, темір, марганец, мырыш, мыс, молибден, бор және хлор сияқты *микроэлементтер* жатады. Бұлардан басқа, өсімдіктердің кейбір топтары үшін ғана қажет элементтер бар: алабота тұқымдастары үшін — натрий, бұршақ тұқымдастары үшін — кобальт, қырыққұлақтар (папоротниктер) үшін — алюминий және диатомды балдырлар үшін кремний қажет.

Заттар алмасуы ретті жүруі үшін өнімділігі жақсы болып және бөгетсіз дамуы үшін өсімдік қоректік заттарды, соның ішінде микроэлементтерді жеткілікті мөлшерде ғана емес және де тиесілі еселік қатынаста алып отыруы қажет. Қай зат қажетті мөлшерден кем болса, астық түсімінің соған тәуелді болатындығы Либихтың заманынан бері белгілі. Қоректік заттарды қажет етуі бойынша әр түрлі өсімдік түрлері

арасында едәуір айырмашылықтар бар. Бұл мәселе мәдени өсімдіктерге қатысты біршама жақсы зерттелген. Керісінше, қауымдастықтарға тән түрлер құрамын анықтаушы себептерді түсінуге септігін тигізетіндігіне қарамастан, жабайы өсетін түрлердің өзіндік талаптары жайындағы мағлұматтар аз.

Енді азықтың жануарлар өміріндегі ролін талқылайық. Олардың тіршілік әрекеттерінің барлық формалары жеткілікті азық мөлшерінің болу-болмауына тәуелді. Жануарлар үшін азықтың экологиялық фактор ретіндегі әсерінің ерекшелігі, төзімділіктің төменгі шегінің ғана экологиялық мәні болатындығында. Жетіспеген жағдайда азық маңызды шектеуші (лимиттеуші) фактор қызметін атқаратын болса, оның артық мөлшері дара организмнің дамуын шектемейді (5.1-сурет). Шектеуші фактор ретінде азық жануарлардың көбею қабілетіне және даму жылдамдығына әсер етеді.

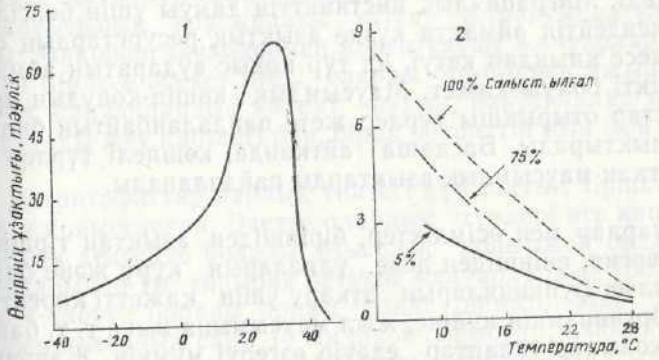


5.1-сурет. Азықтың жануарлардың қоректенуіндегі экологиялық фактор ретінде әсер ету ерекшеліктері.

Төсек қандаласының (*Cimex lecturalis*) салған жұмыртқаларының саны сорып алған қанының мөлшерімен анықталады. Колорадо қоңызының (*Leptinotarsa decemlineata*) көбею қабілеті жеп тауысқан жапырақтарының санына қарай арта түседі. Дәл сол сияқты жануарлардың дамуы да азық мол болған жағдайда әлдеқайда жылдамырақ жүреді. Сүңгуір қоңыздың (*Dytiscus marginalis*) үшінші личинкалық даму сатысы личинка күніне 25 шөмішбалықтан жеп тұрғанда 14 күнге, ал күніне 1 шөмішбалықтан ғана жеп тұрса, 51 күнге созылады.

Азықтың қажетті мөлшері жануардың көлемі ұлғайған сайын арта түседі. Бірақ ұсақ жануарлардың дене беті ауданының дене көлеміне қатынасы едәуір үлкен болғандықтан, оларға заттар алмасуының біршама жоғары интенсивтігі тән, соған сәйкес олар дене массасының бірлігіне шаққанда энергияны ірі жануарлардан гөрі көбірек қажет етеді. Демек масса бірлігіне шаққанда ұсақ түрлер ірі түрлермен салыстырғанда азықты көбірек қажет етеді. Сондай-ақ, денесінің ішкі температурасын бір қалыпты сақтайтын гомойотермді жануарлар пойкилотермді жануарларға қарағанда азықты көбірек жұмсайды.

Пойкилотермді жануарлар мен гомойотермді жануарлардың ашығуға төзімділігі де әр түрлі. Қоршаған орта температурасы артқан сайын, ашыққан пойкилотермді жануарлардың өмірі қысқара түседі (5.2,2-сурет). Аш күйде ұсталған гомойотермді жануарлардың өмірі, орта температурасы дене температурасына жақын, бірақ одан төмен белгілі бір шамаға неғұрлым жуық болса, соғұрлым ұзақтау болады (5.2,1-сурет).



5.2-сурет. Жануарлардың қоректіз тіршілік ету мерзімінің температураға тәуелділігі (Дажодан алынды, 1975). *1* — үй торғайы (Passer domesticus); *2* — Panolis flammea көбелегінің жұлдызқұрты.

Жануарлардың географиялық таралуы көп жағдайларда қоректік факторлармен байланысты болады. Мысалы, алмұрт жеміс көбелегі (*Laspeyresia pomonella*) жабайы алмұрт өсетін жерлерде ғана кездеседі. Емен жаңғағы ұзынтұмсық қоңызының (*Curculio glandium*) ареалы оның азықтық өсімдігі — еменнің таралу аймағына сәйкес келеді. Пальма субұркіті, *Gypohierax angolensis*, Африкада өзі тұқымымен қоректенетін *Elalis guinensis* пальмасы өскен жерлерді ғана ұялайды.

Азықтың болуы не болмауы жануарлардың стациялар бойынша таралуына елеулі әсер етеді: олар өздеріне жағымды азық бар биотоптарды тәуір көреді. Көп жағдайларда мұндай байланыс өте қатаң сипат алады. Мысалы, көптеген шөпқоректі насекомдар өздерінің қоректік өсімдіктерінде ғана кездеседі.

Жануарлардың тәуліктік, маусымдық және басқа да қайталанып отыратын миграциялары көпшілік жағдайларда қоректену қажеттігімен байланысты болады. Мысалы, бұғылардың кейбір түрлері түнде шалғынды жерлерде жайылып, күндіз жусау үшін орманға ойысады; күндіз үңгірлерде тығылып отыратын жарқанат

тар түнде жәндік аулап өз мекендерінен ондаған шақырымға ұзап кетуі мүмкін. Азық мөлшерінің өзгеруіне байланысты болатық маусымдық миграциялардың мысалдары толып жатыр. Мұртты киттер өздерінің қорегі болып табылатын зоопланктон шоғырланған аудандарға жиналады. Құстардың жыл сайынғы солтүстіктен оңтүстікке көшуі де эволюция барысында қысқы азық тапшылығынан құтылу тәсілі ретінде қалыптасқан.

Азықпен жеткілікті дәрежеде қамтамасыз етілмегендік, әдетте жануарлардың туып-өскен жерлерінен эмиграциялануға бейімділігін тудырады. Мысалы, шырша қайшы тұмсық торғайлары (*Loxia curvirostris*) шырша тұқымының түсімі нашар болған жағдайда азығы мол алыс аудандарға ұшып кетеді. Миграциялық инстинкттің дамуы үшін белгілі бір түр мекендейтін аймақта күзде азықтық ресурстардың сарқылуы немесе қиындап кетуі, ал түр қоныс аударатын аймақта жеткілікті болуы қажет. Маусымдық көшіп-қонудың арқасында құстар отырықшы түрлер жете пайдаланбайтын биотоптарды қанықтырады. Басқаша айтқанда, көшпелі түрлер артылып жатқан маусымдық азықтарды пайдаланады.

Жануарлар мен өсімдіктер, біріншіден, азықтан тіршілікке қажетті энергия, екіншіден дене ұлпаларын құру және барлық физиологиялық функцияларын атқару үшін қажетті қоректік заттар алады. Организмнің күйіне, жыл маусымына және т. т. байланысты азыққа қойылар талаптар едәуір өзгеруі мүмкін. Жануарлар мен өсімдіктер үшін қоректік заттардың мөлшерінің де, сондай-ақ олардың сапалық құрамының да маңызы бар.

5.2. ЖАНУАРЛАРДЫҢ АЗЫҚТЫҚ РЕЖИМДЕРІ ЖӘНЕ АЗЫҚТЫҚ МАМАНДАНУЫ

Қоректік заттардың мөлшері мен сапасының жануарлардың тіршілігіндегі ролін талқылау үшін, олардың азықтық режимдері мен азықтық мамандануын қарастырып өтейік. Азықтық режим ұғымына жануарлардың қандай да бір түрі үшін энергия көзі болып табылатын азықтық материалдардың өзіндік ерекшелігі, табиғаты кіреді. Азықтық режимдердің негізгі үш типі: *зоофагия, фитофагия* және *детритофагия* ажыратылады. Солардың алғашқысы жануарлар организмдерін және олардың тіршілік әрекетінің өнімдерін азық ретінде пайдалануға негізделген. Жануар тектес азықтың сипатына қарай зоофагтардың төмендегідей топтары ажыратылады: тірі ұлпамен қоректенушілер (биофагтар), өлексемен қоректенушілер (некрофагтар), экскременттермен қоректенушілер (копрофагтар).

Жануарлар өндіретін балауыз, жүн, жібек сияқты материалдармен қоректенушілерді зоофагияның ерекше түрлері

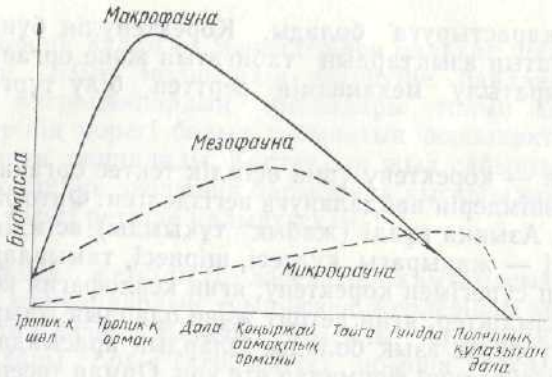
ретінде қарастыруға болады. Қоректенудің бұндай түрі қорытылатын азықтардың табиғатын және организмде олардың ыдыратылу механизмін зерттеп білу тұрғысынан қызықты.

Фитофагия — қоректену үшін өсімдік тектес организмдерді не солардың өнімдерін пайдалануға негізделген. Фитофаг түрлер саны өте көп. Азыққа гүлді (жабық тұқымды) өсімдіктердің лық мүшелері — жапырағы, күлтесі, шірнесі, тамырлары пайдаланылады. Ағаш сүрегімен қоректену, яғни ксилофагия кең тарал

Шіріген өсімдіктер, яғни детрит және олардың ыдырау өнім детритофаг түрлерге азық болады. Олардың арасында, әсіресе пырақта тіршілік етуші формалар өте көп. Орман төсенішін ыдыруға белсене қатысатындықтан, детритофагтар топырақ пен дік жамылғысының арасындағы заттар алмасуында үлкен атқарады. Микроорганизмдермен қоректенуші жануарлар детр фагтармен бірлесе әрекет етеді, оларды бір-бірінен ажырату нәрсе. Бұл жануарлардың көлемі шағын, бактериялар мен с рауқұлақтарды жеу қабілеті бар, бірақ детриттің өзін жей алма

Детритофагтар барлық типтегі құрлықтық тіршілік м дерін қоныстанған. Әдетте олардың түрлері өте көп, сан жоғары деңгейде болады. Мысалы, қоңыржай белдеудің мандарында 1м² топырақ бетінен жануарлардың 1000-ға түрін табуға болады, соның ішінде нематодалар мен пайымдылардың саны 10 миллионнан астам, аяққұйрықт мен топырақ кенелері — 100 мың, өзге омыртқасыздар мыңға жетуі мүмкін. Құрлық қауымдастықтарындағы м мезо- және макрофаунаның арасалмағы меридиандық б та, тропиктерден полюске қарай өзгереді (5.3-сурет). О каға бай солтүстік ормандарының, тундраның және құ ған поляр жазықтарының топырақтарында микрофау ызды роль атқарады.

Топырақ құрамында органикалық материалдың көп болуы лғалдылық режимін тұрақтандырады, сол арқылы интерст ды жұқа су қабатында тіршілік етуші карапайымдылардың, ма құрттардың күнелтуі үшін қолайлы микрожағдайларды масыз етеді. Тропиктердің қыздырылған, құрғақ минерал топырақтарында бұл жануарлардың саны өте аз. Органи заттарға біршама бай қоңыржай белдеудің орманды жер топырақтары орташа көрсеткіштерімен сипатталады. Олард фаунаға жатқызылатын топырақ кенелерінің, аяққұйрықты және энхитреидалардың популяцияларының саны өте жоға лады. Жануарлардың көптеген басқа топтарының саны к құрғақтау келетін тропиктерге қарай жылжыған сайын к реді, бұл жерлерде олардың орнын термиттер басады.



5.3-сурет. Макро-, мезо-, микрофаунаның құрлық экожүйелеріндегі биомассаны ыдырату процесіне қосар үлесінің ендік бойынша өзгеру типтері (Бигон, Харпер, Таунсенд бойынша, 1989).

Азықтық режимдерден азықтық мамандануды, яғни белгілі бір түр пайдаланатын азықтық материалдар шеңберін ажыратқан жөн. Бұл шеңбердің кең немесе қатаң шектеулі болуы мүмкін. Азықтық рационның шектелу дәрежесіне қарай гетеротроф түрлер *полифагтар, олигофагтар* және *монофагтар* болып үш топқа бөлінеді.

Полифагтар жануарлар мен өсімдіктердің ауқымды тобын азық ретінде пайдаланады. Олардың қатарына жануарлардың көптеген түрлері: тарақандар, қара секіртпелер, қоңыр аю және т. б. жатады. Паразиттердің көпшілігі өзі маманданған иеленушісін ғана пайдалана алады, дегенмен олардың кейбіреулері полифагтар болуы да мүмкін. *Олигофагтар* үшін азықтық объектілер спектрі біршама тар аралықпен шектеледі. Паразиттер, жыртқыштар және фитофагтар көп жағдайда жануарлар немесе өсімдіктер әлемінің белгілі бір туыстастарының немесе тұқымдастарының өкілдерімен ғана қоректенеді. *Монофагтардың* қоректену объектілерінің тізімі өсімдіктердің не жануарлардың бір ғана түрімен немесе бір туыстастыққа жататын бірнеше жақын түрлерімен шектеледі. Шөпқоректі насекомдардың ішінде арамшөптерді жою үшін пайдаланылатын кейбір түрлер монофагтар болып табылады.

Зиянды арамшөп — опунция кактустарымен күресу үшін Үндістаннан Австралияға әкелінген сымыр (қосқанаттылар отрядына жататын жәндік) өте тар мамандanған монофаг болғандықтан, опунциялардың бір ғана түрінің көбеюін тежей алды. Келесі мысал тағы да Австралияға байланысты. Австралия континентінде мал шаруашылығы қауырт дамып, ұлан байтақ алқаптар жайылымдықтар ретінде игеріле бастаған кезде қалталы жануарлардың қиымен ғана қоректене алатын жергілікті ки қоңыздары фаунасының қой мен ірі қараның қиымен қоректенуге бейімделмегендігі анықталды. Жердің бетінде жиналып қалған қорда шөптің өсуін қиындатып, жайылымдықтардың өнімділігін төмендетті. Бұзылған экологиялық тепе-теңдіктің зардаптарын жою үшін ки қоңыздарының бірнеше түрін Оңтүстік Африкадан Австралияға интродукциялауға (енгізуге) тура келді. Малдың экскременттерімен (қиымен) қоректенетін интродукцияланған қоңыздар жайылымдарды тазартып, топырақты қорданы өңдеу өнімдерімен тыңайтуға мүмкіндік берді.

Моно-, олиго- және полифагтардың арасындағы шекара, әрине, шартты. Аталған топтардың біріне жатқыза салу қиын болатын жануарлар аз емес, дегенмен жануарлардың барлығына да азықтың белгілі бір көзін артығырақ көру және азықтық мамандану тән екендігі күмән тудырмайтын факт. Азықтық мамандану әр түрлі себептерге: азық табу әдісіне, реакция шапшаңдығына және т. б. байланысты болады.

Жыртқыштардың қоректік объектілерінің шеңбері бірінші кезекте жемтігін аулау тәсілімен және аулайтын жерімен анықталады. Мысалы, жыртқыш жұлдызқұрттарға шапшаң қимыл реакциясы тән емес, сондықтан олардың олжасы тек бір жерге бекіген немесе баяу қозғалатын жәндіктер ғана бола алады. Ал дәуітті оның назарына іліккен объектінің қимылы шабуылға итермелейді, соған байланысты дәуіттер бір жерге бекіген сымыр немесе қалқанша тәрізді жәндіктермен қоректене алмайды. Әр түрлі мысық туыстастарға да шабуылдың әрқилы әдістері тән. Мысалы, қабылан (Acinonyx jubatus) өз жемтігін куып жетіп алса, леопард ағашқа шығып аңдып жатып алады.

Азық табудың жануарлар үшін уақыт пен энергия шығынымен өлшенетін белгілі бір «құны» бар. Жануар азық арқылы келетін энергия қоректенуге жұмсалған шығыннан артық болып, активтіліктің өзге де формаларына, соның ішінде көбеюге уақыт қалған жағдайда ғана тіршілік ете алатыны анық. Табиғи сұрыпталу барысында, азық арқылы келіп түсетін энергия мен оның қоректену үшін жұмсалатын мөлшері арасындағы айырымды ұлғайтуға мүмкіндік беретін, жануардың азық табуының оңтайлы (оптималды) стратегиясы қалыптасады. Қозғалу жылдамдығы мен оның сипаты, азық іздеу тәсілі, олжаның түрі мен көлемі, азықтық рацион, қоректену танабының ауқымы және т. с. с. параметрлер оптималдандырылады. Оптималды азық табу теориясы жануарлар экологиясында маңызды орын алады.

Жануарлар әлемінде қоректенудің негізгі екі типі белгілі. Пассивті қоректену, негізінен қалқып жүрген азық түйіршіктерін судан сүзіп алып (сонымен) қоректенетін, бір жерге бекініп тіршілік етуші су жануарларына (губкалар, қос жақтаулы моллюскалар және басқалар) тән. Қоректік заттарды денесінің бүкіл бетімен сіңіру де қоректенудің осы типіне жа-

тады (қарапайымдардың көпшілігі және кейбір паразиттер). Активті қоректену жануарлардың көпшілігіне тән және олардың азық табу үшін сыртқы ортада орын ауыстыруын қажет етеді. Пассивті қоректенушілер азықты іріктемейді, ал активті қоректенушілерге әдетте талғамдылық тән. Дегенмен, азықты іріктемейтін активті қоректенуші жануарлар да бар (топырақжегіштер, мұртты киттер, балықтардың жекелеген түрлері және басқалар).

Активті қоректенетін жануарларды үлкен екі топқа — «орақшыларға» (терушілерге) және «аңшыларға» бөледі. *Алғашқылары* азықтың мол түрлерін пайдаланады, ал екіншілері едәуір сирек кездесетін азықты табуға маманданған. Орақшылар — бұлар тек шөпқоректі жануарлар ғана емес, олардың қатарына көп іздеуді қажет етпейтін, оңай ұсталатын азықтарды пайдаланушы көптеген «бейбіт» зоофагтар да жатады (планктонмен қоректенетін балық түрлері, мұртты киттер, жәндіктермен қоректенетін көптеген құстар мен аңдар және т. б.). Аңшылар тобына тек жыртқыштар ғана кіріп қоймайды, бұлардың қатарына азығын іздеп жүріп теріп жеуге мәжбүр болатын (мысалы, тұқымдармен және жемістермен қоректенетін) фитофагтар да жатады.

Орақшылар мен аңшылар бір-бірінен толық оқшауланған топтар емес, оларды бірте-бірте ұластыратын өткелдер бар. Дегенмен, осылайша топтарға бөлу көптеген экологиялық заңдылықтарды баса айқындауға мүмкіндік береді. Мысалы, аңшыларға күрделі территориялық мінез-құлық тән, ал орақшылардың өз территориясын қоруы сирек болады, бірақ олардың арасында күрделі қауымдастық құрып тіршілік етуші түрлер кездеседі.

Орақшыларға қоректенудің екі формасы тән. Жайылу кезінде жануарлар сол жердегі азықтың бір бөлігін ғана жеп, бірте-бірте өзге танаптарға ауысады. Тауыса жеуге тән нәрсе — *азық түгелдей немесе түгел дерлік желініп, жануарлар* содан соң ғана өзге жерлерге ауады.

Аңшылар қоректену формаларына қарай үш топқа бөлінеді. Көптеген жыртқыштар («тосқыншылар») өз жемтігін аңдып жүріп оған тосыннан, әдетте тасадан шабуыл жасайды (дәуіттер, шортандар, қаршығалар, мысықтар және басқалар). Жануарлардың келесі тобы («қағушылар»), мысалы, жәндікқоректі құстар уақытының *едәуір бөлігін жемтігін іздеуге жұмсайды, бірақ қуып жетіп* ұстауы мен жеуі тез және оған энергияны біршама аз жұмсайды. Үшінші типтегі аңшылар («қуғыншылар») жемтігін іздеуге көп уақыт жұмсамайды, бірақ оны ұстау үшін едәуір күш жұмсауларына тура келеді (көптеген ірі жыртқыштар, сұңқарлар және т. с. с.). Әрине, жануарлардың кейбіреулері нақтылы жағдайға қарай аңшылықтың үш тәсілін де қолдануы мүмкін, сондай-ақ аралық варианттардың болуы да ықтимал.

Қорек табу әдісі жыртқыш үшін ықтимал азық көздерінің шеңберін шектейді, дегенмен бұл факторлар таза монофагияға әкелін соқпайды. Абсолютті монофагия кейбір парализатор-насекомдарға тән. Бұл жағдайда, жемтігін есеңгіретіп тастауға бағытталған инстинктілік қимыл-әрекеттердің күрделілігіне байланысты жыртқыштың мінез-құлқы жемтігінің дене құрылысына өте шебер де дәл сәйкестендірілуі қажет.

Лангедок сфексі (*Sphex occidentalis* — ін қазушы есекаралардың бір түрі) эфиппигерлерді (*Ephippiger ephippiger*) — қанаты жоқ епетейсіз ірі секіртпелерді аулайды. Сфекс жемтігінің көкірек қалқаншасына жармасып алып, оны қатарынан екі рет шағады: бірінші жолы — ортаңғы және артқы жүйке түйіндерін зақымдау үшін піскегін көкірегінің астыңғы жағынан, содан соң алдыңғы көкірек жүйке түйінін зақымдау үшін алқымынан шаншады. Құм аммофиласы (*Ammophila sabulosa*) жұлдызқұртты талдыру үшін оны жақтарымен тістелей отырып, басынан денесінің соңына қарай бірте-бірте әр сегментін бауыр жағынан шаншып өтеді.

Азықтық маманданудың жарқын көріністерін көптеген паразит жануарлардан табуға болады. Бір жақты (тар) олигофагияны қамтамасыз етуші және сақтаушы факторлар паразиттің мінез-құлықтық ерекшеліктері және оның өз иеленушілерінің белгілі бір шектеулі түрлерінде ғана дамуға қабілеттілігі болуы мүмкін. Паразиттердің әрбір түрінің өз иеленушісіне адаптацияланғандығы, біріншіден, паразиттік тіршілік жолына тән морфологиялық өзгерістерден, екіншіден, иммунитетті тұншықтырудың физиологиялық реакцияларының дамуынан және үшіншіден, паразит пен иеленушінің даму циклдерінің синхронды болуынан көрінеді.

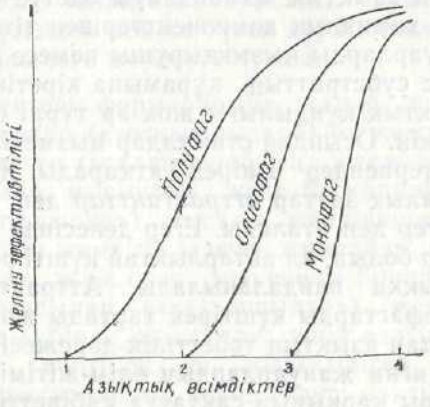
Фитофагтардың азықтық мамандануы әдетте олардың өсімдіктердің белгілі бір химиялық компоненттерінен тітіркену қабілетіне негізделген. Жануарларды қызықтырушы немесе үркітуші стимулдар өсімдік тектес субстраттың құрамына кіретін, бірақ көпшілік жағдайларда азықтық құндылығы жоқ әр түрлі органикалық қоспалар болуы мүмкін. Осындай стимулдар қызметін өзгелерден гөрі гликозидтер мен терпендер жиірек атқарады. Жануарларды қызықтырушы химиялық заттар *аттрактанттар* деп, ал жеркендіруші заттар *репелленттер* деп аталады. Егер денесінде қажетті азықтық аттрактанттар бар болып, ал айтарлықтай күшті репелленттері жоқ болса, өсімдік азыққа пайдаланылады. Аттрактанттармен байытылған азық фитофагтарды күштірек тартады және көп мөлшерде желінеді. Сондықтан азықтың тәбеттілік дәрежесі мен оның «оптималдылығының», яғни жануарлардың өлім-жітімін азайтып, олардың өсуінің жоғары қарқынын сақтауға қабілеттілігі арасында тікелей байланыс бар. «Оптималды емес» азықтың қоректік құндылығы *дәл осындай жоғары болуына қарамастан, оның аттрактанттары* жоқ немесе репелленттері күшті болуы мүмкін, сондықтан ол

кемірек мөлшерде желінеді. «Оптималды емес» азықпен қоректенген жағдайда жануарлардың өсуі мен дамуы баяулап, өлім-жітімі артары анық.

Өсімдіктер әлемінде азықтық аттрактанттар кең таралып, ал айтарлықтай күшті репелленттері жоқ болған жағдайда полифагия орын алады. Олигофаг жануарлардың азықтық мамандануы аттрактанттардың санының шектеулілігімен, не керісінше, аттрактанттардың да, репелленттердің де көптігімен байланысты болуы мүмкін. Ақырында, таза монофагияға себепші — өсімдіктердің бір ғана шағын тобына тән аттрактанттардың болуы.

Азықтық аттрактанттар өсімдіктердің шектеулі тобына ғана тән болған жағдайда олигофагия пайда болады. Мысалы, ақкөбелек туыстастарының жұлдызқұрттары мен көбелектерінің кресті гүлділермен қоректенуге мамандануы, қыша майы гликозидтерінің еліктіруші әсерімен байланысты екендігі күмәнсіз.

Тар олигофагиядан басқа, сондай-ақ аномальді олигофагия, яғни жақын туыстас емес бірнеше өсімдік түрлерімен қоректену ажыратылады. Жұлдызқұрттары ақ тұт ағашымен және мардан өсімдігімен қоректенетін тұт жібек көбелегі аномальді олигофаг болып табылады. Осы түрдің жұлдызқұрттарын еліктіруші бірқатар заттар белгілі. Олар әсер ету ерекшеліктеріне қарай дистанттық азықтық аттрактанттар, контактілік азықтық аттрактанттар, азық жұтуды қоздырушы заттар болып үш топқа бөлінеді. Заттардың бірінші тобы жұлдызқұрттарды қашықтан еліктіріп, олардың азық көзіне қарай жылжуын тудырады. Контактілік азықтық аттрактанттар жұлдызқұрттар азықпен тікелей жанасқанда күшіне еніп,



5.4-сурет. Фитофаг жәндіктердің үш тобының азықтық өсімдіктерді игеру тиімділігі. Коректік өсімдіктер: *1* — жағымсыз; *2* — тосын; *3* — алмастырушы; *4* — оптималды.

жапырақтың шағын бөлігін қырқып алуына себепші болады. Жапырақты жұту үшін заттардың үшінші тобының болуы қажет. Сөйтіп, аномальді олигофагия бәрі бір өсімдіктің бойынан сирек табылатын әр алуан заттардың үлкен тобы қоректенуге себепші болған жағдайда пайда болады.

Фитофагтардың осы үш экологиялық топтарының арасындағы айырмашылықтар сапалық емес, сандық сипатқа көбірек саяды (5.4-сурет). Монофагтар және олардан гөрі кемірек дәрежеде олигофагтар азықтық өсімдіктердің нақтылы және шектеулі тобымен байланысты. Осы өсімдіктермен қоректену дамудың оптималды жылдамдығын, өсімталдықты және т. с. с. тіршілік процестерін қамтамасыз етеді. Сондықтан бұл жағдайда *азықтың саны* ғана *лимиттеуші* фактор қызметін атқарады. Полифагтарға келер болсақ, жағдай басқаша. Бұнда азықтың сапасы, яғни оның құрамында әр алуан тіршілік процестерін іске асыру үшін қажетті белгілі бір заттардың болуы лимиттеуші факторға айналады.

Тіршілік циклының кезеңіне қарай полифаг азықтың бір түрін азықтың басқа түрлерінен тәуір көреді. Мысалы, жұмыртқа салар кезде шотланд шілінің шібилеріне кальций, фосфор, азот сияқты элементтер қажет. Сондықтан құстар қоректену үшін осы элементтерге бай көкбұтамен (*Calluna vulgaris*) қоректеніп, өзге өсімдіктерге тиіспейді.

Организм пайдаланатын азықтық ресурстардың түрлері неғұрлым шектеулі болса, организмнің өзіне қажет ресурстар шоғырланған жермен байланысы соғұрлым тығыздырақ болуы тиіс немесе қажет ресурстарды іздеуге жұмсалатын уақыт пен энергия шығыны анағұрлым арта түсуі керек.

Көптеген азықтық ресурстардың болуы мен оларды пайдалану мүмкіншіліктері жыл мезгіліне байланысты өзгеріп отырады. Қоңыржай белдеудің ормандарындағы жабайы таңқурай қопалары осының жақсы мысалы бола алады. Қыс кезінде таңқурай өсімдіктері бұталар шоғыры ғана болып көрінгенімен, көктемде олардың протеиндерге бай толып жатқан жас бүршіктері, содан соң жапырақтары пайда болады. Гүл жаруы ұзаққа созылмайтын тәтті шірне (нектар) бөлу кезеңін бастайды. Ал нектар гүлдеу кезінде ғана болатындығына қарамастан, мүлде жаңа ресурс. Мезгілі жеткенде жемісі түйін салады, ал осы пісіп келе жатқан және піскен жемістері азықтың тағы да бір мол көзі болып табылады. Міне, осы маусымдық түзілімдердің бәрі «бүлдірген маусымы» аяқталғанда азықтың өзге түріне ауыса алатын шөпқоректі полифагтар үшін немесе тіршілігінің бүкіл активті кезеңі тиісті маусымға сыйып кететін және жылдың барлық қалған бөлігін азықты қажет етпей, ұйқыда не диапаузада өткізетін монофагтар үшін сенімді ресурстар бола алады.

6-шы тақырып

БИОТИКАЛЫҚ ФАКТОРЛАР

Биотикалық факторлар деп дара организмдер арасындағы және популяциялар арасындағы өзара әрекеттесудің әр алуан формалары түсініледі. Биотикалық факторлар екі топқа — түр аралық және түр ішіндегі қарым-қатынастарға бөлінеді.

6.1. ГОМОТИПТІК РЕАКЦИЯЛАР

Гомотиптік реакциялар деп бір түрге жататын дара организмдер арасындағы өзара әрекеттесулер түсініледі. Бірлесіп күнелткен жағдайда жануарлар мен өсімдіктердің тіршілік әрекеті едәуір дәрежеде популяцияның саны мен тығыздығына тәуелді болады. Сол себепті топ және масса эффектілерімен байланысты құбылыстардың экологиялық мәні үлкен.

Топ эффектісі дегеніміз — өзімен бір түрге жататын дара организмдерді сезім мүшелері арқылы түйсінуден туындайтын, топтың өзінің және топ құрамындағы индивидуумдар санының дара организмдердің мінез-құлқына, дамуы мен көбеюіне ықпалы болып табылады.

Көптеген буылтық денелілер (қара секіртпелер, тарақандар, шегірткелер және т. б.) жеке-дара тіршілік еткендегімен салыстырғанда, топ ішінде біршама интенсивті метаболизмге ие болады, тезірек өсіп-жетіледі. Сүкүзғын — Перудегі гуаноның негізгі өндірушісі, ол колониядағы құстың саны 10 000-нан кем болмайтын және 1 м² жерге 3 ұядан келетін жағдайда ғана тіршілік ете алады. Бірлесе тіршілік еткенде азық іздеп табу да, сондай-ақ жауларынан қорғану да оңайға түседі. Үйір болып біріккен қасқырлар, жеке жорткан қасқырға қарағанда анағұрлым ірі жануарларды олжалауға қабілетті. Бизондар, қошқар бұқалар (*Ovibos moschatus*), тағы басқа күйіс қайырушы жануарлар қорасымен жүргенде жыртқыштардан жақсырақ қорғанады.

Көп жағдайда топ эффектісі екі жануар бірлесіп тіршілік еткенде-ақ біліне бастайды. Ол жағымды ғана емес, жағымсыз нәтижелерге де әкеліп соғуы мүмкін. Мысалы, топ ішінде шөмішбалықтардың өсуі баяулайды. Әдетте, саны шамалы кезде жағымды эффектілер басым болып, ал жануарлардың тығыздығы тым өсіп кеткенде жағымсыз құбылыстар көбірек орын алады. Мысалы, үй тышқандарының аса тығыз орналасқан топтарының өсімталдығы төмендеп, тіпті көбеюі мүлдем тоқтап қалады. Популяция тығыздығы жоғары болған жағдайда, ұн зауза қоңызының шіріген жұмыртқаларының үлесі әлдеқайда арта түседі.

Топтық эффект әсіресе фазалық құбылысқа тән болып отырған жануарлардан, яғни бір мезгілде екі формада — жеке-жеке особьтер формасында және топтық формада тіршілік етуге қабілетті жануарлар түрлерінен айқын көрінеді. Топ эффектісі көшпелі шегірткелер мысалынан жақсы көрінеді: жеке-жеке өсірілгенде олар жасыл түске боялған саяқ (солитария) фазасына айналады, ал тар жерде тобымен өсірілген жағдайда — қызғылтсары немесе қоңырқай денесінде бажырайған қара дақтары бар үйірлі (грегария) фазасы пайда болады.

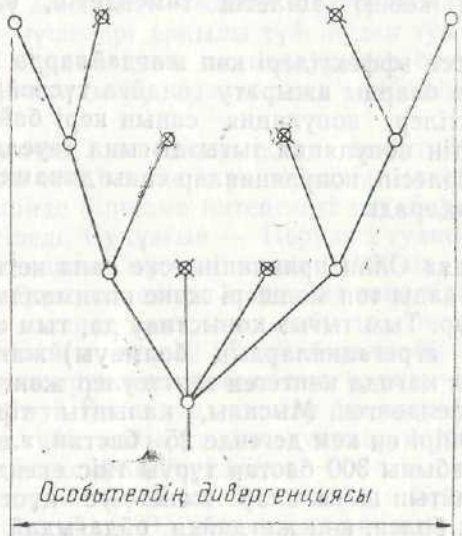
Масса эффектісінің топ эффектісінен айырмашылығы, ол бір түр особьтерінің бірін-бірі сезінуімен байланысты емес. Оны особьтер саны және популяция тығыздығы артқан кезде тіршілік ету ортасында пайда болатын өзгерістер туындатады. Әдетте, масса эффектісі жануарлардың көбею қабілетіне, өсу жылдамдығына, тіршілік ету ұзақтығына жағымсыз ықпал етеді. Мысалы, ұн зауза қоңызының популяциясы дамыған кезде ұнда экскременттер, түлеу қалықтары жиналып қалады, осы жай ұнның жәндіктердің тіршілік ету ортасы ретінде нашарлауына әкеліп соғады. Бұл қоңыздар популяциясының көбею қабілетін төмендетіп, өлім-жітімін арттырады.

Топ және масса эффектілері көп жағдайларда қатар білінетіндіктен, табиғатта оларды ажырату оңайға түспейді. Топтық және массалық эффектілер, популяция санын кері байланыс принципі бойынша реттейтін популяция тығыздығына тәуелді деп аталатын факторлармен бірлесіп, популяциялар саны динамикасында ерекше маңызды роль атқарады.

> Осы арада Олли принципін еске сала кеткен жөн: әр түр үшін оптималды топ мөлшері және оптималды популяция тығыздығы бар. Тым тығыз қоныстану да, тым сирек қоныстану да (немесе агрегациялардың болмауы) жағымсыз әсер етуі мүмкін. Бұл қағида көптеген зерттеулер және эксперименттер арқылы дәлелденген. Мысалы, қалыпты тіршілік етуі үшін пілдердің үйірі ең кем дегенде 25 бастан, ал солтүстік бұғылардың табыны 300 бастан тұруы тиіс екендігі белгілі. Топ танып ұялайтын шағалалар және өзге құстар колониялары тым шағын болса, көп жағдайда ойдағыдай өсіп-өне алмайды. Бір топтағы жануарлар санының тым көптігі де олар үшін қолайсыз болып шықты. Демек, Олли принципінің әсерін топ және масса эффектілерінің бірлескен ықпалымен түсіндіруге болады.

Гомотиптік реакцияларға топтық және масса эффектілерінен басқа, бір түр особьтері арасындағы әрекеттесулердің және бір формасы — *түр ішіндегі бәсекелестік (конкуренция)* жатады. Термин өзі біршама жақын арада пайда болды. Бұрынырақта дәл осы мағынада Ч. Дарвин ұсынған «тіршілік үшін күрес» термині қолданылып келді, яғни, тірі қалу мүмкіндігі үшін күресу, ол үшін

өсімдіктер күн сәулесі түрінде алатын, ал жануарлар әр түрлі коректік материалдар түрінде алатын энергия қажет. Сондықтан энергия көздерін иелену үшін күресте қатаң бәсекелестік орын алады, бір түр особьтері арасында бақталастық пайда болады. Бәсекелестіктің барлық түрлеріне қатысты бір қағида бар: бәсекелестердің мұқтаждары неғұрлым ұқсас болса, бәсекелестік соғұрлым шиеленісе түседі. Демек, түр ішіндегі бәсекелестік түр аралық бәсекелестіктен, бір популяция особьтері арасындағы бәсекелестік әр түрлі популяцияларға жататын особьтер арасындағы бәсекелестіктен қатаң болады және т. с. с. Бәсекелестік күресте жеңіп шыққандар ұрпақ қалдыру мүмкіндігіне ие болады, демек, өз гендерін ұрпақтарына бере алады. Бәсекелестік күресте жеңілгендер жойылады; дәлірек айтқанда, элиминацияланады. Сөйтіп, түр ішіндегі бәсекелестіктің негізгі нәтижесі популяциялар қалыптасуымен аяқталатын дивергенция болып табылады (6.1-сурет).



6.1-сурет. Особьтердің төрт ұрпақ бойындағы дивергенциясының схемасы. Соңында ұрпақ қалдырмаған особьтерге сәйкес келетін дөңгелекшелер сызылып тасталған.

Бәсекелестіктің негізі екі түрі — тікелей және жанама бәсекелестік ажыратылады. *Тікелей бәсекелестік* немесе *интерференция* особьтердің бір-біріне тікелей ықпал етуі арқылы, мысалы, жануарлар арасындағы агрессивтік қақтығыстар кезінде немесе өсімдіктер мен микроорганизмдердің токсиндер бөліп шығаруы (аллелопатия) кезінде жүзеге асырылады. Жануарлар әлемінде интерференция тек өзара агрессивтілікпен ғана шектелмейді. Ол, мысалы, бір жануарлар өзінің қимыл-әрекеті арқылы басқалардың азыққа, жасырынатын не төлдейтін жерлерге т. б. барар жолын бөгеген кезде пайда болуы мүмкін.

Жанама бәсекелестік особьтердің тікелей әрекеттесуін қажет етпейді. Ол аралық буындар арқылы әр түрлі жануарлардың бірдей және міндетті түрде шектеулі болатын ресурстарды пайдалануынан туады. Сондықтан бұндай бәсекелестікті, әдетте, *пайдаланушылық* (эксплуатациялық) *бәсекелестік* деп атайды. Бәсекелестік кез келген шектеулі (лимиттеулі) ресурсқа, сондай-ақ көбею және паналау үшін қолайлы орындарға және т. т. байланысты туындауы мүмкін. Пайдаланушылық бәсекелестігі орын алған жағдайда бәсекелестік заты болып табылатын ресурсты тезірек және эффективті (нәтижелі) пайдалануға, сөйтіп оның өзге жануарларға тиетін мөлшерін кемітуге қабілетті жануарлар басымдыққа ие болады.

Түр ішіндегі бәсекелестік көп жағдайларда территориялдық арқылы, яғни жекелеген жануарлардың немесе олардың топтарының өз танаптарын қоруынан байқалады. Әдетте қоректену территориясы қорылады. Бұндай қасиет бунақденелілердің, балықтардың кейбір түрлеріне, кесірткелер мен сүтқоректілердің көптеген түрлеріне және құстардың басым көпшілігіне тән. Сондай-ақ, ұя салу және жұптасу территориялары деп аталатындар бар, олардың пайда болуына көбею орындары мен жұптасатын серігі үшін бәсекелестік күрестің жүруі себепші болады. Кез келген шектеулі ресурс үшін бәсекелестік, әдетте жануарлардың кеңістікте біркелкі орналасуына әкеліп соғады. Әлеуметтік мінез-құлық тән жануарларда бәсекелестік көп жағдайларда ресурстардың топ ішіндегі жануарлар арасында бөлінуін реттеуге мүмкіндік беретін үстемдік (доминанттық) иерархияның қалыптасуы түрінде білінеді.

Түр ішіндегі бәсекелестіктің негізгі объектісі энергия болатындықтан, өсімдіктер арасында ең кескілескен күрес жарық үшін жүреді. Тым жиі өскен өсімдіктер бірін-бірі көлегейлейді. Бәсекелестік сондай-ақ өсімдіктердің белгілі бір бөлігінің опат болуынан көрінеді, нәтижесінде олардың тығыздығы кемиді. Бұл құбылыс кейбір ауылшаруашылық дақылдарынан (сәбіз, қызылша) анық көрінеді. Ол кәрі ағаштарға қарағанда жас ағаштары әлдекайда көп болатын орманда да байқалады.

Жарық үшін бәсекелестік ағаштардың пішініне (формасына) де әсер етеді: орман ішінде немесе жеке-жеке өскендігіне қарай олардың келбеті мүлде өзгеше болады. Мысалы, егер емен оқшау өссе, төменгі қапталдас бұтақтары жоғарғыларынан кем дамымайтындай жеткілікті мөлшерде жарық алатындықтан, оның бөрікбасы шар тәрізді келеді. Орманды жерде өссе, керісінше төменгі бұтақтардың жапырақтары осы

ағаштың өз бұтақтарымен де, көрші өсімдіктермен де көлеңкеленеді. Жапырақтары жарықты аз алып, ассимиляция және тыныс алу балансы теріс болатын бұтақтардың табиғи құрап төгілу процесі орын алады. Бойлап өскен сайын төменгі бұтақтарының құрап төгілуі жылдамдай түседі, сөйтіп ағаш цилиндр тәріздес тік діңінің көп бөлігінің бұтақтарынан айрылған ормандық пішінге (формаға) ие болады.

Бәсекелестік «қосылу-ағытылу» принципі бойынша жүрмейді. Қайта, керісінше, оның деңгейі нақтылы жағдайларға байланысты үнемі өзгеріп отырады. Айталық, экологиялық вакуумде бәсекелестік нашар білінеді немесе мүлде болмайды, ал қанықкан ортада ол особьтер арасындағы қарым-қатынастарда үлкен роль атқарады.

6.2. ГЕТЕРОТИПТІК РЕАКЦИЯЛАР

Гетеротиптік реакциялар дегеніміз әр түрлі түрлерге жататын дара организмдер арасындағы өзара әрекеттесулер болып табылады. Екі популяция біріне-бірі не ықпал етеді, не ықпал етпейді. Егер ықпал ету орын алса, онда ол жағымды әлде жағымсыз болуы мүмкін. Гетеротиптік реакцияларды талдау үшін, ықтимал ықпалдар символдармен белгіленген кесте құрайық.

А және В түрлері популяцияларының арасындағы өзара әрекеттесулердің әр түрлі типтері

Гетеротиптік реакциялар	А түрі	В түрі
Бәсекелестік	—	—
Нейтрализм	0	0
Мутуализм	+	+
Ынтымақтастық	+	+
Комменсализм	+	0
Аменсализм	—	0
Жыртқыштық	+	—
Паразитизм	+	—

Ескертпе. «0» — бұл түрге әсер етпейді, «+» — жағымды әсер, «—» — жағымсыз (теріс) әсер.

Егер екі популяцияның әрқайсы екіншісіне жағымсыз әсер ететін болса, онда олардың арасындағы қарым-қатынас *бәсекелестік* сипатта болады. Әдеттегі жағдайда екі популяция да белгілі бір тапшы ресурсты (немесе ресурстарды) қажет етеді. Егер екі популяция өзара әрекеттеспейтін болса және олардың ешқайсысы екіншісіне ықпал етпесе, онда айтарлықтай экологиялық мәні жоқ жағдай — *нейтрализм* орын алады. Нағыз нейтрализм табиғатта өте сирек кездеседі, себебі кез келген экожүйеде барлық популяциялардың арасында жанама әрекеттесулер болуы ықтимал. Екі жаққа бірдей пайда әкелетін қарым-қатынастар *мутуализмге* жатқызылады. Егер екі популяцияның бірлестігі (одағы) облигатты болса (екі жақ біріншісіз-бірі күнелте алмаса), бұндай қатынасты *симбиоз* дейді, ал популяциялар *симбионттар* деп аталады.

Мутуализмнің көпшілікке мәлім мысалы ретінде балдыр мен саңырауқұлақтың симбиозы болып табылатын қыналарды келтіруге болады. Жануарлар әлемінде ең бір кемеліне жеткен симбиоздың мысалын терміттерден табамыз: олардың ас қорыту жолдары талшықтылардың (Mastigophora) мекені болып табылады. Терміттер, өздерінің целлюлозаны гидролиздеуші ферменттері болмауына қарамастан, ағашпен қоректенуге қабілеттілігімен аты шыққан. Бұл жұмысты олар үшін талшықтылар атқарады. Түзілетін қантты негізінен қарапайымдылар пайдаланады, дегенмен терміттер де құр қалмайды. Терміттер бұл ішек фаунасынсыз тіршілік ете алмайды: жұмыртқадан жаңа шыққан терміттер талшықтыларды терміттердің өзге особьтерін инстинктті түрде жалау арқылы алады. Әрбір түлеуден кейін терміттер барлық талшықтылардан айрылады, бірақ олар колония құрып тіршілік ететіндіктен, әр особь түлегеннен соң талшықтыларды көршілерінен жаңадан алады. Өз кезегінде талшықтылар терміттердің әрекеті арқасында азықтың қажетті мөлшерімен жабдықталып, толық қауіпсіздік және ортаның біршама тұрақтылығы жағдайында тіршілік етеді.

Симбиоз маңызды экологиялық роль атқара алады. Азот сіңіруші (фиксациялаушы) бактериялармен симбиоз құрып тіршілік ететін өсімдіктер топырақты азотты заттармен байытады. Азот сіңіруші түйнектері бар ағаш түрлері көп жағдайда құнарсыз топырақтарға бірінші болып қоныстанады.

Ынтымақтастық кезінде екі популяция қауымдастық құрады. Әр түр өз бетінше тіршілік ете алатындықтан, бұндай бірлесу міндетті емес, дегенмен қауымдастық құрамында тіршілік ету екеуіне де тиімді. Қейде «ынтымақтастық» терминінің орнына *«протокооперация»* термині қолданылады.

Қаркылдақ шағалалар мен құтандар сияқты құстардың бірнеше түрлерінің бірлесіп ұялауы олардың жыртқыштардан ойдағыдай қорғануына мүмкіндік беретін ынтымақтастық мысалы болып табылады. Ақ құтан мен қызғылт қалбағай бірлесіп ұялағанда еркек құтандар қалбағайлардың ұяларынан шыбық ұрлайды. Бұндай ұрлықтар кейде жанжалға әкеліп соғады, бірақ жасқаншақ қалбағайлар көбінесе жақтырмаған күңкілмен ғана шектеледі, қалай дегенмен де бұндай

тіршіліктең алар артықшылықтары құтандардың сұғанақтығынан шеккен реніштерін басып кетеді. Актинияның бұқпа шаянмен ынтымақтасу мысалы әдебиетте кең таралған. Актиния өзінің күйдіргіш қармауыштарымен бұқпа шаянды жауларынан қорғайды, есесіне оған шаян тамағының қалдықтары тиеді.

Комменсализм жағдайында қауымдастық құраушы түрлердің бірінің популяциялары (комменсал) бірлесіп тіршілік етуден пайда табады, ал екінші түрдің популяциялары (иеленуші) ешқандай пайда көрмейді. Комменсал мен иеленушілерінің арасындағы қарым-қатынастар екеуара төзімділік көрсету арқылы реттеледі.

Комменсал иеленушісін көп жағдайда көлік ретінде пайдаланады. Құрлық қоңыздарында, әсіресе қорда және өлексе қоңыздарында жиі кездесетін гамазоид (Gamasoidea) кенелерінің жылжымалы личинкалары нақ осындай әдіспен таралады. Бұқпа шаянның бақалшағында тіршілік ететін шығыршық құрт иеленушісінің азығының қалдықтарын тікелей оның аузынан жырып алып қоректенеді. «Қожайын дастарқанының қалдықтарымен» қоректену түбінде паразитизмге, яғни иеленушісінің ұлпаларымен қоректенуіне әкеліп соғуы мүмкін.

Аменсал деп аталатын бір популяцияның өсуі мен көбеюі тежеліп, ал ингибитор аталатын екінші популяция бұндай қысым көрмейтін жағдайды аменсализм дейді. *Аменсализм* тек өсімдіктер, саңырауқұлақтар және бактериялар әлемінде кездеседі.

Күрделі гүлділер тұқымдасына жататын саршатыр өсімдігі тамырларының улы заттар бөліп шығаруы арқасында өзге біржылдық өсімдіктердің барлығын ығыстырып шығарып, едәуір үлкен алқаптарда қау болып өседі. Көптеген саңырауқұлақтар мен бактериялар басқа бактериялардың өсуін тежейтін антибиотиктер синтездейді.

Жыртқыштық деп, бір популяция екіншісіне жағымсыз ықпал ете отырып, сол әрекетінен пайда табатын популяцияаралық қатынастарды айтады. Әдетте жемтік өлтірілгеннен соң оны жыртқыш бүтіндей немесе жартылай жеп қояды (құйрығын жыртқышқа тастап кететін кесірткелер және шөпкоректі жануарлар тек жапырағын ғана жейтін өсімдіктер бұл ережеден тысқары қалады). *Паразитизм* шын мәнісінде жыртқыштық болып табылады, бірақ иеленушісі (жағымсыз ықпалға тап болған популяцияның мүшесі) әдетте бірден опат болмай, паразит оны белгілі бір уақыт бойы пайдаланады. Демек паразитизмді жыртқыштықтың жұмсартылған формасы ретінде қарастыруға болады. Және де паразитизм мен жыртқыштықтың арасында гетеротиптік реакциялардың белгілі бір категориясына жатқызылуы қиын аралық формалар бар. Мысалы, насекомдардың арасында бастапқыда паразиттерге ұқсап, иеленушісінің маңызды тіршілік органдарын зақымдамай, ал дамуының аяқ кезінде өзінің иеленушісін жеп, нағыз жыртқыштарға айналатын паразитоид түрлер бар.

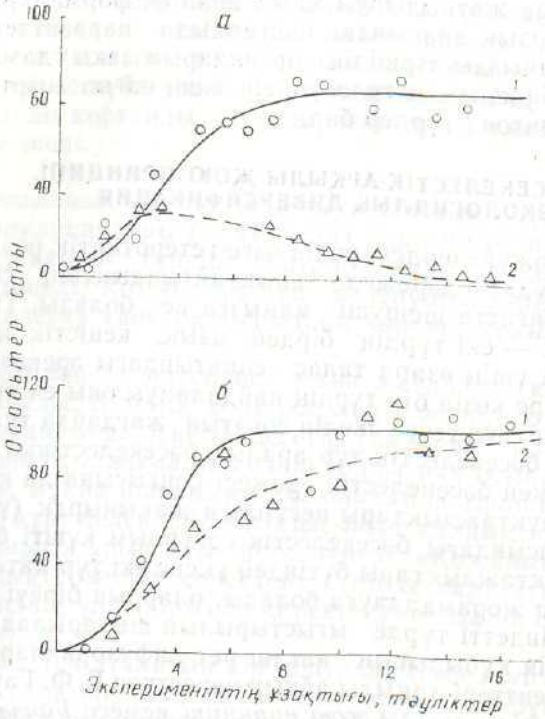
6.3. БӘСЕКЕЛЕСТІК АРҚЫЛЫ ЖОЮ ПРИНЦИПІ. ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ

Түрлердің экожүйелердегі ролін өзге гетеротиптік реакцияларға қарағанда басымдау дәрежеде анықтайтындықтан, түр аралық бәсекелестік табиғатта шешуші маңызға ие болады. Түр аралық бәсекелестік деп — екі түрдің бірдей азық, кеңістік және т. с. с. күнкөріс көздері үшін өзара талас сипатындағы әрекетін айтады. Және де ол ресурс көзін бір түрдің пайдалануы оны екінші бір түрдің пайдалануын шектеуге әкеліп соғатын жағдайда туады.

Түр ішіндегі бәсекелестік түр аралық бәсекелестікке қарағанда қатаңдау, дегенмен бәсекелестік ережесі соңғысына да қолданылады: екі түрдің мұқтаждықтары неғұрлым жақынырақ (ұқсас) болса, олардың арасындағы бәсекелестік соғұрлым күшті болады. Ең әрі кеткенде, мұқтаждықтары бүтіндей ұқсас екі түр қатар тіршілік ете алмайды деп жорамалдауға болады: олардың біреуі белгілі бір уақыттан соң міндетті түрде ығыстырылып шығарылады. Осы қағида бәсекелестік құбылысын алғаш рет инфузориялармен жүргізілген эксперименттері арқылы айқын көрсеткен Г. Ф. Гаузенің құрметіне *бәсекелестік арқылы жою принципі* немесе *Гаузе принципі* аталып, заң дәрежесіне ие болды (6.2-сурет).

Бөлек-бөлек өсірілген жағдайда инфузориялардың екі түрінің де популяцияларының саны өзінің шегіне (максимумына) жеткенше арта береді (6.2-сурет, 1-қисық сызықтары). Аралас дақыл түрінде өсірілген жағдайда екінші түрдің популяциясы (6.2, *б* сурет, 2-қисық сызық) бірінші түрге (6.2, *а* сурет, 2-қисық сызық) қарағанда тезірек өседі, сөйтіп, оның санының шектелуіне әкеліп соғады. Егер бәсекелестік параметрлерінде ешбір өзгеріс болмаса, онда бәсекелестік арқылы жою (бірінші түр популяциясының жоғалуы) мезгілі жеткенде өзінен-өзі шешілетін мәселе.

Кейде азықтық мұқтаждықтары бірдей жақын туыстас екі түр ортақ территорияда бірімен-бірі бәсекелеспей тіршілік етеді. Осындай, бір қарағанда Гаузе принципіне сәйкес келмейтін жағдайларды құстар әлемінен кездестіруге болады. Англияда үлкен суқұзғын мен айдарлы суқұзғын жартастарға ұясын аралас салады және қорек аулайтын сулары да ортақ, бірақ олардың ұстайтын азықтары әр түрлі. Үлкен суқұзғын теренге сүңгіп, көбінесе бентостық жануарлармен (камбала, креветкалар) қоректенетін болса, айдарлы суқұзғын судың беткі қабаттарынан майшабақ тұқымдас (*Clupeoidae*) балықтарды аулайды. Осы сияқты көптеген фактілер бізді 1927 ж. Элтон ұсынған экологиялық қуыс ұғымына жетелеп әкеледі. Одумның бейнелеп айтуы бойынша, тіршілік мекені — түрдің ад-



6.2-сурет. Лабораториялық эксперимент кезінде инфузориялардың екі түрінің бірін-бірі бәсекелестік арқылы жоюы, *а* — Paramecium caudatum, *б* — P. aurelia: *1* — таза дақыл түрінде өсірілген жағдайда, *2* — аралас дақыл түрінде өсірілген жағдайда.

ресі болса, экологиялық қуыс — оның кәсібі. Басқаша айтқанда, түрдің экологиялық қуысын білу түр қайда, немен және қалай қоректенеді, өзі кімге жем болады, ол қалай және қай жерде көбейеді, және т. с. с. сұрақтарға жауап табуға мүмкіндік береді. Оның ең кеңі анықтамасы былайша оқылады: *экологиялық қуыс* деп Бұл ұғымның экологиялық әдебиеттерде кездесетін түсініктемелері сан алуан. Дегенмен, төмендегідей жалпылама тұжырымдама беруге болады: экологиялық қуыс — организмнің тіршілік ету жағдайларына қояр шарттарының жалпы жиынтығы, соның ішіне ол орналасқан кеңістік, қоғамдастықта атқаратын функционалдық ролі (мысалы, трофикалық статусы) және оның қоршаған орта факторларына — температураға, ылғалдылыққа, қышқылдылыққа, топырақ құрамына және басқаларға толеранттығы кіреді.

Экологиялық қуысты анықтаудың жоғарыда аталған үш критериін кеңістіктік, трофикалық және көп өлшемді қуыстар деп атаған қолайлы. *Кеңістіктік қуысты,* яғни мекен ету қуысын организмнің «адресі» деп атауға болады. *Трофикалық қуыс* қоректену ерекшеліктерін, демек организмнің қоғамдастықтағы ролін сипаттайды, оның «мамандығы» іспеттес. *Көп өлшемді* немесе *гиперкеңістіктік* қуыс дегеніміз дара организм не популяция тіршілік ететін және өз-өзін жаңғыртып отыратын барлық жағдайлардың диапазоны болып табылады. Бұл ұғымды түсіндіру үшін көптіктер теориясы қолданылады. Көп өлшемді қуыс дегеніміз — гиперкеңістіктегі аумақ, оның өлшемдері қызметін әр түрлі экологиялық факторлар атқарады; ол әрбір өлшем — фактор бойынша толеранттық диапазондарын қамтиды. Мұндай акцент қуыстың функционалдық және мінез-құлықтық аспектілерін қарастыруды қажет етпейді.

Бәсекелестері, жыртқыштар мен өзге жаулары жоқ және физикалық шарттар оптималды болған жағдайда организм иелене алатын *фундаменталдық (потенциалдық) қуыс* және фундаменталдық қуыстан кіші немесе соған тең болатын, организмнің тіршілік ету жағдайларының нақтылы диапазоны *жүзеге асырылған* қуыс ажыратылады. Қейде фундаменталдық қуысты бәсекелестікке дейінгі (преконкуренттік), ал жүзеге асырылған қуысты бәсекелестіктен кейінгі (постконкуренттік) қуыс деп атайды. Бірақ жүзеге асырылған қуыстың ауқымын тек бәсекелестік қана шектеп қоймайтындықтан, бұлар синонимдер емес.

Енді Гаузе принципін айқындайық: бір экологиялық қуысты екі түр қатар иелене алмайды. Гаузе принципі маңызды экологиялық тұжырымдама болды. Ол бәсекелестік қоғамдастықтарда түрлердің экологиялық қуыстарының қандай да бір айырмашылықтарының болуы сөзсіз қажет екендігін көруге мүмкіндік береді. Бәсекелестікке түскен жақтардың әрқайсысы үшін өзара қақтығыстан құтылу тиімді болатындықтан, бәсекелестік экологиялық қуыстардың бөлінуіне, түрлердің мамандануына және түрлер әр алуандығының пайда болуына әкеліп соғатын өте қуатты экологиялық фактор ролін атқарады. Түр аралық бәсекелестік нәтижесінде экологиялық қуыстардың бөліну құбылысы *экологиялық диверсификация* атауына ие болады.

Бірге тіршілік етіп жатқан (яғни симпатриялық) түрлер арасындағы диверсификация көпшілік жағдайларда мынадай үш параметр: кеңістіктік орналасуы, азықтық мамандануы және активтілік мезгілі бойынша жүзеге асырылады. Кеңістіктік орналасудағы айырмашылықтардың мәнісі түрлердің әр түрлі стацияларды немесе тіпті микростацияларды таңдап алуында жатыр.

Үлкен ала тоқылдақ азығын негізінен ағаштың діңінен, *орташа тоқылдақ* ірі бұтақтарынан, *кіші тоқылдақ* бөрік басының ұсақ бұтақтарынан іздейді. Варягтардан гректерге барар жолдың арқасында *қара егеуқұйрық* солтүстікке жетті. Ол сұр егеуқұйрықты еден астына қуып тығып, өзі шатырларға жайғасты. Ал кеме қатынасының дамуына байланысты оңтүстікте *сұр егеуқұйрық* (немесе *посюк*) пайда болған кезде

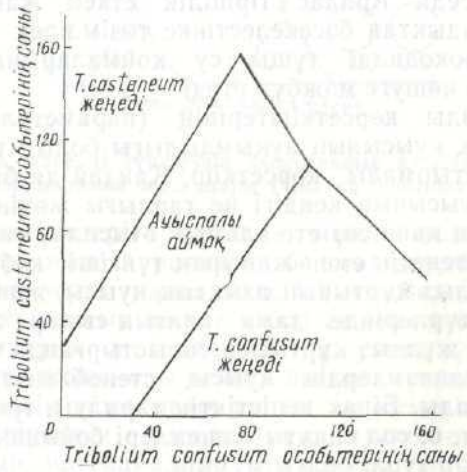
ол қара егеуқұйрықты үй шатырларына ығыстырып шығарып, өзі еден асты мен шайынды сулар құбыры (канализация) жүйесін қоныстанды.

Азықтық рациона бойынша экологиялық диверсификация кең таралған құбылыс. Жануарлардың жақын туыстас түрлерінің коректік мұқтаждықтары әр түрлі болатындығы көптеген мысалдармен дәлелденген. Бірнеше симпатриялық түрлерге жататын шөл кесірткелерінің біреулерінің азықтық рационы құмырсқалардан, екіншілерінікі — терминттерден, үшіншілерінікі кесірткелердің өзге түрлерінен немесе тек өсімдіктерден ғана құралады. Туыстас симпатриялық түрлердің рациондарындағы айырмашылықтардың осыған ұқсас мысалдары құстар мен сүтқоректілер үшін де көптен белгілі. Қуыстардың бөлінуі көп жағдайларда түрлер белсенділігінің (активтілігінің) уақыт бойынша сәйкес келмеуімен сабақтас болады. Тәуліктік (қарлығаштар мен жарқанаттар) белсенділіктің немесе маусымдық (кесірткелердің, бунақ денелердің кейбір түрлері) белсенділіктің әр түрлі типтері соның мысалдары бола алады. Қоңыржай белдеулерде *бау шымшығы* мен *қарабас шымшықтың* жұмыртқалау мерзімдерінде екі апталық айырмашылық бар. Тропиктерде бұл түрлер жыл он екі ай балапандай береді, себебі олардың қоректенуі үшін қажет жәндіктердің үнемі мол болуы бәсекелестікті бәсеңдетеді.

Азық үшін бәсекелестік кейде түрдің дамуын тездетіп, бүкіл тіршілік мекенінің өзгеруіне әкеліп соғады. Саркофагида шыбыны мен сфекс есекарасы осындай бәсекелестіктің бір қызық мысалы болып табылады. Саркофагида шегірткенің денесіне жұмыртқасын салып, оны ауруға шалдықтырады. Сфекс әлсіреген шегірткені шағып қимылсыздандырады, содан соң оны саркофагиданың жұмыртқасымен коса өзінің ініне сүйреп кіргізеді. Әдетте паразиттік шыбынның личинкасы біраз уақыт дамып, бірақ соңынан тез өсіп келе жатқан сфекс личинкасымен бәсекелестікті көтере алмай өліп қалады. Дегенмен дамуын тездету арқасында саркофагида личинкаларының бірен-сараны сал боп жатқан шегірткені есекара личинкасы жұмыртқадан шыққанша жеп үлгереді. Саркофагида личинкалары сфекстің ініне біршама жіні түсіп тұратындықтан, эволюция барысында саркофагида личинкаларының тезірек дамуы бекіді, нәтижесінде шыбындардың жұмыртқасының саны кемиді.

Экологиялық диверсификация салдарының бірі белгілердің ауытқуы аталатын құбылыс болып табылады. Кейде кең таралған екі түр особьтері, өз ареалдарының аралас тіршілік ететін бөліктеріне қарағанда, жеке-жеке ұшырасатын (аллопатриялық) бөліктерінде біріне-бірі көбірек ұқсайды. Мысалы, поползеньдердің екі түрінің аллопатриялық аудандарда бір-біріне ұқсас болатыны соншалық, оларды тек маман ғана ажырата алады. Ал аралас тіршілік ететін аймақтарда олардың әрқайсысына тән белгілері бар: бірінің тұмсығы мен көзінің арт жағындағы қара жолақ екіншісіне қарағанда үлкен.

Белгілі бір түрдің бәсекелестік күрестегі табысы әр түрлі абиотикалық факторлардың әсерімен байланысты болады. Бәсекелестік нәтижесіне ортаның көрсететін ықпалы кіші ұн зауза қоңызының екі түрімен (*Tribolium castaneum* және *T. confusum*) жүргізілген көптеген лабораториялық эксперименттерде зерттелді. Қоңыздардың екі түрінің бастапқы саны тең болған жағдайда ыстық ылғалды климатта (t=34° С, салыстырмалы ылғалдылығы 70%) үнемі *T. catsaneum* жеңіп шығатыны анықталды. Популяциялардың бастапқы сандарының арақатынасы өзгеше болған жағдайда сыртқы орта факторларына қарамастан жеңіс бірде бір түрге, бірде екінші түрге тиеді (6.3-сурет). Бастапқыда бір түрдің сан жағынан басым болуы оның жеңіп шығу ықтималдылығын арттырады. Популяциялардың бірі саны жағынан шамалы ғана артық болса (өтпелі аймақ), температура мен ылғалдылыққа қарай түрлердің әрқайсысы да жеңіске жете алады.



6.3-сурет. Tribolium castaneum және T. confusum қоңыздарының лабораториялық дақылдарының арасындағы бәсекелестік нәтижесінің олардың особьтерінің бастапқы тығыздығына тәуелділігі (Пианка бойынша, 1981).

Табиғи жағдайда екі түрдің бірінің бәсекелестік күрестегі жеңісін бағалау үшін популяцияның бастапқы тығыздығы тәрізді көрсеткішке сүйену мүмкін емес сияқты. Әдетте, көбірек мамандынған стенобионттық түрдің бәсекелестік қабілеті эврибионттық түрге қарағанда жоғары болып шығады.

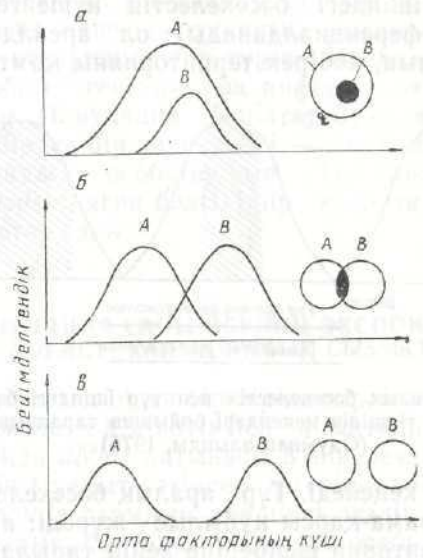
Жалпақ құрттардың екі түрінің бірі су температурасының 6,5° С-тан 16° С-қа дейінгі аралығында өзендердің бастауларында ғана тіршілік ете алады, ал температуралардың 6,5°-тан 23° С-қа дейінгі аралығын көтере алатын екінші түрі өзеннің ұзына бойында тіршілік ете алады. Екі түр симпатриялы тіршілік еткен жағдайда стенотермдік түр эвритермдік түрді өзендердің бастауларынан ығыстырып шығарады, сондықтан соңғысы су температурасының мөлшері 13 пен 23° С аралығында өзгеріп тұратын өзеннің төменгі ағысында ғана сақталады.

Кубада крокодилдердің екі түрі — сүйрік тұмсықты крокодил және кубалық крокодил тіршілік етеді. Биологиялық ерекшеліктерінің ұқсастығына қарамастан олар бірен-саран жағдайларды есепке алмағанда, бір жерде ешқашан аралас кездеспейді. Сүйрік тұмсықты крокодилдің экологиялық икемділігі жоғарылау, ол тұздылау су қоймаларына жақсы бейімделген, сондықтан теңіз жағалауындағы көптеген су қоймаларында — өзендердің сағаларында, лагуналарда және басқа да ойпаң жерлерде кеңінен таралған. Сүйрік тұмсық крокодилдей емес, кубалық крокодил тек тұщы суларда ғана кездеседі. Аралас тіршілік еткен жағдайда көбірек маманданған, сондықтан бәсекелестікке төзімдірек түр ретінде ол сүйрік тұмсық крокодилді тұщы су қоймаларынан ығыстырып, тұздылау суларға көшуге мәжбүр етеді.

Түрдің маңызды көрсеткіштерінің (параметрлерінің) бірі — оның экологиялық қуысының ауқымдылығы болып табылады. Бұл әр уақытта салыстырмалы көрсеткіш. Қандай да бір организмнің (экологиялық) қуысының кендігі не тарлығы жөнінде өзгелермен салыстыра отырып қана сөз ете аламыз. Мысалы, еменнің жапырағымен ғана қоректенетін емен жапырақ түйгіші көбелегінің (*Tortrix viridana*) жұлдыз құртының азықтық қуысы, жапырақты ағаштардың көптеген түрлерінде дами алатын сыңар жібек көбелегі (*Yimatria dispar*) жұлдыз құртымен салыстырғанда тарлау. Әдетте эврибионттық организмдердің қуысы, стенобионттықтарға қарағанда кеңдеу болады. Бірақ кеңістіктік таралуы, трофикалық байланыстары және т. б. сол сияқты өлшемдері бойынша экологиялық қуыстың ауқымы әр түрлі болуы мүмкін.

Әр түрлі түрлерге жататын екі организм бірдей ресурстарды пайдаланған жағдайда олардың қуыстары қабаттасып кетеді. Қуыстар бірін-бірі бүтіндей не жартылай қамтиды, бір өлшемдері бойынша қамтып, өзге өлшемдері бойынша сәйкес келмеуі мүмкін. Егер ресурстардың кейбіреулері жетімсіз мөлшерде болса, қуыстар қабаттасқан кезде бәсекелестік туады және сол қабаттасу неғұрлым күшті болса, бәсекелестік те соғұрлым интенсивті болады. 6.4-суретте экологиялық қуыстардың ара қатынасының әр түрлі варианттары көрсетілген.

Қуыстар толық ажыратылған жағдайда (6.4, в сурет), оларды мекендеуші түрлер бірімен-бірі бәсекелеспейді. Егер түрлер өзге организмдермен ешқандай бәсекелестікке түспейтін болса, олардың қуыстары берілген жағдайдағы потенциалды мүмкін шамасына жуықтайды. Экологиялық қуыстар ішінара беттескен жағдайда (6.4, б сурет) түрлердің қатар тіршілік етуі олардың бейім-

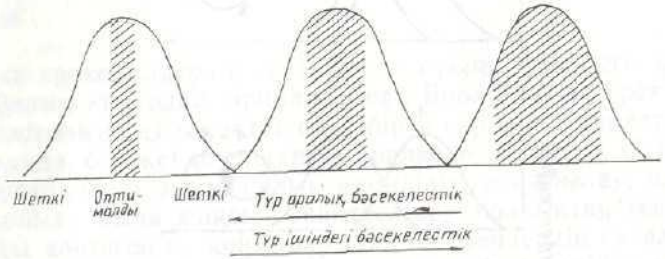


6.4-сурет. А және В түрлерінің экологиялық қуыстарының әсерлесуінің ықтимал мысалдары (Пианка бойынша, 1981).

делушілік өзгешеліктері арқасында мүмкін болады. Мысалы, бір түрдің особьтері оған қарағанда белсенділеу, бәсекелесі кіре алмайтын таса жерлерді паналайды. Ең соңында бір түрдің қуысы екінші түрдің қуысының ішінде қалатын немесе сол қуыстар бірінбірі толық қамтитын жағдайда (6.4, а сурет) түрлердің бірі бәсекелестік арқылы жойылады немесе басым түскен түр өз бәсекелесін бейімделушілік аймағының шетіне ығыстырып шығарады. Жеңілген бәсекелесушінің нақтылы (реалды) экологиялық қуысы барынша тарылып, потенциалды мүмкіндігі бар қуыстың шамалы бөлігін ғана қамтиды. Дәл осы себептен бірқатар жануарлар мен өсімдіктер оптималдылыққа сәйкес келмейтін жағдайларда тіршілік етеді. Мысалы, кальцифобты саналып жүрген көптеген өсімдіктер таза дақыл жағдайында кальцийдің топырақтағы әр түрлі мөлшерін көтере береді; табиғи жағдайда басқа түрлердің бәсекелестігі ғана бұл өсімдіктерді өз ареалдарының шеңберінде тежеп тұрады.

Бәсекелестік өте маңызды экологиялық салдарларға әкеліп соғады. Табиғатта әр түрдің особьтері бір мезгілде түр аралық және түр ішіндегі бәсекелестік объектілері болып табылады. Түр

аралық бәсекелестік түр пайдаланатын тіршілік мекендері мен ресурстардың диапозонының тарылуына итермелеп, популяцияның төзімділік шекараларына түр ішіндегі бәсекелестікке қарағанда түбегейлі қарама-қарсы ықпал етеді. Бұның себебі, әдетте әр түрдің тіршілік мекендері мен ресурстарды игеру қабілеттілігі болатындығында. Түр ішіндегі бәсекелестік күшейген жағдайда түр бөлшектенеді (дифференциалданады); ол ареалдың қолайсыздау аудандарына таралып, көбірек территорияны қамтиды (6.5-сурет).



6.5-сурет. Түр аралық бәсекелестік пен түр ішіндегі бәсекелестіктің құстардың тіршілік мекендері бойынша таралуына әсері (Одумнан алынды, 1975).

Экологиялық қуыс кеңейеді. Түр аралық бәсекелестік басым болған жағдайда қарама-қарсы құбылыс жүреді: ареал оптималды шарттары бар территория шеңберіне дейін тарылады, сонымен қатар түрдің мамандануы (біркелкілігі) артады.

7-ші тақырып

ПОПУЛЯЦИЯ САНЫНЫҢ ДИНАМИКАСЫ

Демэкологияның, яғни популяциялық экологияның зерттеу объектісі популяция болып табылады. Популяцияны, нақтылы кеңістікті алып жатқан және биотикалық қоғамдастықтың бір бөлігі ретінде қызмет атқарушы, бір түрге жататын организмдер тобы (топ ішінде особьтер генетикалық информация алмаса алады) ретінде анықтайды. Популяция бірқатар белгілерімен сипатталады; ол белгілердің бірден-бір иеленушісі — топ болып табылады, бірақ сол топ құрамындағы особьтер емес. Популяцияның ең маңызды қасиеті — *тығыздық*, яғни белгілі бір кеңістік өлшеміне қатысты есептелген особьтер саны.

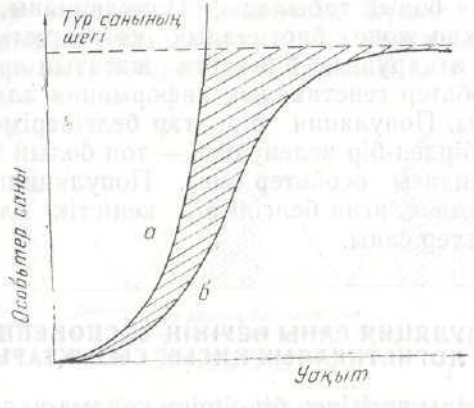
7.1. ПОПУЛЯЦИЯ САНЫ ӨСУІНІҢ ЭКСПОНЕНЦИАЛДЫҚ ЖӘНЕ ЛОГИСТИКАЛЫҚ ҚИСЫҚ СЫЗЫҚТАРЫ

Популяция саны негізінен бір-біріне қарама-қарсы екі құбылыспен — туылым және өлім-жітіммен анықталады. N — популяция саны болсын. Онда dN/dt қатынасы N-нің лездік өзгеру жылдамдығы, яғни N-нің t уақыт сәтіндегі өзгерісін көрсетеді, ал $dN/dt \cdot N$ қатынасы популяция санының меншікті лездік өзгеріс жылдамдығы болады. Айталық, бастапқы саны 100 особь, ал 1 сағаттан кейінгі саны 200 особьке тең инфузориялар популяциясы 1 сағатта 100 особьке өскен, ал популяцияның бір особьке шаққандағы өсімі $100/100 \times 1 = 1$ особь/сағатқа тең.

Туылым мен өлім-жітім де дәл осындай әдіспен анықталады. Егер dN — популяциядағы дүниеге келген особьтер саны болса, онда туылым коэффициенті $b = dN/dt$; егер dN опат болған особьтер саны болса, онда *өлім-жітім коэффициенті* $d = dN/dt$. Айырым $r = b - d$ оқшауланған (эмиграция да, иммиграция да жоқ) популяцияның *өсім коэффициенті* болып табылады. Популяцияның өсім коэффициенті дегеніміз бөтен бір нәрсе емес, кейде мальтузиандық параметр аталып жүрген, популяцияның табиғи ұлғаюының туа тән (спецификациялық) жылдамдығы. Бұл шама популяция көлемі ұлғаюының лездік меншікті (бір особьке шаққандағы) жылдамдығының өлшемі болып табылады және бір особьке шаққандағы особьтер санының уақыт бірлігіне қатынасы түрінде өрнектеледі. Популяция өсімінің максималды лездік жылдамдығы (r_{max}) және популяция өсуінің нақтылы жылдамдығы $r_a = b - d$ ажыратылады. Ойдан алынған идеалды жағдайда, b-нің мәні максималды, ал d — минималды болғанда r_a өзінің ең жоғарғы шамасына — r_{max} — жетеді.

Егер өсім коэффициенті тұрақты шама деп ұйғарылса, онда популяция санының уақытқа тәуелділігі экспоненциалдық қисық сызықпен өрнектеледі (7.1, а сурет). Егер $r = const.$ болса, онда

$dN/dt = rN$, демек, егер N_0 — популяцияның бастапқы сәттегі саны, N_t — оның t сәттегі саны болса, онда $N_t = N_0 e^{rt}$ болады. Экспоненциалдық қисық сызық популяцияның *биотикалық потенциал* деп аталатын қасиетін өрнектейді.



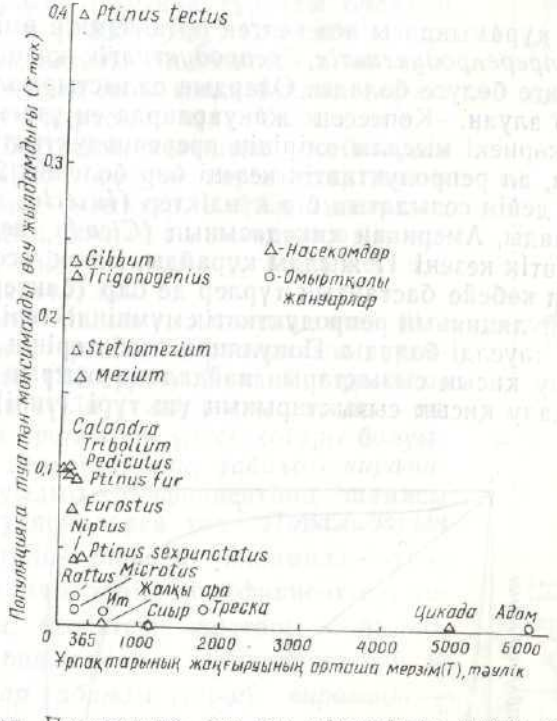
7.1-сурет. Популяция саны өсуінің экспоненциалдық (*а*) және логистикалық (*б*) қисық сызықтары. Жолақтанған аудан — ортаның қарсыласуы.

Табиғатта негізінен басқа жағдай байқалады. Біріншіден, өсім коэффициенті тұрақты шама емес, себебі туылым мен өлім-жітім орта жағдайларына қарай және организмдердің жасына байланысты өзгеріп отырады, ал азық пен территорияның жеткілікті көлемде тиюі сирек кездеседі. Популяция санының нақтылы өсуі көбінесе өсудің логистикалық қисық сызығы аталатын S — тәрізді тәуелділікпен өрнектеледі (7.1, б сурет). Логистикалық қисық сызық теңдеуінің биотикалық потенциал теңдеуінен өзгешелігі, оның коррекциялаушы факторы болуында: $(K - N)/K$; бұнда K — қарастырылып отырған ортада тіршілік ете алатын особьтердің максималды саны, яғни қисықтың асимтотасы. Осыдан логистикалық қисық сызықтың математикалық өрнектелуі мынадай түрге ие болады: $dN/dt = rN[(K-N)K^{-1}]$, немесе $Nt = K/1 + e^{a-rt}$, бұнда $a = r/K$. Биотикалық потенциал мен өсудің логистикалық қисық сызығы аралығындағы кеңістік *ортаның қарсыласуы* болып табылады.

7.2. ПОПУЛЯЦИЯЛАРДЫҢ ҚАСИЕТТЕРІ

Сонда туылым және өлім-жітім коэффициенттерінің мәндері неге тәуелді? Популяцияға әсер етуші толып жатқан сыртқы факторларға, сондай-ақ популяцияның өзге қасиеттеріне тәуелді. Организмдердің өз санын өсіруге қабілеттілігінің объективті көрсеткіші — популяция өсімінің максималды лездік жылдамдығы. Бұл параметр организмдердің өмір ұзақтығына кері пропорционал. Бұған популяция саны өсуінің туа тән жылдамдығы мен күндер

арқылы өрнектелген генерациялардың орташа мерзімінің арасындағы гиперболалық тәуелділікке сүйеніп, оңай көз жеткізуге болады (7.2-сурет). Генерация (ұрпақтардың ауысуы) мерзімі қысқарақ болуына байланысты ұсақ организмдер үшін r_{max}-тің мәні ірі организмдерге қарағанда жоғары. Бұндай корреляцияның себебін түсінікті де, ірі көлемге шейін өсіп жету үшін организмге көп уақыт қажет. Ұрпақ беру мерзімінің кейінге жылжуы да, сөз жоқ, r_{max}-тің кемуіне әкеліп соғады.



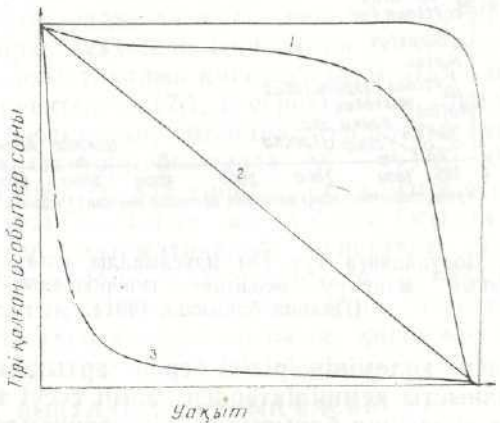
7.2-сурет. Популяцияға туа тән максималды ұлғаю жылдамдығы ұрпақтарының жаңғыру мерзіміне гиперболалық тәуелділігі (Пианка бойынша, 1981).

Әйтсе де дене көлемінің ірілігі берер артықшылықтар r_{max}-тің кемуіне байланысты кемшіліктерден асып түсуі тиіс, олай болмаған жағдайда эволюция барысында ірі организмдер ешқашан пайда болмас еді. Қазба қалдықтар бойынша зерттеліп анықталған геологиялық уақыт озған сайын дене көлемінің ұлғаюы тенденциясы *филетикалық көлемінің ұлғаюы* ұғымын енгізуге негіз болды.

Дене көлемінің ірілігі көпе-көрнеу артықшылықтар береді: неғұрлым ірі организм потенциалды жыртқыштарды кемірек қызықтыруы тиіс, демек оның жем болып кетпеу ықтималды-

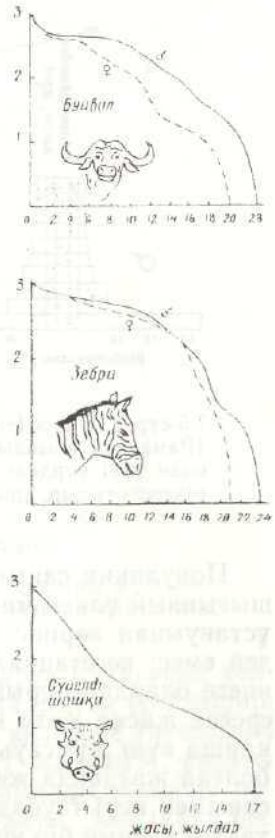
ғы және тірі қалу деңгейі жоғары болуы тиіс; ұсақ организмдер физкалық ортаға тікелей тәуелді, тіпті ортаның болар-болмас өзгерістерінің өзі оларды апатқа ұшыратуы мүмкін. Неғұрлым ірілеу организмдер бұндай өзгерістердің әсерін жеңілірек көтереді және тиесінше олардан жақсырақ қорғалады. Бірақ, уақыт бірлігі аралығында бір особьке шаққанда ірі организмдер ұсақ организмдерге қарағанда зат пен энергияны да көбірек қажет етеді. Сонымен қатар, олар жасырынатын баспаналар мен қауіпсіз жерлер де азырақ.

Популяция құрамындағы кез келген организмнің өмірін негізгі үш кезеңге — *пререпродуктивтік, репродуктивтік* және *пострепродуктивтік* кезеңге бөлуге болады. Олардың салыстырмалы ұзақтығы әр түрде әр алуан. Көптеген жануарларда ең ұзағы алғашқы кезең. Соның көрнекі мысалы өмірінің пререпродуктивтік кезеңі 3 жылға жететін, ал репродуктивтік кезеңі бар болғаны 2—3 сағаттан 1 тәулікке дейін созылатын бір күндіктер (*Insecta, Ephemeroptera*) бола алады. Американ цикадасының (*Cicada septendecim*) пререпродуктивтік кезеңі 17 жылды құрайды. Бірақ, особьтері дүниеге келісімен көбейе бастайтын түрлер де бар (бактериялардың көпшілігі). Популяцияның репродуктивтік мүмкіндіктері оның жастық құрамына тәуелді болады. Популяция особьтерінің өмір ұзақтығын тірі қалу қисық сызықтарын пайдалана отырып бағалауға болады. Тірі қалу қисық сызықтарының үш түрі (типі) бар (7.3-сурет).



7.3-сурет. Тірі қалу қисық сызықтарының әр түрлі типтері. *1* — дрозофила (жоғарғы) және адам (төменгі қисық сызық), *2* — тұщы су гидрасы, *3* — устрица.

Бірінші түрі (1-қисық сызықтары) особьтердің көпшілігінің өмір ұзақтығы біркелкі және қысқа уақыт аралығында өлетін жағдайға сәйкес келеді. Қисық сызықтар өте дөңес пішінімен сипатталады. Бұндай тірі қалу қисық сызықтары адамға тән (7.3,1-сурет) және де ер адамдардың тірі қалу қисық сызықтары әйелдердің сызықтарымен салыстырғанда жазықтау келеді, сол себепті Батыс елдерінің көпшілігінде сақтандыру полисі ерлер үшін әйелдерге қарағанда 1,5 есе қымбат тұрады. Тұяқты жануарлардың да көпшілігінің тірі қалу қисық сызықтары дөңес келеді, бірақ түріне және жынысына байланысты дөңестік дәрежесі әр түрлі (7.4-сурет). Екінші тип өлім-жітім коэффициенті өмірінің ұзына бойында тұрақты болатын түрлерге тән (7.3,2-сурет). Сол себепті тірі қалу қисық сызығы тік сызыққа айналады. Тірі қалу қисық сызығының бұндай формасы тұщысу гидрасына тән. Үшінші тип — өмірінің бастапқы кезеңінде особьтердің өлім-жітімі көп болуын көрсететін, қатты иілген ойық сызықтар. Кейбір құстардың, балықтардың, сондай-ақ омыртқасыз жануарлардың өмір ұзақтығы осындай сызықтармен сипатталады.

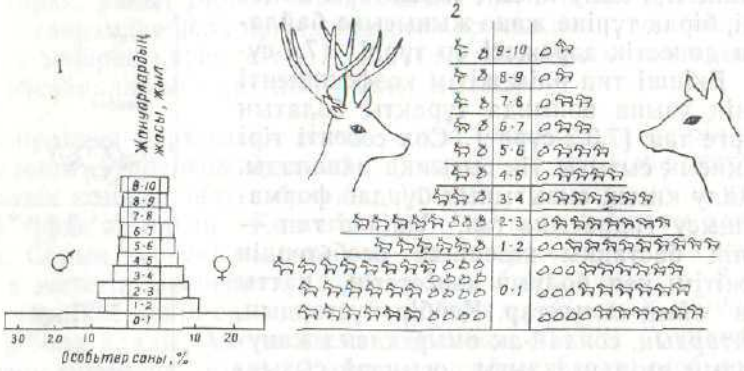


7.4-сурет. Жануарлардың кейбір түрлеріне тән, жартылай логарифмдік масштабта берілген тірі қалу қисық сызықтары (Пианка бойынша, *1981*).

Тірі қалу қисық сызығының типін біле отырып, жастарының пирамидасын тұрғызуға болады (7.5-сурет). Бұндай пирамидалардың үш түрін (типін) ажыратқан жөн. Төлдерінің процеттік үлесі жоғары болуына сәйкес келетін *алшақ табанды пирамида,* ол туылым коэффициентінің шамасы үлкен популяцияларға тән. *Пирамиданың ортаңғы типі* — біркелкі пирамида — туылым және өлім-жітім коэффициенттері теңестірілген, особьтері жастары бойынша біркелкі *бөлінген популяцияларға сәйкес* келеді. *Тар табанды* (теріс) *пирамида* — кәрі особьтері саны жағынан жас особьтерден басым түсетін популяцияға сәйкес келеді, бұл кеміп бара жатқан популяцияларға тән. Бұндай популяцияларда өлім-жітім коэффициенті туылым коэффициентінен жоғары болады.

Популяция санының өзгеруінің маңызды факторы жыныстардың ара шамасы болып табылады. Көпшілік жағдайларда жыныстардың бірі екіншісінен сан жағынан басым болатындықтан, бұл қатынастың бірге тең болуы сирек кездеседі. Омыртқалы жануарларда көп жағдайларда олардың жаңа туған төлдерінің еркектері ұрғашыларынан біршама көбірек

болады. Үйрек тұқымдастарында да еркектерінің ұрғашыларынан артық болуы сирек нәрсе емес. Есесіне *Sciurus caroli-nensis* және *S. niger* тиіндерінің ірі популяцияларында ұрғашыларының саны басым келеді.

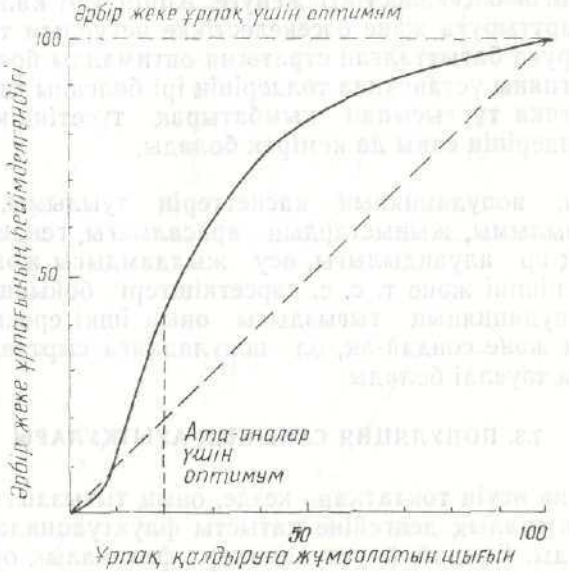


7.5-сурет. Odocoileus hemionus бұғыларының жас пирамидасы (Рамадтан алынды, 1981). *1* — классикалық әдіспен бейнелеу; *2* — одан гөрі күрделі әдіспен, әр кластағы опат болған жануарларды ескере отырып (шартты түрде бас сүйектерінің суретімен белгіленген) бейнелеу.

Популяция санын ұлғайту үшін ұрпақ қалдыруға жұмсалатын шығынның үлкен маңызы бар, бұл белгілі бір көбею тактикасын ұстануынан көрініс табады. Ұрпақтардың бәрінің құндылығы бірдей емес: вегетациялық маусымның аяғында туылғандарының дүниеге олардан бұрынырақ келген ұрпақтарға қарағанда әдетте ересек жасқа жету ықтималдығы кемірек. Ата-анасы әр ұрпағына қанша күш жұмсауы тиіс? Репродуктивтік күш шамасы тұрақты болған жағдайда жекелеген ұрпақтың орташа бейімділігі олардың санымен кері тәуелділік қатынасы арқылы байланысады. Көбею тактикасының бір ұшқары варианты — бар күшін өте ірі және жақсы бейімделген жалғыз ұрпаққа жұмсау, екіншісі — әр ұрпаққа мүмкін болғанынша аз күш жұмсай отырып, дүниеге келген ұрпақтарының жалпы санын шегіне жеткізе ұлғайту. Дегенмен, көбеюдің ең ұтымды тактикасы — ұрпақ санын максималды ұлғайту мен максималды дәрежеде бейімделген ұрпақ берудің арасындағы компромисс.

Ұрпақтың саны мен сапасының жоғарыда аталған арақатынасын графикалық қарапайым модель көрнекі бейнелейді (7.6-сурет).

Табиғатта ұшырасу ықтималдығы шамалы, яғни ұрпақтарының бейімділігі ата-анасының оларға жұмсаған күшіне түзу сызықтық тәуелділікте болатын жағдайда, ұялас күшіктердің немесе ұядағы жұмыртқалардың саны артқан сайын, әрбір жеке алынған төлдің бейімділігі кеми түседі. Ал ата-аналардың бейімділігі немесе басқаша айтқанда, барлық төлдерінің жалпы бейімділігі тұрақты шама болатындықтан, ата-аналар тұрғысынан қарағанда төлдер санының оптималды мөлшері жоқ. Бірақ ұрпақ қалдыруға жұмсал-



7.6-сурет. Ұрпақтарының саны мен сапасының ата-аналары жұмсайтын репродуктивтік шығын көлеміне тәуелділігі (Пианка бойынша, 1981).

ған бастапқы шығындардың кейінгі шығындарға қарағанда төлдердің бейімділігіне қосар үлесі көбірек болатындықтан (төлдерінің бейімділігінің ата-аналары жұмсаған шығын көлеміне тәуелділігі S-тәріздес сызықпен сипатталады; 7.6-суретті қараңыз), ұядағы жұмыртқалардың (төлдердің) белгілі бір оптималды мөлшері болатыны анық. Қарастырылып отырған жорамал жағдайда бес төлінің әрқайсына репродуктивтік күшінің 20 процентін ғана жұмсаған ата-ана, өз еңбегіне ұядағы төлдің кез келген өзге мөлшерімен салыстырғанда көбірек қайтарым алады. Бұндай тактика ата-аналар үшін оптималды болғанымен, максималды бейімділікке өз ата-анасының барлық мүмкіндіктерін бүтіндей иеленген жалғыз ұрпақ болған жағдайда ғана жете алатын әр жеке төл үшін ең жақсы тактика болып табылмайды. Демек, бұл жерде «ата-аналар мен балалардың қайшылығы» анық көрініп тұр.

S-тәріздес қисық сызықтың пішініне, әсіресе, бәсекелестіктің жайы күшті ықпал етеді. Өте сиретілген ортада (конкуренттік вакуум) мүмкін болғанынша ең қысқа мерзімде көбірек ұрпақ өндіру үшін зат пен энергияны барынша жұмсау

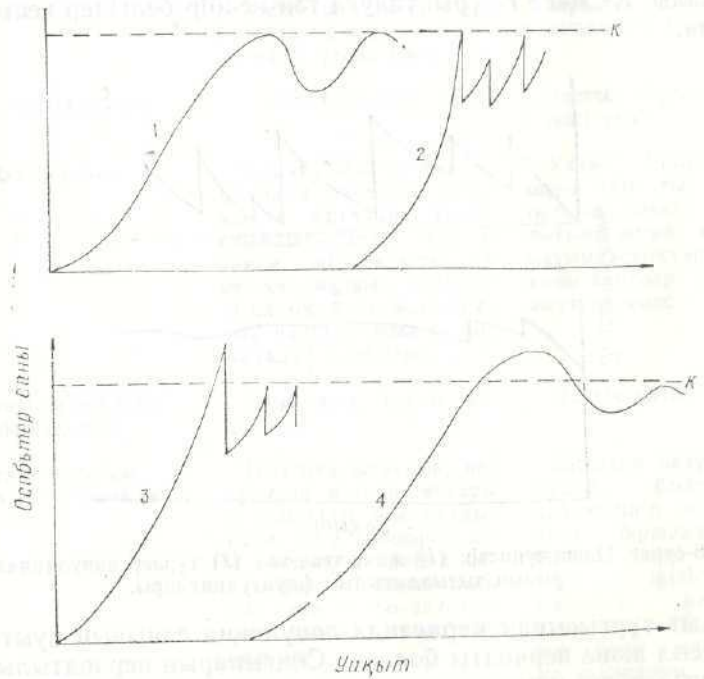
ең ұтымды репродуктивтік стратегия деп саналуы тиіс. Бәсекелестік шамалы болғандықтан, ұрпақтары өте ұсақ және тіршілік етуге нашар бейімделгендігіне қарамастан тірі қалуы мүмкін. Бірақ қанықкан, масса эффектілері анық білінетін, ал бәсекелестік қатаң, тіршілік ету ортасында энергияның көпшілігін бәсекелестікті жеңуге, өзінің тірі қалу мүмкіндіктерін арттыруға және бәсекелестікке неғұрлым төзімді ұрпақ қалдыруға бағытталған стратегия оптималды болады. Бұндай стратегияны ұстанғанда төлдерінің ірі болғаны тиімді, ал олар энергетика тұрғысынан қымбатырақ түсетіндіктен, дүниеге келетіндерінің саны да кемірек болады.

Сонымен, популяцияның қасиеттерін туылымы, өлім-жітімі, жастық құрылымы, жыныстардың арасалмағы, гендердің жиілігі, генетикалық әр алуандылығы, өсу жылдамдығы және өсу қисық сызығының пішіні және т. с. с. көрсеткіштері бойынша бағалауға болады. Популяцияның тығыздығы оның ішкі ерекшеліктерімен анықталады және сондай-ақ, ол популяцияға сырттан әсер етуші факторларға тәуелді болады.

7.3. ПОПУЛЯЦИЯ САНЫНЫҢ АУЫТҚУЛАРЫ

Популяция өсуін тоқтатқан кезде, оның тығыздығы өсудің жоғарғы асимптоталық деңгейіне қатысты флуктуацияларға бейімділік байқатады. Бұндай флуктуациялар физикалық ортаның өзгерістері нәтижесінде пайда болуы мүмкін, соның салдарынан популяция санының жоғарғы шегі көтеріледі не төмендейді; не популяция ішіндегі әсерлесулер нәтижесінде, не болмаса көршіліс популяциялармен әрекеттесу нәтижесінде тууы мүмкін. Популяция саны өзінің жоғарғы шегіне (K) жеткеннен соң, тығыздық біраз уақыт осы деңгейде сақталуы немесе бірден күрт төмендеуі мүмкін (7.7, 1-сызық). Егер ортаның қарсыласуы популяция өскен сайын біртіндеп артпай, кенеттен көрініс берсе, бұл құлдырау одан да шұғыл болады (2-сызық). Бұндай жағдай популяция өзінің биотикалық потенциалын жүзеге асырғанда орын алады. Бірақ экспоненциалдық өсу ұзаққа созыла алмайды, экспонента шексіздікке ұмтылатын парадокстық нүктеге жеткен кезде, әдетте, секірмелі сапалық өзгеріс пайда болады, популяция санының тез артуы жасушалардың жаппай жойылуымен немесе особьтердің қырылуымен алмасады. Қауырт көбеюден кейін жәндіктердің жаппай қырылуы, балдырлардың көбеюі мен қырылуы (су қоймаларының «көгеруі») осындай флуктуациялардың мысалы болып табылады. Қоректік заттар және өзге де тіршілік үшін қажет факторлар популяция өсе бастағанға дейін жинақталса, популяция саны шекті деңгейден «аттап кететін» жағдайлар да кездесуі мүмкін (3.4-сызықтар). Атап айтқанда, жаңа бөгеттер мен көлдердің ескі көлдерден гөрі балыққа бай болу себебін осылайша түсіндіруге болады.

Популяция саны ауытқуының негізгі екі типі белгілі (7.8-сурет). Бірінші тип кезінде өрт, су тасқыны, дауылдар, қуаңшылық сияқты ортаның периодты бұзылулары апаттық сипаттағы, тығыздықпен

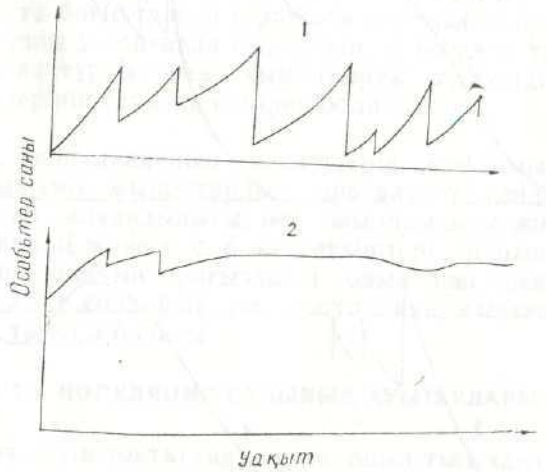


7.7-сурет. Популяция тығыздығының флуктуацияларының әр түрлі типтері.

байланысы жоқ өлім-жітімге әкеліп соғады. Айталық, бір жылдық өсімдіктер мен жәндіктер популяцияларының саны әдетте көктем мен жазда тез өсіп, ауа райы салқындаған кезде күрт кемиді. Өсуі белгілі бір уақыт аралықтары өткен сайын (регулярлы) не кездейсоқ күшті ауытқулар беретін популяциялар *оппортунистік* деп аталады (7.8,1-сурет). Өзге, *тепе-тең популяциялар* аталатындар (көптеген омыртқалы жануарларға тән), әдетте, ресурстармен тепетеңдік жағдайына жуық күйде болады, ал олардың тығыздығының мәндері әлдеқайда орнықтырақ келеді (7.8,2-сурет).

Популяциялардың атап көрсетілген екі типі континуумның шеткі нүктелері ғана болып табылады, дегенмен әр түрлі популяцияларды салыстырған кезде осылайша бөлу көп жағдайда пайдалы болып шығады. Оппортунистік популяцияларды тепе-тең популяцияларға қарама-қарсы қоюдың мәні оларға әсер етуші популяция тығыздығына тәуелсіз және популяция тығыздығына тәуелді факторлардың, сондай-ақ солардың салдарынан жүзеге асырылатын

оқиғалардың табиғи сұрыпталуға да, популяциялардың өздеріне де өзгеше ықпал етуінде болып табылады. Мак-Артур мен Уилсон (1967) сұрыпталудың осы қарама-қарсы типтерін логистикалық теңдеудің екі параметріне сәйкес *r-сұрыпталу* және *К-сұрыпталу* деп атады. *К-* және *r*-сұрыпталуға тән кейбір белгілер кестеде келтірілген.



7.8-сурет. Оппортунистік (*1*) және тепе-тең (*2*) түрлер популяцияларының тығыздығының флуктуациялары.

Уақыт тұрғысынан қарағанда популяция санының ауытқулары периодсыз және периодты болады. Соңғыларын периодтылығы бірнеше жыл және маусымдық ауытқуларға бөлуге болады. Периодсыз флуктуациялар оқыстан пайда болады.

Тынық мұхитта, әсіресе Австралиядан солтүстік-шығысқа таман орналасқан Үлкен тосқауыл рифі маңайында 1966 жылдан бері Тікенекті таж — *Acanthaster planci* теңіз жұлдызының саны өсіп келеді. Бұрынырақта саны аз (1 шаршы метрге 1 особьтен кем) Тікенекті таждың тығыздығы 1970 жылдардың басында 1 шаршы метрге 1 особьке жетті. Маржан рифтерінің тірі бөлігі полиптермен қоректенетіндіктен, теңіз жұлдызы рифтерге үлкен зиян келтіреді. Ол Гуам аралы маңындағы рифтердің 40 шақырымдық белдеуін үш жылға жеткізбей «тазалап шықты». Теңіз жұлдызының санының кенеттен артуын түсіндіру үшін ұсынылған болжамдардың бірде-бірін (оның жауларының бірі, құрамында інжуі бар бақалшасына бола ауланатын Тритон мүйізі, *Charonia tritonis*, бауыраяқты моллюсканың құрып кетуі; теңіз суының құрамындағы ДДТ-ның көбейіп кетуі және соған байланысты табиғи тепе-теңдіктің бұзылуы; радиоактивті жауын-шашындардың әсері) қанағаттандырарлық деп санауға болмайды.

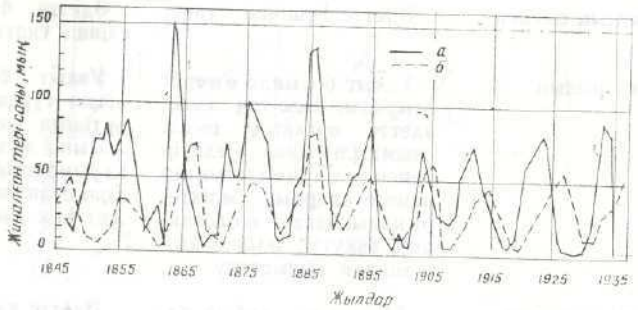
К- және r-сұрыпталуға тән кейбір белгілер (Пианка, 1981)

	r-	К-
Өлім-жітімі	Әдетте апат сипатты, бағытталмаған, тығыздыққа тәуелді емес	Біршама бағытталған, тығыздыққа тәуелді.
Тірі қалу қисық сызығы	Әдетте үшінші типті	Әдетте бірінші және екінші типті
Популяцияларының көлемі	Уақыт бойында өзгеріп отырады, тепе-тең емес, әдетте ортаның шекті сиымдылығынан едәуір төмен, қауымдастықтар немесе олардың бөліктері қанықпаған; экологиялық вакуум; жыл сайын жаңадан қоныстану	Уақыт бойында біршама тұрақты; тепе-тең, ортаның шекті сиымдылығына жуық; қанықкан қауымдастықтар; қайта қоныстанулар сөзсіз қажеттілік емес
Түр ішіндегі және түр аралық бәсекелестік	Айнымалы, көбіне әлсіз	Әдетте катаң
Сұрыпталу қолайлы жағдайды туғызады	Шапшаң дамуына; популяция өсуінің жоғары максималды жылдамдығына; ерте көбеюіне; дене көлемінің шағын болуына; өміріндегі жалғыз ғана көбею актісіне; саны көп ұсақ ұрпақтары болуына	Біршама баяуырақ дамуына; бәсекелестікке қабілеттілігі жоғары болуына; біршама кеш көбеюіне; дене көлемінің біршама ірілігіне; өмір бойында қайталаның отыратын көбею актілеріне; саны жағынан аз ірі ұрпақтары болуына
Өмірінің ұзақтығы	Қысқа, әдетте бір жолдан кем.	Ұзақ, әдетте бір жылдан артық.
Сукцессия сатылары	Бастапқы	Ақырғы, климакстік

Периодтылығы бірнеше жылға тең популяция санының периодты ауытқуларының мысалын кейбір арктикалық сүтқоректілер мен құстардан табуға болады. Аққоян мен сілеусіннің сандарының тербелу периоды 9,6 жылға тең (7.9-сурет). Суреттен көрініп тұрғанындай, қоян санының максимумы сілеусіннің санына қарағанда 1—2 жылға ілгері жүреді. Бұл әбден түсінікті: сілеусіннің азығы — қояндар, сондықтан оның санының ауытқулары сол азығының санының ауытқуларымен байланысты болуы тиіс.

Орташа периодты 4 жылға тең популяция санының циклды өзгерулері тундраны мекендеуші жануарларға — тундра жапалағы-

на (*Nyctea scandiaca*), ақ түлкіге (*Alopex lagopus*), сондай-ақ леммингтерге (*Lemmus sibiricus, L. lemmus*) тән. Көптеген ғалымдардың пікірінше, аққоян мен сілеусіннің 9,6 жылдық циклдарының периодтылығы ғарышта өтетін құбылыстармен анықталады және де Күн циклымен қандай да бір байланысты болуы тиіс. Осыған ұқсас тәуелділік, мысалы, сан максимумы әр 9—10 жыл сайын қайталанатын атлантикалық канада албырт балығынан байқалады.



7.9-сурет. «Гудзон шығанағы компаниясы» жинаған аң терілерінің саны бойынша анықталған ақ қоян (*а*) және сілеусін (*б*) популяцияларының периодты ауытқулары (Дажодан алынды, 1975).

Популяция санының бұлардан басқа да периодты флуктуацияларын қоздыратын себептер жақсы белгілі. Перу жағалауында *Nino* деп аталатын жылы сулардың оңтүстікке қарай қаптауы болып тұрады. Жылы сулар шамамен 7 жылда бір рет суық суларды мұхиттың беткі қабатынан ығыстырып отырады. Судың температурасы лезде 5° С-қа жоғарылап, тұздылығы өзгереді, планктон қырылып, суды өзінің ыдырау өнімдерімен қанықтырады. Нәтижесінде балықтар, оларға іле-шала теңіз құстары қырылады. Популяциялар санының маусымдық өзгерістерінің мысалдары баршаға белгілі. Қарақұрым маса, ормандарды мекендеуші құстардың көптігі әдетте жылдың белгілі бір маусымында ғана байқалады. Өзге маусымдарда бұл түрлердің популяциялары іс жүзінде көзге де түспеуі мүмкін.

7.4. ПОПУЛЯЦИЯЛАР САНЫ ДИНАМИКАСЫНЫҢ ФАКТОРЛАРЫ

Популяция санының оның тығыздығына тәуелділігінің үш түрі (типі) белгілі (7.10-сурет). Бірінші тип кезінде (1-қисық сызық) популяцияның өсу жылдамдығы тығыздық артқан сайын кемиді. Осы кең таралған құбылыс кейбір жануарлар популяцияларының нелiктен біршама тұрақты болатынын түсінуге мүмкіндік береді. Біріншіден, популяция тығыздығы артқанда туылымның төмендеуі байқалады. Мысалы, сарыбауыр шымшық (*Parus major*) популяциясында тығыздық деңгейі 1 гектарға 1 жұптан кем болса, әр ұяға 14 балапаннан айналады; ал тығыздығы гектарына 18 жұпқа жеткенде ұялардағы балапандар саны 8-ден кем болады. Екіншіден, популяция тығыздығы артқанда, жыныстық толысу жасы өзгереді. Мысалы, популяция тығыздығына қарай Африка пілінің толысуы 12 мен 18 жас аралығына келуі мүмкін. Сонымен бірге осы түр тығыздығы төмен жағдайда 4 жылда бір рет төлдесе, тығыздығы жоғары кезде туылымы 7 жылда 1 төл ғана болады.



7.10-сурет. Популяция саны өсуінің тығыздыққа тәуелділігінің үш типі.

Тәуелділіктің екінші типі бойынша (2-ші қисық сызық) популяцияның өсу қарқыны тығыздықтың төменгі көрсеткіштері емес, орташа көрсеткіштері кезінде ең жоғары (максималды) шамасына жетеді. Осылайша құстардың кейбір түрлерінің (мысалы шағалалардың) ұядағы балапандарының саны популяция тығыздығы артқан сайын өседі, ал содан соң ең үлкен шамасына жеткен кезде қайта кеми бастайды. Популяция тығыздығының особьтердің көбею жылдамдығына әсерінің бұл типі топтық эффект байқалған түрлерге тән. Үшінші тип кезінде (3-ші қисық сызық) популяцияның өсу қарқыны ол жоғары тығыздыққа жеткенше сақталып, содан соң күрт төмендейді.

Бұндай жағдай, мысалы, леммингтерде кездеседі. Саны шарықтау шегіне жеткен кезде леммингтердің тығыздығы шегінен шығып кетеді де олар көше бастайды. Элтон леммингтердің Норвегиядағы миграциясын былайша суреттейді: ауылдардың үстінен өткен леммингтердің көптігі соншалық, бастапқыда оларды ұстап әуре болған ит пен мысық, кейініректе көзіне де ілмейтін болды. Теңізге жеткенде қалжыраған леммингтер суға кетіп жатты.

Тепе-тең популяциялардың санының реттелуі көбінесе биотикалық факторлармен анықталады. Солардың арасында көп жағдайларда басты фактор түр ішіндегі бәсекелестік болып шығады. Құстардың ұя салатын орын үшін таласы соның мысалы бола алады.

Түр ішіндегі бәсекелестік талма (шок) ауруы деп аталатын физиологиялық эффектінің себепшісі болуы мүмкін. Ол, атап айтқанда, кеміргіштердің арасында байқалады. Популяция тығыздығы тым жоғарылап кеткен кезде, талма ауруы өсімталдықтың төмендеуіне және өлім-жітімнің артуына әкеліп соғады, нәтижесінде популяция тығыздығы қалыпты деңгейіне қайтып келеді.

Жануарлардың кейбір түрлерінің ересек особьтері өз ұрпағымен қоректенеді. Каннибализм деп аталатын осы құбылыс популяция санын кемітеді. Каннибализм, мысалы, алабұғаларға тән. Батыс Сібірдің көлдерінде ірі особьтердің тамағының 80 процентін сол түрдің майда шабақтары құрайды. Майда шабақтар өз кезегінде, планктонмен қоректенеді. Осылайша, балықтың өзге түрлері болмаған кезде, ересек особьтер планктонның арқасында тіршілік етеді.

Сондай-ақ, түр аралық әрекеттесулер де популяция тығыздығын бақылауда айтарлықтай роль атқарады. Паразит пен иеленушінің, жыртқыш пен жемтіктің өзара әрекеттесулері көп жағдайларда тығыздыққа тәуелді болады. Аурулар да популяция тығыздығын реттеуге қатысушы фактор болып табылады. Кроликтер вирустар тудыратын миксоматозбен ауырған кезде, тығыздығы жоғары популяцияларда инфекция тезірек таралады.

Жыртқыштықтың шектеуші фактор ретінде өз алдына үлкен маңызы бар. Және де жыртқыш популяциясына жемтігінің әсер ететіндігі күмән туғызбайтын болса, кері әсердің маңызы, яғни жемтік популяциясына жыртқыштың ықпалы әрдайым бұндай айқын бола бермейді. Біріншіден, жыртқыш ауру жануарларды жояды, сол арқылы ол жемтік популяциясының орташа сапалық құрамын жақсартады. Екіншіден, жыртқыштың ролі екі түрдің биотикалық потенциалдары шамалас болғанда ғана сезіледі. Олай болмаған жағдайда, көбею қарқынының төмен болуына байланысты жыртқыш өз жемтігінің санын шектей алмайды. Мысалы, жәндіккоректі (жәндіктермен қоректенуге маманданған) құстардың бір өздері ғана насекомдардың жаппай көбеюін тежей алмайды. Басқаша айтқанда, егер жыртқыштың биотикалық потенциалы жемтігінің биотикалық потенциалынан әлдеқайда төмен болса, жыртқыштың әрекеті оның популяциясының тығыздығына тәуелсіз, тұрақты сипатқа ие болады.

Фитофаг-насекомдардың саны көп жағдайларда ластаушы заттардың әсеріне насекомдар мен өсімдіктердің әрқайсының өздеріне тән жауап реакцияларының комбинациясымен анықталады. Ластану өсімдіктердің резистенттігін (қарсыласу қабілетін) нашарлатады, соның нәтижесінде насекомдардың

саны артады. Бірақ ластану тым жоғары болғанда, өсімдіктердің қарсыласуы нашарлауына қарамастан насекомдардың саны төмендейді.

Жоғарыда келтірілген популяция саны динамикасының факторларын жіктеу олардың популяцияның өмірі мен жаңғыруындағы нақтылы мәнін түсінуге мүмкіндік береді. Популяция санының автоматты түрде реттелуінің осы күнгі концепциясы бірінен-бірі түбегейлі өзгеше екі құбылысты: *модификацияларды*, яғни санның кездейсоқ ауытқуларын және кибернетикалық кері байланыс прин-



7.11-сурет. Автоматтық реттелу концепциясы тұрғысынан популяция санын анықтаушы факторлардың өзара байланысы
(Викторов бойынша, 1976)

ципі бойынша қызмет істейтін және ауытқуларды жоятын *регуляцияларды* байланыстыруға негізделген. Осыған сәйкес *модификациялаушы* (популяция тығыздығына тәуелсіз) және *регуляциялаушы* (популяция тығыздығына тәуелді) экологиялық факторлар ажыратылады және де олардың алғашқылары организмдерге не тікелей, не биоценоздың басқа компоненттерінің өзгерістері арқылы әсер етеді. Түптеп келгенде, модификациялаушы факторлар әр түрлі абиотикалық факторлар болып табылады. Регуляциялаушы факторлар тірі организмдердің табиғатта болуымен және олардың белсенділігімен байланысты (биотикалық факторлар) болып келеді, себебі тек тіршілік иелері ғана өз популяциясының тығыздығына кері байланыс принципі бойынша жауап қайтара алады (7.11-сурет).

Модификациялаушы факторлардың әсері популяция санының ауытқушылығын біржолата жоймай, олардың тек түрленуіне (модификациясына) әкеліп соғатын болса, регуляциялаушы факторлар кездейсоқ ауытқуларды түзете отырып, популяция санын белгілі бір деңгейде тұрақтандырады (регуляциялайды). Бірақ попу-

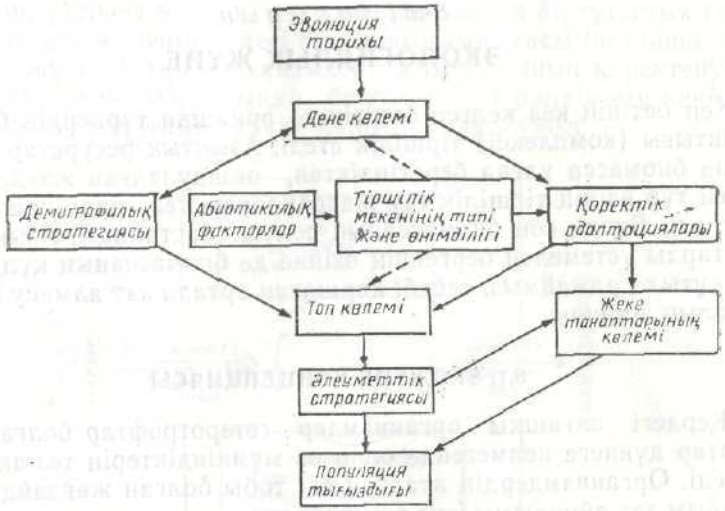
ляция санын әр деңгейде түбегейлі айырмашылықтары бар әр түрлі факторлар тұрақтандырады (7.12-сурет). Мысалы, жемтігінің саны өзгергенде өз белсенділігін бәсендетіп немесе күшейте алатын (*функционалдық реакция*) полифаг-жыртқыштар жемтік популяциясы санының біршама төмен көрсеткіштері кезінде ықпал етеді.

Полифагтардай емес, олигофаг жыртқыштар жемтік популяциясының күйіне *сандық реакция* арқылы жауап қайтарып, оған полифагтардан гөрі кеңірек аралықта тұрақтандырушы ретінде ықпал



7.12-сурет. Әр түрлі реттеуші механизмдердің популяция санының әр түрлі деңгейлерінде іске қосылуы (Викторов бойынша, 1976).

етеді. Жемтік популяциясының саны одан әрі өскенде әр түрлі аурулардың таралуы үшін қолайлы жағдай туады, ал тұрақтандырудың ең ақырғы факторы — игеріле алатын ресурстардың сарқылуына және жемтік популяциясында стрестік реакциялардың дамуына әкеліп соғатын түр ішіндегі бәсекелестік болып табылады. 7.12-суретте әсер ету деңгейі популяция тығыздығына тәуелді болатын, популяция санының биотикалық факторлардың ықпалымен реттелуінің көп буынды буферлік жүйесі келтірілген. Нақтылы жағдайда аталған параметр толып жатқан факторларға, сонын ішінде популяция тығыздығына кері байланыс принципі бойынша тұрақтандырушы ықпалы жоқ факторларға да байланысты болады. Модификациялаушы, регуляциялаушы факторлардың, сондай-ақ әр түрдің өзіне ғана тән дене көлемі, топ көлемі және жеке танаптарының ауданы сияқты факторлардың сүтқоректі жануарлардың популяция тығыздығына әсер ету барысындағы өзара байланысы 7.13-суретте көрсетілген.



7.13-сурет. Сүтқоректі жануарлардың ойдан алынған популяциясының тығыздығына олардың дене көлемінің, мінез-құлқының және орта факторларының әсері (Эйзенберг бойынша, 1983).

Сөйтіп, популяция санының ауытқушылығын қандай факторлар туғызатындығы жөнінде толық мағлұмат алу үшін теория жүзінде физикалық-химиялық жағдайлар, ресурстармен қамтамасыз етілгендігі, осы организмдердің тіршілік циклы, бәсекелестерінің, жыртқыштардың, паразиттердің әсері және т. т. туралы мәліметтер қажет және де осы факторлардың әрқайсы популяцияның туылымына, өлім-жітімі мен миграциясына қандай ықпал көрсететінін білу қажет. Популяциялардың барлығы да үнемі өзгеріп отырады: жаңа организмдер туылады немесе иммигранттар ретінде келіп кіреді, ал бұрынғылары өледі не эмиграцияланады. Соған қарамастан популяция көлемінің флуктуациялары шексіз емес. Бір жағынан оның шексіз өсе беруі мүмкін емес, екінші жағынан түрлердің жойылып кетуі де едәуір сирек кездеседі. Демек, популяция динамикасының негізгі қасиеттерінің бірі — өзгерістердің біршама тұрақтылықпен қатар жүруі. Және де популяция көлемінің өзгерістері әр түрде өзгеше болады.

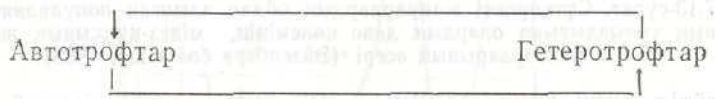
8-ші тақырып

ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ЖҮЙЕ

Жер бетінің кез келген бөлігінде әрқашан түрлердің бүтін бір жиынтығы (комплексі) тіршілік етеді. Азықтық ресурстар сарқылғанша биомасса ұлғая беретіндіктен, оқшауланған жағдайда өсірілген түр өзінің тіршілік ету жағдайларын тез арада нашарлатып жібереді. Бұдан соң биомассаның солуы басталады. Азықтық ресурстарды үстемелеп бергеннің өзінде де биомассаның құлдырауынан құтыла алмаймыз, себебі қоршаған ортада зат алмасу өнімдері жиналып қалады.

8.1. ЭКОЖҮЙЕ КОНЦЕПЦИЯСЫ

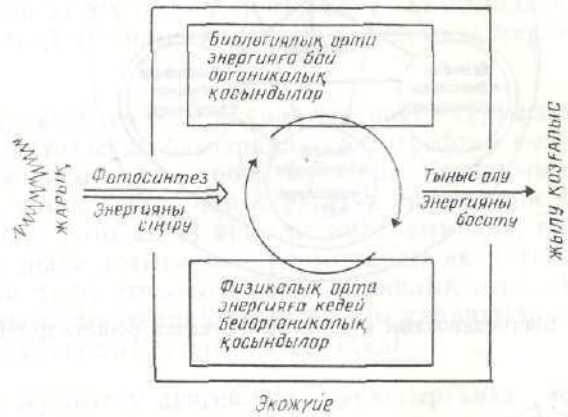
Жердегі алғашқы организмдер гетеротрофтар болған. Автотрофтар дүниеге келмегенде олар өз мүмкіндіктерін тез-ақ тамамдар еді. Организмдердің аталған екі тобы болған жағдайда ең қарапайым зат айналымы іске асырылады:



Автотрофтар органикалық заттарды синтездесе, гетеротрофтар олармен қоректенеді. Соның нәтижесінде органикалық заттар ыдырайды. Егер ыдырау өнімдерін автотрофтар қайта пайдаланса, экожүйені қоныстанған организмдер арасында заттар айналымы пайда болады. Экожүйенің биотикалық және абиотикалық бөліктерін толассыз жүріп жатқан материал алмасуы — қоректік заттар айналымы байланыстырады, ол үшін қажет энергияны Күн қамтамасыз етеді (8.1-серет).

Өсімдіктер күн сәулесінің энергиясын және топырақ пен судағы қоректік заттарды пайдаланып, органикалық қосындылар синтездейді. Бұл қосындылар өсімдік ұлпаларын құрайтын құрылыс материалы қызметін атқарады және өз функцияларын сақтау үшін қажет энергия көзі болып табылады. Олар жинақтаған химиялық энергияны босатып алу үшін гетеротрофтар органикалық қосындыларды бастапқы бейорганикалық компоненттерге — көміртегі диоксидіне, суға, нитраттарға, фосфаттарға және т. с. с. ыдыратып, осымен қоректік заттардың айналымын аяқтайды.

Жоғарыда айтылғандар экологиялық жүйені былайша анықтауымызға мүмкіндік береді: *экологиялық жүйе* берілген танаптағы барлық организмдерді қамтитын және физикалық орта мен энергия ағыны белгілі бір трофикалық құрылым, түр әр алуандылығын және жүйе ішіндегі заттар айналымын тудыратындай әрекеттесетін, үздіксіз өзгеріп тұратын кез келген біртұтастық болып табылады. Экожүйенің келесі бір тұжырымдамасы былайша айтылады: экожүйе — тірі организмдер жиынтығының қоректену, өсу және ұрпақ беру мақсатында белгілі бір тіршілік ету кеңістігі бірлесе пайдалануының тарихи қалыптасқан жүйесі.

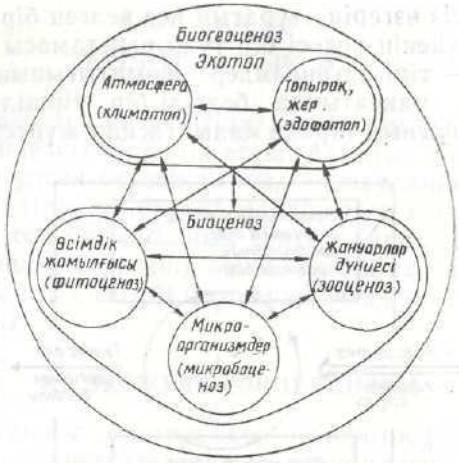


8.1-сурет. Экожүйедегі энергия ағыны мен химиялық заттардың айналымы (Реклефс бойынша, 1975).

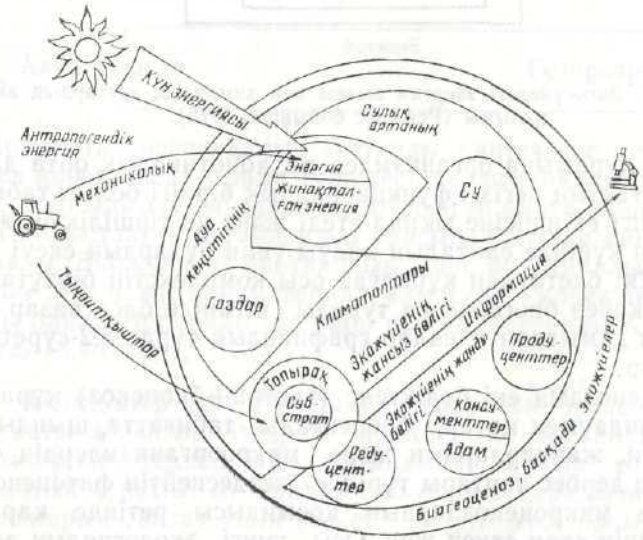
Экожүйе құрамына организмдер де, абиотикалық орта да кіретін тірі табиғаттың негізгі функционалдық бірлігі болып табылады: оның әр бөлігі екіншісіне ықпал етеді және де тіршіліктің жерде қалыптасқан күйінде сақталып қалуы үшін бұлардың екеуі де сөзсіз қажет. Екі бастаудан құралған осы комплекстің біртұтастығын В. Н. Сукачев биогеоценоз туралы ілімінде баса назар аударды. Сукачев дамытқан идеялар графикалық түрде 8.2-суретте көрсетілген.

Биогеноценоздың екі бөліктен (экотоп+биоценоз) құралатындығын мойындаумен қатар, биоценозды табиғатта, шындығында өсімдіктердің, жануарлардың және микроорганизмдердің оқшауланған және дербес топтары түрінде кездеспейтін фитоценоз, зооценоз және микроценоздардың қосындысы ретінде қарастыру орынсыз екенін атап өткен жөн. Осы күнгі экологиялық әдебиеттерде көбінесе экотоп экожүйенің жансыз бөлігі, ал биоценоз оның жанды бөлігі болып аталады (8.3-сурет).

Бірінші жуықтату деңгейінде қарастырғанда экожүйенің биотикалық бөлігінің құрамына міндетті түрде екі компонент кіреді: 1) *автотрофты компонент,* оған жарық энергиясын фиксациялау, қарапайым бейорганикалық заттарды пайдалану, күрделі заттар түзу тән; 2) *гетеротрофты компонент,* оған күрделі органикалық заттарды ұқсату, қайта құру және ыдырату тән. Осы екі компоненттің өкілдері болып табылатын организмдер көбінесе кеңістікте бірінен-бірі алшақ жатады; олар қабаттар (ярустар) түрінде бір



8.2-сурет. Биогеоценоздың құрылымы (Сукачев бойынша, 1964).



8.3-сурет. Биогеоценоздың негізгі экологиялық компоненттері (Реймерстен алынды, 1988).

екіншісінің үстінде орналасады. Автотрофты метаболизм жоғарғы яруста — «жасыл белдеуде», яғни жарық энергиясына жету үшін ең қолайлы жерде неғұрлым интенсивті жүреді; ал гетеротрофты метаболизм төменде, топырақ пен шөгінділер қабатында — органикалық заттар жинақталатын «қоңыр белдеуде» басымдау болады.

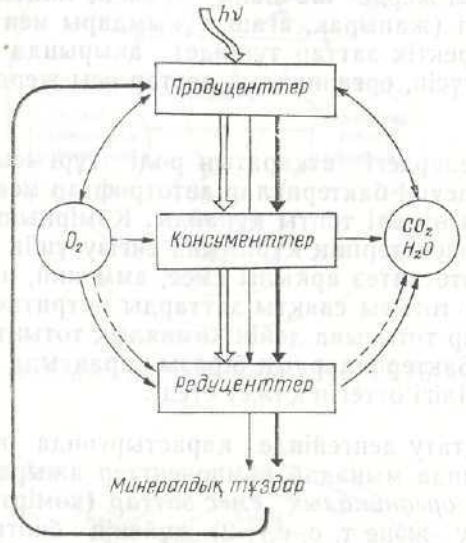
Сондай-ақ, автотрофтар мен гетеротрофтардың қызмет атқару мезгілі де үйлеспейді: автотрофты организмдердің өнімін гетеротрофтар едәуір кешеуілдетіп барып пайдалануы мүмкін. Мысалы, орман экожүйесінің жапырақ шымылдығында фотосинтез басым болады. Өндірілген өнімдердің тек бір бөлігін ғана және де өте шағын бөлігін жапырақпен және ағаштың жас сүрегімен қоректенуші гетеротрофтар сол жерде іле-шала өңдейді. Синтезделген заттардың негізгі бөлігі (жапырақ, ағаш, тұқымдары мен тамырларында жинақталған қоректік заттар түрінде) ақырында орман төсеніші мен топыраққа түсіп, органикалық заттар осы жерде пайдаға асырылады.

Экожүйелердегі атқаратын ролі тұрғысынан қарағанда хемосинтездеуші бактериялар автотрофтар мен гетеротрофтар арасындағы өтпелі топты құрайды. Көмірқышқыл газын жасуша компоненттерінің құрамына енгізу үшін қажет энергияны олар фотосинтез арқылы емес, аммоний, нитрат, сульфид, темір шала тотығы сияқты заттарды нитритке, нитратқа, күкіртке, темір тотығына дейін химиялық тотықтыру нәтижесінде алады. Бактериялардың біразы қараңғыда да дами алады, бірақ көпшілігі оттегін қажет етеді.

Екінші жуықтату деңгейінде қарастырғанда кез келген экожүйенің құрамында мынадай компоненттер ажыратылады: 1) айналымға түсетін *органикалық емес заттар* (көміртегі, азот, көмірқышқыл газы, су және т. с. с.); 2) жүйенің биотикалық бөлігін абиотикалық бөлігімен байланыстырушы *органикалық қосындылар* (ақуыздар, көмірсулар, липидтер, гуминдік заттар және т. с. с.); 3) *климаттық жағдай* (температура және басқа да физикалық факторлар); 4) *продуценттер* — қарапайым бейорганикалық заттардан қоректік зат түзе алатын автотрофты организмдер, негізінен жасыл өсімдіктер; 5) *консументтер* — өзге организмдермен не органикалық заттардың қалдықтарымен қоректенетін гетеротрофты организмдер, негізінен жануарлар; 6) *редуценттер (деструкторлар, декомпозиторлар)* — күрделі қосындыларды продуценттердің пайдалануына жарамды қарапайым заттарға дейін ыдырататын гетеротрофты организмдер, басым көпшілігінде бактериялар мен саңырауқұлақтар.

Бастапқы үш топ жансыз компоненттер болып табылады да, ал қалғандары жүйенің тірі массасын (биомассасын) құрайды. Соңғы үш компоненттің келіп жатқан энергия ағынына қатысты орналасуы экожүйенің құрылымы (структурасы) болып табылады (8.4-сурет). Продуценттер күн энергиясын тұтып, оны химиялық байланыстар энергиясына айналдырады. Консументтер продуценттерді жеп, бұл байланыстарды үзеді. Босаған энергияны консументтер өз денесін құруға пайдаланады. Ақырында, редуценттер іріп-шіріп жатқан органикалық заттардың химиялық байланыстарын үзіп, өз денесін құрайды. Нәтижесінде, продуценттер жинақтаған барлық энергия пайдаланылып бітеді. Органикалық заттар органикалық емес заттарға ыдыратылып, продуценттерге қайтып келеді. Соны-

мен, экологиялық жүйенің құрылымын энергияны трансформациялаудың үш (продуценттер, консументтер, редуценттер) деңгейі мен заттар айналымының екі шеңбері — қатты заттар және газ тәрізді заттар айналымы құрайды.



8.4-сурет. Құрамына энергия ағыны (қос контурлы жебеше) және заттар айналымының екі шеңбері: қатты заттар (жуан жебеше) мен газ тәріздес заттардың (жіңішке жебеше) айналымы кіретін экожүйе құрылымы. Айналымға анаэробты бактериялардың қатысуы үзік жіңішке жебешемен көрсетілген.

Экожүйенің құрылымы мен қызметінің жобасында берілген биотикалық қауымдастық құрамындағы организмдердің активтілігінің барлық түрлері — физикалық ортамен және бір-бірімен әрекеттесуі көрініс тапқан. Дегенмен, организмдер экожүйеде қандай да бір роль атқару үшін емес, өздері үшін тіршілік етеді. Экожүйенің қасиеттері оның құрамына кіретін өсімдіктер мен жануарлардың әрекеттерінің арқасында пайда болады. Осыны ескерсек қана оның құрылымы мен қызметін, сондай-ақ, экожүйенің сыртқы орта факторларының өзгерістеріне біртұтас заттай жауап қайтаратындығын түсіне аламыз. Осы ойымызды күкіртті ангидридтің әсерінен болатын қарағай ормандарындағы өзгерістер мысалында түсіндірейік.

Күкіртті газдың әсерінен қарағай қылқандарында маңызды физиологиялық және морфометриялық өзгерістер жүреді. Қылқандардың ұштарының сарғаюы, одан соң олардың некрозы байқалады, бұл ақырында қылқандарының едәуір сиреп, ағаштардың басының құрауына және бөрікбасының селдірлігіне әкеліп соғады. Қышқыл жауын-шашындардың әсерінен шөп-бұта қабатының (ярусының) сиреуі, жамылғысы құраған танаптардың пайда болуы байқалады, бұл өз кезегінде орман шымылдығының астында, әсіресе топырақ бетіндегі қабатта ауа температурасының жоғарылауын тудырады. Ауаның газбен ұзақ уақыт ластануы қарағайлы ормандардың созылмалы зақымдалуын тудырып, олардың өсуін баяулатады және абиотикалық факторларға ғана емес, қылқан кеміргіш зиянкестерге қарсыласуын да әлсіретеді. Ластану аймағында қылқан кеміргіш қабыршаққанаттылардың (көбелектердің) тығыздығының артуына құрамында күкіртті газ бар түтіндердің әсерінен өсімдіктердің физиологиялық-биохимиялық қорғаныс механизмдерінің әлсіреуі, зиянкестердің популяцияларына паразиттік насекомдар, жыртқыштар, әр түрлі аурулар тарапынан көрсетілер қысымның төмендеуі себепші болады.

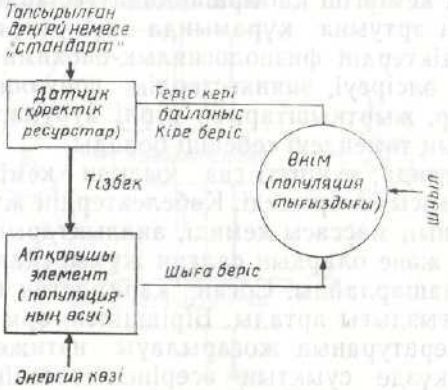
Жалпы алғанда, күкіртті газ қылқан кеміргіш көбелектердің дамуына жағымсыз әсер етеді. Көбелектердің жұлдызқұрттары мен қуыршақтарының массасы кемиді, аналықтарының репродуктивтік көрсеткіштері және олардың салған жұмыртқаларының тіршілікке қабілеттілігі нашарлайды. Соған қарамастан бұл насекомдардың популяция тығыздығы артады. Біріншіден, орман шымылдығы астындағы температураның жоғарылауы нәтижесінде жұлдызқұрттары дамуын күзде суықтың әсерінен төсеніш астына кеткенге дейін аяқтап үлгереді. Екіншіден, ластануға осалдау келетін жыртқыштар мен паразиттер өздерінің қылқан кеміргіш көбелектерге көрсететін қысымын бәсеңдетеді. Және де қылқандардың сиретілуі ұсақ, онсыз да толып жатқан жұлдызқұрттардың қалған қылқандарға шоғырлануымен қоса жүреді, нәтижесінде осының бәрі қарағайлы ормандардың тез арада опат болуына әкеліп соғады.

8.2. ЭКОЖҮЙЕНІҢ ГОМЕОСТАЗЫ

Тарихи қалыптасқан экожүйе жай ғана қосынды, яғни оның құрамына кіретін жекелеген организмдердің жиынтығы ретінде қарастырылмауы тиіс. Сыртқы ортаның біршама тұрақтылығы жағдайында өзінің орнықтылығын сақтайтын бұл жүйе сыртқы ортадағы және экожүйенің өз құрамындағы алмастырулар нәтижесінде сан алуан өзгерістерге ұшырауы мүмкін.

Экожүйенің өзін-өзі сүйемелдеуге және өздігінен реттелуге қабілеттілігі *гомеостаз* деп аталады. Гомеостаздың негізінде *кері байланыс принципі* жатыр, оны популяция тығыздығының азықтық ресурстарға тәуелділігі мысалында көрнекі түрде түсіндіруге болады. Егер «өнім» — «датчикке» ықпал ететін болса, кері байланыс пайда болады (8.5-сурет). Популяция тығыздығының оптимумнан әрі не бері ауытқуы нәтижесінде не туылым, не өлім-жітім артады, оның нәтижесі тығыздықтың оптимумға сәйкестендірілуі болады. Бұндай кері байланыс, яғни қалыпты деңгейден (нормадан) ауытқушылықты кемітетін байланыс *теріс кері байланыс* деп аталады. *Оң кері байланыс* болса бұндай ауытқушылықты ұлғайта түседі. Экожүйенің гомеостазы сақталу үшін әсіресе теріс кері байланыс-

тың маңызы зор. Атап айтқанда, нақ осы байланыстың арқасында қоректік заттардың қорлануы мен босатылуы, органикалық қосындылардың өндірілу және ыдыратылу процестері реттеледі. Басқаша айтқанда, экожүйедегі заттар айналымдары мен энергия ағындарының әрекеттесуі өздігінен коррекцияланатын (түзелетін) гомеостаз құрады, яғни оны сақтап тұру үшін сыртқы басқарудың қажеттігі жоқ.



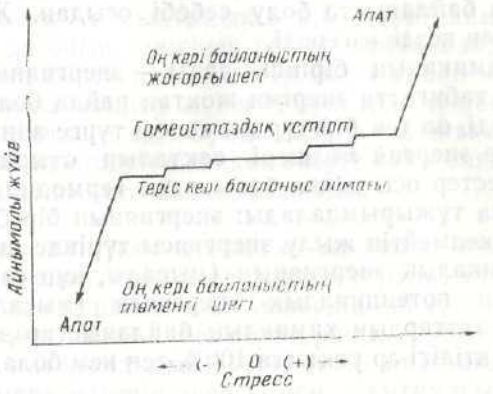
8.5-сурет. Популяция тығыздығының реттелуінің оңайлатылған жүйесі (Одум бойынша, 1975).

Экожүйенің гомеостазы белгілі бір аралықтарда ғана сақтала алады. Экожүйе теріс кері байланыс ықпалының шеңберінен шығып кеткен жағдайда оң кері байланыс күшіне енеді. Теріс кері байланыстың ықпал ету аймағын гомеостаздық үстірт (плато) түрінде кескіндеуге болады (8.6-сурет). Ол сатылардан (деңгейлерден) тұрады; әр саты шегінде теріс кері байланыс әсер етеді. «Датчиктегі» өзгерістерге байланысты гомеостаз бір сатыдан екінші сатыға ауысуы мүмкін. Айталық, азықтық ресурстардың мөлшері артуы немесе кемуі гомеостазды басқа деңгейге көшіреді.

Ауыл шаруашылығы тәжірибесінде егіс өнімділігінің артуы көп жағдайда берілетін тыңайтқыштардың мөлшерімен байланыстырылады. Бірақ, әдетте, тыңайтқыштар шамадан тыс берілетіндіктен, гомеостаз жүйесі теріс кері байланыс ықпалының жоғарғы шегінен шығып кетеді, соның салдарынан агроценозда егістік жерлердің тозуына әкеліп соғатын қалпына келмес өзгерістер басталып кетеді. Осылайша тыңайтқыштарға әуестену Орта Азиядағы көптеген мақта алқаптарының эрозияға ұшырауына әкеліп соқты.

Гомеостаз шеңберіне организмдер мен олардың өнімдері ғана емес, сондай-ақ органикалық емес табиғат та ілігеді. Біз абиотикалық факторлардың организмдердің тіршілік әрекетін басқаратынын (қадағалайтынын) білеміз. Өз кезегінде организмдер де абиотикалық ортаға әр түрлі жолдармен ықпал етеді.

Организмдердің тіршілік әрекеті, сыртқы ортаға жаңа заттар мен энергия көздерін енгізіп отыратындықтан, үнемі инертті заттардың физикалық және химиялық өзгерістерін тудырып отырады.



8.6-сурет. Гомеостаздық үстірт (плато) (Одум бойынша, 1975).

Органикалық заттарды синтездеуші және ыдыратушы организмдердің тіршілік әрекетінің нәтижесінде қоршаған ортаның химиялық құрамының өзгеру жылдамдығы, оның геологиялық процестердің ықпалымен өзгеру жылдамдығынан он мың (10 000) есе жоғары. Өсімдіктер мен жануарлар жинақтайтын заттар жүйедегі әр түрлі шұғыл өзгерістер (пертурбациялар) кезінде детрит пен бейорганикалық заттардың жиынтығымен қамтамасыз етілетін стабилизациялаушы (тұрақтандырушы) ықпалды күшейте түседі. Тіпті барлық тіршілікті біржолата құртып жіберетіндей көрінетін өрттерден соң да тіршілік орындарында отқа төзімді, өзін сақтап қалуға және де сол арқылы бүтіндей жүйені сақтап қалуға бейімделген өсімдік тұқымдары мен тамырлар қалады.

9-шы тақырып

ЭКОЖҮЙЕНІҢ ЭНЕРГЕТИКАСЫ

Энергия — материяның барлық түрлерінің қозғалысы мен әрекеттесуінің сандық ортақ өлшемі, табиғаттағы барлық құбылыстардың өзара байланыста болу себебі осыдан. Жүйедегі энергия жұмыс істелген кезде өзгереді.

Термодинамиканың бірінші заңы — энергияның сақталу заңы былай дейді: табиғатта энергия жоқтан пайда болмайды және жоғалып кетпейді, ол тек бір түрден келесі түрге айналады. Бұл өзгерістер кезінде энергия мөлшері сақталып отырады. Табиғаттағы барлық процестер осы заңға бағынады. Термодинамиканың екінші заңы былайша тұжырымдалады: энергияның бір бөлігі әрқашанда пайдалануға келмейтін жылу энергиясы түрінде шашырап кететіндіктен, кинетикалық энергияның (мысалы, күн сәулесі энергиясының) өздігінен потенциялдық энергияға (мысалы, синтезделуші органикалық заттардың химиялық байланыстар энергиясына) айналу эффективтілігі әр уақытта 100%-тен кем болады.

9.1. ЭКОЖҮЙЕДЕГІ ЭНЕРГИЯ АҒЫНЫ

Экожүйенің ең маңызды термодинамикалық көрсеткіші — оның іштей реттелгендік түзуге және реттелудің жоғары деңгейін, яғни энтропиясы* төмен күйін сақтап тұруға қабілеттілігі. Егерде, жүйенің ішінде оңай пайдаланылатын энергия (мысалы, сәуле немесе азық энергиясы) шашыратылып, пайдаланылуы қиын энергияға (мысалы, жылу энергиясына) үздіксіз айналып жатса, онда оның энтропиясы төмен болғаны — экожүйенің реттелгендігі, яғни биомассаның күрделі құрылымы бүкіл қауымдастықтың тыныс алуы нәтижесінде сақталады, тыныс алу кезінде реттелмегендік қауымдастықтан үнемі ығыстырылып шығарылып тұрған сияқты болады. Қауымдастықтың тыныс алуын фотосинтезге қарама-қарсы процесс ретінде сипаттауға болады:

$$(CH_2O)+O_2=CO_2+H_2O+Q.$$

Экожүйедегі тыныс алуға, яғни оның тіршілігін сақтауға жұмсалатын энергияның (R) биомасса құрылымында жинақталған энергияға (B) қатынасын *термодинамикалық реттелгендік өлшемі* (R/B) деп атайды.

Экожүйе қоршаған ортадан тек энергия емес, зат та келіп тұратын жағдайда ғана сақталына алады, яғни нақтылы экожүйелер — энергетикасы және құрылымы бойынша ашық жүйелер болып табылады. Бір-бірімен және жансыз ортамен жылжымалы тепе-теңдік күйінде болатын компоненттердің әрекеттесуі арқасында барлық экожүйелер бір бүтін құрылымға айналған.

Термодинамиканың екінші заңы *орнықтылық* (стабильділік) *принципімен* сабақтас. Осы концепцияға сәйкес, бойымен энергия ағыны өтіп жатқан кез келген табиғи жүйе (мысалы, Жер немесе көл) орнықтылық күйіне қарай дамуға бейім болады және де оның өздігінен реттелу механизмдері қалыптасады. Жүйеге сырттан қысқа мерзімдік ықпал жасалған жағдайда бұл механизмдер жүйенің орнықты күйіне қайтып оралуын қамтамасыз етеді. Орнықтылық қалыптасқаннан кейін, орнықтылық принципіне сәйкес энергия бір бағытта және тұрақты жылдамдықпен тасымалданады.

Экожүйені сипаттайтын энергияның жалпы ағыны күн сәулесінен және жақын орналасқан денелерден таралатын ұзын толқынды жылу сәулесінен құралады. Сәулелердің екі түрі қосылып ортаның климаттық жағдайын (температураны, судың буланuы мен ауаның қозғалу жылдамдығын және т. т.) анықтайды, бірақ экожүйенің тірі компоненттерін энергиямен қамтамасыз ететін фотосинтезге тек күн сәулесі энергиясының шағын бөлігі ғана пайдаланылады. Осы энергияның есебінен экожүйенің негізгі немесе бастапқы өнімі түзіледі. Демек экожүйенің *бастапқы өнімділігі* фотосинтез процесінде продуценттердің сәулелі энергияны пайдаланып, оны органикалық заттардың химиялық байланыстары түрінде жинақтау жылдамдығы ретінде анықталады. Бастапқы өнімділікті (P) масса және энергия бірліктері арқылы немесе уақыт бірлігі аралығындағы эквивалентті бірліктер арқылы өрнектейді (көрсетеді).

Өнімділік ұғымының түйіні — жылдамдық. «Өнімділік»* термині мен «өндіру жылдамдығы» сөз тіркесі бірін-бірі еркін алмастыра алады. Тіпті «өнім» («продукция») термині жинақталған органикалық зат мөлшерін белгілеу үшін қолданылған жағдайдың өзінде әрқашан оның жинақталу мерзімі де ескеріледі.

Әдетте экожүйенің бастапқы өнімділігін қолда бар организмдерді санау мен таразыға тарту сияқты қарапайым әдістер арқылы анықтау мүмкін емес, дегенмен уақыттың t_1, t_2 және т. т. сәттеріндегі өнім жайлы мәліметтер бойынша, бастапқы өнімділіктің нақты көрсеткіштерін табуға болады. Уақыттың жекелеген кезеңдерінде түзілген өнім мөлшері анықталған соң, қандай да бір уақыт аралығында түзілген интегралды өнімді қарапайым сандық интегралдау әдістерімен анықтауға болады; солардың ішінде көбірек қолданылатыны трапеция әдісі. Бақылаудың әрбір t кезеңіндегі өнім

* Энтропия — реттелмегендік өлшемі немесе пайдалануға жарамсыз энергия көлемінің өлшемі.

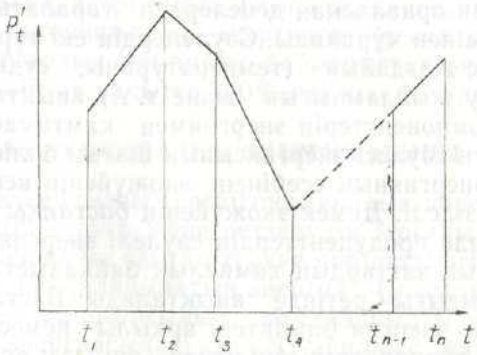
* «Өнімділік» терминінің қолданылуы кейде экожүйенің органикалық зат түзу қасиетін белгілеумен ғана шектеледі.

мәндері (P'_t) графикке түсіріліп, аралары сынық сызықпен жалғастырылады (9.1-сурет). Содан соң абсциссалар осімен және осы сынық сызықпен шектелген фигураның ауданы жекелеген трапециялардың ауданының қосындысы түрінде есептеп шығарылады:

$$P(t_1, t_n)=1/2[P'(t_1)+P'(t_2)](t_2-t_1)+...+1/2[P'(t_{n-1})+P'(t_n)](t_u-t_{n-1}).$$

Алынған шама t_1–t_2 уақыт аралығында автотрофтар түзген органикалық заттың мөлшері немесе берілген экожүйенің сол уақыт аралығындағы бастапқы өнім болып табылады.

Органикалық зат өндіру процесінің кезектесіп келетін төрт деңгейін немесе сатысын ажыратқан жөн.



9.1-сурет. P'_t өнімнің t уақыт бойында өзгеруі (Алимов бойынша, 1989).

Жалпы бастапқы өнімділік дегеніміз — фотосинтез процесінде органикалық заттардың жинақталу жылдамдығы. Органикалық заттардың өлшеу жүргізілген уақыт аралығында тыныс алуға жұмсалатын бөлігі де соның ішіне кіреді. Оны *Pg* деп белгілеп, аудан бірлігіне келетін масса немесе энергия бірліктері арқылы немесе уақыт бірлігіне шаққан көлем бірлігі түрінде өрнектейді.

Таза бастапқы өнімділік — зерттеу жүргізілген кезеңде өсімдіктердің өзінің тыныс алуына жұмсалған бөлігін (R) есептен шығарып тастағаннан кейінгі, органикалық заттардың өсімдік тканьдерінде жинақталу жылдамдығы: $P_n=P_g-R$.

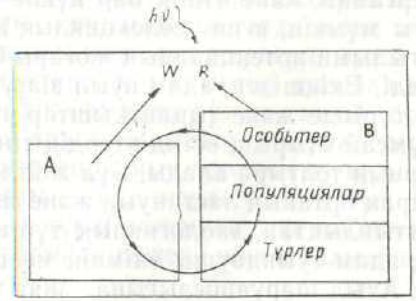
Туындаушы өнімділік — органикалық заттардың консументтер деңгейіндегі жинақталу жылдамдығы. Трофикалық деңгейіне қарай ол P_2, P_3 және т. с. с. арқылы белгіленеді.

Қауымдастықтың таза өнімділігі — гетеротрофтар пайдаланбаған органикалық заттардың жинақталу жылдамдығы, яғни, зерттеу жүргізілген аралықта (әдетте вегетациялық кезең немесе 1 жыл ішінде) гетеротрофтар пайдаланған бөлігі шығарып тасталған таза бастапқы өнім:

$$P_n-(P_2+P_3+P_4+...).$$

Қауымдастықтың әрбір уақыт кезеңіндегі таза өнімі *нақтылы биомасса* (қолда бар биомасса) арқылы көрінеді. Оны басқаша *орылмаған өнім* деп атайды. Орылмаған өнім үнемі өзгеріп тұрады: көктемде өте аз, ал күзде өз максимумына жетеді. Орылмаған өнімді, яғни берілген сәттегі өнімді жылдық цикл ішіндегі өнімнен ажырату қажет. Нақтылы биомассаны немесе орылмаған өнімді өнімділікпен шатастыруға болмайды. Мысалы, мал күнделікті өрістеп жүрген бай жайылымдықтағы шөптердің орылмаған өнімі шөп шығымы нашар, бірақ өлшенер кезде мал түспеген жайылымдықпен салыстырғанда әлдеқайда төмен болары анық.

Сондай-ақ, күнбе-күнгі өнім мен жалпы өнімді ажырату қажет. Егер 1 га жерді алып жатқан қарағайлы орман қандай да бір нақтылы жағдайда өзі өскен уақыт ішінде 200 м² ағаш массасын өндіруге қабілетті болса, бұл оның жалпы өнімі болады. Бірақ сол орман бір жыл ішінде небәрі 1,7—2,5 м² ағаш өндіреді. Міне, осы шама күнбе-күнгі өнім немесе жылдық өсім, сондай-ақ жылдық цикл ішіндегі түсім болып табылады.



9.2-сурет. Энергия ағыны W және R-ге бөлінген экожүйе. *A* — абиотикалық бөлігінің жиынтығы; B — ұйымдастырылудың үш деңгейінен тұратын биотикалық бөлігінің жиынтығы; сақина — заттар айналымы.

«Өнімділік» ұғымының мазмұнынан бүкіл экожүйені жарып өтіп жатқан энергия ағынының жылжу механизмінің, оның тірі компоненттері арқылы ғана өтетін бөлігінен айырмашылығы айқын көрінеді. Экожүйе күн энергиясы ағынын (hv) қабылдап алады (9.2-сурет). Организмдер энергияның бір бөлігін тыныс алу (R) түрінде биомассаның күрделі құрылымын сақтауға жұмсайды. Тыныс алуға жұмсалатын энергия мен маңайдағы денелер шашыратын жылу сәулесінің (W) арасында кері пропорционал тәуелділік бар: W неғұрлым көбірек болса, R соғұрлым шағын болады. Осыған сәйкес өнім өндірудің жоғары жылдамдықтары физикалық

факторлар қолайлы жерлерде, әсіресе экожүйеге сырттан қосымша энергия келіп тұратын жағдайларда байқалады. Абиотикалық компоненттер жағынан қосымша энергия түсіп тұруы тірі организмдердің өз тіршілігін сақтауға жұмсайтын шығынын кемітеді, яғни олар өзінің тыныс алуға жұмсаған жылу шығынының орнын толтырады (реттелмегендікті «ығыстырып шығару» барысында). Мысалы, оқтын-оқтын көтеріліп отыратын теңіз суының энергиясы тыныс алуға жұмсалған энергияның бір бөлігінің орнын толтыра отырып, жағалаудағы табиғи экожүйенің өнімділігін арттырады; олай болмаған жағдайда бұл энергия минералдық заттар мен коректік заттарды тасымалдауға, сондай-ақ, тіршілік қалдықтарын шығарып тастауға жұмсалар еді. Демек, экожүйенің өнімділігін бағалаған кезде өнімді орумен, ортаның ластануымен, қолайсыз климаттық жағдайлармен және стрестік әсерлердің өзге де түрлерімен байланысты болатын энергия ысырабын да, сондай-ақ, тыныс алу кезінде шығын болған энергияның орнын толтыра отырып, өнімділікті арттыратын энергия кірістерін де есепке алу қажет.

Үйреншікті мағынадағы түсімді, яғни гетеротрофтар вегетациялық кезең бойында пайдаланбаған таза бастапқы өнімді төмендегідей өрнектейік: $B=P_G-R-(P_2+P_3+...)$. Алынатын пайдалы өнімнің мөлшерін мүмкін болғанынша арттыру мақсатында, адам түптеп келгенде, осы теңдіктің кез келген мүшесіне әсер ете алады. Біріншіден, ол энергияны және өзінің бар күшін бастапқы өнімді арттыруға жұмсауы мүмкін, яғни селекциялық жұмыспен шұғылданады. Бұл жол ғылыми потенциалдың жоғары болуын және ұзақ уақытты қажет етеді. Екіншіден, адам ауыл шаруашылық машиналарының жұмысы түрінде және тыңайтқыштар өндіру арқылы қосымша энергия жұмсай отырып, өсімдіктердің тыныс алуға жұмсаған шығынының орнын толтыра алады. Бұл жол экономикалық жағынан тиімдірек, бірақ ортаның ластануын және оның өзге де зақымдалуларын тудыратындықтан, экологиялық тұрғыдан қымбатырақ түседі. Үшіншіден, адам туындаушы өнімнің мөлшері кемитін жағдай туғыза алады. Ауыл шаруашылығына зиян тигізетін насекомдармен күрес ортаның пестицидтермен ластануымен ғана емес, сонымен қатар түр әр алуандылығының кемуімен, демек агроценоздардың орнықтылығының бұзылуымен де байланысты болатындықтан, бұл экологиялық тұрғыдан ең қымбатқа түсетін жол.

Жалпы бастапқы өнім мен қауымдастықтың тыныс алуының арасындағы балансты талдап өтейік. Бүкіл таза бастапқы өнімді бірінші кезектегі консументтер пайдаланады делік. Осындай жорамалымызды одан кейінгі трофикалық деңгейлерге қатысты да сақтай отырып, теңдеулер жүйесін жазып шығайық («*пр*» символы — продуценті, «*к*» — консументті көрсетеді; рим цифрлары — консументтердің кезектік саны):

$$P_{пр}=P_{кI}+R_{пр};$$

$$P_{кI}=P_{кII}+R_{кI};$$

$$P_{кII}=P_{кIII}+R_{кII}$$

және т. с. с...

$$P_{пр}=R_{пр}+R_{кI}+R_{кII}+...+R_{кn}.$$

Теңдіктерді жинақтау жалпы бастапқы өнімнің түгелдей автотрофтық және гетеротрофтық тыныс алуға жұмсалатынын, нәтижесінде жылдық циклдың аяғында ештеңе қалмайтынын көрсетеді. Өндіру мен пайдалану арасындағы бұндай тепе-теңдік жыл бойында өндірілген бүкіл органикалық затты алуан түрлі толып жатқан консументтер игеретін ең орнықты қауымдастықтарда байқалады.

Адамның шаруашылық мүдделері мен табиғаттың даму стратегиясының арасындағы қайшылықтың мәні жалпы бастапқы өнім мен қауымдастықтың тыныс алуының арасындағы баланста жатыр. Адам қауымдастықтың таза өнімінің жылдық түсімін арттыруға мүдделі болса, кез келген экожүйенің даму стратегиясы жылдық цикл ішінде мүмкін болғанынша көбірек өндіріп қана қоймай, сондай-ақ дәл сол уақыт ішінде бүкіл өндірілген затты пайдалануға бағытталған. Бірақ кіріс пен шығыстың тең болуы біршама сирек кездесетін құбылыс; ол ең орнықты қауымдастықтарда, атап айтқанда, тропиктік аймақта кездеседі және сол жерлерде ауыл шаруашылығының дамуына объективті қиындықтар туғызады. Адам жайқалып тұрған тропиктік орманды өртеген кезде, босаған территориядан мол түсім алуға үміттенеді. Бірақ көп ұзамай-ақ жаланаштанған территорияның топырағы мүлдем құнарсыз екендігі анықталады — бұл жерде өсіп тұрған орманның жылдық бүкіл өнімін әр түрлі консументтер пайдаланып отырған, сондықтан топырағында ештеңе жинақталмаған.

Көпшілік жағдайларда жалпы бастапқы өнім қауымдастықтың тыныс алуынан басым болады, соның нәтижесінде пайдаланылмаған органикалық заттардың тас көмір, жанғыш тақтатастар (сланец), құраған жапырақтар және т. с. с. түрінде қорланып жинақталуы орын алады. Энергияның кірісі мен пайдаланылуының теңгерілмегендігінің экожүйе үшін маңызды салдарлары бар.

9.2. КОРЕКТІК ТІЗБЕКТЕР ЖӘНЕ КОРЕКТІК ТОРЛАР

Әр түрлі трофикалық деңгейлердің өкілдері бір бағытта жүретін биомасса тасымалы арқылы бір-бірімен байланысып, коректік тізбектер түзеді. Әрбір келесі трофикалық деңгейге өткен сайын жарамды энергияның бір бөлігі игерілмей қалады, бір бөлігі жылу түрінде жоғалады, ал бір бөлігі тыныс алуға жұмсалады. Сөйтіп әр жолы жалпы энергия бірнеше есе кеміп отырады. Коректік тіз-

бектердің ұзындығының шектеулі болуы — осының салдары. Қоректік тізбек неғұрлым қысқа болса немесе организм тізбектің басына неғұрлым жақын тұрса, игерілетін энергия мөлшері соғұрлым көбірек болады.

Қоректік тізбектерді негізгі екі түрге (типке) бөлуге болады: *жайылымдық тізбектер* — жасыл өсімдіктерден басталып, одан әрі жайылымдағы фитофагтарға, содан соң жыртқыштарға жалғасады; *детриттік тізбектер* — өлі (кураған) органикалық заттардан детритофагтарға, одан жыртқыштарға жалғасады. Жайылымдық тізбектердің құрамына өз кезегінде жыртқыштардың қоректік тізбектері және паразиттердің қоректік тізбектері кіреді.

Жыртқыштардың қоректік тізбектері продуценттерден шығып, шөпқоректілерге келеді, оларды етқоректі ұсақ жануарлар жейді, бұлар өз кезегінде ірілеу жыртқыштарға азық болады және т. с. с. Жыртқыштар тізбегінің бойымен жылжыған сайын жануарлар көлемі жағынан ұлғая түседі де, саны кемиді. Біршама қарапайым да қысқа жыртқыштық қоректік тізбектің құрамына екінші кезектегі консументтер кіреді:

Шөп ——→ *Кролик* ——→ *Түлкі*
(продуцент) (I кезектегі консумент) (II кезектегі консумент)

Бұдан гөрі ұзақтау және күрделі тізбектің құрамына бесінше кезектегі консументтер кіреді:

Кәдімгі қарағай → Шөпбүрге → «Қан қызы» қоңыздары → Өрмекшілер → Жәндікқоректі құстар → Жыртқыш құстар

Тізбек жыртқыштардың қатысуының арқасында ұзарады.

Керісінше, паразиттердің қоректік тізбектері барған сайын көлемі жағынан ұсақталып, ал саны көбейе түсетін организмдерге алып келеді. Соның мысалы мынадай тізбек бола алады:

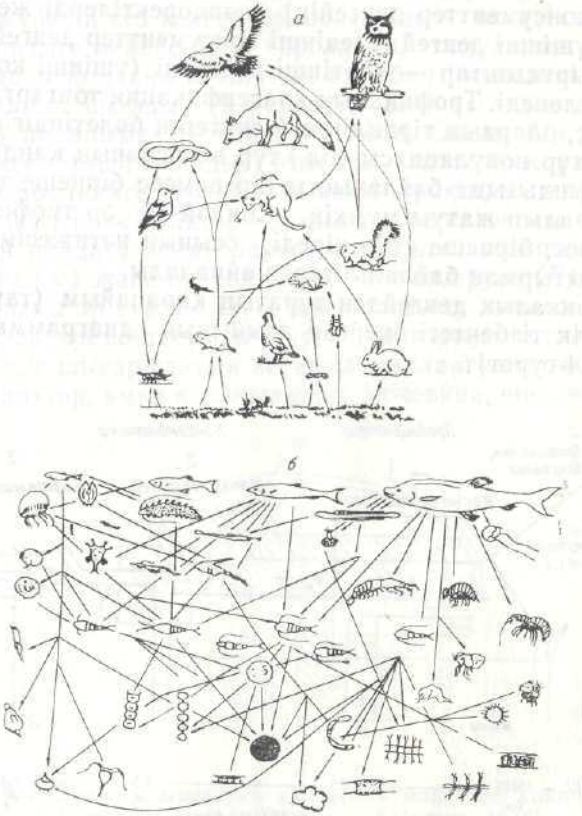
Шөп → Шөпқоректі аңдар → Бүргелер → Талшықтылар

Детриттік тізбектегі консументтер әр түрлі систематикалық топтарға жататын детритофагтар болып табылады: топырақта тіршілік етіп, төгілген жапырақтармен қоректенетін ұсақ, басым көпшілігінде омыртқасыз жануарлар немесе органикалық заттарды төмендегідей схема бойынша ыдырататын саңырауқұлақтар мен бактериялар:

Детрит → бактериялар, саңырауқұлақтар
Детрит → ұсақ жануарлар, жыртқыштар

Көпшілік жағдайларда детритофагтардың бұл екі тобының әрекеті өзара қатаң үйлестірілгендігімен сипатталады: жәндіктер жануарлар өлекселері мен құрғақ шөпті ұсақ бөлшектерге майдалап, микроорганизмдердің қызметі үшін қолайлы жағдай туғызады.

Жасыл өсімдіктерден және органикалық өлі заттардан басталатын қоректік тізбектер экожүйелерде көпшілігінде қатар жүреді, бірақ барлық жағдайларда дерлік олардың бірі екіншісінен басым болады. Дегенмен, жарық болмағандықтан, хлорофилды организмдер тіршілік ете алмайтын кейбір айрықша орталарда (мысалы,



9.3-сурет. Қоректік торлардағы ең маңызды байланыстар: *а* — американ прериясындағы қоректік байланыстар; *б* — солтүстік теңіз экожүйесіндегі майшабақ балығы үшін маңызды байланыстар. (*а* — Реклефс бойынша, 1979; *б* — Алимовтан алынды, 1989).

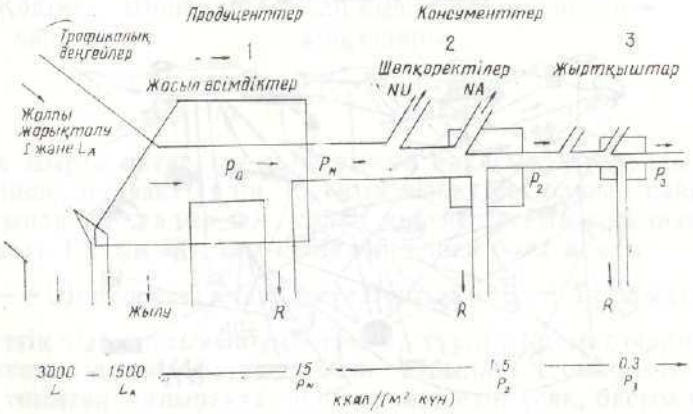
абиссальдық немесе жерасты сияқты) тек детриттік типтегі қоректік тізбектер ғана сақталады.

Қоректік тізбектер бір-бірінен оқшауланбай, қайта керісінше, тығыз айқасып жатады. Олар қоректік торлар деп аталатын құры-

лымдар түзеді. Қоректік торлардың құрылу принципі мынадай. Әр продуценттің бір емес, бірнеше консументі болады. Өз кезегінде, арасында полифагтар басым келетін консументтер азықтың бір емес, бірнеше көзін пайдаланады. Ойымызды суретпен түсіндіру үшін қарапайым (9.3, а-сурет) және күрделі (9.3, б-сурет) қоректік торлардың мысалын келтірейік.

Күрделі табиғи қауымдастықта азығын бірінші трофикалық деңгейде орналасқан өсімдіктерден алатын организмдер бірдей кезеңдерден өткен соң, бір трофикалық деңгейге жататын болып есептеледі. Осылайша, шөпқоректілер екінші трофикалық деңгейді (бастапқы консументтер деңгейін), шөпқоректілерді жейтін жыртқыштар — үшінші деңгейді (екінші консументтер деңгейін), екінші кезектегі жыртқыштар — төртінші деңгейді (үшінші консументтер деңгейін) иеленеді. Трофикалық классификация топтарға түрлердің өздерін емес, олардың тіршілік ету типтерін бөлетіндігін атап айту қажет. Бір түр популяциясы сол түр энергияның қандай көздерін пайдаланатындығына байланысты бір немесе бірнеше трофикалық деңгейлерді алып жатуы мүмкін. Сондай-ақ әр трофикалық деңгейге бір емес, бірнеше түр кіреді, осының нәтижесінде қоректік тізбектер шытырман байланыстарға айналады.

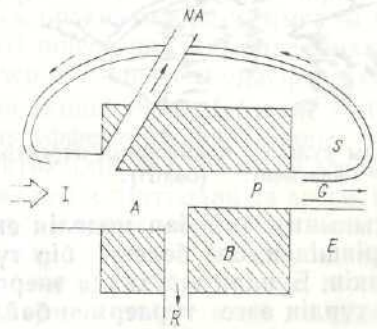
Үш трофикалық деңгейден тұратын қарапайым (тармақталмаған) қоректік тізбектегі энергия ағынының диаграммасын қарастырайық (9.4-сурет).



9.4-сурет. Түзу сызықты қоректік тізбектегі энергия ағынының үш деңгейін кескіндейтін қарапайым диаграмма (Одум бойынша, 1975). Энергия ағындарының кезектесіп орналасуы: L — бүкіл жарық, L_A — өсімдік жамылғысы сіңірген жарық (1 — келіп түскен немесе сіңірілген энергия), P_G — жалпы бастапқы өнім, P_N — таза бастапқы өнім, P — туындаушы өнім (консументтердің өнімі), NU — пайдаланылмайтын энергия, NA — консументтер ассимиляцияламаған (экскременттерімен бірге шығарып тасталған) энергия, R — тыныс алу энергиясы. Төменгі қатардағы цифрлар тасымалдаудың әр кезеңіндегі энергия ысырабының шамасын көрсетеді.

Осы нақтылы экологиялық жүйеге қатысты энергетикалық бюджет былайша бағаланды: L=3000 ккал/м² күніне, L_a =1500, яғни L-дің 50%-і, P_N =15, яғни L_a -ның 1%-і, P_2=1,5, яғни P_N — 10-і, және P_3=0,3 ккал/м² күніне, яғни өзінен ілгері тұрған деңгейдің 20%-і. Бірінші трофикалық деңгейде түсетін жарықтың 50%-і сіңірілсе, соның 1%-і ғана азықтың химиялық энергиясына айналады. Консументтердің әрбір келесі деңгейінің туындаушы өнімі ілгері тұрған деңгейдің 10%-не жуық болады, дегенмен жыртқыштар деңгейінде эффективтілік бұдан жоғары болуы да мүмкін.

Энергияның кіріс және шығыс статьяларын, яғни энергетика балансын жүйенің кез келген компонентіне — өсімдікке, жануарға, микроорганизмге немесе дара организм, популяция, трофикалық топқа қатысты қолданыла алатын әмбебап модельді пайдаланып талдау қолайлы болады (9.5-сурет). Биомассаның құрамындағы энергия (I) айналымға түгелдей түспейді. Оның бір бөлігі *(NA)* метаболизмге кірмей қалады. Мысалы, азық ас қорыту жолдары арқылы метаболизмге түспей өтіп кетуі мүмкін, ал жарық энергиясының бір бөлігі өсімдіктер арқылы игерілместен өтіп жатады. Энергияның пайдаға асқан немесе ассимиляцияланған бөлігі *(A)* тыныс алуға *(R)* және органикалық зат өндіруге *(P)* жұмсалады. Өнімнің сипаты әр түрлі болуы мүмкін: *G*-өсу немесе биомассаны арттыру; *E*-экскременттермен бірге шығарып тасталатын немесе секрет түрінде шығарылатын ассимиляцияланған органикалық заттар (жай қанттар, амин қышқылдары, мочевина, өңез және т. с. с.)*,

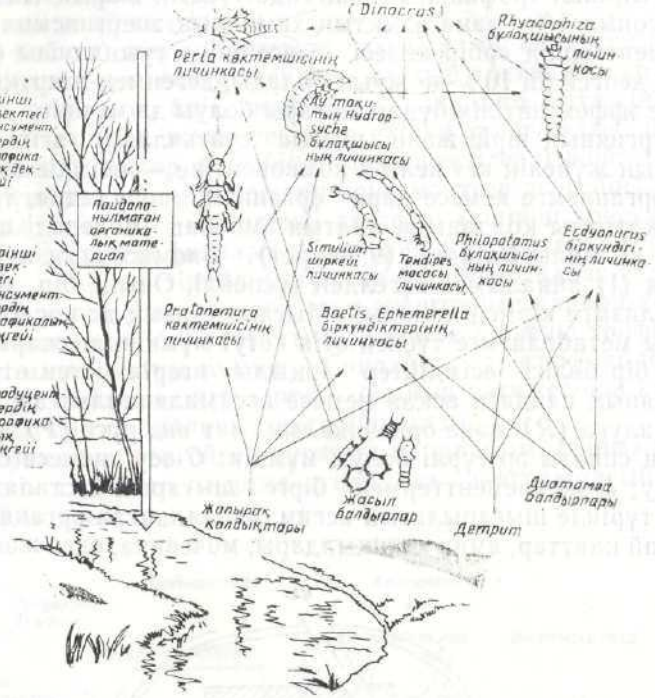


9.5-сурет. Энергия ағынының «әмбебап» моделінің компоненттері (құраушы бөліктері). (Одум бойынша, 1975).

S-қор (мысалы, кейініректе реассимиляциялана алатын май қорлары). Қор түрінде сақталған өнімнің қайта оралуын басқаша «жұмысшы тұзақ» деп атайды, себебі бұл өнімнің келешекте организмді энергиямен қамтамасыз ететін бөлігі (мысалы, жыртқыш қорлаған заттардың энергиясын жаңа жемтік табу үшін пайдала-

* Органикалық заттардың көбінесе газ немесе ерітінді түріндегі «ысырабы» едәуір шаманы құрауы мүмкін, бірақ оның мөлшерін есепке алу қиын болғандықтан, әдетте ескерусіз қалдырады.

нады). Өнімнің E-ні шегеріп тастағаннан соң қалатын бөлігі — биомасса (B). Энергияның барлық кіріс және шығыс статьяларын қосқанда аларымыз: $A=I-NA$; $P=A-R$; $P=G+E+S$; $B=P-E$; $B=G+S$;



9.6-сурет. Тұщы сулы су қоймасының коректік торының фрагменті (бөлігі).

Энергия ағынының әмбебап моделін екі түрлі пайдалануға болады. Біріншіден, ол белгілі бір түрдің популяциясын кескіндеуі мүмкін. Бұндай жағдайда энергия келетін арналар және берілген түрдің өзге түрлермен байланыстары коректік тордың диаграммасын құрайды, оның түйінді жерлерінде жекелеген түрлердің аттары жазылады (9.6-сурет). Тұр диаграммасын құру мынадай кезеңдерден тұрады: 1) популяциялардың трофикалық деңгейлер бойынша орналасу жобасын (схемасын) жасау; 2) олардың арасын коректік байланыстармен жалғастыру; 3) әмбебап модельге сүйеніп энергия ағыны арналарының енін анықтау; сонда неғұрлым енді арналар полифаг түрлердің популяциялары арқылы өтетін болады, қарастырылып отырған жағдайда біркүндіктер (*Ephemeroptera*), шіркейлер (*Diptera, Simuliidae*) және тырыскақ масалар (*Diptera, Chironomidae*) популяциялары арқылы өтеді (9.6-сурет).

Екіншіден, энергия ағынының әмбебап моделі белгілі бір энергетикалық деңгейді кескіндеуі мүмкін. Бұл жолы биомасса төртбұрыштары мен энергия ағындарының арналары бір энергия көзінен қоректенентін барлық популяцияларды кескіндейді. Әдетте түлкілердің азығының бір бөлігін өсімдіктер (жемістер және т. с. с.), екінші бөлігін шөпқоректі жануарлар (қояндар, дала тышқандары және басқалары) құрайды. Егер біз популяция ішіндегі энергетика аспектісін баса көрсеткіміз келсе, онда бүкіл түлкілер популяциясын бір төртбұрышпен белгілеуіміз керек. Ал егер түлкілер популяциясының метаболизмін өсімдік тектес және жануар тектес қорегінің пропорциясына сәйкес екі трофикалық деңгейге бөлу қажет болса, онда екі немесе бірнеше төртбұрыш тұрғызу қажет.

Энергия ағынының әмбебап моделі белгілі болса, коректік тізбектің әр түрлі нүктелердегі энергетикалық ағын мөлшерінің арасалмақтарын анықтауға болады. Проценттер түрінде өрнектелген бұл қатынастарды *экологиялық эффективтілік* деп атайды. Эколог жүргізілетін зерттеулердің мақсатына байланысты, экологиялық эффективтіліктердің белгілі бір топтарын зерттеп біледі. Төменде солардың ең маңыздылары қарастырылып отыр.

Энергетикалық қатынастардың бірінші тобы: B/R және P/R. Энергияның тыныс алуға, яғни биомассаның құрылымын сақтауға жұмсалатын бөлігі ірі организмдер популяцияларында орасан зор болады (адамдар, ағаштар және басқалары). Күшті стресс кезінде R арта түседі. Ұсақ организмдердің, мысалы бактериялар мен балдырлардың активті популяцияларында, сондай-ақ энергияны сыртқа алатын жүйелерде P-шамасы едәуір үлкен болады.

Қатынастардың екінші тобы: A/I және P/A. Бұлардың алғашқысы — ассимиляция эффективтілігі, екіншісі — ұлпалардың (тканьдердің) өсу эффективтілігі деп аталады. Ассимиляция эффективтілігі 10-нан 50 %-ке дейін, тіпті одан да артық аралықта өзгеріп отырады. Ол, өсімдіктердің күн энергиясын пайдалануы немесе детритофаг жануарлардың азықты ассимиляциялауы сияқты жағдайларда өте шағын болуы, әлде керісінше, жоғары калориялы азықпен, мысалы қанттармен немесе амин қышқылдарымен қоректенетін жануарлардың немесе бактериялардың азықты ассимиляциялауы сияқты жағдайларда өте үлкен болуы мүмкін.

Шөпқоректі жануарлардың ассимиляция эффективтілігі олардың азығының құнарлылық қасиеттеріне сәйкес келеді: тұқыммен қоректенгенде ол 80%-ке, жас жапырақпен қоректенгенде — 60%-ке, ескірген жапырақтармен қоректенгенде — 30—40%-ке жетеді, ал ағаш діңімен қоректенгенде оның ыдырау дәрежесіне қарай 10—20%, тіпті одан да төмен болуы мүмкін. Жануар тектес азық өсімдік тектес азыққа қарағанда жеңілдеу қорытылады. Жыртқыш түрлердің ассимиляция

эффективтілігі пайдаланылған азықтың 60—90 процентін құрайды және де жәндіктермен қоректенетіндері бұл қатардың төменгі сатысында, ал етпен және балықпен қоректенетіндері жоғарғы сатысында тұрады. Бұның себебі жәндіктердің көпшілігінің массасының едәуір бөлігін құрайтын сыртқы қатқыл хитинді қаңқасының қорытылмайтындығында жатыр. Бұл жәндіктермен қоректенуші жануарлардың ассимиляция эффективтілігін төмендетеді.

Ұлпалардың өсу эффективтілігі де өте кең аралықта ауытқып отырады. Ол ең жоғары мәндеріне организмдер ұсақ және де олар тіршілік ететін ортаның жағдайы организмдердің өсуі үшін оптималды температураны сақтауға көп шығындалуды қажет етпейтін кездерде жетеді.

Ақырында, энергетикалық қатынастардың соңғы тобы: P/B. P жылдамдық ретінде бағаланатын жағдайларда P/B нақтылы уақыт сәтіндегі өнімнің биомассаға қатынасы болып табылады: $P/B = B/(BT) = T^{-1}$, бұндағы T-уақыт. Егер белгілі бір уақыт аралығындағы интегралды өнім есептеп шығарылатын болса, P/B қатынасының мәні сол уақыт аралығындағы орташа биомассаны есепке алатырып анықталады. Бұндай жағдайда P/B қатынасы — өлшемі жоқ шама: ол өнімнің биомассадан неше есе кем екендігін көрсетеді. Өнімділіктің биомассаға қатынасын бір трофикалық деңгейдің ішінде де, сондай-ақ, көршілес деңгейлер арасында да қарастыруға болады.

Бір трофикалық деңгей (t) ауқымындағы өнімділік (P_t) пен биомассаны (B_t) салыстырған кезде, B_t-ның белгілі бір өзгеріс диапозонындағы P_t өзгерісінің сипаты S-тәріздес болатынын байқаймыз. Мысалы, бірінші трофикалық деңгейде жапырақтардың ауданы шағын болғандықтан, өнім алғашында баяу, содан соң тезірек өседі, ал биомассаның тығыздығы өте жоғары деңгейге жеткен кезде, төменгі ярустың жапырақтары едәуір көлеңкеленген жағдайда фотосинтез нашарлайтындықтан, тағы да баяу өседі. Екінші және үшінші трофикалық деңгейлерде аудан бірлігіне келетін жануарлар саны өте аз және өте көп болған жағдайда, негізінен туылымның кемуіне байланысты өнімділіктің биомассаға қатынасы төмендейді.

Ілгерілеу тұрған трофикалық деңгейдің өнімділігінің (P_{t-1}) қарастырылып отырған деңгейдің биомассасына (Bt) қатынасы, фитофагтардың өсімдіктердің бір бөлігін жей отырып, олардың өсімінің үдеуіне мүмкіншілік туғызатындығымен анықталады, яғни фитофагтар өз әрекеті арқылы өсімдіктердің өнімділігіне көмектеседі. Жыртқыштар I-ші кезектегі консументтердің өнімділігіне осыған ұқсас ықпал көрсетеді: ауру және қартайған жануарларды жоя отырып, фитофагтардың туылым коэффициентінің артуына септігін тигізеді.

Әсіресе, кейінірек тұрған трофикалық деңгейдің өнімділігінің (P_{t+1}) қарастырылып отырған деңгейдің биомассасына (B_t) тәуелділігін түсіну оңай. Әр келесі трофикалық деңгейдің өнімділігі өзінен ілгері тұрған деңгейдің биомассасы өскенде арта түседі. P_{t+1}/B_t қатынасы туындаушы өнім көлемінің қандай жағдайларға байланысты болатынын көрсетеді, атап айтқанда, ол бастапқы өнімнің көлеміне, қоректік тізбектің ұзындығына, экожүйеге сырттан келіп жатқан энергияның табиғаты мен мөлшеріне тәуелді болады.

Жоғарыда айтылғандардан экожүйенің энергетикалық көрсеткіштеріне особьтердің көлемінің белгілі мөлшерде ықпал ететінін байқаймыз. Организм неғұрлым ұсақ болса, оның меншікті (масса бірлігіне келетін) метаболизмі соғұрлым жоғары болады, демек берілген трофикалық деңгейде сақталына алатын биомасса да кемиді. Және керісінше, организм неғұрлым ірі болса, орылмаған биомасса соғұрлым көбірек болады. Мысалы, энергияның бірдей мөлшерін пайдаланғанына қарамастан, нақтылы уақыттағы бактериялардың «түсімі» балықтардың немесе сүтқоректілердің «түсімінен» әлдеқайда төмен болады. Өнімділікке келер болсақ, жағдай басқаша. Өнімділік дегеніміз биомассаның өсу жылдамдығы болғандықтан, бұнда басымдық метаболизм деңгейінің жоғарылығының арқасында көбею қарқыны және биомассасын жаңғырту жылдамдығы жоғары, яғни өнімділігі жоғарылау ұсақ организмдер жағында болады.

9.3. ЭКОЖҮЙЕНІҢ ТРОФИКАЛЫҚ ҚҰРЫЛЫМЫ

Энергияның трофикалық тізбектерде шашырауы нәтижесінде және метаболизмнің дара организмдердің көлеміне тәуелділігі сияқты факторлардың арқасында әр қауымдастық белгілі бір трофикалық құрылымға ие болады; оны әр трофикалық деңгейдегі особьтер саны арқылы, немесе орылмаған өнім арқылы (аудан бірлігіне шаққанда), немесе әр трофикалық деңгейдегі аудан бірлігіндегі уақыт бірлігі ішінде сіңірілетін энергия мөлшері арқылы көрсете аламыз. Графикалық әдіспен оны пирамида түрінде бейнелеуге болады: бірінші трофикалық деңгей пирамиданың табанын, ал келесі деңгейлер пирамиданың қабаттарын және төбесін құрайды. Экологиялық пирамидалардың негізгі үш түрі (типі) — *сандар*, *биомасса* және *энергия* пирамидалары ажыратылады.

Сандар пирамидасы немесе особьтердің трофикалық деңгейлер бойынша бөлінуі мына факторларға байланысты:

1. Кез келген экожүйеде ұсақ жануарлар саны жағынан ірі жануарлардан басым болады және тезірек көбейеді.

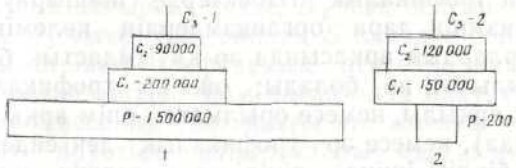
2. Кез келген жыртқыш жануар үшін оның жемтіктерінің көлемінің төменгі және жоғарғы шегі бар. Жоғарғы шегі жыртқыштың өз денесінің көлемінен әлдеқайда ірі жануарға шамасы жетпейтіндігімен, төменгі шегі — жемтігінің көлемі тым шағын болған жағдайда оны аулаудың жыртқыш үшін еш мәні қалмайтындығымен анықталады. Жыртқыштардың ұсақ жануарларды орасан көп мөл-

шерде аулауына тура келер еді, ал бұл не олардың жетіспеушілігіне байланысты немесе уақыттың тапшылығына байланысты іске аспай қалуы ықтимал. Сондықтан жыртқыштардың әр түріне оптимал көлемді жемтіктері азық болады.

Бір арыстанның күнелтуі үшін жылына 50 зебра қажет. Фолкленд аралында қараала балшықшы (*Haematopus ostralgus*) су қайтқан кезде жартастардан бауыраяқты «табақша» моллюскаларын теріп қоректенеді, бірақ оның орташа көлемді особьтерге ғана шамасы жетеді; көлемі 45 миллиметрден артық моллюскалар одан құтылып кетеді.

Дегенмен бұл ережеге сәйкес келмейтін жайлар да бар. Үйірімен жүрген қасқырлар өзінен едәуір ірі жануарларды, мысалы бұғыларды алуы мүмкін. У бөліп шығару қасиетіне байланысты өрмекшілер мен жыландар ірі жануарларды да өлтіреді. Кез келген көлемді жануарларды азыққа жарата алатын бірден-бір түр — адам болып табылады.

Продуценттер қызметін ағаштар, ал бірінші кезектегі консументтер қызметін насекомдар атқаратын орманның жайылымдық қоректік тізбегі жағдайында бірінші кезектегі консументтер деңгейі особьтерінің саны жағынан продуценттер деңгейінен бай. Демек, сандар пирамидалары төңкерілген пирамида болуы да мүмкін. 9.7-суретте мысал ретінде қоңыржай аймақтың дала және орман экожүйелерінің сандар пирамидалары келтіріліп отыр.



9.7-сурет. Сандар пирамидасы: *1* — жазғы дала үшін, *2* — жазғы қоңыржай аймақтың орманы үшін (Одумнан алынды, 1975), Р — продуценттер, С — консументтер.

Биомасса пирамидалары — «физикалық» фактордан таза және биомассалардың сандық арақатынастарын айқын көрсететіндіктен, тереңірек назар салуды қажет етеді. Егер организмдердің көлемі жағынан айтарлықтай айырмашылықтары болмаса, онда әр трофикалық деңгейдегі особьтердің биомассасын көрсете отырып сатылы пирамида құруға болады. Ал егер орташа есеппен алғанда төменгі деңгейлердің организмдері жоғарғы деңгейлердің организмдерінен ұсақ болса, онда төңкерілген биомассалар пирамидасы пайда болады. Мысалы, продуценттері өте ұсақ, ал консументтері ірі экожүйелерде соңғыларының жалпы массасы нақтылы кез келген сәтте продуценттердің жалпы массасынан артық болуы мүмкін. Биомасса пирамидаларына қатысты бірнеше қорытынды жасауға болады.

1. Продуценттері ірі және біршама ұзақ өмір сүретін құрлық және тайыз су экожүйелері табаны жалпақ және төбесі үшкір біршама орнықты пирамидалармен сипатталады. Бұндай пирамидалардың пішініне сондай-ақ қауымдастықтың жасы да ықпал етеді. Жуырда пайда болған қауымдастықтарда консументтер биомассасының продуценттер биомассасына қатынасы әдетте ескі экожүйелермен салыстырғанда кіші болады (яғни пирамиданың төбесі үшкір болады). Бұны құрлық және тайыз су қауымдастықтарының консументтерінің тіршілік циклдары күрделірек және олардың тіршілік ету ортасына қоятын талаптарының жасыл өсімдіктерге қарағанда «талғамдылау» келетіндігімен түсіндіруге болады (мысалы, оларға жасырынатын ерекше орындар қажет). Сондықтан жануарлар популяцияларына мейлінше дамуы үшін көбірек уақыт қажет болуы мүмкін.

2. Продуценттері көлемі жағынан шағын және тіршілік циклдары қысқа келетін ашық та терең суларда (теңіздерде, мұхиттарда) биомасса пирамидасы төңкерілген пирамида болуы мүмкін. Тіпті жыл бойында жинақталған энергия мөлшері бірдей болғанның өзінде де олардың орылмаған өнімі әдетте құрлық және тайыз су қауымдастықтарына қарағанда азырақ.

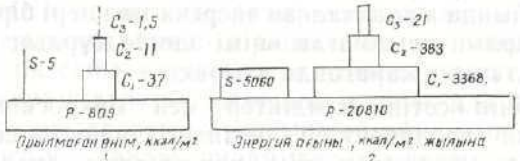
3. Ірі, бекініп өсетін өсімдіктер мен микроскоптық көлемдегі балдырлардың продуценттер ретіндегі маңызы шамалас көлдер мен бөгендерде орылмаған өнім пирамидасы аралық сипатта болады.

Энергия пирамидасы — экологиялық пирамидалардың талқыланып отырған үш типінің ішіндегі қауымдастықтың функционалдық құрылымы туралы ең толық көрініс беретіні, себебі әр трофикалық деңгейде әр түрлі жағдайларда тіршілік ете алатын организмдердің саны мен массасы, ілгері тұрған трофикалық деңгейдегі осы сәтке жинақталған энергияның мөлшеріне емес, азықтың өндірілу жылдамдығына тәуелді. Жүйенің статикасын бейнелейтін, яғни организмдердің берілген сәттегі санын немесе олардың биомассасын сипаттайтын сан және биомасса пирамидаларындай емес, энергия пирамидасы азық массасының қоректік тізбек арқылы өту жылдамдығын көрсетеді. Бұл пирамиданың пішініне особьтер көлемінің немесе олардың метаболизмі қарқынының өзгеруі ықпал етпейді және де барлық энергия көздері есепке алынған болса, онда пирамида термодинамиканың екінші заңы талап ететініндей әрқашан «заңды» пішінде болады.

Энергия пирамидасы моделінің құнды жақтарын түсіну үшін, қауымдастықтың барлық мүшелері, соның ішінде редуценттері де анықталған санаулы-ақ экожүйелердің бірі — Флоридадағы Сильвер-Спрингс бұлағы экожүйесінің биомасса мен энергия пирамидаларын салыстырып көрейік (9.8-сурет).

Бұл экожүйенің продуценттері жебежапырақ (*Sagittaria sp.*) пен

су түбіне бекініп өсетін балдырлар болып табылады. Бірінші кезектегі консументтердің арасында толып жатқан насекомдар, бауыраяқты моллюскалар, шөпқоректі балықтар және тасбақалар бар. Балықтардың әр алуан түрлері мен жыртқыш насекомдар келесі трофикалық деңгейді, ал алабұға, паразиттер және сауытты шортан (*Lepisosteus sp.*) ең жоғарғы деңгейді алып жатыр. Редуценттер өсімдік тектес заттарды ыдыратып қана қоймайды, сондай-ақ өзге деңгейлердің органикалық заттарын да пайдаланады: биомасса пирамидасында оларға бірінші трофикалық деңгейге шаншылған сызық сәйкес келеді. Бактериялар мен саңырауқұлақтардың биомассасы, қауымдастықтың энергетикалық ағынындағы олардың ролімен салыстырғанда өте шағын. Сол себепті сандар пирамидасында редуценттердің маңызы тым ұлғайтылып, ал биомасса пирамидасында кемітіліп көрсетілген. Осы жағдайларға сүйене отырып «экологиялық ереже» тұжырымдайық: саны бойынша мағлұматтар ұсақ организмдердің маңызын асыра бағалауға, ал биомасса бойынша мағлұматтар ірі организмдердің ролін асыра бағалауға әкеліп соғады.



9.8-сурет. Флоридадағы Сильвер-Спрингс бұлақтары экожүйесінің биомасса (*1*) және энергия (*2*) пирамидалары (Одумнан алынды, 1975). S — редуценттер, P, C — 9.7-суретті қараңыз.

Демек, әдетте биомасса санға қарағанда біршама сенімді критерий болатындығына қарамастан, бұл критерийлер «метаболизм интенсивтілігінің дара организмдердің көлеміне қатынасы» көрсеткіші бойынша бір-бірінен тым алшақ тұрған популяциялардың функционалдық ролін салыстыру үшін жарамсыз. Сонымен қатар энергия ағыны бір компонентті кез келген өзге компонентпен және бүкіл бір экожүйені қатарлас экожүйемен салыстыру үшін біршама қолайлы көрсеткіш болып табылады.

Экожүйедегі энергия ағыны тек эколог қана емес, біздің әркайсымыз үшін де маңызы бар нәрсе. Себебі энергияның түр өзгерістерінің негізгі заңдарын игерсек, экожүйелердің неліктен басқаша емес, дәл осылайша қызмет істейтінін түсінеміз. Маңыздылығы бұдан кем түспейтін тағы бір жай, бұндай білім біздің әрекетіміз қоршаған ортаға орны толмастай нұқсан келтіретін шекараларды анықтап алуымызға көмектеседі.

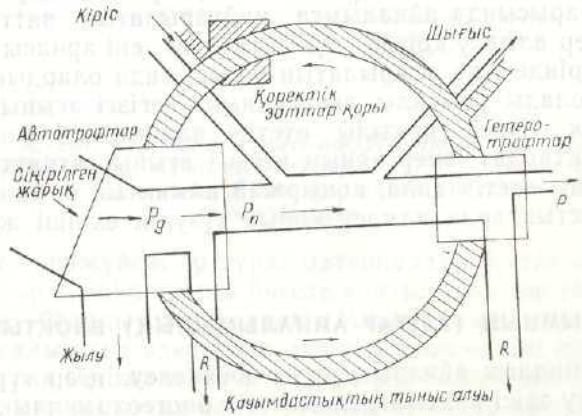
10-шы тақырып

БИОГЕОХИМИЯЛЫҚ ЦИКЛДАР

Энергияны үлесу — коректік тізбектерге байланысты бірден-бір құбылыс емес. Кейбір заттар коректік тізбек бойымен жылжыған сайын шашырамай, керісінше жинақталады.

10.1. АЛМАСУ ЖӘНЕ САҚТАУ ҚОРЛАРЫ

Табиғатта кездесетін 90-нан астам химиялық элементтің 30—40-ы тірі организмдерге қажет екені белгілі. Кейбір көміртегі, сутегі, азот секілді элементтер өте көп мөлшерде, өзгелері азырақ, тіпті өте аз мөлшерде қажет етіледі. Оларға мұқтаждық қандай болуына қарамастан барлық элементтер биогеохимиялық айналымдарға қатысады. *Биогеохимиялық айналым* автотрофтардан гетеротрофтарға қарай, олардан қайта автотрофтарға бағытталған сақина түрінде кескінделеді (10.1-сурет).



10.1-сурет. Биогеохимиялық айналымның (жолақталған сақина) энергия ағынымен байланысын көрсететін қарапайым схема (Одум бойынша, 1975). Белгілерін 9.4-суреттен қараңыз.

Табиғи жағдайда элементтер ешқашан немесе ешқандай дерлік бүкіл экожүйе бойымен біркелкі тарамайды және де бар жерлерде әр түрлі химиялық күйде кездеседі. Гетеротрофтардан автотрофтарға дейінгі аралықта элементтер сақтау қоры деп аталатын қорға түседі. *Сақтау қоры* — заттардың негізінен организмдермен байланыспаған баяу жылжитын үлкен массасы. Оған қарағанда *алмасу қорында* организм мен оны тікелей қоршаған орта арасында зат алмасуы жедел жүреді және де ол сақина пішіндес болады.

Сақтау қорының табиғатына қарай биогеохимиялық айналымдардың екі тобы ажыратылады:

1) сақтау қоры атмосферада немесе гидросферада орналасқан, газ тәріздес заттардың айналымы;

2) сақтау қоры жер қыртысында орналасқан шөгінді заттар циклы.

Атмосфера мен гидросферадағы сақтау қорлары пайдалану үшін қолайлы орналасқан, сондықтан бұндай биогеохимиялық айналымдар біршама тұрақты. Фосфор мен темір қатысатын шөгінділер циклдарының тұрақтылығы әлдеқайда төмен. Бұлар заттардың басым бөлігі активтілігі төмен және баяу жылжитын жер қыртысының сақтау қорында шоғырланғандықтан, алуан түрлі жергілікті өзгерістердің ықпалына көбірек ұшырайды. Демек, егер заттардың «шөгуі», яғни алмасу қорынан сақтау қорына түсуі «көтерілуінен» тезірек жүретін болса, онда алмастырылатын материалдың бір бөлігі айналымнан шығып қалады.

Алмасу қоры негізінен екі жолмен: 1) жануарлардың бастапқы экскрециясы нәтижесінде және 2) микроорганизмдердің детритті ыдыратуы барысында айналымға қайтарылатын заттар есебінен түзіледі. Егер алмасу қорын тұйықтаудың екі арнасы да бір экожүйе шеңберінде іске асырылатын болса, онда олардың алғашқысы басым болады (мысалы, энергияның негізгі ағыны жайылымдық қоректік тізбек арқылы өтетін планктонда және басқа да қауымдастықтарда); энергияның негізгі ағыны детриттік қоректік тізбек арқылы өтетін дала, қоңыржай аймақтың ормандары сияқты қауымдастықтарда алмасу қорын түзудің екінші жолы басым болады.

10.2. АЙНАЛЫМНЫҢ (ЗАТТАР АЙНАЛЫМЫНЫҢ) БЛОҚТЫҚ МОДЕЛІ

Биогеохимиялық айналымдарды бейнелеудің әр түрлі әдістері бар. Бейнелеу әдісі нақтылы элементтің биогеохимиялық циклының ерекшеліктеріне қарай таңдап алынады. Оттегінің айналымын талқылаған кезде экологтар әдетте оттегінің органикалық заттардың құрамына химиялық тұрғыдан енуімен байланысты жолдарды және судың қозғалысымен сабақтас жолдарды ажыратады. Судың айналымы, яғни гидрологиялық цикл жер шары көлемінде жақсы теңгерілген және де тірі организмдермен байланысы жоқ энергия арқылы қозғалысқа келтіріледі. Дара организмдер буландыру және зәр шығару арқылы суды тез жоғалтады; особь өмірінің ішінде организмдегі су жүздеген рет ауысуы мүмкін. Сонымен қатар, судың алмасуындағы организмдердің үлесі өте шамалы — булану мен транспирацияның жалпы көлемі жылына 59×10^{18}г мөлшерінде бағаланады, соған байланысты судың биогеохимиялық циклын көрсеткенде алмасу қоры емес, сақтау қорына көбірек назар аударылады (10.2-сурет).

Басқа заттардың биогеохимиялық циклдарын көрсеткенде, организм мен сақтау қорының арасындағы зат алмасуына және заттардың экожүйенің ішіндегі қозғалыс арналарына баса назар аударылады. Мысалы, көміртегі мен оттегінің айналымы фотосинтез бен тыныс алудың комплементарлық процестері арқасында іске асырылады. Азоттың, күкірт пен фосфордың экожүйе арқылы өту жолы бұдан гөрі күрделірек және де бұл жолда оларға ерекше метаболизмдік функциялары бар микроорганизмдер көмектеседі.



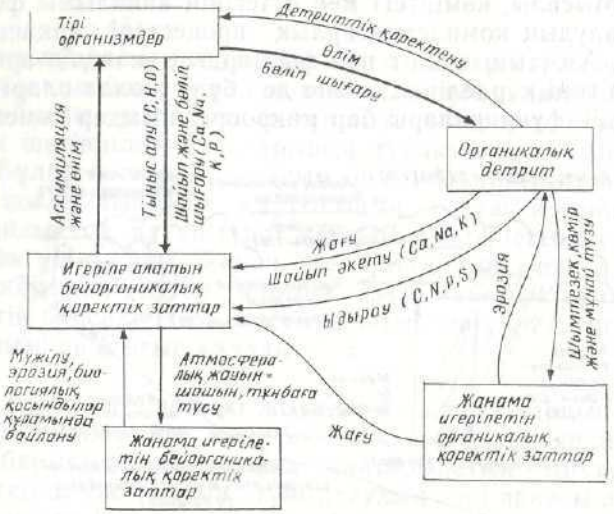
10.2-сурет. Судың жер шары масштабындағы айналымы және оның негізгі құраушылары (Риклефс бойынша, 1979). Жақша ішіндегі цифрлар — судың мөлшері, миллиардтаған миллиард (10^{18}) грамм/жылына.

Кез келген экожүйені әр түрлі материалдар өтетін және де сол материалдар әр түрлі уақытқа бөгеле алатын блоктар тізбегі түрінде елестетуге болады (10.3-сурет). Минералдық заттардың экожүйедегі айналымына әдетте үш активті блок — *тірі организмдер, өлі органикалық детрит* және *игерілуі оңай бейорганикалық* заттар қатынасады. Екі қосымша блок: аралық буындар арқылы игерілетін бейорганикалық заттар және шөгіндіге түсетін органикалық заттар — биогендік элементтер айналымымен жалпы циклдың кейбір шеткері аймақтарында ғана жалғасады (10.3-сурет), бірақ бұл блоктар мен қалған экожүйенің арасындағы зат алмасуы активті блоктар арасындағы алмасуға қарағанда баяу жүреді.

Биосферадағы биогендік элементтердің айналымын қамтамасыз ететін ассимиляция және ыдырау процестері организмдердің энергияны сіңіруімен және босатуымен тығыз байланысты. Демек, биогендік элементтер қауымдастық арқылы өтетін энергия ағынымен қатарласа жылжиды.

Энергияның қауымдастықтағы түр өзгерістерімен, әсіресе, көміртегінің айналымы тығыз байланысты, себебі фотосинтез процесінде ассимиляцияланған энергияның басым бөлігі құрамында көміртегі бар органикалық қосындыларда сақталады. Энергия бө-

ліп шығара отырып жүретін процестер нәтижесінде, солардың ішіндегі ең бастысы болып табылатын тыныс алу нәтижесінде көміртегі көмірқышқыл газы түрінде босап шығады. Организмде құрамында



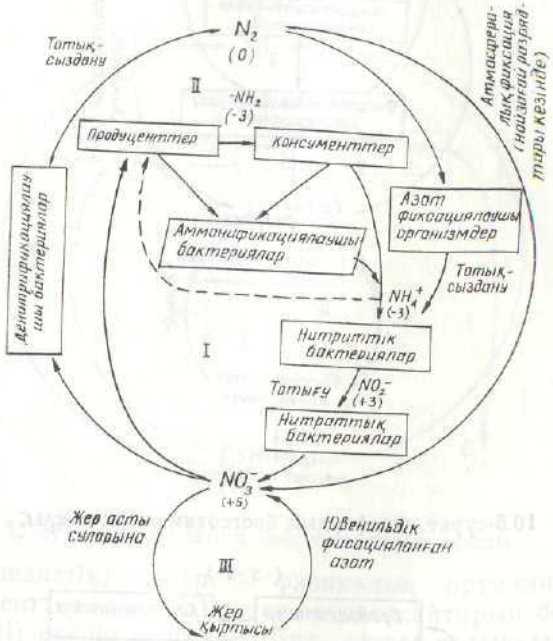
10.3-сурет. Минералдық заттар алмасуының ең маңызды жолдары көрсетілген экожүйенің блоктық моделі (Реклефс бойынша, 1979).

азот, фосфор және күкірт бар органикалық қосындылардың метаболизмі жүрген кезде, бұл заттар көп жағдайда сол организмнің өзінде тұрақтап қалады, себебі олар тірі ұлпалардың құрылымдық және функционалдық компоненттерін құрайтын құрылымдық ақуыздар, ферменттер және басқа да органикалық молекулалар синтездеу үшін қажет. Сондықтан да азоттың, фосфордың және күкірттің әрбір трофикалық деңгей арқылы өту қарқыны энергия тасымалының орташа мерзімімен салыстырғанда біршама бәсең.

10.3. КЕЙБІР БИОГЕОХИМИЯЛЫҚ ЦИКЛДАРДЫҢ МЫСАЛДАРЫ

Экожүйеде айналымға түскен әр химиялық элементтің өзіне тән ерекше жолы бар, бірақ барлық айналымдарды қозғалысқа келтіретін энергия және де оларға қатысушы элементтер органикалық формасынан бейорганикалық формасына, одан қайта органикалық формасына алма-кезек ауысып отырады. Элементтердің алмасу қорынан сақтау қорына түсу және алмасу қорына қайтып оралу ерекшеліктерін ескере отырып, кейбір химиялық элементтердің айналымдарын қарастырып өтейік.

Азоттың биогеохимиялық циклы — сақтау қоры атмосферада орналасқан өте күрделі зат айналымының мысалы бола алады (10.4-сурет). Ақуыздардың және басқа да азотты қоспалардың құрамындағы азот органикалық формасынан бейорганикалық формасына бірқатар редуцент бактериялардың әрекетінің нәтижесінде көшіріледі және де бактериялардың әрбір түрі жұмыстың өзіне қатысты бөлігін атқарады.

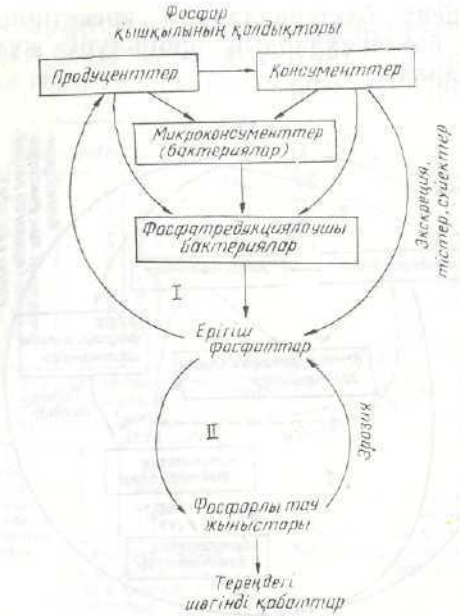


10.4-сурет. Азоттың биохимиялық циклы. Осы суретте және 10.5—10.7-суреттерде: I — алмасу қоры; II, III — сақтау қорлары.

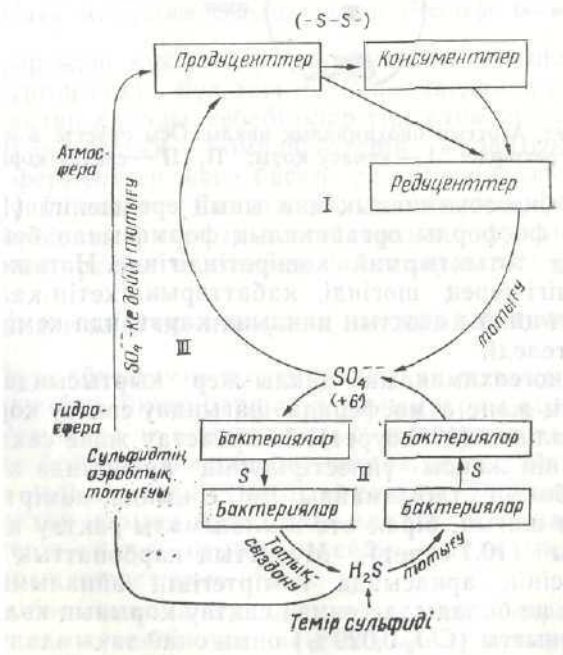
Фосфордың биогеохимиялық циклының ерекшелігі (10.5-сурет) редуценттердің фосфорды органикалық формасынан бейорганикалық формасына тотықтырмай көшіретіндігінде. Нәтижесінде элементтің бір бөлігі терең шөгінді кабаттарына кетіп қалатындықтан, фосфордың циклы азоттың циклына қарағанда кемірек жетілген болып есептеледі.

Күкірттің биогеохимиялық циклы жер қыртысында ауқымды сақтау қорының және атмосферада шағындау сақтау қорының болуымен сипатталады (10.6-сурет). Айырбастау және сақтау қорларының қызметінің жақсы үйлестірілуінің арқасында күкірт шектеуші фактор болып табылмайды. Ең соңында, көміртегі циклға атмосферадағы шағын, бірақ өте жылжымалы сақтау қоры арқылы қатынасады (10.7-сурет). Мұхиттың карбонаттық циклының буферлік жүйесінің арқасында көміртегінің айналымы біршама орнықтылыққа ие болады, дегенмен сақтау қорының көлемі шағын болуына байланысты (CO_2 0,029%) оның оңай зақымдалуы мүмкін.

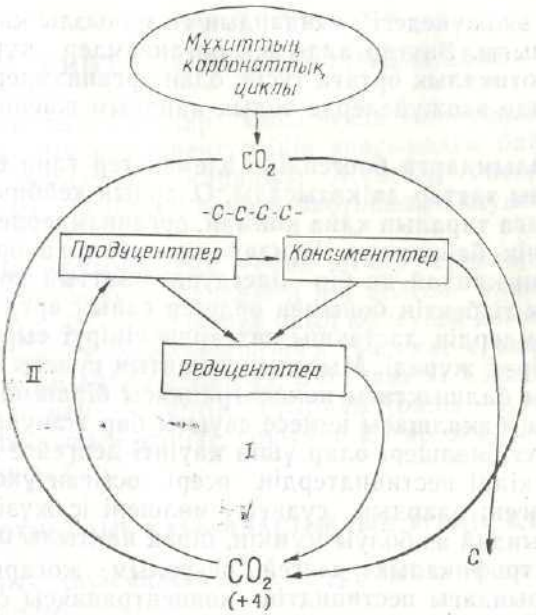
Келтірілген мысалдарды талдау биогеохимиялық циклдардың



10.5-сурет. Фосфордың биогеохимиялық циклы.

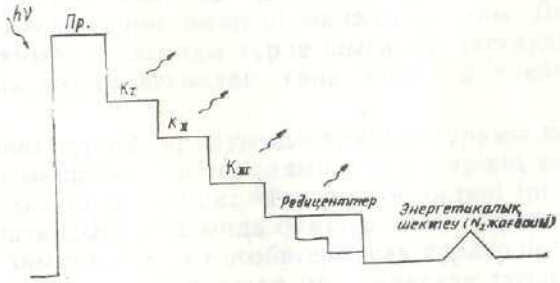


10.6-сурет. Күкірттің биогеохимиялық циклы.



10.7-сурет. Көміртегінің биогеохимиялық циклы.

қысылтаяң (кризистік) сәттері — физикалық ортадан заттарды қамту (продуценттер деңгейі) және ортаға қайтарып беру (консументтер деңгейі) екенін көрсетеді. Бұл сәттер тотықсыздану және тотығу реакцияларымен байланысты. Химиялық заттардың тотықсызdануы, түптеп келгенде, күн сәулесі энергиясының есебінен іске асырылады. Энергия тасымалының әр сатысында орын алатын оның шашырауы редуценттер деңгейінде аяқталады, олар элементтерді продуценттер (қайтара) қамти алатын күйге дейін тотықтырады. Бүкіл алмасу қоры деңгейіндегі биогеохимиялық айналымды, әр сатысында тотығу процесінің тиесілі бір бөлігі жүзеге асырылатын баспалдақтар жүйесі ретінде қарастыруға болады (10.8-сурет).



10.8-сурет. Заттардың алмасу қорында жылжу принципі.

Сонымен, экожүйедегі ағындардың ең маңызды қасиеті — олардың циклдылығы. Заттар алдымен организмдер құрамына кіріп, одан соң абиотикалық ортаға түсіп, одан организмдерге қайта оралып, іс жүзінде экожүйелерде толық айналым жасап шығады.

Айналымдарға биогендік элементтер ғана емес, көптеген *ластаушы заттар да қатысады. Олардың кейбіреулері қоршаған* ортаға таралып қана қоймай, организмдерде жинақталуға бейімділік байқатады. Бұндай жағдайларда организмдерден табылған қандай да бір ластаушы заттың концентрациясы қоректік тізбектің бойымен өрлеген сайын арта түседі, себебі организмдердің ластаушы заттарды сіңіруі сыртқа шығаруынан тезірек жүреді. Мысалы, сынаптың судағы және су табанындағы балшықтағы концентрациясы біршама зиянсыз болғанымен, бақалшасы немесе сауыты бар жануарлардың организміндегі мөлшері олар үшін қауіпті деңгейге жетуі мүмкін. ДДТ секілді пестицидтердің әсері осыған ұқсас принципке негізделген: олардың судағы мөлшері іс жүзінде анықтала алмайтындай аз болуы мүмкін, бірақ нақтылы организм орналасқан трофикалық деңгей неғұрлым жоғары болса, оның ұлпаларындағы пестицидтің концентрациясы соғұрлым арта түседі. Бұл құбылыс биологиялық күшею немесе биологиялық қорлану деген атпен белгілі болды.

11-ші тақырып

БИОТИКАЛЫҚ ҚАУЫМДАСТЫҚ

Биогеохимиялық циклдар мысалында экожүйенің биотикалық және абиотикалық компоненттерінің арасындағы байланысты талдап өткенбіз (9.2-суретті қараңыз). Жүйенің биотикалық бөлігі, сондай-ақ биота, биоценоз немесе биотикалық қауымдастық деп те аталады.

Биотикалық қауымдастық — белгілі бір территорияны (биотопты) мекендеуші популяциялардың кез келген жиынтығы, өзінше бір ұйымдық бірлік — бұл жерде оның құраушы компоненттеріне — дара организмдерге, популяцияларға тән емес ерекше қасиеттерге ие болатындығын айтып отырмыз. Биотикалық қауымдастық өзінің сырт келбетін үнемі өзгертіп отырады (ойша күзгі және қысқы орманды салыстырып өтіңіз), сонымен қатар оның ішкі құрылымы және функциясы бар.

11.1. БИОТИКАЛЫҚ ҚАУЫМДАСТЫҚТЫҢ ТҮРЛІК ҚҰРЫЛЫМЫ

Биотикалық қауымдастықтың құрылымы бірнеше көрсеткіштерден құралады.

Молдығы — аудан немесе көлем бірлігіне келетін особьтер саны.

Жиілігі — проценттер түрінде көрсетілген бір түр особьтерінің (n) особьтердің жалпы санына (N) қатынасы $(n \times 100)/N$.

Тұрақтылығы — проценттер түрінде көрсетілген, құрамында зерттелетін түр бар үлгілердің (p), үлгілердің жалпы санына (P) қатынасы $(p/P) \times 100$. Осы қатынастың шамасына қарай түрлердің төмендегідей категориялары ажыратылады: тұрақты түрлер — үлгілердің 50 проценттен астамында, қосымша түрлер — үлгілердің 20—50 процентінде, кездейсоқ түрлер — үлгілердің 25 проценттен кемінде кездеседі.

Доминанттығы (басымдығы) — түрдің экожүйеде үстем жағдайға ие болып, ондағы энергияның бөлінуіне ықпал ету қабілеттілігі. Доминанттар — өз трофикалық деңгейінде өнімділігі ең жоғары түрлер. Экожүйе құрамына кіретін жүздеген немесе мыңдаған түрлердің ішінен санаулы доминант-түрлердің ғана оның (экожүйенің) қасиеттеріне шешуші ықпалы болады. Доминантты экожүйе құрамынан жасанды түрде шығарып тастаудың салдарлары биотикалық қауымдастықтан ғана емес, физикалық ортадан да көрінеді.

Доминант түрлердің қауымдастықтың құрамы мен қасиеттеріне көрсететін ықпалы олардың санына, особьтерінің көлеміне, өніміне байланысты болуы мүмкін. Айталық, особьтері ірі түрлердің (мысалы, ағаштардың) арасында *доминанттық дәрежесі* биомассасы бойынша анықталады, ал особьтері ұсақ түрлердің (шөптесін өсімдіктердің) арасында неғұрлым мол таралған түрлер доминант болады. Доминанттық дәрежесін анықтау үшін ормандарда ағаш ді-

нінің көлденең қимасының ауданы, ал шабындықта — «проекциялық жамылғы», яғни жер бетінің берілген түрге жататын өсімдіктер қамтитын ауданы пайдаланылады.

Құрлық экожүйелерінде гүлді өсімдіктер әдетте өз трофикалық деңгейінде ғана емес, бүкіл қауымдастық шеңберінде де басым болады, себебі олар қауымдастықтағы организмдердің басым көпшілігін баспанамен қамтамасыз етумен қатар, абиотикалық ортаға да сан алуан ықпал көрсетеді. Сол сияқты консументтер де бүтіндей қауымдастық көлемінде реттеуші роль атқаруы мүмкін. Көлемі жағынан шағын өсімдіктер өскен жерлерде жануарлар физикалық ортаға едәуір күшті ықпал көрсетеді.

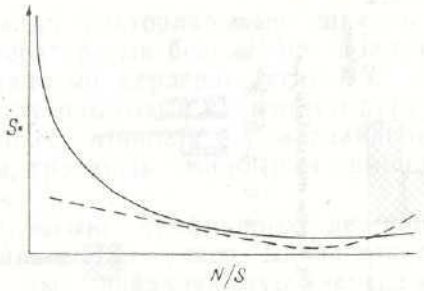
Доминанттық дәрежесі, түптеп келгенде, өнімділік деңгейі бойынша анықталатын болса, *доминанттық көрсеткіші (C)* мүлде өзге ұғым болып табылады. Ол мына формула бойынша есептеп шығарылады: $C=\Sigma(n_i/N)^2$; бұндағы n_i — әр түрдің (особьтерінің саны, биомассасының көлемі, өнімділігі және т. с. с. бойынша, дегенмен көбіне особьтер саны негізінде — *n* арқылы белгіленуі содан) доминанттық дәрежесі, *N*-доминанттықтың жалпы дәрежесі, яғни барлық түрлердің особьтерінің саны.

Қауымдастық маңыздылығы жағынан тең бес түрден тұрады делік; әр түрдің доминанттық дәрежесі екіге тең (мысалы, тығыздығы 1 м² жерге 2 организмнен келетін) болсын. Сонда $C=0{,}04+0{,}04+0{,}04+0{,}04+0{,}04=00{,}2$. Бес түрден тұратын келесі бір қауымдастықта бір түрдің доминанттық дәрежесі 6-ға тең, қалған түрлердің доминанттық дәрежелері 1-ге тең болсын. Сонда $C=0{,}36+0{,}01+0{,}01+0{,}01+0{,}01=0{,}4$. Басқаша айтсақ, екінші қауымдастықта доминанттық көбірек шоғырланған болып шығады, яғни доминант түрлердің саны кемірек болады.

Доминанттық, әсіресе, абиотикалық факторлар экстремалдық сипат алатын жерлерде — шөлдерде, тундрада айқындау білінеді. Басқаша айтқанда, экстремалдық жағдайлардағы қауымдастықтарда реттеуші ролі санаулы ғана түрлердің үлесіне тиген. Айталық, солтүстікте ағаштардың бір не екі түрі орманның 90 процентін құрауы мүмкін, керісінше тропиктік орманда дәл осы критерий бойынша ағаштардың оннан астам түрі доминант болуы мүмкін.

Адалдығы — түрдің экожүйеге байланыстылық дәрежесін көрсетеді. Бұл белгі бойынша, түрлердің мынадай категориялары ажыратылады: 1) сипаттаушы, яғни бір экожүйеге ғана тән түрлер немесе жиірек ұшырасатын жағдай — осы экожүйедегі үлесі өзгелеріне қарағанда әлдеқайда мол түрлер; 2) преференттік түрлер — бірнеше іргелес экожүйелерде кездесетін, бірақ солардың біреуін көбірек ұнататын түрлер; 3) жат түрлер — бөтен қауымдастыққа кездейсоқ келіп қалған түрлер; 4) енжар (индифференттік) түрлер — көптеген экожүйелерде бірдей табысты күнелте алатын түрлер. Әдетте кез келген экожүйедегі сипаттаушы түрлердің саны преференттік немесе жат түрлерге қарағанда кем болады. Соның есесіне особьтерінің саны бойынша сипаттаушы түрлер преференттік және жат түрлерден басым болады.

Трофикалық деңгейдің немесе бүкіл қауымдастықтың *түр әр алуандылығын* негізінде саны жағынан аз, сирек кездесетін түрлер анықтайды. Түрлердің саны мен олардың бас санының мөлшерінің, яғни бір түрге жататын особьтер санының арасындағы тәуелділік ойық қисық сызықпен өрнектеледі (11.1-сурет). Әдетте қауымдастық құрамына бас саны көп бірнеше түр және бас саны шағын толып жатқан сирек түрлер кіреді. Түр әр алуандылығының көрсеткіші $H=-\Sigma(n_j/N)log(n_j/N)$, бұндағы n_j-әр түрдің доминанттық дәрежесі, *N*-доминанттықтың жалпы дәрежесі.



11.1-сурет. Түрлердің саны (S) мен бір түрге жататын особьтер санының (N/S) арасындағы жалпы тәуелділік. Стрестің әсерінен қисық сызық жазылады (пунктир сызық).

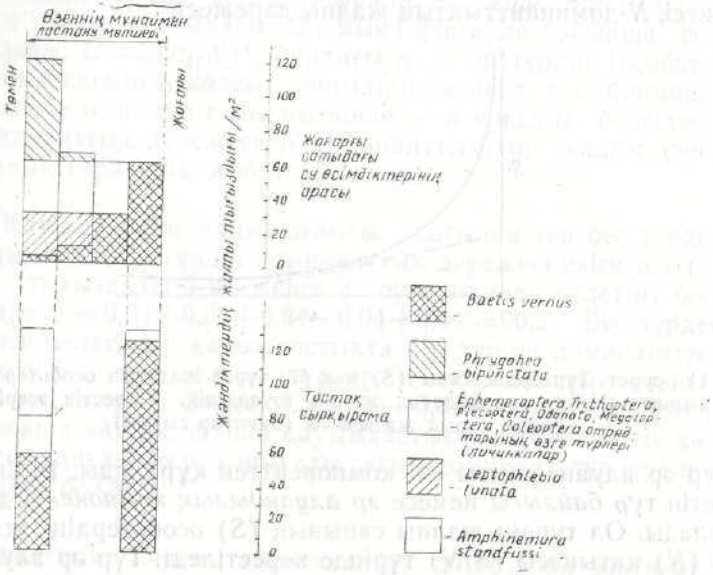
Түр әр алуандылығы екі компоненттен құралады. Бірінші компонентін *түр байлығы* немесе *әр алуандылық компоненті* деп атауға болады. Ол түрдің жалпы санының (*S*) особьтердің жалпы санына (*N*) қатынасы (*S/N*) түрінде көрсетіледі. Түр әр алуандылығының екінші компоненті — особьтердің түрлер арасында *бөліну біркелкілігі* деп аталатын көрсеткіш. Оның объективті көрсеткіші *біркелкілік көрсеткіші* болып табылады: $e=\overline{H}/logS$.

Әрқайсы 10 түрден және 100 особьтен тұратын екі экожүйеде *S/N* қатынастары бірдей болғанымен, біркелкілік көрсеткіштері әр түрлі болуы ықтимал. Бөлінудің ең ұшқары варианттарын қарастырсақ, біріншісінде 91-1-1-1-1-1-1-1-1-1 түрінде (минималдық біркелкілік), екіншісінде әр түрден 10 особь кіруі мүмкін (идеалды біркелкілік).

Стрестің әсерінен сирек түрлердің саны азайып, стреске төзімді түрлердің ролі артады, яғни доминанттық осы түрлерге шоғырланады. Түрлердің саны мен бір түрге жататын особьтер санының арасындағы тәуелділікті өрнектеуші қисық сызық түзеледі (11.1-

сурет). Стрестің ықпалында болып өткен жүйелерге түрлік құрамының кедейлігі және сонымен қатар әр түрдің сан жағынан мол болуы тән.

Мұнаймен ластанған сулы ортадағы насекомдар түрлерінің салыстырмалы молдығы осындай заңдылықтың жақсы мысалы бола алады (11.2-сурет). Өзен мұнаймен шамалы мөлшерде ластанған жағдайда жоғары сатыдағы су өсімдіктерінің арасында насекомдардың 4 түрі кездеседі. Көп мөлшерде ластанған жағдайда ластануға төзімді бір ғана түр — *Baetis vernus* біркүндігі *(Insecta, Ephemeroptera)* қалады. Өзгеше бір тіршілік ортасы — өзеннің тастақты қайраңда аталған заңдылық бұдан да гөрі айқын көрініс береді.



11.2-сурет. Өсімдіктердің арасындағы және тастақты қайраңдағы су жәндіктері тығыздығының өзеннің мұнаймен ластану мөлшеріне тәуелділігі.

Осыған ұқсас жағдай агроценоздарда да байқалады. Орынбор даласының тың жерлерін жырту және игеру ондағы тіршілік етуші түрлер санының күрт төмендеуіне (312 түрдің орнына 135 түр) ғана емес, сонымен бірге жыртылатын қабаттың (горизонттың) 1 шаршы метріне келетін особьтер санының едәуір артуына да (159-дың орнына 314) әкеліп соқты. Әсіресе қоңыр дән көбелегі *(Apamea sordida)* мен бидай трипсының *(Haplothrips aculeatus)* саны қатты өсті, ал зиянсыз *Leptothorax nassonovi* құмырсқалары өте сирек ұшырасатын болды. Сондай-ақ, бидай егістіктерінде үйреншікті мекендерінен айрылған марокко шегірткесі *(Dociostaurus maroccanus)* мен сүрлемші қоңыздардың да *(Letrus sp.)* саны кеміді.

Маңызды экологиялық принциптердің бірқатары түр әр алуандылығы концепциясымен сабақтас. Түр әр алуандылығының ауқымды болуы —коректік тізбектер ұзарып, мутуализм, паразитизм, комменсализм т. с.с. қатынастар көбейеді деген сөз және де сол арқылы сандар ауытқуын кемітіп, экожүйенің тұрақтылығын арттыратын теріс кері байланыстардың қызметі үшін кең жол ашылады. Түр әр алуандылығы сондай-ақ коректік тізбектердің түрлер деңгейінде көптеп қайталануын қамтамасыз етеді. Агроценоздарда бұндай қайталану особьтер деңгейінде жүзеге асырылады, сондықтан түрлерге кедей қарапайым жүйе шамалы стрестердің кезінде-ақ шайқала бастайды.

Ортаның физикалық факторларының шамасы ауытқыған кездерде дененің температурасын белгілі бір аралықта сақтау үшін энергия аз шығындалатын жерлерде (яғни *R/B* қатынасы шағын жағдайда) түр әр алуандылығын қалыптастыруға көбірек энергия қалады. Осыған сәйкес, тіршілік ету жағдайлары тұрақты экожүйелерде, мысалы, тропиктік жаңбырлы орманда түр әр алуандылығы да молырақ.

Түр әр алуандылығына трофикалық деңгейлер арасындағы функционалдық байланыстар үлкен ықпал көрсетеді. Жайылымдықтардың шектен тыс пайдаланылуы немесе жыртқыштардың аса белсенді болуы жайылымдықтағы шөптердің немесе жемтік популяцияларының түр әр алуандылығын айтарлықтай төмендетіп жіберді. Сонымен бірге бәсең түрдегі «жыртқыштық» көп жағдайда доминанттардың тығыздығын төмендетіп, бәсекелестікке қабілеті нашар түрлердің кеңістік пен басқа да ресурстарды жақсырақ пайдалануына мүмкіндік береді, нәтижесінде түр әр алуандылығы жоғарылайды.

АҚШ-тың атлантика жағалауының литоралінде жыртқыш *Pisaster* теңіз жұлдызы негізінен мидиялармен қоректенеді, соның арқасында субстрат бетінің мидиялардан арылған бөліктері үнемі ашылып отырады. Оларды өзге жағдайларда мидиялармен бәсекелестікке шыдай алмайтын басқа омыртқасыз жануарлар қоныстанады. Сондықтан теңіз жұлдыздары бар жерлердегі омыртқасыз жануарлардың түр әр алуандылығы жұлдыздар жоқ жерлерге қарағанда екі еседей жоғары. Шөпкоректі тұяқты жануарлар далалар мен саванналардағы шөптердің белгілі бір түрлік құрамы мен құрылымының, ал тропиктік ормандардағы көшпенді құмырсқалар — топырақ бетіндегі және орман төсенішіндегі омыртқасыз жануарлардың түр құрамы мен санының сақталуына көмектеседі.

Азықтан гөрі кеңістік тапшылығы көбірек сезілетін литораль аймағының бірінші және екінші кезектегі жыртқыштар белсенді

әрекет ететін жерлерінде бекініп күнелтуші жануарлардың түр әр алуандылығы молырақ болады. Осындай жерлерді тәжірибе ретінде жыртқыштардан тазарту жыртқыштардың олармен қоректенген-қоректенбегендігіне қарамастан, бекініп күнелтетін барлық жануарлардың түр әр алуандылығын төмендетеді.

11.2. БИОТИКАЛЫҚ ҚАУЫМДАСТЫҚТЫҢ ІШКІ ҚҰРЫЛЫМЫ

Биотикалық қауымдастықтың келбеті түр әр алуандылығымен және сол сияқты басқа да қауымдастық құрамына кіретін түрлер арасындағы байланыстарды бейнелейтін көрсеткіштерімен ғана анықталып қоймайды. Қауымдастықтың қызметі мен тұрақтылығы сондай-ақ, популяция аралық байланыстарға, организмдердің кеңістікте таралуына және олардың сыртқы ортамен әрекеттесу ерекшеліктеріне де тәуелді болады. Осылардың барлығы жинала келіп, қауымдастықтың ішкі құрылымы түсінігін құрайды. Ол жайында төмендегі параметрлеріне қарап пайымдауға болады.

Стратификациясы (вертикаль қабаттылығы). Орманның негізгі екі қабаты (ярусы), автотрофты және гетеротрофты қабаттары көп жағдайларда қосымша қабаттарға бөлінеді. Мысалы, өсімдік жамылғысы шөптесін өсімдіктер, бұталар, ағаштар қабатынан (ярусынан) тұруы мүмкін; сол сияқты топырақ та қабаттарға (горизонттарға) айқын бөлінеді. Стратификация тек орман немесе су экожүйелеріне ғана тән нәрсе емес. Тіпті «бір өлшемді» көрінетін шабындық сияқты экожүйенің өзінің бірнеше қабатын (ярусын) бөліп көрсетуге болады: жауын құрттарының, қоңыз личинкаларының және басқа да жануарлардың бүкіл өмірі өтетін топырақ қабаты; құмырсқалар, жыртқыш қоңыздар мекендейтін топырақ беті; қанатсыз насекомдар мен сауытты кенелер тіршілік ететін мүктер қабаты; секіртпелер, шөпбүргерлер, тағы басқа жануарлар мекендейтін өсімдіктердің сабақтары мен жапырақтары; гүл өрмекшілері, аралар және т. б. уақытының көпшілігін өткізетін гүлдер.

Аймақтылығы (горизонталь жазықтықта бөлшектенуі). Өсімдіктер мен жануарлар бүкіл экожүйе аумағында біркелкі таралмай, ойдым-ойдым орналасады: ондай жерлерде тығыздығы максималды мөлшерге жетуі немесе керісінше жоқтың қасы болуы мүмкін.

Активтілігі (периодтылығы). Қауымдастықтың периодтылығы организмдердің тұтас бір топтарының күн мен түн бойындағы синхронды активтілігінің нәтижесі болып табылады. Олардың біреулері түнде ғана, екіншілері — күндіз, үшіншілері — тек ымыртта ғана активті. Теңіздер мен көлдердегі зоопланктонның вертикал бағыттағы «миграциясы» су қоймаларындағы тәуліктік периодтылықтың тамаша мысалы бола алады: ескекаяқты және тармақмұртшалы шаяндар түнде жоғары — судың бетіне қарай, ал күндіз төмен жылжиды.

Күллі экожүйелерге сондай-ақ, маусымдық периодтылық тән, бұл көп жағдайларда қауымдастық құрамының жыл бойында толық өзгеруіне әкеліп соғады. Әдетте жылдың төрт мезгілі ажыратылады, дегенмен қоңыржай белдеулер қауымдастықтарының периодтылығына жылды алты маусымға бөлу көбірек сәйкес келеді: 1) қысқы ұйқы (қыс), 2) ояна бастау (ерте көктем), 3) толық ояну және жоғары активтілік (көктемнің аяғы), 4) максималды активтілік (жаздың басы), 5) активтіліктің аяқталуы (жаздың соңы), 6) қысқы ұйқыға дайындық (күз).

Көбеюі (ұрпақтарының ата-анасымен байланысы, жыныстық, жыныссыз көбею, партеногенез және т. т.).

Қоректік байланыстары (коректік байланыстардың торкөзді құрылымы).

Топтық қарым-қатынастары (үйір, топтар).

Бірлескен әрекеттері (бәсекелестік, комменсализм, мутуализм және т. с. с.).

Стохастикалық байланыстары (кездейсоқ әсерлер).

Қауымдастық құрылымының соңғы бес параметрі жоғарыда қарастырылған тақырыптардың тиесілі бөліктерінде жан-жақты талқыланған болатын.

12-ші тақырып

ЭКОЖҮЙЕНІҢ ДАМУЫ ЖӘНЕ ЭВОЛЮЦИЯСЫ

Экожүйелердің негізгі қасиеттерінің бірі — олардың динамизмі. Бірнеше жыл бойы айдалмай жатқан егіс алқабын бақылау оны бірінен соң бірі алдымен көпжылдық шөптер, одан соң бұталар, ақырында ағаштар басатынын көрсетеді.

Экожүйелердің өзгеру себептері әр түрлі болуы мүмкін. Әсер етуші күштердің векторына байланысты аллогенді және автогенді өзгерістер ажыратылады. Аллогенді өзгерістерге экожүйеге сырттан ықпал ететін геохимиялық күштер себепші болады. Бұндай күштер ретінде климаттық және геологиялық факторлар білінуі мүмкін.

Климаттық факторлардың әсері төртінші (антропогендік) кезеңнің мұз басу дәуірлері мен мұзаралық дәуірлері кезінде Еуропада орын алған өзгерістер мысалынан жақсы көрінеді. Мұздақтардың ең кемеліне жеткен шағында Орталық Еуропаны ақ шілік (*Salix lapponum*), дарабас (*Dryas sp.*), тасжарған (*Saxifraga sp.*) өскен тундра алып жатты, ал қоңыржай климатқа тән бүкіл флора киыр оңтүстікке ығыстырып тасталды. Мұздақ фаунасы мамонттардан (*Mammuthus primigenius*), жүндес мүйізтұмсықтардан (*Coelodonta antiquitata*), қошқар бұқалардан (жұпар иісті бұқалардан — *Ovibos maschatus*) және лемминг тәріздес ұсақ кеміргіш аңдардан (*Lemmus sp., Dicrostonyx sp.*) тұратын. Мұз басу дәуірлерінің аралығында болып тұрған климаттың жылу кезеңдері жылу сүйгіш өсімдіктердің, атап айтқанда, жүзімнің Альпі тауларынан солтүстікке таман орналасқан аудандарға қайтып оралуына, ал жылу сүйгіш фаунаның, соның ішінде көне піл (*Gomphotherium sp.*) мен гиппопотамның (*Hippopotamus sp.*) Еуропаны қоныстануына мүмкіндік берді.

Эрозия, шөгінді жыныстардың түзілуі, таулардың өсуі және жанартаулардың әрекеті (вулканизм) тәрізді геологиялық құбылыстардың физикалық ортаны өзгертуі экожүйелерде де айтарлықтай өзгерістер тудыруы мүмкін. Автогенді өзгерістердің аллогенді өзгерістерден айырмашылығы — олар экожүйенің өз ішінде өтіп жатқан процестердің әсерінен туындайды. Бірақ, көпшілік жағдайларда сыртқы факторлар мен ішкі факторлардың ықпалындағы процестерді ажырату қиын болады. Мысалы, көлдің эвтрофталуы оларды мекендеуші қауымдастықтардың ықпалымен жүреді, ал олардың өзгеруіне түрткі болатын жәйт — сырттан, су жинау бассейнінен коректік заттардың келіп түсуі. Дегенмен, қауымдастықтың экожүйені түрлендіруге қосқан үлесін анықтау соншалық қиын шаруа емес және де автогендік өзгерістер бірталай белгілерімен сипатталады.

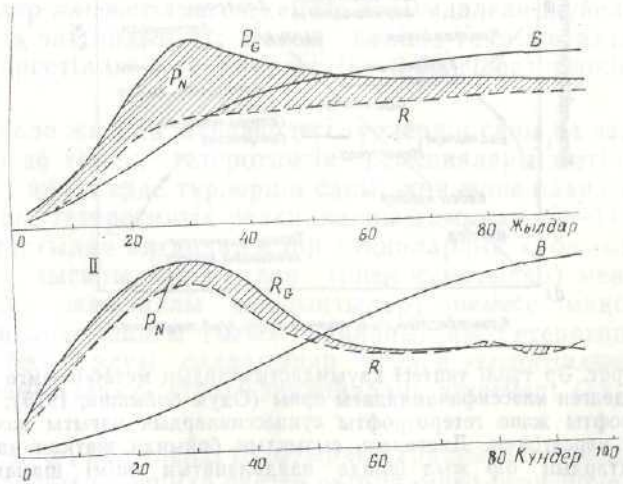
Автогенді өзгерістерді экожүйенің дамуы немесе экологиялық сукцессия деп атайды. Экологиялық сукцессияға анықтама берген кезде мынадай үш жағдай ескерілуі тиіс:

1. Сукцессия қауымдастықтың, яғни экожүйенің биотикалық компонентінің ықпалымен жүреді. Өз кезегінде қауымдастық сукцессияның сипаты мен жылдамдығын анықтап, даму шектерін межелейтін физикалық ортаның өзгерістерін туындатады.

2. Сукцессия дегеніміз — қауымдастықтың түрлік құрамының және оның ішінде өтіп жатқан процестердің өзгеруіне байланысты жүретін экожүйенің реттелген дамуы. Сукцессия белгілі бір бағытта жүреді, демек оны болжауға болады.

3. Сукцессияның шарықтау шегі (кульминациясы) — энергия ағыны бірлігіне шаққанда максималды биомасса және түр аралық әсерлесулердің максималды саны келетін тепе-тең күйдегі экожүйенің қалыптасуы болып табылады.

Өзгерістердің жүру жылдамдығы мен тепе-тең күйге жету үшін кажет уақыт әр түрлі экожүйелер және экожүйенің жекелеген белгілері үшін әр түрлі болады. Жалпы биомассаның өзгеру қисық сызығының пішіні әдетте дөңес болса, жалпы бастапқы өнімнің өзгеру қисық сызығы ойық болады (12.1-сурет). Орман экожүйесінде



12.1-сурет. Орман экожүйесі (*1*) мен лабораториялық микрокосмның (*2*) даму энергетикасы (Одум бойынша, 1975). Өзге белгілерін 9.4-суреттен қараңыз. В — бүкіл биомасса.

де, лабораториялық микрокосм жағдайында да бастапқы таза өнім қауымдастықтың дамуының алғашқы кезеңдерінде өскенімен, соңғы кезеңдерінде кемиді. Экожүйенің аталған және басқа да па-

раметрлерінің өзгерістеріне берілген баға 12.1-кестеде келтіріліп отыр.

Экологиялық сукцессияның ерте кезеңдерінде жалпы бастапқы өнімділік тыныс алуға жұмсалатын шығыннан артық болады, сондықтан $P/R > 1$. Ерекше жағдайларда, яғни орта органикалық заттармен қатты ластанған жағдайда (мысалы, шайынды суларда) тыныс алуға жұмсалатын шығын жалпы бастапқы өнімділіктен жоғары болуы мүмкін. Егер сукцессия осындай күйден басталатын болса, онда оны кәдімгі *автотрофты сукцессиядан* ажыратып *гетеротрофты сукцессия* деп атайды. Дегенмен барлық жағдайларда да экожүйенің дамуы барысында P/R қатынасы 1-ге ұмтылады. Ортаның физикалық факторларына байланысты әр түрлі экожүйелердегі өнімділіктің абсолюттік мәндерінің арасында, демек қауымдастықтардың тыныс алуға жұмсалатын шығындарының арасында да айтарлықтай айырмашылықтары болуы ықтималдығына қарамастан, бұны графикалық әдіспен координаттар осіне қатысты 45°



12.2-сурет. Әр түрлі типтегі қауымдастықтардың метаболизмге негізделген классификациядағы орны (Одум бойынша, 1975).
Автотрофты және гетеротрофты сукцессиялардың бағыты жебешелермен көрсетілген. Диагональ сызықтың бойында жатқан қауымдастықтардың бір жыл ішінде пайдаланатын өнімі шамамен алғанда олардың өндіретін өніміне тең, сондықтан оларды метаболизмдік климакс жағдайындағы қауымдастықтар деп санауға болады.

бұрыш құрайтын түзу сызық түрінде бейнелеуге болады (12.2-сурет).

P мөлшері R-дан артық болатын жағдай сақталса, жүйеде органикалық заттар мен биомасса жинақтала береді, соның нәтижесінде P/B қатынасы кемиді, ал B/P, B/R немесе B/E (бұл жерде $E = P+R$) өз кезегінде артады. Басқаша айтқанда, игеріле алатын энергия ағынының сүйемелдеуі арқасында кемелденген экожүйелерде биомасса максимал мөлшеріне жетеді (12.1-кесте, 3-ші белгі). Осының салдары ретінде, қауымдастықтың таза өнімі — жылдық цикл ішіндегі түсім — экожүйенің дамуының алғашқы кезеңдерінде өте үлкен де, оның кемелденген кезінде өте шағын немесе нөлге тең болады (4-ші белгі).

Экожүйенің дамуы барысында қоректік тізбектердің құрылымында өте нәзік өзгерістер жүреді деп күтуге болады (5-ші белгі). Сукцессия ағымы бұзылмаған жағдайларда жануарлар мен өсімдіктердің арасында неғұрлым тығыз байланыстардың және өзара бейімделушіліктердің дамуы үшін уақыт жеткілікті болады, бұл өсімдіктерді тауыса желінуден сақтайтын көптеген механизмдердің пайда болуына әкеліп соғады: қорытылуы қиын тіректік ұлпалар түзіледі, жыртқыштардың фитофагтарға түсіретін қысымы ұлғаяды және т. т. Жапырақтардың төгілуіне байланысты органикалық заттарды ұқсату жасыл белдеуден қоңыр белдеуге ауысады.

Экожүйелердің дамуындағы маңызды тенденция — азот, фосфор, кальций тәрізді негізгі элементтердің биогеохимиялық айналымдарын тұйықтауға ұмтылу болып табылады. Дамып келе жатқан жүйелерге қарағанда кемелденген жүйелердің заттарды қамту және оларды алмасу қорында (фондында) сақтап қалу қабілеті жоғары. Олар әлі жетілмеген немесе зақымдалған жүйелермен салыстырғанда заттардың өте шағын бөлігін ғана жоғалтады. 12.1-кестедегі көрсетілген өзгерістердің (6—8-белгілер) төркіні осында жатыр.

Дамып келе жатқан жүйелердегі түрлердің саны да аз, олардың біркелкілігі де төмен, гетеротиптік реакциялары жетілмеген, ал кемелденген жүйелерде түрлердің саны көп және олардың біркелкілігі жоғары, гетеротиптік реакциялары дамыған (9—11-ші белгілер). Бұл тұрғыдан алғанда ең бір таңқаларлық құбылыс туыстас емес түрлер, мысалы, маржандар (ішек қуыстылар) мен зооксантеллалар (бір жасушалы талшықтылар) немесе микориза мен ағаштардың арасындағы тығыз байланыстар. Гетеротиптік реакциялардың белең алуы салдарынан түрлер экологиялық қуыстар бойынша маманданып, стратификациялану күшейеді (12, 13-белгілер).

14 және 15-ші белгілерді толығырақ қарастырып өтейік. Сукцессияның бастапқы кезеңінде әдетте организмдер ұсақ болады, оларға қарапайым тіршілік циклдары және көбею жылдамдығының жоғарылығы тән. Особьтердің көлемінің өзгеруі биогендік заттардың бейорганикалық күйден (фазадан) органикалық күйге көшуімен байланысты болады. Дене беті ауданының оның көлеміне қатынасы өсетіндіктен, минералдық заттарға бай ортада организм көлемінің шағын болуы бірталай артықшылықтар береді, бұл әсіресе автотрофтар үшін тиімді. Бірақ экожүйенің дамуы барысында

12.1-кесте. Экожүйенің белгілерінің сукцессия барысында өзгеруі

Рет саны	Белгілер	Дамып келе жатқан кезеңде	Кемелденген кезеңде
1	Жалпы өнімнің (P) тыныс алуға (R) қатынасы	>1<	~1
2	Жалпы өнімнің (P) биомассаға (B) қатынасы.	Үлкен	Шағын
3	Энергия ағыны (P+R) бірлігіне шаққандағы биомасса (B)	Аз	Көп
4	Түсімі (қауымдастықтың таза өнімі)	Жоғары	Төмен
5	Қоректік тізбектері	Тұзу сызықты, басым бөлігі жайылымдық	Тармақталған, басым бөлігі детриттік
6	Минералдық заттардың айналымы	Ашық	Тұйық
7	Организмдер мен орта арасындағы заттар алмасуының жылдамдығы	Жоғары	Төмен
8	Заттардың сақталуы	Бір бөлігі жоғалады	Толық сақталады
9	Түрлердің саны	Шамалы	Көп
10	Біркелкілігі	Шамалы	Жоғары
11	Гетеротиптік реакциялары	Дамымаған	Дамыған
12	Стратификациясы	Нашар ұйымдастырылған	Жақсы ұйымдастырылған
13	Қуыстар бойынша мамандануы	Кең	Тар
14	Особьтерінің көлемі	Ұсақ	Ірі
15	Тіршілік циклдары	Қысқа және қарапайым	Ұзақ және күрделі
16	Популяциялардың өсу сипаты	Экспоненциалдық	Логистикалық
17	Тұрақтылығы	Төмен	Жоғары
18	Энтропиясы	Жоғары	Төмен
19	Информация мөлшері	Аз	Көп

биогендік бейорганикалық заттардың биомасса құрамында байлануы артады, сөйтіп басымдық көлемі жағынан ірі организмдерге — берілген түрдің ірі особьтеріне, немесе особьтері ірілеу түрлерге, немесе осы аталғандардың екеуіне де, яғни неғұрлым ірі, қалай болғанда да заттарды жинақтау мүмкіндіктері жоғары және тіршілік циклдары күрделі организмдерге көшеді.

Ортаның қарсыласуы артатындықтан популяцияның өсу сипаты экспоненциалдық өсуден логистикалық өсуге ауысады. Популяция саны логистикалық заң бойынша өскен жағдайда, популяцияның өсуін шектеу үшін теріс кері байланыстың шешуші маңызы болатыны белгілі. Өсімдіктер жамылғысының желіну деңгейінің (5-ші белгі), популяция тығыздығының (16-шы белгі) және заттар айналымының (6-шы белгі) биотикалық реттелуі көп жағдайларда теріс кері байланыс ықпалының негізгі механизмі қызметін атқарады. Теріс кері байланыстың қызмет ету аймағының кеңуі нәтижесінде экожүйенің тұрақтылығы артып (17-ші белгі), оның энтропиясы төмендейді (18-ші белгі), ақыр аяғында экожүйеде жинақталған информация мөлшері артады (19-шы белгі).

Ластану кезінде немесе стрестің өзге түрлеріне байланысты экожүйе белгілерінің өзгеру векторы қарама-қарсы бағытқа ауысады. Бұған Батыс Сібірдің шағын өзендерінің мұнай өнімдерімен едәуір дәрежеде ластануына байланысты орын алған өзгерістерді талдау арқылы оп-оңай көз жеткізуге болады. Олар мыналар: қоректік тізбектердің барлық буындарының түрлік құрамының кедейленуі (фитопланктон құрамында 31 түрдің орнына 22 түр; жоғары сатыдағы өсімдіктердің 28 түрінің орнына 4 түр; зоопланктон құрамында — тармақ мұртшалы шаяндардың 5 түрінің орнына 1 түр; бентос құрамында — 45 түрдің орнына 20 түр, т. т.), доминанттықтың ластануға төзімді санаулы түрлерге шоғырлануы, стратификацияланудың (көпқабаттылықтың), яғни организмдердің микробиотоптар бойынша таралуының кемуі, бүкіл (суммарлық) биомассаның азаюы (түр әр алуандылығының төмендеуі нәтижесінде, немесе мұнаймен ластануға төзімді түрлер особьтерінің жеке салмақтарының кемуіне байланысты), зоопланктонның, жоғары сатыдағы өсімдіктердің арасын мекендеуші жануарлардың сиреуі және биомассаның мезобентосқа шоғырлануы салдарынан балықтардың қоректік базасының тарылуы. Сонымен, экологиялық сукцессия барысында жүретін өзгерістерді білу көптеген жағдайларда экожүйелерге көрсетілген антропогендік ықпалдың жағымсыз зардаптарын болжауға мүмкіндік береді.

Қауымдастық қызметінің негізгі нәтижесі — гетеротиптік реакциялардың нығаюы, минералдық заттардың сақталуы, орнықтылықтың артуы және информацияның көбеюі болып табылады. Бұл

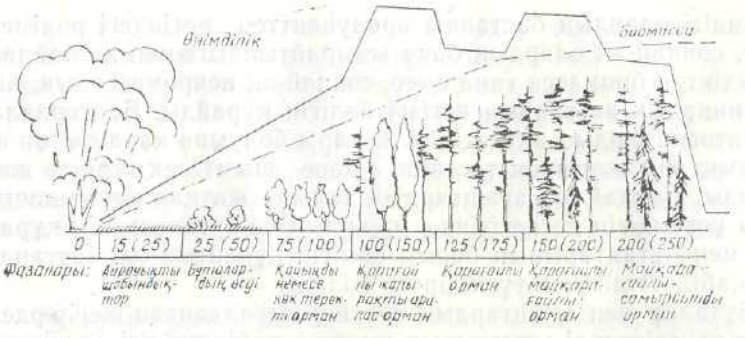
нәтиже жалпы гомеостаз деп аталады. Экологиялық сукцессияның стратегиясы игеріле алатын энергия ағыны мен тіршілік ету ортасының физикалық жағдайлары орнатқан шектеулер шеңберінде мүмкін болғанынша аукымды да әр алуан органикалық құрылымға жетуге бағытталады.

12.2. БАСТАПҚЫ ЖӘНЕ ҚАЙТАЛАНҒАН СУКЦЕССИЯЛАР. КЛИМАКС ҰҒЫМЫ

Экологиялық сукцессия бірнеше кезеңдерден өтеді, солардың барысында биотикалық қауымдастықтар бірнен соң бірі алмасып жатады. Сукцессия кезінде түрлердің алмасуының себебі, популяциялар қоршаған ортаны модификациялауға (өзгертуге) ұмтыла отырып, өзге популяциялар үшін қолайлы жағдайлар тудырады. Бұндай жағдай жүйенің биотикалық компоненттері мен абиотикалық компоненттерінің арасында тепе-теңдік орнағанша жалғаса береді. Белгілі бір ауданда бірін-бірі алмастырушы қауымдастықтар тізбегі серия деп аталады және де түрлердің санаулылары ғана сукцессияның бастапқы кезеңдерінен бастап, экожүйенің кемелденген шағына дейін сақталады.

Егерде экожүйенің дамуы бұған дейін ешқандай өзге қауымдастық қоныстанбаған танаптан (жуырда ғана жер бетіне көтерілген жартас, құм немесе жанартау жыныстарынан) басталса, бұндай процесс бастапқы сукцессия деп аталады. Егер экожүйенің дамуы бұған дейінгі қауымдастықтан тазартылған алаңда (мысалы, өңделмей қалған егістік жер немесе ағашы шауып әкетілген орман) жүретін болса, онда бұл қайталанған сукцессия болады. Ол әдетте бастапқы сукцессияға қарағанда тезірек жүреді, себебі бұрын қоныстанған территорияда «таза» («стерильді») аймақпен салыстырғанда қауымдастықтың дамуы үшін біршама қолайлы жағдайлары бар ортамен зат алмасу үшін қажетті кейбір организмдер сақталып қалған.

Бастапқы сукцессияның мысалы ретінде Мичиган көлінің төңірегіндегі дюналарды (құм шағылдарды) шөп басуын алуға болады. Дюналардың алғашқы қоныстанушылар (пионерлер) қауымдастығы астық тұқымдастардан, талдардан, шиеден, мақта ағашынан және жүйрік қоңыздар *(Cicindeline)*, ін қазғыш өрмекшілер *(Lycosidae)* және секіртпелер тәрізді жануарлардан тұрады. Алғашқы қоныстанушылар қауымдастығының соңынан орман қауымдастықтары келеді, бұлардың әрқайсының өзіне тән жануарлар әлемі бар. Дамудың өте құрғақ та құнарсыз жерде басталғандығына қарамастан, ақыр аяғында бұл жерде жалаңаш дюналарға қарағанда ылғалды және салқын букты-шағанды орман өсіп шықты. Орманның қалың, гумусқа (қарашірікке) бай, жауын құрттары мен моллюскалары бар топырағы өзі дамыған құрғақ құмға мүлде ұқсамайды.



12.3-сурет. Сібірдің қылқанды қара орманының (самырсынды-майқарағайлы тайганың) жойқын өрттен кейінгі сукцессиясы (Реймерс бойынша, 1990). Сандар сукцессия фазалары ұзақтығының ауытқуларын (жылдар) көрсетеді (жақша ішінде олардың аяқталу мерзімі көрсетілген). Биомасса мен биологиялық өнімділік еркін масштабта берілген.

Қайталанған сукцессияның мысалы ретінде шыршалы о маннның қалпына келуін алайық. Ағаш дайындаудан соң в месе өрттен кейін шыршалы орман өскен жердегі жағдайды өзгеретіндігі соншалық, босаған алаңға шырша қайта қоны тана алмайды. Өніп шыққан жас шырша өскіндері ашық же лерде көктемгі үсіктерден зақымдалып, жазғы ыстықтан за дап шегеді, сөйтіп жарық сүйгіш өсімдіктермен бәсекеле алмайды. Алғашқы екі жыл бойы ағашы шабылған жерл мен өртеңдерде шөптесін өсімдіктер — айрауық, күренот жә т. б. қаулап өседі. Көп кешікпей тұқымдары желмен тарал тын қайыңның, көк теректің, кейде қарағайдың толып жатқ жас өскіндері пайда болады. Ағаштар шөптесін өсімдіктер ығыстырып, бірте-бірте ұсақ жапырақты немесе қарағайл орман түзеді. Сонда ғана шыршаның қайта өсе бастауы үш қолайлы жағдайлар туады. Көленкеленуге төзімді шырш өскіндері жарық сүйгіш жапырақты ағаш түрлерінің жас ш бықтарымен тайталаса өседі. Шыршаның бойы жоғарғы қ батқа (яруска) жеткенде ол жапырақты ағаштарды толы ығыстырып шығарады. Негізінде май қарағайлы *(Abies sib rica)* — самырсынды *(Pinus sibirica)* солтүстік қылқанды о мандарының (тайганың) сукцессиясы да осылайша жүре (12.3-сурет).

Сукцессияның әрбір келесі кезеңі өзінен ілгері тұрған кезең қарағанда ұзағырақ созылады, биомассаның энергия ағыны бірл гіне қатынасының $(B/P+R)$ біршама жоғарылығымен және өзі тән доминант түрлерімен сипатталады. Ортаға әсіресе өсімдіктер дің доминант түрлері күшті ықпал көрсетеді.

Өсімдіктердің қауымдастықты қалыптастыруға қосар үлесін

ұлкендігі олардың бастапқы продуценттер ретіндегі ролімен ғана емес, сондай-ақ олардың баяу ыдырайтындығымен де байланысты. Өсімдіктер биомасса ғана емес, сондай-ақ некромассаның, яғни өлі органикалық заттардың негізгі бөлігін құрайды. Бактериялар мен детритофагтардың активтілігі жоғары болуына қарамастан өсімдік қалдықтары жапырақ төсеніші және шымтезек түрінде жиналып қалады. Сондай-ақ, ағаштардың толып жатқан қауымдастықтардағы үстемдігін де негізінде олардың өз организмінің құрамында діні мен бұтақтарының басым бөлігін құрайтын өлі заттарды сақтау қабілеттілігімен түсіндіруге болады.

Бұталар мен ағаштардың орташа ылғалданған жерлерден шөптесін өсімдіктерді ығыстырып шығару қабілеттілігі едәуір дәрежеде олардың негізінен өлі тірек ұлпасынан (ағаш сүрегінен) тұратын ұзын да күрделі тармақталған «қаңқасының» төңірегінде дамыған бөрікбасының (кронасының) және тамыр жүйесінің болуымен байланысты. Өз кезегінде құрлықтық тіршілік мекендеріндегі сукцессия өсімдік формаларының жүйелі түрде ауысуына әкеліп соғады. Сукцессияның бастапқы және аяққы кезеңдерінде кездесетін өсімдіктер үшін өсу мен көбеюдің әр түрлі стратегиялары тән (12.2-кесте). Сукцессияның бастапқы кезеңдеріне жататын өсімдіктер өзінің таралу қабілетінің жоғарылығы арқасында жаңадан пайда болған немесе бұзылған тіршілік мекендерін тез қоныстанып

12.2-кесте. Сукцессиялардың әр түрлі кезеңдеріне тән өсімдіктердің жалпы сипаттамалары (Риклефс бойынша, 1979)

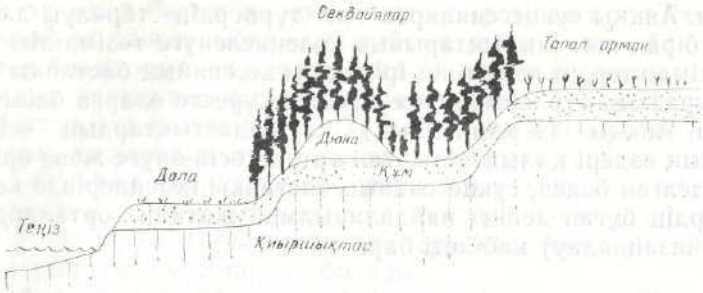
Сипаттамалары	Бастапқы кезеңдер	Аяққы кезеңдер
Тұқымдарының саны	Көп	Аз
Тұқымдарының көлемі	Ұсақ	Ірі
Тұқымдарының таралуы	Желмен; жануарларға жабысып таралады	Салмақ күшінің әсерімен; жануарлар жұтады
Тұқымдарының сақталуы	Ұзақ сақталады; дамылдау кезеңі топырақта өтеді	Қысқа
Тамырлары мен сабақтары санының арақатынасы	Төмен	Жоғары
Өсімдіктің өсу жылдамдығы	Жоғары	Төмен
Кемеліне жеткен өсімдіктердің көлемі	Ұсақ	Ірі
Көленкеленуге төзімділігі	Төмен	Жоғары

алады. Аяққы сукцессияларға тән түрлердің таралуы да, өсуі де баяу, бірақ жас шыбықтарының көленкеленуге төзімділігі мен ересек өсімдіктердің көлемінің ірілігі сукцессияның бастапқы кезеңдерін құрайтын түрлермен бәсекелестік күресте оларға басымшылық береді. Аяққы (терминалдық) қауымдастықтардың өсімдіктері олардың өздері қалыптастырған ортада өсіп-өнуге және өркендеуге бейімделген болса, сукцессияның бастапқы кезеңдерінде кездесетін түрлердің бұған дейін пайдаланылмай жатқан орталарды игеру (колонизациялау) қабілеті бар.

Жануарлардың денелері әлдеқайда тез ыдырайды, дегенмен кейде олардың қалдықтары да өсімдік қалдықтарына ұқсап, қауымдастықтың құрамы мен ондағы сукцессияның барысын анықтайды. Бұндай жағдай, мысалы, маржандардың өсуі барысында олардың әкті қаңқалары жиналып қалған кезде орын алады. Дегенмен, тұқыммен қоректенетін құстардың өсімдік жамылғысының өзгеруіне ықпал ету мүмкіншілігін де жоққа шығаруға болмайды.

Дамып келе жатқан серияның терминалдық (аяққы) немесе орнықты қауымдастықтығы — *климакстық* қауымдастық болып табылады. Климакстық қауымдастықтың дамып келе жатқан және басқа да орнықсыз күйдегі қауымдастықтардан айырмашылығы — органикалық заттардың жылдық таза өнімінің өте аз болуы немесе мүлде болмауы. Әрбір климаттық аймақ үшін жалғыз ғана климаттық климакс және көптеген эдафикалық климакстар танылады. *Климаттық климакс* — экожүйенің берілген аудандағы бүкіл дамуы соған жетуге бағытталатын, жалпы климаттық жағдайлармен тепе-тең күйдегі теориялық қауымдастық. Теориялық қауымдастық ортаның физикалық жағдайлары осы аймақтағы басым климаттың ықпалын өзгерте алатындай дәрежеде ерекшеленбейтін (экстремалдық емес) жерлерде жүзеге асырылады (орнайды). Жер рельефі, топырақ, су қоймалары, өрттер, саздану және т. б. факторлар климаттық климакстың дамуына кедергі келтіретін жерлерде сукцессия *эдафикалық климакстың* қалыптасуымен аяқталады. Мысалы, жер рельефіне және топырақ ерекшеліктеріне қарай, бірдей тау жыныстарынан құрылған және іргелес орналасқан теңіз терассалаларында әр түрлі қауымдастықтар дамып жетіледі (12.4-сурет). Экожүйенің негізгі модификациялаушы факторы биотикалық қауымдастық болғандықтан, ортаның физикалық жағдайлары неғұрлым экстремалды болған сайын экожүйенің дамуының жалпы климаттық жағдайлармен тепе-тең күйге жетпей тоқтап қалу ықтималдығы да соғұрлым арта түседі.

Бұлардан басқа апаттық (немесе циклдық) климакс деген ұғым бар. *Апаттық климакс* — экожүйенің өрт, зиянкестер және т. с. с. периодты түрде қайталанып отыратын апаттарының арқасында пайда болатын терминалдық күйі. Табиғи апаттар климакстық



12.4-сурет. Солтүстік Калифорнияның теңіз жағалауына жақын орналасқан танабындағы эдафикалық климакстар (Одум бойынша, 1975).

қауымдастықты жояды және сол арқылы экожүйе апаттық фактордың әсеріне көбірек ұшырайтын климакстық күйге дейін созылатын сукцессияның қайталануына жағдай туғызады. Бұндай процесс әлденеше рет қайталанып, бірте-бірте өзінің күнелтуі үшін қайталанып отыратын табиғи апаттарды қажет етеді, өзін-өзі сүйемелдеуші табиғи жүйе болып қалыптасады.

Кейде апаттық климакс қауымдастықтары ұланғайыр территорияларды қамтиды. 2—3 млн гектарға дейін ауданды алып жатқан Калифорниядағы чапарраль бұталары соның мысалы бола алады. Бұл ретте сукцессияның нәтижесі өрт тез шалатын бұталы қауымдастық болып табылады.

Кез келген сукцессия циклды процесс деген көзқарас бар. Өзгерістердің циклдылығы әр түрлі және де ұзақтығы әр түрлі циклдардың бір-бірімен қабаттасып келуіне байланысты кейде өте күрделі болуы мүмкін. Кейбір жағдайларда циклдың қандай да бір кезеңі (фазасы) өте ұзаққа созылуы мүмкін, соған байланысты процесс циклсіз болып көрінуі ықтимал. Бірақта үнемі олай бола бермейді. Көпшілікке танымал бір мысал келтірейік. Өртеңге мүктер мен пионерлік шөптесін өсімдіктер шығады, олардың орнын танқурайлы-күренотты ассоциация басады, одан соң қайынды орман, одан соң өте ұзақ уақытқа қылқанды орман орнығады. Дегенмен де бұл жерде циклдылықтың бар екені анық: қылқанды орман (әсіресе, өзінің өсу аймағының солтүстігне таман жатқан аудандарда) бірте-бірте топырақты құнарсыздандырады, осыған байланысты топырақтың коректік минералдық заттарын қажет етпейтін сфагнум мүктерінің жамылғысы күшейіп, ақыр аяғында (тағы да өте ұзақ мезгілге) көтеріңкі батпақ орнығады. Батпақ тым өсіп кеткен жағдайда мүк жамылғысы сирейді, жалаңаштанған шымтезек (торф) беті құрғап, шымтезек тұтанады, өрттен кейін ағаштардың өлі қалдықтары мен шымтезектің құрамындағы минералдық элементтермен байытылған өртең қалады. Нәтижесінде бәрі басынан бастап қайталануы мүмкін.

Адам көп жағдайда экожүйенің дамуына ықпал ете отырып, оның климакстық күйіне жетуіне кедергі жасайды. Егер берілген жер үшін климаттық немесе эдафикалық климакс болып табылмайтын қауымдастық адамның немесе үй жануарларының әрекеті арқасында сақталатын болса, ол *дисклимакс* немесе *антропогендік субклимакс* деп аталады. Мысалы, жайылымдықтарды шектен тыс пайдалану, аймақтық климат жағдайларына сәйкес дала сақталуы тиіс жерлерде шөлдік қауымдастық қалыптастыруы мүмкін. Бұл жағдайда шөлдік қауымдастықтар — дисклимакс, ал дала — климаттық климакс болады.

Сонымен, сукцессия дегеніміз — нәтижесінде биотикалық қауымдастық пен физикалық орта арасында тепе-теңдік орнайтын, экожүйенің бағытталған дамуы. Сукцессия барысында организмдердің түрлік популяциялары және олардың арасындағы функционалдық байланыстардың түрлері (типтері) бірін-бірі белгілі заңдылыққа сәйкес периодты түрде және қайталанып алмастырып отырады. Экожүйелер эволюциясының сукцессиядан айырмашылығы — бұл олардың ұзақ уақытқа созылған тарихи даму процесі болып табылады. Эволюциялық процестердің жоғарыда суреттелген процестерден түбегейлі айырмашылығы — олар қайталанбайды, демек ациклды. Эволюция барысында әдетте бір мезгілде экожүйенің макросипаттамалары да, микросипаттамалары да қайталанбастай болып өзгереді. Бүкіл биосфераға қатысты айтар болсақ, бұл шын мәнінде Жер бетіндегі тіршіліктің ол пайда болған кезден бастап біздің заманымызға дейінгі даму тарихы.

12.3. ЭКОЖҮЙЕНІҢ ЭВОЛЮЦИЯСЫ

Экожүйелердің эволюциялық жолмен дамуы туралы мәселенің маңызы өте зор, себебі оның шешілуі — біздің планетамыздағы тірі организмдер қауымдастықтарының осы күнгі әр алуандылығын, оның геологиялық тарихы бойындағы флоралар мен фауналардың алмасуын түсінуге алып келер кілт. Тірі организмдер эволюциясының негізінде түр деңгейінде не одан гөрі төменірек деңгейлерде әсер ететін табиғи сұрыпталу жатыр. Сонымен қатар, табиғи сұрыпталу экожүйелер деңгейінде де маңызды роль атқарады. Оны біріне-бірі тәуелді автотрофтар мен гетеротрофтардың өзара сұрыпталуына (коэволюция) және бүтіндей алғанда экожүйе үшін жағымды белгілердің (бұл белгілердің нақты иеленушілері үшін тиімсіз болуы ықтималдығына қарамастан) сақталуына әкеліп соғатын топтық сұрыпталуға бөлуге болады.

Өте кең мағынада алғанда *коэволюция* экологиялық байланыстары арқылы бір-бірімен тығыз ұштасып жатқан, бірақ гендері алмаспайтын екі (не одан көбірек) таксонның бірлескен эволюциясын білдіреді. Жыртқыштар популяциясының ішінде жүретін табиғи сұрыпталу жемтігін іздеу, ұстау және жеудің эффективтілігін (нәтижелілігін) үнемі арттырып отырады. Оған жауап ретінде жем-

тік популяциясында особьтердің ұсталу және желінуден құтылып кетуіне мүмкіндік беретін бейімделушіліктер жетілдіріледі. Демек, «жыртқыш-жемтік» қарым-қатынастарының эволюциясы барысында жемтік әсерлесуден құтылу бағытында әрекет етсе, жыртқыш осы әсерлесуді үзбей сақтап қалу бағытында әрекет етеді.

Жемтіктердің жыртқыштардың қысымына қарсы тұруына мүмкіндік беретін толып жатқан әдістер бар. Оларды мынадай категорияларға жатқызуға болады: қорғаныш мінез-құлық (қашып құтылу, бұғып қалу, індерді пайдалану және т. с. с.), қорғаныш пішін мен қорғаныш рең (жасырушы, үркітуші, сақтандырушы, мимикрия), жеуге жарамсыз немесе улы болу (әдетте, сақтандырушы реңмен бірге жүреді), ата-аналық және әлеуметтік мінез-құлық (ұрпағын қорғау, ескерту сигналдары, топтың бірлесіп қорғануы және т. с. с.). Өсімдіктердің қорғаныс амалдарының қатарына жапырақтарының қатқыл болуы, ірілі-ұсақты тікенектер, улы заттар, жануарлардың қоректенуіне репелленттік және ингибиторлық әсер етуші заттар жатады.

Жыртқыштар мен басқа да «қанаушылардың» жемтігін ұстау үшін қолданатын әдіс-амалдарының ұшталғандығы бұдан кем түспейді. Мысал үшін, арыстандар мен қасқырлардың ұйымдасқан аңшылық мінез-құлқын, жыландардың улы имек тісін, сондай-ақ өрмекшілер мен олардың өрмектерін, мұхиттың шыңырау терендерінде тіршілік ететін қармақшы балықтарды немесе жемтігін орап тұншықтыратын айдаһарларды еске түсірейік.

Құмырсқалар мен тропикалық акациялардың бір түрінің арасындағы байланыс коэволюцияның тамаша мысалы бола алады. Тәжірибе ретінде ағашты барлық құмырсқалардан тазартса, әдетте құмырсқалар жейтін фитофаг насекомдар акацияның барлық жапырақтарын жеп қояды да, ол опат болады. Демек, акация өзін өзге насекомдардан қорғайтын насекомдарға тәуелді.

Сабақтас эволюция қоректік тізбектің бір емес, бірнеше буынын қамтуы мүмкін. Мысалы, монарх көбелегінің жұлдызқұрты құрамында өте улы жүрек гликозидтері бар сүттігенді өсімдіктермен қоректенеді. Улы зат ересек көбелектердің денесінде де сақталады, соның арқасында олар жәндіккоректі құстардан қорғанатын өте күшті қаруға ие болады. Сөйтіп, көбелектер өзге жәндіктер үшін жарамсыз өсімдіктермен қоректенумен қатар, өсімдіктердің уын жыртқыштардан қорғану үшін пайдалану мүмкіндігіне де ие болған.

Топтық сұрыпталу — бұл бір-бірімен міндетті түрде тығыз әрекеттесе бермейтін организмдер топтарындағы табиғи сұрыпталу. Ол түрлік деңгейден гөрі жоғары деңгейде ықпал етеді және экологиялық жүйелердің орнықтылығының нығаюына әкеліп соғады деген болжам бар. Генетиктердің топтық сұрыпталуға қатысты көзқарастары әр түрлі. Дегенмен, түр эволюциясында экожүйенің орнықтылығын жоғарылататын белгілердің сақталу тенденциясы анық байқалады. Түр ішіндегі және түр аралық бәсекелестік экологиялық қуыстар айырмашылықтарының эволюциясына әкеліп соғады. Өз кезегінде, бұндай айырмашылықтардың болуы берілген қауымдастықтың ресурстарының, соның ішінде өсімдіктері мен жануарларының, олардың эффективті қорына біршама пропорционал мөлшерде пайдаланылуының кепілі болады. Жемтіктің эволюциясы бір трофикалық деңгейден келесі деңгейге тасымалданатын энергияның азаюына және экожүйенің орнықтылығының артуына, ал жыртқыштың эволюциясы — энергия тасымалының нәтижелілігінің артуына және орнықтылықтың төмендеуіне әкеліп соғады. Жыртқыш аулайтын жемтік түрлерінің әр алуан болуы, сондай-ақ жемтікті ұстау үшін жұмсалар күштің өзгеруіне жауап ретінде жыртқыштың өз рационын өзгертуге қабілеттілігі жемтік популяциясының тұрақтылығына, демек қауымдастықтың орнықтылығына да ықпал етуі ықтимал.

Экожүйелер эволюциясы барысында биотикалық қауымдастықтың орнықтылығы ғана артып қоймайды. Организмнің жеке-дара дамуы (онтогенез) филогенездің* қысқаша қайталануы болып табылатындығы тәрізді, экожүйелердің эволюциясы да олардың сукцессиялық дамуы барысында қайталанады. Егер біз ертедегі және соңғы геологиялық дәуірлердегі экожүйелердің құрылымын салыстырсақ, экожүйелердің эволюциясы барысында олардың түр әралуандылығы артып, биогеохимиялық циклдардың тұйықталатынын, түрлердің жүйе ішінде ресурстардың біркелкі бөлінуін қамтамасыз ету және олардың жүйеден тысқары шығып кетуіне қарсыласу қабілеттілігінің артатынын көреміз. Түрлер эволюциясында жекелеген формалардың күрделіленуі прогрессивтік жалпы дамумен қатар жүретіні тәрізді, экожүйелер эволюциясында да *К* — сұрыпталу арқылы реттеліп, ресурстардың қайта бөлінуінің неғұрлым жетілген әдістерін жүзеге асыратын экожүйелер қалыптасады.

К — сұрыпталудың қасиеттерінің бірі — эволюциялық өзгеріс қарқынының баяулауы болып табылады. Қаныққан, жақсы теңгерілген экожүйеде эволюцияны тежеуші толып жатқан тосқауылдар бар: экологиялық қуыстар тығыз толтырылған, топтардың арасындағы байланыстар берік. Бұндай жүйеге сырттан бәсекелестік қабілеті жоғары бірен-саран түрлер ғана ене алады. Демек, экожүйенің теңгерілгендігі организмдердің эволюциясын қатты тежейді.

Эволюциялану мүмкіншіліктері әсіресе жоғары топ — ірі омыртқалы жануарларда. Олар әдетте бірнеше экожүйеде тіршілік етеді және қауымдастықтың өзге мүшелеріне біршама аз ықпал көрсетеді. Сондықтан ірі омыртқалы жануарлардың өзгерістері көбіне тек ірі омыртқалы жануарларға ғана

* Филогенез — берілген организм жататын түрдің тарихи дамуы.

(жыртқыш — жемтік жүйесі бойынша) әсер етеді де, жүйенің орнықтылығына ықпалы шамалы болады. Керісінше, ұсақ жануарлар өздерінің жоғары өнімділігінің арқасында қауымдастықта елеулі роль атқарады, сол себепті потенциалды мүмкіншіліктерінің үлкендігіне (жоғары өсімталдығына, тіршілік циклдарының қысқалығына, ұрпақтарының жиі-жиі ауысуына) қарамастан, кемелденген экожүйелерде баяу эволюцияланады.

Ірі масштабты стрестер кезінде экожүйелердің эволюциялану қарқыны күрт өзгереді. Экожүйені тұрақтанған күйінен ауытқыта алатын кез келген фактор эволюция қарқынының шапшаңдауының бастамасы болады. Бұндай факторлар қызметін климаттың Жер шары көлеміндегі өзгерісі, геологиялық құбылыстар, материктердің жалғасуы кезіндегі жаппай иммиграция және т. с. с. атқаруы мүмкін. Бұрынғы байланыстардың үзілуі жағдайында жаңа түрлер көптеп түзіле бастайды. Жаңа ірі таксондар пайда болады, яғни эволюция макроэволюциялық сипатқа ие болады. Әрине, бұл процесс миллиондаған жылға созылады. Жер тарихында көптеп кездесетін осы тәрізді құбылыстар (бор кезеңіндегі күйзеліс және т. с. с.) экологиялық күйзеліс (экологиялық кризис) деп аталады. Шамамен осыдан 95—105 млн жыл бұрын, бор кезеңінің орта шенінде биосферада болған түбегейлі өзгерістер экологиялық күйзелістің мысалы бола алады.

Бор кезеңінің шөгінділерінде гүлді өсімдіктердің қалдықтары алғаш рет көп мөлшерде кездесе бастайды. Ботаниктердің пікірінше, бұл топ әлдеқайда бұрын пайда болған, бірақ ұзақ уақыт бойы биосферада айтарлықтай роль атқармаған. Аталған өсімдіктердің тозаңшаларының жекелеген үлгілері төменгі бордан бастап кездеседі, жапырақтарының алғашқы қалдықтары да осы қабаттан табылған. Төменгі бордың аяғына таман бұндай қалдықтардың мөлшері едәуір артады. Негізгі бетбұрыс ерте бордың соңы — аяққы бордың басында, шамамен 20 млн жылдың ішінде жүзеге асырылды. Аяққы бор қабаттарында жабық тұқымдылар барлық аймақтарда көптеп кездеседі, олардың үстемдігі әлемдік сипат алады. Дәл сол кезде бұған дейін басым болған өсімдіктердің (беннетит тәрізділер, саговник тәрізділер) көпшілігі жойылады. Насекомдардың көптеген көне тұқымдастықтарының жойылуы мен олардың фаунасының жаңаруындағы ең қауырт шақ та осы кезеңге сәйкес келеді. Өсімдіктер мен жәндіктер әлеміндегі мұндай өзгерістердің құрлықтағы омыртқалы жануарларға әсерін тигізбеуі мүмкін емес еді. Ең бір жақсы зерттелген топтың — динозаврлардың түрлерінің саны бор кезеңінің орта шенінде күрт азайғаны белгілі, кейініректе олар тұтасымен жойылып кетті. Бауырымен жорғалаушылардың (рептилиялардың) өзге топтары да (кесірткелер, тасбақалар, крокодилдер) елеулі өзгерістерге ұшырады; бор кезеңінің аяқ шенінде жыландар пайда болды. Плацентальды сүтқоректілердің алғашқы қалдықтары да төменгі бордың аяқ шенінен бастап кездеседі. Құстар бор кезеңінің өзінде-ақ түрлерге бай топ болса керек.

Сонымен, жабық тұқымды өсімдіктердің экспансиясы және олардың бұған дейін үстем болған продуценттерді ығыстырып шығаруы фаунаның бүтіндей дерлік жаңаруына әкеліп соғады. Насекомдар өсімдіктермен тозаңдандыру, қоректену, өсімдіктер қалыптастыратын микроклимат арқылы тікелей байланысты болғандықтан, насекомдар фаунасының жаңаруы өсімдіктер жамылғысы құрамындағы өзгерістердің салдары болып табылады. Омыртқалы жануарлар құрамының өзгеруіне өсімдіктер әлемінің қайта құрылуы ғана емес, сонымен қатар насекомдар құрамының өзгеруі де себепші болды. Оның үстіне, метаболизмі бұған дейінгі басым болған өсімдік топтарына қарағанда өзгеше болатындықтан, жабық тұқымдылар өзінің тіршілік ету ортасының химиялық құрамын өзгертіп, оны олармен тікелей бәсекелестікке түспейтін көптеген организмдердің тіршілігі үшін жарамсыз күйге келтіруі тиіс еді. Атмосфераның, топырақ пен су қоймаларының да өзгерістерге ұшырауы ықтимал. Өсімдіктер жамылғысының ауысуы өзендердің ағысына, топырақтағы ылғалдың таралуына, атмосфераның сапырылысуына, ал атмосферадағы көмірқышқыл газы деңгейінің өзгеруі арқылы планетаның атмосфералық балансына ықпал етті.

Жабық тұқымдылар, бұған дейінгі қауымдастықтардай емес, бастапқыда қанықпаған, сол себепті орнықсыз болған жаңа қауымдастықтардың қалыптасуы үшін қажетті жағдайлар туғызды. Толтырылмай қалған экологиялық қуыстардың көптігі мен бәсекелестіктің әлсіздігі солардың орнын толтыру бағытындағы эволюциялық өзгерістерге итермелеп, ескі фаунаның қалдықтарынан жаңа топтардың пайда болуына әкеліп соқты. Бұл процесс бастапқыда баяу жүргенімен, көне фаунаның жойылуы үдеген сайын тез қарқынмен жылжып, кейінірек экожүйелер қаныққан кезде қайта баяулады. Солардың нәтижесінде қалыптасқан орнықты жаңа қауымдастықтар өздерінің негізгі ерекшеліктерін осы күнге шейін сақтап келеді.

Бор кезеңіндегі экологиялық күйзеліс жөніндегі мағлұматтар табиғат қорғау проблемаларына тікелей қатысы бар бірқатар қорытындылар жасауға мүмкіндік береді. Жабық тұқымдылардың енуіне байланысты экожүйелерде орын алған эффект адамзат болдырмауға тырысып отырған эффектіге өте ұқсас. Оның ауқымдылығы экологиялық қауіптің көлемін айқын сипаттайды. Экожүйелердің күйзелістік жағдайдан шығуы үшін геологиялық тұрғыдан

нда ұзақ аралық — 30 млн жылдан астам уақыт қажет болды. бір некорытынды күйзелістің өзінің сипаты жайында болмақ. ншіденен, экожүйелердің ыдырауы секірмелі түрде жүреді. Екін-ен, ол компенсаторлық (кемістіктің орнын толтыратын) эволю-ық құбылыстарға және организмдердің жаңа топтарының пай-олуына әкеліп соғады, толып жатқан өсімдіктер мен жануар-бір мезгілде эволюцияға ұшырайды. Организмдердің қандай еттергеге не болары беймәлім жаңа түрлерінің жаппай қалып-каупін анық бой көрсетеді! Бұл қасиеттердің қаншалықты тү-йлі өзгешеше болуы мүмкін екендігін мына мысалдан-ақ байқауға ды: қа ауымдасқан насекомдардың барлығы — термиттер, құ-скалар, аралар — бор күйзелісі барысында пайда болды, оған н әлеуметтік сипатта тіршілік етуші насекомдар болмаған.

13-ші тақырып

ЭКОЖҮЙЕНІ ЗЕРТТЕУДІҢ ХРОНОЛОГИЯЛЫҚ АСПЕКТІСІ

Табиғаттағы экожүйелерді ажырату (шекараларын анықтау) *көп жағдайларда едәуір қиын мәселе болып шығады. Біріншіден,* экожүйенің ең шағын (минималды) өлшем бірлігі туралы келісілген ортақ көзқарас жоқ. Кейбір зерттеушілер бұндай бірлік ретінде біршама қарапайым, көлемі жағынан шағын қауымдастықтарды — шіріп жатқан ағаш діңінің қауымдастығын, тұңғиықгүл *(Nymhaea alba)* жапырағының бетін қоныстанған организмдер қауымдастығын және т. с. с. қарастыруға бейімділік танытады.

Шындығында, 8-ші тақырыпта келтірілген экожүйе анықтамаларының алғашқысын — «...берілген танаптағы барлық организмдерді қамтитын, үздіксіз өзгеріп тұратын кез келген біртұтастық» деген анықтаманы негізге ала отырып, трофикалық деңгейлері бар, *микроклиматқа әсер ететін т. с. с. талаптарға сәйкес келетін кез* келген биоценозды экожүйе деп есептеуге болар еді. Дегенмен, екінші тұжырымдаманы да еске алайық: оның бірінші тұжырымдамадан айырмашылығы — «тарихи қалыптасқан жүйе» деп уақыт факторы да қамтылған. Демек, шіріген томардың «тұрғындарын» немесе сиыр жапасын мекендеген сапрофаг-түрлер комплексін экожүйенің аз уақыт қана тіршілік ететін фрагменттері (бөліктері) ретінде қарастырған жөн сияқты. Оларды микроэкожүйелер деп қарастыруға болады (Р. Дажо оларды «синузия» деп атайды). Микроэкожүйенің автономдығы (дербестігі) салыстырмалы нәрсе және де айтарлықтай дәрежеде экожүйенің өзге фрагменттеріне *тәуелді болады. Осы айтылғандарды ескере отырып,* экожүйенің минималды өлшем бірлігі ретінде микроэкожүйелерден гөрі ірі бірліктер — шабындық, орман, егістік танабы, көл және т. т. қабылдануы тиіс.

13.1. БИОГЕОЦЕНОЗДАРДЫ АЖЫРАТУ ПРИНЦИПТЕРІ

Экожүйелерді ажырату кезінде физиономиялық, таксономиялық және экологиялық болып бөлінетін, ерекшелендіруші белгілердің бірін таңдап алу мәселесі пайда болады. Физиономиялық белгілер негізінде морфологиялық типтері ұқсас және маусымдық дамуы *біркелкі өсімдіктер бірдей пропорцияда шоғырланған, өсімдік жа*мылғысының келбеті ұқсас алаңдарды ажыратуға болады. Бұндай тәсіл өсімдіктердің бір не екі доминант түрі болған жағдайда қолайлы, мысалы, қарағайлы ормандағы — қарағай, шыршалы ормандағы — шырша немесе шабындықтағы түлкіқұйрық *(Alopecurus pratensis)* пен қазтамақ *(Geranium pratense)* қауымдастығы.

Таксономиялық критерийлер саны жағынан басым жекелеген түрлерге немесе тән түрлер деп аталатын белгілі бір түрлер жиынтығына негізделеді. Бірақ санаулы ғана тән түрлері болатын жағдайлар біршама сирек кездеседі. Көбінесе тән түрлердің едәуір

үлкен тобымен жұмыс істеуге тура келеді. Табиғи жағдайда кез келген экожүйенің құрамына өзге экожүйелерде де кездесуі ықтимал элементтердің белгілі бір мөлшері кіреді, бірақ олар нақтылы бір экожүйеде ғана бірлесіп тіршілік етуге қабілетті болып шығады. Түрлердің осы тобы немесе тән түрлер жиынтығы, экожүйені ерекшелендіретін ең сенімді белгі болып табылады. Тән түрлер жиынтығы байқалмаған жағдайда, оны анықтау үшін статистикалық әдістер қолдануға тура келеді.

Ақырында, экожүйелерді экологиялық белгілері бойынша, яғни абиотикалық ортаның параметрлері бойынша ажыратуға болады. Бірақ, толып жатқан өлшеулерді қажет ететіндіктен бұл әдіс өте қиын.

Қиыншылықтардың келесі бір көзі — экожүйелердің шекараларын анықтау. Кейбір жағдайларда бір экожүйе мен келесі экожүйенің арасындағы айырмашылық айқын байқалады; орман мен егістіктің, орманның өртенген бөліктері мен өрттен аман қалған бөліктерінің арасындағы шекаралар солардың қатарына жатады. Экожүйенің нақты өлшем бірлігі биотикалық қауымдастық емес, экожүйенің өзі болатындықтан, абиотикалық факторлар күрт өзгеретін жерлерде экожүйенің шекараларын анықтау онша қиын шаруа емес. Абиотикалық факторлардың өзгергендігін стенобионттығына байланысты физикалық ортаның күрт өзгеруінің критериі қызметін атқаратын индикатор түрлерге қарап оңай болжауға болады.

Энергия ағынының бірдей мөлшерімен биомассаның үлкен бөлігін сүйемелдей алатындықтан, ірі түрлер ұсақ түрлерге қарағанда жақсы индикатор болып табылады. Органикалық заттардың ұсақ түрлердегі айналым жылдамдығының үлкендігі соншалық, зерттеу жүргізілген сәтте тіркелген жеке бір түрдің айтарлықтай пайдалы экологиялық индикатор болмауы да мүмкін.

Бірқатар жағдайларда абиотикалық факторлардың бірте-бірте өзгеруі экожүйенің шекараларын анықтау жолында едәуір қиындықтар тудырады. Бұндай құбылыс, мысалы, беткейлерде байқалады. Жадағай беткейдегі қауымдастықтардың бірте-бірте өзгеруін абиотикалық факторлар градиенті анықтайды, сондықтан кейбір экологтар оларды көршілес экожүйелер емес, *континийум* деп аталатын белгілі бір үздіксіздік ретінде қарастырады. Дегенмен, қауымдастықтар шын мәнінде біркелкі болатындай дәрежеде шектелген территориялардағы биотикалық қауымдастықтарды талдау, олардың арасында азды-көпті үзілістер бар екендігін көрсетеді және жадағай беткейден бірнеше экожүйе табуға мүмкіндік береді. Қия беткейде үздіксіздіктің жіктелуі айқындау білінеді, бұл экожүйелердің шекараларын анықтауды жеңілдетеді.

Қауымдастық шекаралары анық ажыратылатын жағдайда бірбірімен бәсекелес екі қауымдастықтың арасында талас аймағы немесе экотон пайда болады. Басқаша айтқанда *экотон* — әр түрлі қауымдастықтардың, мысалы, орман мен шабындықтың немесе теңіз табанының құмдауыт және тастақ бөліктерінің арасындағы өтпелі аймақ болып табылады. Осы бір шекаралық аймақтың ұзақтығы бірталай болуы мүмкін, бірақ ол көршілес экожүйелер алып жатқан территориялардан әлдеқайда тар болады. Әдетте экотондық қауымдастықтың құрамына іргелес қауымдастықтарда кездесетін түрлердің едәуір бөлігі, ал кейде солармен қатар тек экотонға ғана тән түрлер де кіреді. Экотондағы түрлердің саны және олардың кейбіреулерінің популяцияларының тығыздығы көбіне оның екі жағында жатқан экожүйелерге қарағанда жоғары болады. Қауымдастықтар шекараларында тірі организмдердің әралуандылығы мен тығыздығының жоғарылау тенденциясы *жиек эффектісі* деп аталады.

Үйреншікті әрі адам үшін ең маңызды экотондардың бірі — орман жиегі. Орман жиегін ормандық және шөптесін қауымдастықтардың арасындағы өтпелі қауымдастық ретінде анықтауға болады. Қандай жерде тіршілік еткеніне қарамастан, адам өз баспанасының маңында орман жиегі қауымдастықтарын сақтап қалуға тырысады. Айталық, егер адам орманға қоныстанса, ол орманды шабындықтармен аралас-құралас орналасқан шағын танаптар қалатындай етіп отайды. Ал ашық алқаптарды қоныстанғанда ағаштар егіп, тағы да ландшафттың құрылымына мозаикалық сипат береді. Әдетте, орманда немесе далада кездесетін кейбір түрлер адам қолымен жасалған орман жиегінде сақталып қалуы мүмкін. Орман жиегінде тіршілік етуге жақсы бейімделген келесі бір түрлердің, әсіресе арам шөптердің, құстардың, насекомдар мен сүтқоректілердің бірқатар түрлерінің особьтері көптеп кездеседі. Әнші құстардың тығыздығы қыстақтардың ішінде, ірі ауылды мекендердің айналасында және тағы да сол сияқты аралас тіршілік мекендерінен құралатын, демек бірыңғай орман немесе ірі егіс алқаптарына қарағанда шекараларының ұзақтығымен сипатталатын жерлерде жоғары болатыны белгілі.

Сонымен, көрші қауымдастықтармен тепе-теңдік күйіндегі қауымдастықтардың шекаралары осы шекаралар ауқымында шешуші роль атқаратын кейбір сыртқы орта факторларының модификациялары арқылы анықталады. Керісінше, бұндай қауымдастық алып жатқан алаңда тіршілік мекенінің ерекшеліктері қауымдастықтың өмір сүруі және сақталуы үшін қайшылық туғызбайтын өзгерістерге ұшырайды.

13.2. ЭКОЖҮЙЕЛЕРДІҢ БАҒЫНЫШТЫЛЫҚ (ИЕРАРХИЯЛЫҚ) ҚАТАРЫ

Экожүйелердің ең шағын өлшем бірлігін — биогеоценозды тағайындап алғаннан соң, экожүйелердің иерархиялық қатарын құруға болады (13.1-сурет). «Биогеоценоз» терминін осы мағынада қолдана отырып, біз экожүйе мен биогеоценоз арасындағы теңдік

белгісін экожүйелер иерархиясының ең төменгі сатысы үшін ғана қалдырамыз. Бұндай деңгейлердің әрқайсының болуы оның ерекше (өзіне ғана тән) факторларының әсерімен анықталады. Факторлардың масштабы төменгі деңгейлерден жоғарғы деңгейлерге көтерілген сайын ұлғая түседі:

Биосфера ←— ғосмостық фактор

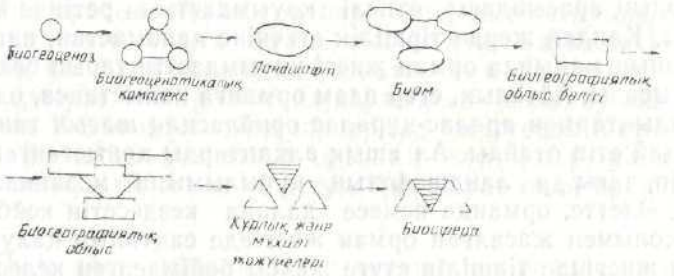
Құрлық және мұхит экожүйелері ←— геологиялық фактор

Биогеографиялық облыс ←— эволюция факторы

Биом ←— климаттық климакс факторы (аймақтық климат)

Ландшафт ←— рельеф (жер бедері) факторы

Биогеоценоз ←— эдафикалық климат (мезоклимат) факторы

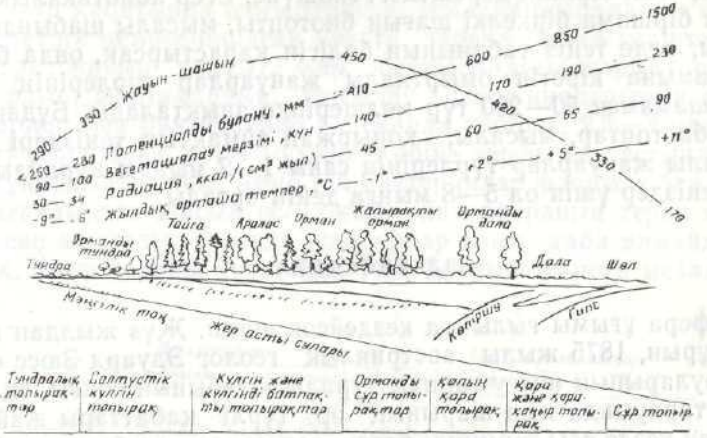


13.1-сурет. Экожүйелердің иерархиялық (бағыныштылық) қатары.

Деңгейлердің әрқайсын жеке-жеке қарастырып өтейік. Қауымдастықтарды климаттық климакс күйінде сақтап тұра алатын алаңдардың проценттік үлесі әр облыс үшін әр түрлі. Дегенмен, кез келген экожүйенің даму стратегиясының мәні климаттық климаксқа жету болатындықтан, басты құрлық экожүйесі ретінде биомдарды алуға болады. Олар, атап айтқанда, климакстық климаттық өсімдік жамылғысы бойынша оңай ажыратылады (13.2-сурет). Осы көрсеткіш бойынша тундраны, солтүстіктің қылқанды орманын (тайганы), қоңыржай аймақтың жапырақты орманын, даланы, шөлді, тропикалық жаңбырлы орманды және т. т. ажыратуға болады.

Әр түрлі биогеографиялық облыстарда орналасқан қауымдастықтардың түрлік құрамында үлкен айырмашылық бар. Әрбір түр жер шарының белгілі бір жерінде пайда болып, содан соң теніз бұғаздары, тау тізбектері және т. с. с. табиғи тосқауылдарға жеткенше таралады. Бірақ, физикалық ортасы бірдей жерлердің барлығында олардың географиялық орнына қарамастан бір-біріне ұқсас экожүйелер дамиды. Эквивалентті экологиялық қуыстарды сол облыстың фаунасы мен флорасында бар биологиялық топтар иеленеді. Айталық, дала биомы далалық климатты облыстардың барлығында да дамиды, бірақ сол жерлердегі астық тұқымдас өсімдіктер мен шөпқоректі жануарлардың түрлері әр түрлі болуы мүмкін. Әр түрлі географиялық облыстарда бірдей не ұқсас экологиялық қуыстарды иемденуші организмдер *экологиялық эквиваленттер* деп аталады.

Австралиядағы кенгуру — Солтүстік Американдағы бизон мен аша мүйізді киіктің (*Antilocarpa americana*) экологиялық эквиваленті. Шөпқоректі жануарлар қоректенетін астық тұқымдас шөптердің сырт пішіні бүкіл жер шары бойынша өте ұқсас болғанымен, нақтылы түрлер, сондай-ақ туыстастар, тіпті тұқымдастар белгілі бір құрлыққа немесе соның ауқымындағы биогеографиялық облысқа ғана тән болуы мүмкін.



13.2-сурет. КСРО-ның еуропалық бөлігінің негізгі биомдары (Сукачевтан алынды, 1934, кейбір өзгерістер енгізілген). Жауын-шашын дар қисық сызығы жоғары қарай бағытталған булану сызығын қиып өткен жерде гумидық климат (сол жағында) пен аридтық климаттың (оң жағында) шекарасы орналасқан.

Құрлықтық орта мен сулық ортаның физикалық-химиялық қасиеттерінің арасындағы үлкен айырмашылықтар бір-біріне мүлдем ұқсамайтын тіршілік жағдайларын тудырады. Құрлық экожүйелеріндей емес, мұхит экожүйелерінің өзгешелігі ең алдымен абиотикалық факторлармен, сондай-ақ бірқатар жалпылама сипаттағы ерекшеліктерімен анықталады:

1) мұхит Жер бетінің 70 процентін алып жатыр;

2) мұхиттың терендігі орасан зор және де тіршілік (иелері) оның барлық қабаттарында кездеседі. Мұхитта абиотикалық аймақтар болмайтын сияқты, дегенмен организмдер материктер мен араларалдардың маңындағы суларда әлдеқайда молырақ қоныстанған;

3) құрлық пен тұщы сулардай емес, мұхит біртұтас. Барлық

мұхиттар бірімен-бірі жалғас. Теңіз жануарларының емін-еркін орын ауыстыруына бөгет болатын негізінен температура, тұздылық және тереңдік;

4) мұхитта су үнемі сапырылысып тұрады. Полюстер мен экватор маңындағы ауа температураларының айырмашылығы өз бағытын жыл бойы өзгертпейтін күшті желдер (*пассаттар*) тудырады. Осы жел мен Жердің айналуынан туатын бірлескен әсердің нәтижесінде белгілі ағыстар пайда болады.

Экожүйелердің әр иерархиялық деңгейін тек өзінен төмен тұрған бөлімшелердің басын біріктіруші жүйе ретінде ғана емес, сонымен бірге оны өзіне тән барлық қасиеттерді толығымен иеленуші дербес экожүйе ретінде де қарастыру қажет. Биотоп көлеміне қарай әр түрлі дәрежедегі экожүйелерді ажыратуға болады. Айталық, биогеоценоз — ең төменгі дәрежедегі экожүйе болса, биосфера — ең жоғарғы, яғни бірінші дәрежедегі экожүйе. Егер абиотикалық факторлары біршама біркелкі шағын биотопты, мысалы шабындықты, орманды, әлде теңіз табанының бөлігін қарастырсақ, онда биоценоз құрамына кіретін омыртқалы жануарлар түрлерінің саны шағын, шамамен 50—200 түр мөлшерінде анықталады. Бұдан гөрі ірілеу биотоптар, мысалы, қоңыржай аймақтың теңіздері үшін омыртқалы жануарлар түрлерінің саны 1—2 мыңды құрайды, ал жылы теңіздер үшін ол 5—8 мыңға дейін артады.

13.3. БИОСФЕРА

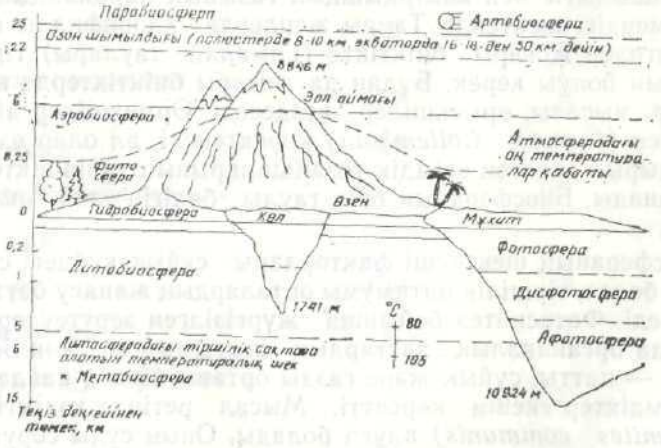
Биосфера ұғымы ғылымға кездейсоқ енген. Жүз жылдан астам уақыт бұрын, 1875 жылы австриялық геолог Эдуард Зюсс өзінің Альпі тауларының шығу тарихы туралы кітабының соңғы, ең жалпылама тарауында жер шарының әр түрлі қабаттары жайында баяндаған кезде осы терминді алғаш рет қолданған болатын. Бірақ бұл ұстіртін айтылған сөз ғылыми ойдың дамуында айтарлықтай роль атқара алған жоқ. 1926 жылы орыс минералогы В. И. Вернадскийдің екі лекциясы жарыққа шықты. Сол лекцияларында ол, Зюсстың еңбектерінен кейін 50 жылдан соң, біз осы күнге шейін мойындап жүрген биосфера концепциясының негізгі қағидаларын тұжырымдады. Биосфера ретінде Вернадский жер қыртысының бүкіл геологиялық тарихы бойында тірі организмдердің әсеріне ұшыраған барлық қабаттарын түсінді.

Соңғы жылдары көптеген ғалымдар (Дж. Хатчинсон және басқалар) биосфераның Жер бетінің қазіргі кездегі организмдер тіршілігінің ықпалындағы бөлігі ретінде қарастырып, биосфера ұғымын тарылтып жүр. Көптеген ғылыми терминдер әр түрлі жағдайларда бірде кеңірек, бірде тарлау мағынада қолданылуда.

Сонда биосфера — Жер шарының осы бір айрықша қабығына қандай ерекшеліктер тән? Біріншіден, биосферада сұйық күйдегі судың мөлшері айтарлықтай көп. Екіншіден, оған Күн энергиясының тасқыны ықпал етеді. Үшіншіден, биосфера үшін сұйық, қатты және газ күйіндегі заттардың бөліну беттерінің болуы тән.

Жердегі энергия көзі Күн болғандықтан, күллі тірі организмдер жердің екі қабығы — *литосфера* мен *гидросфераның* жоғарғы қабаттарында таралған (13.3-сурет). Жер қабаттарының қай-қайсы болмасын күн сәулесін неғұрлым жақсырақ өткізсе, соғұрлым тірі организмдер олардың төменірек қабаттарына шейін қоныстанған деуге болады. Бірақ биосфера жарық жететін жерлермен шектелмейді. Ауырлық күшінің арқасында энергия ағыны одан да әрі таралады: жарықталған қабаттардан теңіз түбіне экскременттер түйіршіктері, өлі және тірі организмдер үздіксіз түсіп жатады.

Литосфераға тірі организмдер болмашы тереңдікте ғана енеді. Олардың негізгі бөлігі топырақтың жоғарғы, қалыңдығы ондаған сантиметр қабатында шоғырланған, тек бірен-сарандары ғана бірнеше метрге немесе ондаған метрге тереңдейді (өсімдіктердің тамырлары, жауын құрты). Жер қыртысындағы жарықтардың, құдықтардың, шахталардың, бұрғылау скважиналарының бойымен жануарлар мен бактериялар әлдеқайда көбірек, 2,5—3 километрге дейінгі тереңдікке жетуі мүмкін. Көбіне терең жер астында жататын мұнайдың ерекше, өзіне тән бактериялар флорасы бар. Жарық болмағандықтан жасыл өсімдіктер литосфераның терең қабаттарына ене алмайды. Тереңде жануарлар азық таба алмайды. Сондай-ақ, литосфераны құраушы тау жыныстарының механикалық



13.3-сурет. Биосфераның құрылысы.

қасиеттері де оларда тіршіліктің таралуына бөгет болады. Ақыр аяғында, Жер қойнауына тереңдеген сайын температура жоғарылап, 3 км тереңдікте ол 100° С-қа жетеді. Демек, жер бетінен 3 километрден астам тереңдікте тірі организмдер күнелте алмайды.

Тірі организмдер литосфераның бетінен *атмосфераның* төменгі, бірнеше сантиметрден бірнеше метрге дейінгі биіктіктегі қабаттарына таралады. Ал өсімдіктер өзінің жасыл бөрікбасын көкке кейде ондаған метрге көтереді. Насекомдар, жарқанаттар мен құстар атмосфераға жүздеген метр тереңден енеді. Жоғары өрлеген ауа ағындары жануарлар мен өсімдіктердің дамылдаушы сатыларын (спораларын, цисталарын, тұқымдарын) бірнеше шақырым биіктікке көтеруі мүмкін. Бірақ бүкіл тіршілігі ауада өтетін, яғни оны негізгі тіршілік ету ортасы ретінде пайдаланатын организмдер әзірге белгісіз.

Атмосфера мен литосферадай емес, гидросфера ең беткі қабатынан табанына дейін тіршілікке толы. Ғалымдардың зерттеу құралдары жете алған жерлердің барлығында тірі организмдер табылған. Бұдан, организмдердің таралуы үшін сұйық күйдегі су жарықтан гөрі маңызды шектеуші фактор болып табылады деген қорытынды жасауымызға болады. Айталық, әлемніц ең ыстық шөлдері формалды түрде биосферадан тысқары жатыр. Бірақ іс жүзінде оларды парабиосфералық (биосфераға жақын) аймақтар деп *санауға болады, себебі ол жерлерде тіршілік аз да болса бар.* Мысалы, Намиб және Калахари шөлдеріндегі құрғақ құмның астында жел ұшырып әкелген тозаң тәріздес өсімдік қалдықтарымен күнелтетін насекомдар (сасық қоңыздар — *Tenebrionidae*) кездеседі; өсімдік қалдықтарымен қоректенген насекомдар метаболизм нәтижесінде пайда болатын суды қанағат етеді.

Биосфераның әуеге қарай өрістеуін негізінен сұйық күйдегі судың тапшылығы мен көмірқышқыл газының парциалдық қысымының төмендігі шектейді. Таулы жерлерде хлорофилды өсімдіктер 6200 метрден жоғары биіктікте (Гималай таулары) тіршілік ете алмайтын болуы керек. Бұдан да жоғары биіктіктерде кейбір жануарлар, мысалы, өрмекшілер кездеседі. Өрмекшілер аяққұйрықтылармен *(Insecta, Collembola)* қоректенеді, ал олар өз кезегінде жел ұшырып әкелген өсімдік тозаңшаларының түйіршіктерімен қанағаттанады. Биосфераның биік таулы бөлігін *эол аймағы* деп атайды.

Биосфераның шектеуші факторлары сұйық күйдегі су мен күн сәулесі болса, тіршілік оптимумы орталардың жанасу беттеріне сәйкес келеді. Фотосинтез бойынша жүргізілген зерттеулер көп жағдайларда органикалық заттардың шығымын ең көп беретін, үш ортаны — қатты, сұйық және газды ортаны бірдей пайдалана алатын өсімдіктер екенін көрсетті. Мысал ретінде кәдімгі қамысты *(Phragmites communis)* алуға болады. Оның суды соруын сұйықтың су табанындағы шөгінділерге көрсететін тұрақты қысымы жеңілдетеді. Тіршілігі үшін қажетті көмірқышқыл газын қамыс газдардың сіңіруші беттер арқылы өту жылдамдығы ең жоғары болатын газ күйіндегі ортадан алады; оттегін де судан гөрі ауадан алған оңай; ақырында, қалған барлық элементтерді шөгінділердің капиллярлық суындағы ерітінділерден сорып алу жеңілдеу болады.

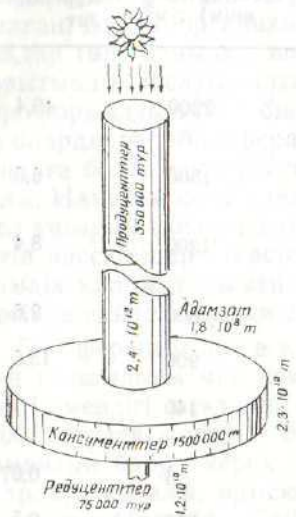
Биосфераның бастапқы өнімін анықтау үшін көптеген әрекеттер жасалған. Жердің орасан зор аймақтары су (шөлдерде) немесе қоректік заттар (ашық теңізде) *сияқты шектеуші факторлардың* салдарынан өнімділігі төмен алқаптар категориясына жатқызылады. Құрлықтардың ауданы бүкіл планета бетінің 1/4 бөлігіндейін ғана құрағанымен, құрлықтар өнімділігі жағынан мұхиттардан асып түседі, себебі мұхит суларының басым бөлігі «шөлді» (кестені қараңыз). Әлемдік Мұхиттың әр түрлі аудандарының бастапқы өнім

Жердің ірі биомдарының бастапқы таза өнімі (Рамад бойынша, 1981)

Экожүйе	Ауданы 10^6км^2	Таза өнімі (бір жылғы орташа өнім) г/м^2	Жалпы өнімі 10^9 т/жыл құрг. орг. зат
Құрлықтар:			
тропикалық ормандар	24,5	2200	49,4
қоңыржай аймақтың қылқанды ормандары	5,0	1300	6,5
қоңыржай аймақтың жапырағы төгілмелі ормандары	7,0	1200	8,4
солтүстік жартышардың қылқанды *ормандары (тайга)*	*12,0*	*800*	9,6
саванналар	15,0	900	13,5
тундра	8,0	140	1,1
шөлдер, полюс маңындағы аймақтар	*24,0*	*3*	0,07
көлдер, өзендер	2,0	250	0,5
Құрлықтар бойынша барлығы	*149,0*	*773*	*115*
Мұхиттар:			
ашық мұхит	332,0	125	41,5
апвеллинг аймағы	0,4	500	0,2
маржан рифтері мен балдыр қопалары	0,6	2500	1,6
шельф	26,6	360	9,6
эстуарий	1,4	1500	2,1
Мұхиттар бойынша барлығы	*361,0*	*152*	*55,0*
Барлығы	510,0	333	170

мөлшерінде елеулі айырмашылықтар бар. Солардың ішінде ең өнімдісі — тропикалық ормандардан кем түспейтін маржан рифтері. Мұхиттың ашық аймақтарының өнімділігі апвеллинг аймағы мен жағалауға жақын аудандарға қарағанда төмен және тундраның өнімділігімен шамалас. Ірі аймақтардың орташа өнімділіктеріне берілген бағаларды талдау оның 100 есеге дейін — 200 ден 20000 ккал/м² дейінгі аралықта өзгеретінін, ал Жердің жылдық жалпы өнімі 10^{18} ккал-ға жуық екенін көрсетеді.

Биосфераның бұдан әрі де сақталуы үшін, негізгі химиялық элементтердің айналымы тоқталмауы тиіс. Бұл процестердің жылдамдығы әр түрлі болуы мүмкін. Бастапқы шығу тегі атмосфералық көміртегі қостотығында жатқан органикалық зат, өзінің түзілу циклын ондаған жыл ішінде аяқтайды. Кальцийдің айналымы әлдеқайда баяу жүреді. Кальций бикарбонат $Ca(HCO_3)_2$ күйінде құрлықтағы тау жыныстарынан шайылып өзендерге түседі, одан соң ашық мұхит суларында карбонат $CaCO_3$ күйінде- негізінен фораминифералардың өте нәзік бақалшақтары түрінде судың табанына шөгеді. Мұхит табаны бірте-бірте құрлықтардың жиегіндегі тау құрылу белдеулеріне қарай жылжиды, сөйтіп кальций құрлыққа қайтып оралады. Айналым жүздеген миллион жылдың ішінде аяқталатын болуы керек. Фосфор өзінің айналым ерекшелігі бойынша кальцийге ұқсас екенін білеміз, ал азоттың айналымы болса, көміртегіне көбірек ұқсайды, бірақ оның атмосфера құрамындағы үлесі әлдеқайда жоғары.



13.4-сурет. Глобалдық (жер жүзілік) экологиялық пирамида.

Биосфераның әр түрлі бөліктерінде тіршіліктің дамуын әр түрлі заттар шектейді. Шөлді жерлерде тіршілікті су күйіндегі сутегі мен оттегінің тапшылығы шектейді деп айтуға болады. Ашық мұхитта көп жағдайда шектеуші фактор қызметін әдетте организмдер үшін игерілуі қиын гидрототық түрінде кездесетін темір атқарады. Өзге орталарда, мысалы, ылғалды аудандардың топырақтарында, көлдерде, оқшау теңіздерде көбінесе фосфор шектеуші фактор болып табылады.

Биосфера — бірінші дәрежедегі, яғни әлемдік экожүйе екенін айтып кеткенбіз. Ал экожүйенің барлық компоненттері — энергия ағыны, субстрат, атмосферадан бастап биотикалық қауымдастыққа дейін, теңгерілген болуы қажет. Биосфераның биотикалық бөлігі оның абиотикалық бөлігіне қатысты алғанда басқарушы жүйе болып табылады. Биотикалық жүйенің өз ішінде басқарушы тетік қызметін консументтер атқарады, себебі бастапқы өнімнің пайдаланылу дәрежесі, ал түптеп келгенде, бүкіл жүйенің орнықтылығы да соларға байланысты. Эшби ережесі бойынша, басқарушы тетік немесе басқарушы жүйенің ұйымдастырылуы, күрделілігі жағынан басқарылатын жүйеден кем болмауы тиіс; мүмкін Жердегі жануарлардың, әсіресе насекомдардың көптігінің сыры осында жатқан шығар. Сол себепті глобалдық экологиялық пирамиданың пішіні зырылдауық тәрізді (13.4-сурет). Глобалдық экологиялық пирамиданың құрылу принципі мынадай: негізгі деңгейлердің әрқайсы (продуценттер — консументтер — редуценттер) цилиндр түрінде кескінделеді, цилиндрдің биіктігі — биомассаны, диаметрі — түрлер санын көрсетеді. «Тіршілік зырылдауығының» ұшының, шомбал доңғалағының (маховигінің) және сабағының диаметрлерінің арақатынасы әр экожүйеде әр түрлі болуы мүмкін, бірақ зырылдауық құлап қалмауы үшін олар белгілі бір аралықтардан шықпауы тиіс.

Биосфера ауқымында одан гөрі төменірек дәрежедегі экожүйелер бірін-бірі теңгеретіндей көлемде орналасуы тиіс. Басқаша айтқанда, Жер бетінде биомдар ретінде тундралардың, ормандардың, шөлдердің және тағы басқаларының мөлшері жеткілікті болуы қажет, ал тундра биомының ішінде оптималды «тундралылық», қылқанды ормандар биомының ішінде — «ормандылық» және т. с. с. сақталуы тиіс. Бұл жағдай ең шағын биогеоценоздарға шейін сақталады.

Биомдардың ішіндегі елеулі өзгерістер және соған байланысты төменгі дәрежедегі биомдардың арасындағы тепе-теңдіктің ауытқуы міндетті түрде жоғары деңгейдегі өздігінен реттелулерге әкеліп соғады. Бұл көптеген табиғи процестерге, жер асты сулары терең-дігінің өзгеруінен бастап, ауа ағыстарының бағытының өзгеруіне дейін әсерін тигізеді. Осыған ұқсас құбылыстар биомдар территорияларының арасалмағы өзгерген жағдайда биосфераның өте ірі жүйелері деңгейлерінде де байқалады. Ең жалпылама мағынада алынған «жаңа жерлерді игеру» барысында компоненттер тепе-теңдігі де, территориялар арасындағы тепе-теңдік те бұзылады. Белгілі дәрежеде бұл мүмкін, тіпті қажет нәрсе, себебі тек теңгерілмеген күйдегі экожүйелер ғана пайдалы өнім бере алады (қауымдастықтың таза өнімінің формуласын еске түсірейік). Бірақ, қанағат дегенді білмейтін адам қорлардың негізін әзірге «ресурстар» түсінігіне кіре қоймаған сансыз көп элементтер құрайтынын ұмытып, табиғат бере алатын мөлшерден артық алуға тырысады.

Қазіргі кезде биосфера өнімінің пайдаланылу мөлшері құрлықтың бастапқы таза өнімінің 7 процентіне жетті. Соның өзі, биота тек биологиялық объектілерде жинақталатын биогендер айналымының тұйықталуын ғана сүйемелдей алатындықтан, биосферадағы биогеохимиялық айналымның бұзылуына әкеліп соқты. В. Г. Горшковтың (1986, 1988) есептеулері бойынша бұндай жағдай бастапқы өнімнің пайдаланылуы 1 процентten (барлық ірі жануарлар

пайдаланатын өнім мөлшерінен) асқанға дейін сақталады. Бірақ биосфераны қайтадан тұрақты қалпына келтіру үшін адамзаттың энергия шығындап, көп еңбек етуіне тура келеді, себебі бұрын биосфера атқарып келген функцияларды өзі атқаруы қажет болады. Сонымен бірге табиғи экожүйелердің пайдалы әсер коэффициентінің (ПӘК) төмен екенін және 10 проценттен аспайтынын естен шығармау керек. Сонда биосфераны орнықты қалпына келтіру үшін қажетті энергияның мөлшері қаншалық орасан екені түсінікті болады. Өзін құтқару үшін адамзат өзінің энергетикалық және басқа да мүмкіндіктерін сараптар кез жетті.

ҰСЫНЫЛҒАН ӘДЕБИЕТТЕР

Негізгі әдебиеттер

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В двух томах. М., 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.

Дажо Р. Основы экологии. М., 1975. 415 с.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Одум Ю. Экология: В двух томах. М., 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981. 399 с.

Реймерс Н. Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы. М., 1994. 376 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М., 1979. 424 с.

Қосымша әдебиеттер

Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л., 1989.

Гиляров А. М. Популяционная экология. М., 1990. 191 с.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 185 с.

Леме Ж. Основы биогеографии. М., 1976. 309 с.

Рамад Ф. Основы прикладной экологии. Л., 1981. 543 с.

Реймерс Н. Ф. Природопользование. М., 1990. 639 с.

Стадницкий Г. В., Родионов А. И. Экология. СПб., 1995. 240 с.

Сытник К. М., Брайан А. В., Городецкий А. В. Биосфера. Экология. Охрана природы. Справочное пособие. Киев, 1987. 523 с.

МАЗМҰНЫ

АЛҒЫ СӨЗ 3

1-ші тақырып. ЭКОЛОГИЯ: МІНДЕТТЕРІ МЕН КЕЛЕШЕГІ . . 7

1.1. Экология ғылымы . . . . . —
1.2. Экологияның бөлімдері және тематикасы 11
1.3. Экология зерттейтін *проблемалар* 15

2-ші тақырып. ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ФАКТОРЛАР ҰҒЫМЫ . . . 22

2.1. Экологиялық фактордың әсер ету принциптері . . . . . —
2.2. Экологиялық фактор әсеріне организмдер реакциясының кеңістік пен уақытқа байланысты өзгеруі 26
2.3. Организмнің бірнеше фактордың бір мезгілдегі әсеріне реакциясы 34

3-ші тақырып. ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ФАКТОРЛАРДЫҢ ТОПТАСТЫРЫЛУЫ (КЛАССИФИКАЦИЯСЫ) 37

3.1. Дәстүрлі классификациялар . . . . . —
3.2. Факторлардың виталдық және сигналдық әсері 39
3.3. А. С. Мончадскийдің классификациясы 42

4-ші. тақырып. АБИОТИКАЛЫҚ ФАКТОРЛАРДЫҢ ӘСЕР ЕТУ ДЕҢГЕЙЛЕРІ 46

4.1. Дара организмдер (особьтер) деңгейі . . . . . —
4.2. Популяциялық деңгей 48
4.3. Түрлік деңгей 52
4.4. Экологиялық жүйелер деңгейі 55

5-ші тақырып. АЗЫҚ ФАКТОРЛАРЫНЫҢ ЭКОЛОГИЯЛЫҚ РОЛІ 56

5.1. Азықтың экологиялық фактор ретіндегі маңызы . . . . . —
5.2. Жануарлардың азықтық режимдері және азықтық мамандануы 60

6-шы тақырып. БИОТИКАЛЫҚ ФАКТОРЛАР 68

6.1. Гомотиптік реакциялар . . . . . —
6.2. Гетеротиптік *реакциялар* 72
6.3. Бәсекелестік арқылы жою принципі. Экологиялық диверсификация 75

7-ші тақырып. ПОПУЛЯЦИЯ САНЫНЫҢ ДИНАМИКАСЫ . . 83

7.1. Популяция саны өсуінің экспоненциалдық және логистикалық қисық сызықтары . . . . . —
7.2. Популяциялардың қасиеттері 84
7.3. Популяция санының ауытқулары 90
7.4. Популяциялар саны динамикасының факторлары 94

8-ші тақырып. ЭКОЛОГИЯЛЫҚ ЖҮЙЕ 100

8.1. Экожүйе концепциясы . . . . . —
8.2. Экожүйенің гомеостазы 105

9-шы тақырып. ЭКОЖҮЙЕНІҢ ЭНЕРГЕТИКАСЫ 108

9.1. Экожүйедегі энергия ағыны . . . . . —
9.2. Коректік тізбектер және коректік торлар 113
9.3. Экожүйенің трофикалық құрылымы 121

10-шы тақырып. БИОГЕОХИМИЯЛЫҚ ЦИКЛДАР 125

10.1. Алмасу және сақтау қорлары . . . . . —
10.2. Айналымның (заттар айналымының) блоктық моделі . . . 126
10.3. Кейбір *биогеохимиялық* циклдардың мысалдары 128

11-ші тақырып. БИОТИКАЛЫҚ ҚАУЫМДАСТЫҚ 133

11.1. Биотикалық қауымдастықтың түрлік құрылымы . . . . —
11.2. Биотикалық қауымдастықтың ішкі құрылымы 138

12-ші тақырып. ЭКОЖҮЙЕНІҢ ДАМУЫ ЖӘНЕ ЭВОЛЮЦИЯСЫ 140

12.1. Экологиялық сукцессия 141
12.2. Бастапқы және қайталанған сукцессиялар. Климакс ұғымы . 146
12.3. Экожүйенің эволюциясы 151

13-ші тақырып. ЭКОЖҮЙЕНІ ЗЕРТТЕУДІҢ ХРОНОЛОГИЯЛЫҚ АСПЕКТІСІ 157

13.1. *Биогеоценоздарды ажырату принциптері* . . . . . —
13.2. Экожүйелердің бағыныштылық (иерархиялық) қатары . . . 159
13.3. Биосфера 162

ҰСЫНЫЛҒАН ӘДЕБИЕТТЕР 169

208 тг.

10 экз

Экономикалық қиыншылықтарымызбен, саясы тартыстарымызбен және ұлттық кінәмшілдігімізбен әлек болып жүріп, біз кейде ақылымыздан айырылып, бәріміз бір кеменің жолаушылары екенімізді ұмытып кетеміз. Жер планетасын кемеге балау жыл өткен сайын метафорадан гөрі өмірдің қатігез шындығына жуықтап келеді.



ISBN-5-628-02179-2