



بوم شناسی عمومی

طرح کلی بوم شناسی معاصر برای دانشجویان

مؤلف:

هانس اولریک ریسگارد

پروفسور اکولوژی در دانشگاه کپنهاگن دانمارک

مترجمان:

دکتر معصومه شایان مهر

دانشیار گروه گیاهپزشکی

دکتر علیه یحیی پور

دانش آموخته دکتری حشره شناسی کشاورزی

سرشناسه	: ریسگور، هانس اولریک Riisgård, Hans Ulrik
عنوان و نام پدیدآور	: بوم‌شناسی عمومی : طرح کلی بوم‌شناسی معاصر برای دانشجویان دانشگاه/هانس اولریک ریسگارد : مترجمان معصومه شایان‌مهر، علیه یحیی پور.
مشخصات نشر	: ساری: دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ۱۴۰۱.
مشخصات ظاهری	: ۱۵۵ص.
شابک	: 978-622-6860-67-3
وضعیت فهرست نویسی	: فیپا
یادداشت	: عنوان اصلی: General ecology Outline of contemporary ecology for university students, 2018.
یادداشت	: کتابنامه: ص. ۱۵۵ - ۱۵۸.
عنوان دیگر	: طرح کلی بوم‌شناسی معاصر برای دانشجویان دانشگاه.
موضوع	: بوم‌شناسی Ecology
شناسه افزوده	: شایان‌مهر، معصومه، ۱۳۵۵ -
شناسه افزوده	: یحیی پور، علیه، ۱۳۶۵-، مترجم
شناسه افزوده	: دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری
رده بندی کنگره	: QH۵۴۱
رده بندی دیویی	: ۵۷۷
شماره کتابشناسی ملی	: ۹۰۳۵۶۵۱
اطلاعات رکورد کتابشناسی	: فیپا

داوری علمی و تأیید شده در معاونت پژوهشی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری

بوم‌شناسی عمومی طرح کلی بوم‌شناسی معاصر برای دانشجویان

مترجمان	: معصومه شایان‌مهر و علیه یحیی پور
ناشر	: دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری
ویراستار ادبی	: دکتر محمد رضا دیری
تیراژ	: ۱۰۰۰ نسخه
نوبت چاپ	: اول، ۱۴۰۱
چاپ	: نوروزی

هر گونه چاپ و تصویربرداری به هر شکل و تکثیر صفحات کتاب ممنوع می‌باشد.

مرکز نشر و پخش: تلفن: ۰۱۱۳۳۶۸۷۴۳۷ فاکس: ۰۱۱۳۳۶۸۷۴۴۲

پیش‌گفتار نویسنده

این کتاب به منظور پاسخگویی به سوالات و نیاز به کتاب درسی مختصر در مورد بوم‌شناسی عمومی نوشته شده است. کتاب ویژگی‌های اساسی بوم‌شناسی نوین را توصیف می‌کند و برای همه دانشجویانی که در مورد دانش زیست‌شناسی اطلاعات کافی ندارند می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد. این کتاب در دبیرستان‌ها، دانشکده‌های فنی و سایر مکان‌های تحصیلی که درس بوم‌شناسی بخشی از آموزش آن‌ها را تشکیل می‌دهد، اما به دلیل این که محدودیت زمان، اجازه بررسی عمده موضوعات زیست‌محیطی را به آن‌ها نمی‌دهد، می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد. در این کتاب، به بررسی بوم‌شناسی گونه‌ها یا بوم‌شناسی انفرادی که به معنای بررسی گونه‌ها در ارتباط با محیط اطراف خود است نمی‌پردازد، اگرچه این عوامل ممکن است برای درک بسیاری از شرایط بوم‌شناسی مهم باشند.

در این کتاب به طور خاص به مشکلات ناشی از آلودگی‌ها و مسائل زیست‌محیطی، که در نظر بسیاری از مردم به اشتباه آن را مترادف با علم بوم‌شناسی می‌دانند، پرداخته نمی‌شود، اما بسیاری از این موضوعات را در برگرفته و پایه و اساس درک اساسی بسیاری از مشکلات زیست‌محیطی امروزی را فراهم می‌کند. به منظور شفافیت و مختصرسازی مطالب کتاب، تعداد مراجع مورد استناد و مقالات علمی استفاده شده در این کتاب به تعداد حداقل در نظر گرفته شده است که در متن کتاب با پراکنش‌های با توجه به شماره آن در لیست فهرست اصلی آورده شده است.

از تام فنشل استاد بوم‌شناسی دانشگاه کپنهاگن برای انتقاد سازنده از این کتاب و کیرستین اندرسون و جوزفین گلدزتین به ترتیب برای تصحیح و دستیار فنی کتاب تشکر می‌کنیم. همچنین از پروفسور ام کلوس هفمن در دانشکده بایروی برای تصحیح کتاب در چاپ اول قدردانی می‌شود.

هانس اولریک ریسگارد

(پروفسور، دکتری تخصصی و دکتری علوم)

گروه زیست‌شناسی دانشگاه جنوب دانمارک

پیش‌گفتار مترجمان

مترجم این اثر چندسال است به تدریس درس بوم‌شناسی عمومی برای دانشجویان رشته گیاهپزشکی مشغول می‌باشد و در این راه همواره تلاش نموده تا از منابع علمی جدید در تدریس این درس استفاده نماید. کتاب مذکور را کتابی مفید و بر اساس سرفصل درس بوم‌شناسی عمومی یافته و با همکاری خانم دکتر علیه یحیی‌پور به ترجمه آن اقدام نموده است. همان‌طور که در پیش‌گفتار نویسنده توضیح داده شده است، این کتاب حاضر به‌طور مختصر و مفید و به زبان ساده به تشریح ویژگی‌های پایه و اساسی بوم‌شناسی مدرن می‌پردازد. کتاب حاضر خلاصه‌ای از مطالب مهم و ارزشمند در مباحث بوم‌شناسی می‌باشد. با توجه به انطباق مطالب کتاب با سرفصل‌های درس بوم‌شناسی عمومی می‌تواند مورد استفاده دانشجویان گرایش‌های مختلف در دانشکده‌ها و دانشگاه‌های علوم کشاورزی قرار گیرد. علاوه بر این با توجه به محتوای عمومی، این کتاب می‌تواند مورد استفاده دانشجویان و پژوهشگران در مراکز تحقیقی و دانشگاه‌هایی که در زمینه علوم زیستی کار می‌کنند، قرار گیرد. مباحث کتاب، در قالب بوم‌شناسی جمعی به معرفی مفاهیم و تعاریف مهم در بوم‌شناسی و نیز ویژگی‌های جمعیت‌ها و زیست‌بوم‌ها می‌پردازد. این کتاب مطالعه پایه‌ای از علم بوم‌شناسی را فراهم می‌کند و می‌تواند پایه‌گذار علاقه‌مندی دانشجویان و تحصیل تخصص در مقاطع ارشد و دکتری باشد. امید است که چاپ این کتاب سهم کوچکی در پیشرفت علم در کشور عزیزمان داشته باشد و مباحث آن به حفظ محیط زیست کمک نماید.

دکتر معصومه شایان مهر

فهرست مطالب

فصل اول بوم‌شناسی و زیست‌بوم‌ها	۱
۱-۱ بوم‌شناسی و زیست سامانه‌ها	۲
۱-۲ مفهوم زیست‌بوم	۴
فصل دوم	۷
جریان انرژی در زیست‌بوم‌ها	۷
۱-۲ اشعه انرژی خورشیدی و تعادل انرژی جهانی	۸
۲-۲ محصول اولیه و بهره‌وری	۱۱
۳-۲ زنجیره‌های غذایی	۱۳
۴-۲ انرژی زیستی	۱۵
۵-۲ کارایی بوم‌شناسی	۱۹
۶-۲ بزرگنمایی آلاینده‌ها	۲۳
فصل سوم	۲۷
چرخه‌های زیست زمین‌شناسی	۲۷
۱-۳ چرخه‌های مغذی گازدار و رسوبی	۲۸
۲-۳ چرخه کربن	۳۰
۱-۲-۳ افزایش اثر گلخانه‌ای	۳۴
۳-۳ چرخه نیتروژن	۳۵
۴-۳ چرخه سولفور	۴۱
۵-۳ چرخه فسفر	۴۴
۳-۶ چرخه آب	۴۶
فصل چهارم	۴۹
بوم‌شناسی جمعیت	۴۹
۱-۴ تنظیم تراکم جمعیت	۵۱
۱-۴-۱ مفهوم آشیان ^(۱) و اهمیت عوامل غیرزنده برای تنظیم جمعیت	۵۲
۲-۴-۱ اهمیت عوامل بین گونه‌ای برای تنظیم جمعیت	۵۳
۱-۲-۴-۱ رقابت	۵۴
۲-۲-۱-۴ شکار	۶۳

۶۶.....	۳-۲-۱-۴ گونه‌های اصلی
۶۷.....	۴-۲-۱-۴ گونه‌های مهاجم
۶۸.....	۵-۲-۱-۴ همزیستی
۶۹.....	۳-۱-۴ اهمیت عوامل درون گونه ای برای تنظیم جمعیت
۷۰.....	۲-۴ رشد جمعیت و مدل‌های ریاضی
۸۵.....	فصل پنجم
۸۵.....	تنوع گونه ها ^(۱)
۹۲.....	۱-۵ نواحی انتقالی و اثرات حاشیه‌ای ^(۱)
۹۳.....	۲-۵ بیوگرافی جزیره ^(۱)
۹۷.....	فصل ششم
۹۷.....	جانشینی (توالی) بوم‌شناسی ^(۱)
۹۹.....	۱-۶ جانشینی‌های برجا زاد ^(۱)
۱۰۳.....	۲-۶ استراتژیست‌های K و R
۱۰۴.....	۳-۶ جانشینی دگرزا ^(۱)
۱۰۴.....	۴-۶ زیست‌بوم‌های اوج
۱۰۴.....	۵-۶ جانشینی در "مکان"
۱۰۶.....	۶-۶ زیست‌سپهر به عنوان یک زیست‌بوم
۱۰۷.....	۷-۶ پیچیدگی و ثبات زیست‌بوم
۱۰۸.....	۸-۶ مدل‌های زیست‌بوم و محدودیت‌های رشد
۱۱۱.....	فصل هفتم
۱۱۱.....	زیست‌بوم دریایی
۱۱۳.....	۱-۷ آب‌های آزاد
۱۱۷.....	۱-۷ تولید اولیه و هیدروگرافی (نقشه برداری از آب‌های روی زمین)
۱۲۰.....	۲-۷ مناطق آبی کم عمق دریایی
۱۲۱.....	فصل هشتم
۱۲۱.....	اکوسامانه‌های دریاچه
۱۲۴.....	۱-۸ طبقه‌بندی دمایی در دریاچه‌ها
۱۲۷.....	۲-۸ تنوع فصلی در دریاچه‌ها

فصل نهم.....	۱۳۱
زیست بوم های جنگلی	۱۳۱
۹-۱ زنجیره های غذایی در جنگل ها	۱۳۶
۹-۲ تعادل ماده مغذی و گیاه خاک	۱۳۸

فصل اول

بوم‌شناسی و زیست‌بوم‌ها

لغت اکولوژی (بوم‌شناسی) برگرفته از لغت یونانی "ایکوس"^(۱) به معنای خانه است که در ترکیب با "لوژی"^(۲) به معنی یادگیری بوم‌شناسی است و در نهایت، هر چند لغت بوم‌شناسی ریشه یونان باستان ندارد، می‌تواند به «یادگیری خانواده‌ی طبیعت» ترجمه شود. واژه بوم‌شناسی ابتدا در سال ۱۸۶۹ توسط زیست‌شناس آلمانی، ارنست هکل^(۳) استفاده شد. مفهوم بوم‌شناسی به آرامی گسترش یافت و تا قرن بیستم هنوز در خارج از گروه زیست‌شناسان حرفه‌ای ناشناخته بود. این گیاه‌شناسان بودند که اولین بار لغت بوم‌شناسی را مورد استفاده قرار دادند، اما پس از آن توسط جانورشناسان هم مورد استفاده قرار گرفت.

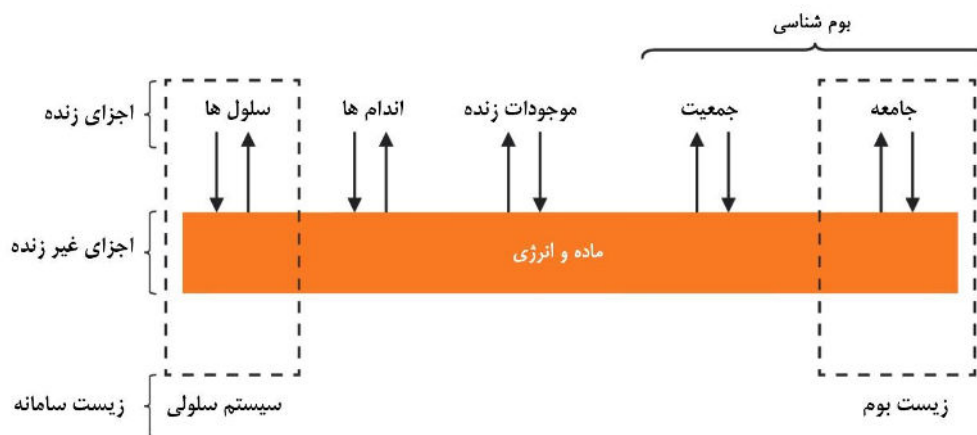
بحث‌های بسیاری بر سر این موضوع وجود دارد که بوم‌شناسی چه‌طور باید تعریف شود و از حوزه‌های مشابه تشخیص داده شود. بوم‌شناسی قبلاً به "مطالعه پراکنش و تعداد موجودات زنده موجود در یک ناحیه" تعریف می‌شد. این تعریف از بوم‌شناسی، که برخی از مردم هنوز از آن استفاده می‌کنند، با تعریفی که امروزه بیش‌تر مورد استفاده قرار می‌گیرد، متفاوت است. در ادامه اولین تعریف موفقیت‌آمیز از بوم‌شناسی مدرن با شرح مختصری از چیزی که به صورت یک زیست‌بوم^(۴) مطرح می‌شود، آورده خواهد شد.

۱-۱ بوم‌شناسی و زیست سامانه‌ها

تعریف بوم‌شناسی این‌گونه مرسوم شده است: "علم سامانه زیست‌شناسی فراتر از سطح موجود زنده"^(۵)

این تعریف و تعیین حدود بوم‌شناسی مدرن در شکل ۱ شرح داده شده است که نشان‌دهنده سطوح مختلف نظام^(۶) (سلول، اندام، فرد، جمعیت^(۷) و جامعه^(۸)) بوده و این که چه‌طور این اجزا زنده^(۹) با اجزا غیرزنده^(۱۰) واکنش نشان می‌دهند (ماده و انرژی).

-
- 1-Oikos
 - 2- Logy
 - 3- Ernst Haeckel
 - 4- Ecosystem
 - 5- Organism
 - 6- Organization
 - 7- Population
 - 8- Community
 - 9- Biotic
 - 10- Abiotic



شکل ۱. اجزای زنده در تعامل با اجزای غیرزنده زیست سامانه به علم‌سامانه‌های زیست‌شناسی (زیست سامانه‌ها) فراتر از سطح نظام تعریف می‌شود.

اجزای زنده و غیرزنده با هم‌دیگر زیست سامانه^(۱) نامیده می‌شوند. جامعه بالاترین سطح نظام است که شامل تمامی حیوانات، گیاهان و ریزاندامگان^(۲)‌های موجود در یک منطقه معین می‌باشد. جامعه‌ای که همراه با اجزای غیرزنده یک زیست سامانه به سمت دیگری در سطح بالاتری از نظام، از ویژگی‌های مشخصی پدید می‌آیند که در سطح پایین‌تر نظام وجود ندارند. این پدیده به "فرضیه^(۳) سطح یکپارچه" یا "اصل کنترل سلسله مراتبی" شناخته می‌شود. این فرضیه بیان می‌کند وقتی که اجزای زنده و غیرزنده در واحدهای کاربردی بزرگ‌تر در یک مرتبه‌ای (درجه‌بندی شده) یکپارچه می‌شوند، ویژگی‌های جدیدی را پدید می‌آورند (اُودوم، ۱۹۷۱). بنابراین، هنگام حرکت از سامانه‌های نظام به سمت سامانه‌های جمعیت و فراتر از آن یعنی زیست‌بوم‌ها، ویژگی‌های خاصی ایجاد می‌شود که سطوح قبلی نظام وجود نداشتند، بنابراین با تشخیص ویژگی‌های خاص یک نظام فرضی، این سطح می‌تواند بدون شناخت ضروری هر چیز در مورد سطوح نظام مجاور مورد مطالعه قرار گیرد؛ برای مثال مطالعه بوم‌شناسی در سطح زیست‌بوم، بدون مطالعه اولیه زیست‌شناسی و فیزیولوژی سلولی ممکن نخواهد بود، اما چه‌طور می‌توان یک زیست‌بوم پیچیده بزرگ را همانند سطح نظام مطالعه کرد؟ شما با

1- Biosystem

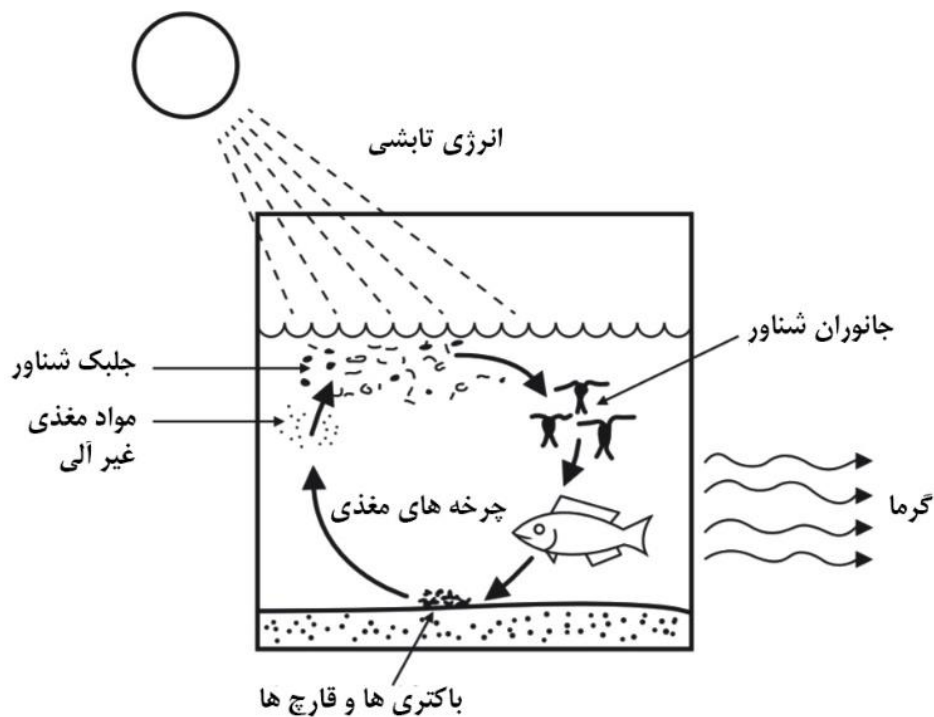
2- Microorganism

3- Integrative

شرح مدل‌های ساده شده‌ای که حاوی تنها اجزای اصلی و کاربردهای ضروری زیست سامانه مورد بحث می‌باشد، شروع می‌کنید.

۲-۱ مفهوم زیست‌بوم

یک زیست‌بوم ایده‌آل زیست سامانه‌ی بسته، اما نه جدا شده شامل تمام اجزا زنده و غیرزنده می‌باشد که با انرژی در جریان است. شما می‌توانید یک زیست‌بوم ایده‌آل را یک آکواریوم شفاف (واضح) تصور کنید، به شکل ۲ مراجعه شود.



شکل ۲. مدل ساده شده یک زیست‌بوم آبی. یک زیست‌بوم دارای مشخصاتی است: ۱- تبدیل چرخه‌ای اجزای شیمیایی، ۲- جریان انرژی از طریق سامانه و ۳- میزان جریان انرژی که سرعت تبدیل مواد را مشخص می‌کند.

در این اکواریوم موجودات زنده وجود دارند: تولیدکننده‌های^(۱) اولیه (فیتوپلانکتون)، مصرف‌کننده‌ها^(۲) (ژئوپلانکتون، ماهی)، تجزیه‌کننده‌ها^(۳) (باکتری‌ها و قارچ‌ها) و اجزای غیرزنده (آب، اکسیژن، دی‌اکسید کربن، فسفات، ترکیبات نیتروژن، مواد آلی). تولیدکنندگان اولیه (جلبک‌های شناور) ماده آلی را با استفاده از انرژی نور و مواد مغذی غیرآلی سنتز می‌کنند. جلبک‌های شناور توسط ژئوپلانکتون‌های فیلتر شده (پاروپایان، دافنی‌ها و غیره) که یکی پس از دیگری به‌وسیله ماهیان خورده می‌شوند تغذیه می‌کنند. جلبک‌های مرده، جانوران و مدفوع آن‌ها، که در ته آب فرو می‌روند، توسط باکتری‌ها و دیگر موجودات زنده، تجزیه شده و مواد مغذی غیرآلی را آزاد می‌کنند، تولیدکننده‌های اولیه می‌توانند از آن‌ها استفاده کنند. فعالیت زیست‌شناسی این زیست‌بوم موجب تولید گرمایی می‌شود که سامانه به وسیله تابش باقی می‌گذارد. از سوی دیگر اجزای شیمیایی سامانه در چرخه باقی می‌ماند و تغییر شکل می‌دهد. سرعت تبدیل این مواد از طریق جریان انرژی و از طریق سامانه تعیین می‌شود. اگر سامانه طوری مجزا شود که انرژی دریافت نکند و هیچ انرژی هم باقی نماند، چرخه متوقف خواهد شد و ساختار زیست‌بوم از هم می‌پاشد. این مثال نمونه‌ای از یک زیست‌بوم ایده‌آل زیست‌سپهر است که شامل زندگی در کل سطح زمین است. بیشتر زیست‌بوم‌های طبیعی تا حدی کم و بیش متفاوت از سطح ایده‌آل آن، بستگی به جرم و تبادل انرژی با زیست‌بوم‌های مجاور خود دارد. اگر شما علاقه‌مند به تغییر، تبدیل و واکنش بین ریزاندامگان‌ها و جانوران کوچکی هستید که در آن‌جا زندگی می‌کنند، دریاچه‌ها، جنگل‌ها، آب‌های جاری و دریا یا یک کنده درخت پوسیده در یک جنگل، زیست‌بوم‌های مناسبی هستند. محدودیت‌های یک زیست‌بوم به صورت قراردادی هستند و عملاً با انتخاب هدف بوم‌شناسی است، تعیین می‌شوند.

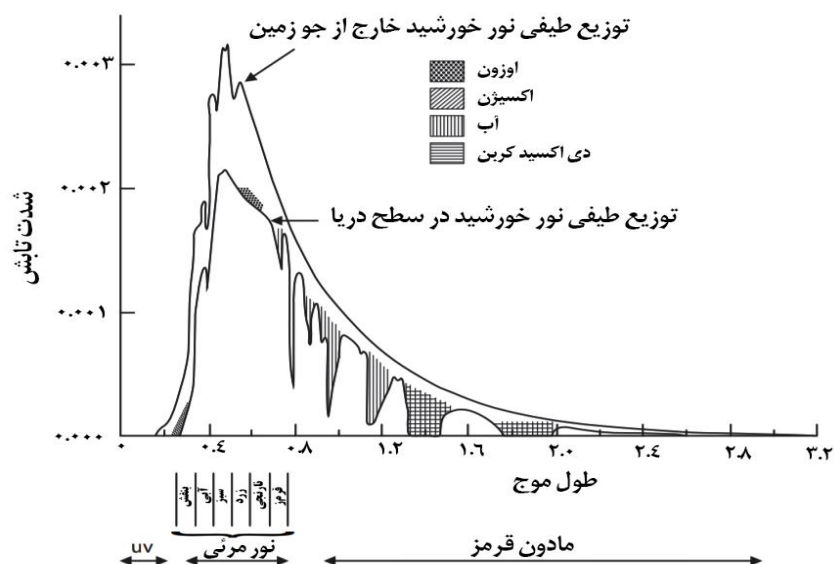
فصل دوم

جریان انرژی در زیست‌بوم‌ها

زیست‌سپهر^(۱) وابسته به انرژی خورشیدی است که به شکل اشعه انرژی خورشیدی به سطح زمین می‌رسد. در این فصل توضیحاتی در مورد این که نور خورشید چگونه به سطح زمین می‌رسد و گیاهان چه‌طور از نور خورشید برای تولیدات جدید خود که همان (تولید اولیه) ماده آلی است، استفاده می‌کنند. این ماده آلی پایه و اساس انرژی برای زنجیره‌های غذایی^(۲) زیست‌بوم‌ها است.

۲-۱ اشعه انرژی خورشیدی و تعادل انرژی جهانی

اشعه انرژی خورشیدی شامل امواج الکترومغناطیسی است که هنگام همجواری هسته هیدروژن در خورشید و در دماهای بسیار بالا ایجاد می‌شود. طیف پرتو خورشید بسیار وسیع می‌باشد، اما اغلب انرژی تابشی خورشید در نور مرئی یعنی بین طیف زیر قرمز و ماوراء بنفش قرار دارد (شکل ۳).



شکل ۳. توزیع طیفی اشعه الکترومغناطیسی خورشید با عبور از طریق جو زمین تغییر می‌کند: اغلب تمام اشعه ماوراءبنفش (UV) از طریق ازن در استراتوسفر جذب شده، درحالی که دی‌اکسید کربن و بخار آب بخش بسیار مهمی از اشعه مادون قرمز را جذب می‌کنند. این شکل نشان‌دهنده توزیع طیفی اشعه خورشیدی خارج از جو زمین و در سطح دریاها می‌باشد. سایه‌ها نشان‌دهنده جذب انتخابی مهم‌ترین گازهای طول موج‌های اصلی است (کلافام، ۱۹۸۳).

1- Biosphere
2- Food Chains

وقتی نور خورشید از طریق جو زمین عبور می‌کند، طیف تابش هم به شکل قابل توجهی تغییر می‌کند. لایه ازن در ارتفاع ۱۰ تا ۵۰ کیلومتری (استراتوسفر^(۱)) قرار دارد، این لایه تقریباً تمامی اشعه ماوراء بنفش را دارد. این اشعه انرژی کافی را برای آسیب و تخریب به مولکول‌های زیست‌شناسی مهم را دارد و بنابراین می‌تواند حتی در مقدار بسیار کم موجب صدمه به محصولات و سرطان پوست شود. وقتی اکسیژن با جذب نور ماوراء بنفش به دو اتم اکسیژن واکنش پذیر (O) تقسیم شده و با مولکول‌های اکسیژن سالم واکنش دهد ازن تشکیل می‌شود. ازن گازی است که به سهولت، نور UV را جذب کرده و به O_2 و O تقسیم می‌شود. اتم اکسیژن آزاد شده حالا می‌تواند با مولکول اکسیژن دیگری واکنش نشان دهد که به موجب آن ازن بازایی می‌شود. این فرآیند نصف-شدن و بازایی می‌تواند چندین بار اتفاق بیافتد، تا زمانی که در نهایت، مولکول ازن با یک اتم اکسیژن برخورد کند که به موجب آن دو مولکول پایدار شکل می‌گیرد. مقادیر شکل‌گیری و تجزیه ازن مساوی نتیجه یک تعادل پویا است که تحت شرایط ثابتی رخ می‌دهد. بنابراین نتیجه این تعادل است که ضخامت لایه ازن را تعریف می‌کند.

در سال ۱۹۸۵، دانشمندان بریتانیایی گزارش دادند که در سال‌های ۱۹۷۷ تا ۱۹۸۴ تراکم لایه ازن در جو بالای قطب جنوب در فصل بهار تا ۴۰ درصد کاهش یافته است. تحقیقات وسیع به سرعت نشان داد که تخریب لایه ازن، به دلیل کلروفلوروکربن‌های ساخت بشر (CFCs یا فرون^(۲)) است که بعداً نیز در نیمکره شمالی شناسایی شد. از این ماده که مایع خنک کننده می‌باشد، در یخچال‌ها، نیروی محرکه در قوطی‌های اسپری ائروسول^(۳) و افزودنی‌های فوم‌های پلاستیکی استفاده می‌شود. مقادیر زیادی CFC ها که در طی سال‌ها در جو زمین آزاد شده است، در ارتباط با طول عمر جو طولانی، (تا چند صد سال) برای بسیاری از گازهای CFC مشکل کاهش ازن در سال‌های آینده را ایجاد می‌کند. از آنجا که CFC ها پایدار، واکنش ناپذیر و غیرسمی می‌باشند، به صورت مواد شیمیایی ایده‌آل برای استفاده در صنعت مورد بررسی قرار گرفته‌اند، اما وقتی CFC با جریان‌های هوای رو به بالا به استراتوسفر آورده می‌شوند، از طریق اشعه ماورای بنفش قوی شکسته شده و اتم‌های کلرین آزاد می‌کنند که موجب تخریب لایه ازن می‌شود. CFC ها یک مشکل پایدار برای بشر هستند که حتی توافقات بین‌المللی وسیع هم در مدت زمان طولانی جهت کاهش آن مشکل می‌باشد، اما دلیلی برای خوشبینی در این زمینه هم وجود دارد. قرارداد مونترال^(۴) یک توافقنامه بین‌المللی برای محافظت

1- Stratosphere

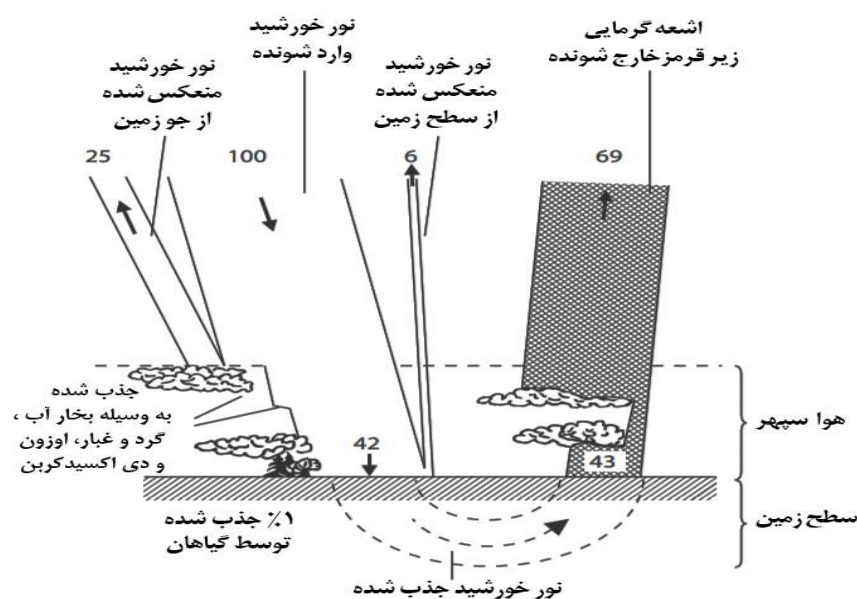
2- Freon

3- Aerosol

4- Montreal

از لایه اُزن در زمین با خارج کردن تولید CFC می‌باشد. این قرارداد تاریخی در سال ۱۹۸۹ اجباری شد و یکی از موفق‌ترین قراردادهای بین‌المللی تا به امروز می‌باشد. خروج CFC در سال ۲۰۱۵ منجر به اولین مشاهده کاهش در اندازه سوراخ لایه اُزن در قطب جنوب شد (سلومون و همکاران، ۲۰۱۶).

علاوه بر اُزن، اکسیژن بخار آب و دی‌اکسید کربن هم می‌تواند به شکل انتخابی اشعه خورشید را در طول موج‌های خاصی جذب کند (کلافام، ۱۹۸۳). بنابراین دی‌اکسید کربن و بخار آب بخش زیادی از اشعه مادون قرمز را جذب می‌کنند. بخش اصلی اشعه خورشید که به سطح زمین می‌رسد، در طیف مرئی بین ۰/۴ تا ۰/۸ میکرومتر می‌باشد (شکل ۳). این بخش از طیف (مخصوصاً نور قرمز و آبی) است که گیاهان سبز می‌توانند برای فروغ‌آمایی استفاده کنند. به طور متوسط، زمین مقدار مشابهی از انرژی تابشی را که هوا سپهر شمرده می‌شود، به فضا ساطع کرده و سطح زمین پرتو خورشیدی را جذب می‌کند (شکل ۴). این تعادل انرژی، دمای متوسط جهانی را تعیین کرده که به طور متوسط ۱۵ درجه سانتی گراد است (اینجرسول، ۱۹۸۳).

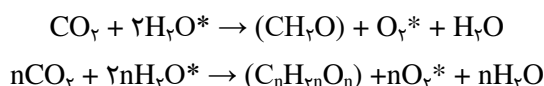


شکل ۴. تعادل انرژی جهانی. انرژی تابش خورشید به صورت ۱۰۰ وارد زمین می‌شود. توجه داشته باشید که کسر پرتو خورشیدی موج کوتاه وارد شونده که منعکس نمی‌شود، به شکل اشعه گرما مادون قرمز در زیست‌سپهر باقی می‌ماند.

حدود ۳ درصد اشعه خورشیدی وارد شده به وسیله ابرها، ذرات گرد و غبار و گازهای موجود در زمین یا برف، ماسه بیابان و غیره در سطح زمین منعکس می‌شود. چنانچه غلظت ذرات دوده و گرد و غبار در جو زمین افزایش یابد (که می‌تواند با آلودگی، فوران‌های آتشفشانی و انفجارات هسته‌ای ایجاد شود)، میزان اشعه خورشیدی منعکس شده به فضا (بازتابش زمین) افزایش می‌یابد. این مسئله می‌تواند باعث کاهش یا افزایش متوسط دمای جهانی شود. آن بخش از انرژی تابشی که دارای موج کوتاه خورشید می‌باشد و در داخل و سطح زمین جذب می‌شود (۴۰ تا ۴۵ درصد) دوباره از زمین به شکل تابش زیر قرمز موج بلند ساطع می‌شود (تابش گرما)، بیشتر این تابش به طور مکرر، به وسیله بخار آب هوا سپهر، دی‌اکسید کربن، گرد و غبار و لایه ازن قبل از این‌که به خارج از فضا برسد جذب و دوباره ساطع می‌شود و باعث گرم شدن زمین می‌شود، این گرم شدن جو زمین و این اثر "اثر گلخانه‌ای"^(۱) می‌گویند، زیرا جو زمین، مانند یک شیشه در گلخانه، به سهولت در تابش نور خورشید با طول موج کوتاه قابل نفوذ بوده، اما نسبت به تابش نور مادون قرمز با طول موج بلند غیر قابل نفوذ است. تنها حدود ۱ درصد از تابش خورشیدی وارد شونده به وسیله گیاهان سبز برای فروغ‌آمایی مورد استفاده قرار می‌گیرد. باقی‌مانده انرژی خورشیدی در اصل در سطح زمین، جایی که به انرژی گرمایی تبدیل می‌شود، جذب شده که یکی پس از دیگری به صورت تابش گرمایی زیر قرمز به جو زمین ساطع می‌شود. این انرژی از بین نمی‌رود، بلکه از طریق شکل‌های مختلفی از جمله گرم شدن جو زمین، ایجاد باد، ابرها و بارش، که برای زندگی روی زمین ضروری است و زمین را برای موجودات زنده قابل سکونت می‌کند، نشان داده می‌شود (روله، ۱۹۸۲).

۲-۲ محصول اولیه و بهره‌وری

انرژی نورانی جذب شده به وسیله گیاهان سبز، به وسیله فروغ‌آمایی در ماده آلی تولید شده تبدیل به انرژی شیمیایی می‌شود. فرآیند فروغ‌آمایی در سبزدیسه‌های گیاهان اتفاق افتاده و می‌تواند به وسیله واکنش زیر شرح داده شود:

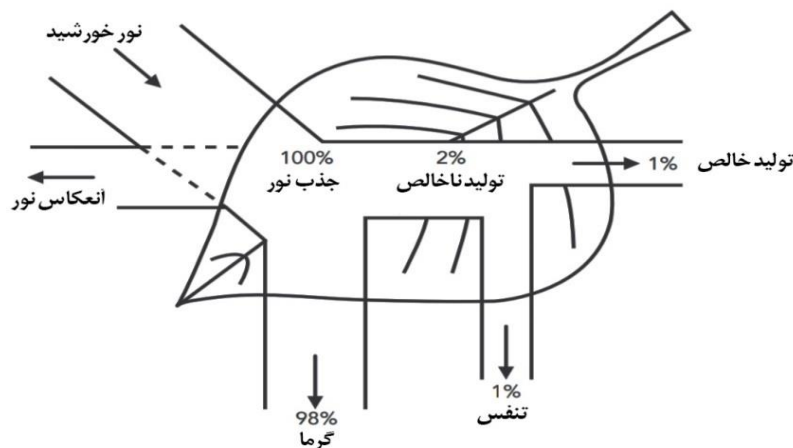


برای مثال



در این‌جا* بیانگر اکسیژن شکل گرفته از آب می‌باشد. این مثال نشان‌دهنده شکل‌گیری گلوکز است.

گیاهان روی زمین به وسیله فروغ‌آمایی، دی‌اکسید کربن هوا سپهر را جذب می‌کنند که در طول تولید هم زمان اکسیژن که به اطراف آزاد می‌شود با کربوهیدرات ساده (CH_2O) ترکیب می‌شوند. کربوهیدرات‌های تولید شده (قندها) تا حدی برای تهیه‌کنندگان انرژی برای سوخت و ساز خود گیاه (تنفس) مورد استفاده قرار می‌گیرند که به موجب آن ماده آلی در طول انتشار انرژی به دی‌اکسید کربن و آب و بخشی از آن برای فراهم‌کنندگان انرژی برای تولید سلول‌های جدید و ذخیره آن‌ها اکسیده می‌شوند. مقدار کل ماده آلی تولید شده به وسیله فروغ‌آمایی تولید اولیه ناخالص^(۱) نامیده می‌شود، درحالی که سهم تولیدی که هنگام تبدیل سوخت و ساز باقی می‌ماند، تولید اولیه خالص^(۲) نام دارد (شکل ۵).



شکل ۵. جریان انرژی از طریق گیاه روی زمین تقریباً ۲ درصد انرژی نور جذب شده صرف تولید ناخالص نخستین شده و نیمی از آن صرف برگشت به سوخت و ساز خود گیاه می‌شود. در طبیعت، تولید خالص نخستین حدود نیمی از مقدار تولید ناخالص نخستین است که به این معنی است که حدود ۱ درصد انرژی نور جذب شده در ماده آلی به انرژی شیمیایی تبدیل می‌شود که می‌تواند به وسیله مصرف‌کنندگان اولیه در زنجیره غذایی چرندگان یا تجزیه‌کنندگان در زنجیره غذایی ذرات فرسایش شده مورد بهره‌برداری قرار گیرد.

1- Gross Primary Production
2- Net Primary Production

حدود ۵۰ درصد نور خورشیدی که به گیاه می‌رسد جذب می‌شود. تقریباً ۲ درصد این نور جذب شده برای تولید ناخالص اولیه مورد استفاده قرار می‌گیرد. گیاهان در طبیعت، حدود ۵۰ درصد از تولید ناخالص اولیه خود را برای سوخت و ساز (تنفس) استفاده می‌کنند.

با این حال، با استفاده از یک سری کارهای انرژی‌بر، مانند (تامین عناصر کمیاب ضروری، مواد مغذی، آب، یا با حذف گیاهان رقیب)، مصرف سوخت و ساز گیاهان کم می‌شود و این امر باعث می‌شود که انرژی مورد نیاز خود گیاهان به شدت کاهش یابد. در کشاورزی، تولید خالص تا بیش از ۹۰ درصد تولید ناخالص معمول نیست.

۲-۳ زنجیره‌های غذایی

انتقال انرژی از گیاهان به جانوران از طریق ارتباطی به نام زنجیره غذایی انجام می‌شود. اندامواره‌های موجود در چنین مرحله‌ای در رابطه با منبع غذایی در سطح تغذیه‌ای^(۱) مشابهی قرار دارند. طبقه‌بندی غذایی براساس عملکرد آن‌ها است، نه گونه‌هایی که اغلب می‌توانند در سطوح غذایی متعددی وابسته به زنجیره‌های غذایی قرار داشته باشند. موجودات زنده در یک زیست‌بوم می‌توانند براساس عملکرد و موقعیتشان در سامانه به چهار گروه اصلی تقسیم شوند:

۱- تولیدکنندگان اولیه - اتوتروفیک^(۲) (گیاهان سبز، انرژی خورشید را با استفاده از فروغ‌آمایی به انرژی شیمیایی در ماده آلی تبدیل می‌کنند).

۲- گیاه‌خوارها^(۳) (herb = herba ، swallow = vorare)^(۴) گیاه‌خواران یا چرندگان^(۵) که مصرف‌کنندگان اولیه هم نامیده می‌شوند.

۳- گوشت‌خواران^(۶) (carnis = meat)^(۷)، شکارچی‌ها. از آنجایی که برخی شکارچیان از گیاه‌خواران و برخی از شکارچیان دیگر (گوشت‌خواران) تغذیه می‌کنند، لذا بین گوشت‌خواران اولیه که از گیاه‌خواران و غیره تغذیه می‌کند و گوشت‌خوارانی که از شکارچیان دیگر تغذیه می‌کنند، تفاوت وجود دارد. بسته به موقعیت آن‌ها نسبت به مصرف‌کنندگان اولیه، گوشت‌خواران هم مصرف‌کنندگان ثانویه و ثالث و غیره نامیده می‌شوند. چون انرژی گیاه‌خوارها و گوشت‌خوارها در

1- Trophic level

2- Autotrophic

3- Herbivores

4- Lat: herba = herba, vorare = swallow

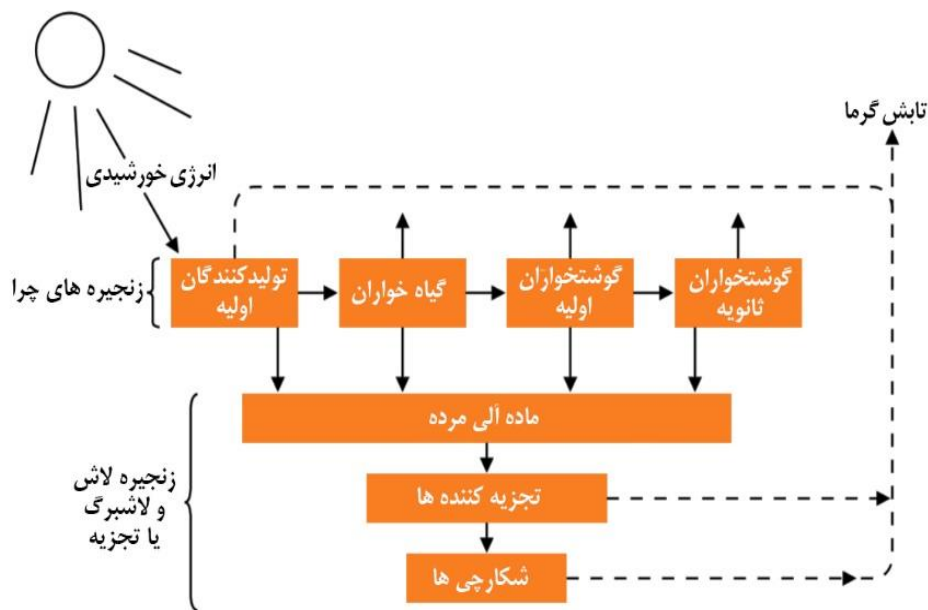
5- Grazers

6- Carnivores

7- Lat: carnis = meat

نهایت، از تولید اولیه موجودات اتوتروف (خود غذا ساز) ایجاد می‌شود، آن‌ها هم تولیدکنندگان ثانویه می‌شوند.

۴- تجزیه‌کننده‌ها^(۱) (قارچ‌ها، باکتری‌ها و غیره) که می‌توانند از انرژی ماده آلی مرده استفاده کنند. دو نوع زنجیره غذایی وجود دارد، "زنجیره‌های چرا^(۲)" و "زنجیره‌های لاش و لاشبرگ یا تجزیه^(۳)". این دو نوع زنجیره غذایی در شکل ۶ نشان داده شده‌اند. زنجیره‌های چرا شامل تولیدکنندگان اولیه، گیاه‌خواران و گوشت‌خواران می‌باشد. زنجیره‌های لاش و لاشبرگ شامل تجزیه‌کننده‌هایی هستند که از ماده آلی مرده زنجیره غذایی چرندگان تغذیه می‌کنند و حیواناتی که در بخش موجودات تجزیه‌کننده به همراه جانوران دیگر زندگی می‌کنند. در زنجیره غذایی لاش و لاشبرگ امکان تشخیص واضح بین تولید سطح تغذیه‌ای وجود ندارد، زیرا هیچ زنجیره غذایی خوب تعریف شده‌ای به جز شبکه‌های غذایی پیچیده وجود ندارد.



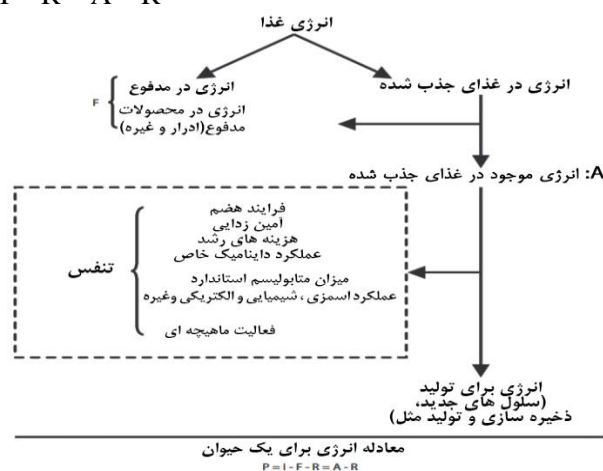
شکل ۶. همان‌طور که ماده آلی تولید شده به وسیله تولیدکنندگان اولیه از طریق زنجیره‌های چرا و مواد آلی مرده منتقل می‌شود (فلش‌های پر رنگ)، سرعت اولیه در اندامواره‌ها با سوخت و ساز آن‌ها گرفته شد و انرژی که زیست‌بوم به عنوان تابش گرما باقی می‌گذارد، را آزاد می‌کنند.

- 1- Decomposers
- 2- Grazing Food Chains
- 3- Detritus Food Chains

۲-۴ انرژی زیستی

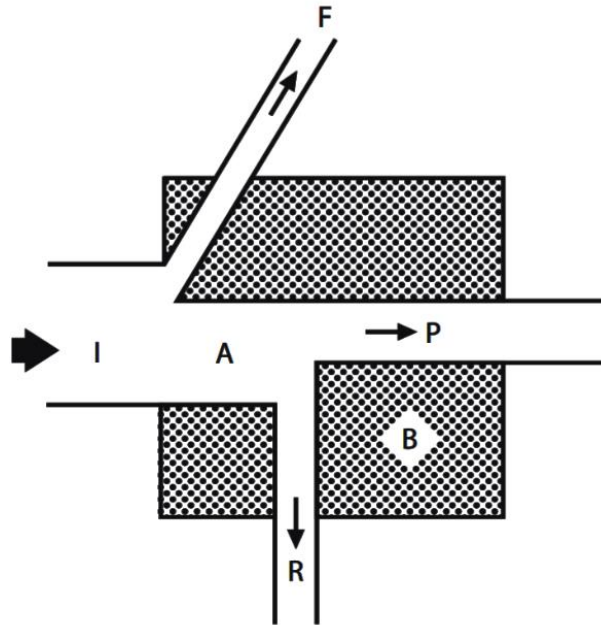
انرژی زیستی به مطالعه مواردی از قبیل اینکه که چه‌طور موجودات زنده غذا را جذب، هضم و مواد مصرف‌شده یا ساخته‌شده را توزیع کرده و انرژی را برای حفظ (سوخت و ساز = تنفس) و تولید (سلول‌های جدید، ذخیره‌سازی و تولید مثل) فراهم می‌آورند، می‌پردازد. جریان انرژی موجود در یک جمعیت می‌تواند از دانش انرژی زیستی موجودات زنده فردی، با برون‌یابی از یک موجود زنده تک به تمام موجودات زنده در یک جمعیت تعیین شود. بنابراین اغلب دانستن این مطلب که یک موجود زنده فرضی از یک غذا چقدر به طور موثر استفاده می‌کند، جالب است، زیرا چنین دانشی می‌تواند اطلاعاتی در مورد این که چقدر انرژی غذایی برای حلقه بعدی در زنجیره غذایی در دسترس است را فراهم آورد. برای محاسبه اثربخشی استفاده رژیم غذایی شما نیاز به دانستن مقدار انرژی موجود زنده دارید (وارن، ۱۹۱۷). در شکل ۷ وضعیت انرژی غذایی در یک مصرف‌کننده حیوانی (برای مثال یک پستاندار یا ماهی) نشان داده شده است. مقدار تولید انرژی (P) می‌تواند به تفاوت بین انرژی موجود در غذای جذب شده ($A = F - I$)، جایی که I = انرژی در غذای هضم شده و F = انرژی در مدفوع، ادرار و ... و تنفس (R) عنوان شود:

$$P = I - F - R = A - R$$



شکل ۷. سرنوشت انرژی غذایی در یک حیوان؛ به عنوان مثال، یک پستاندار یا یک ماهی، مشاهده می‌شود که مقدار انرژی موجود برای رشد را می‌توان انرژی جذب شده غذا منهای مصرف انرژی برای سوخت و ساز بیان کرد (مصرف اکسیژن موجود زنده = تنفس). به نظر می‌رسد این شکل سوخت و ساز بسیاری از قسمت‌های انرژی را که نمی‌توان آن‌ها را اندازه‌گیری کرد یا اندازه‌گیری جداگانه آن‌ها دشوار است، را مشخص می‌کند (وارن، ۱۹۷۱).

در شکل ۸ یک مدل جهانی جریان انرژی از طریق موجود زنده یا جمعیت نشان داده شده است (اودوم، ۱۹۷۱).



شکل ۸. مدل جهانی جریان انرژی در یک اندامواره، یک جمعیت یا از طریق سطح تغذیه‌ای. I = میزان انرژی غذای مصرف‌شده، F = میزان انرژی مدفوع، ادرار یا دیگر محصولات دفعی، A = انرژی غذای جذب شده، R = سوخت و ساز (تنفس)، P = انرژی برای تولید، B = زیست توده^(۱).

پارامتر علاقه‌مندی بوم‌شناسی عالی، کارایی بوم‌شناسی^(۲) (AE) می‌باشد که به شرح زیر است:

$$AE = A/I \text{ (II)}$$

جایی که $A = P + R$ یا $A = I - F$ می‌باشد.

1- Biomass

2- Assimilation Efficiency

کارایی جذب به طور گسترده در میان موجودات زنده مختلف بسته به نوع غذا متفاوت می‌باشد. کارایی جذب شکارچیان اغلب نزدیک به ۱۰۰ درصد است، در حالی که گیاه‌خواران و تجزیه‌کنندگان کارایی پایین‌تری دارند (اغلب کمتر از ۱۰ درصد). یکی دیگر از کارایی‌های مورد علاقه مباحث بوم‌شناسی، بازده خالص رشد (NGE) است که بیان می‌کند چه مقدار از انرژی غذایی جذب شده (A) می‌تواند برای تولید استفاده شود:

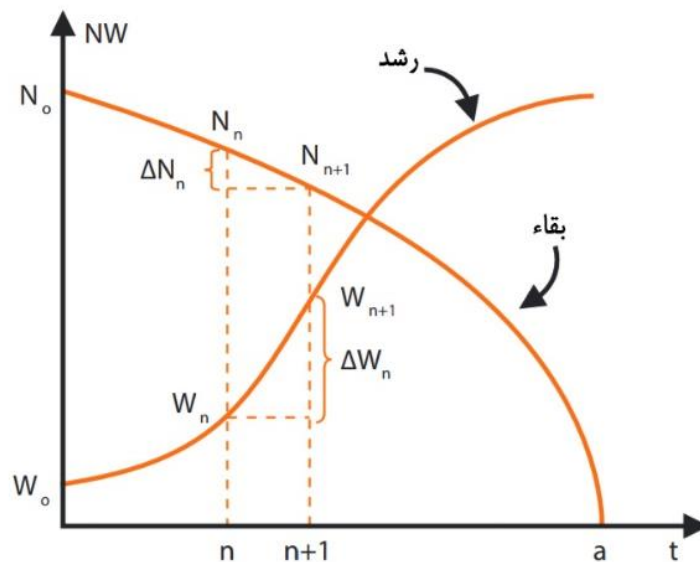
$$NGE = P/A \text{ (III)}$$

برای مثال اگر یک صدف دو کفه‌ای آبی کارایی رشد خالص ۶۷ درصد داشته باشد، به این معنی است که $\frac{2}{3}$ انرژی غذایی جذب شده می‌تواند برای تولید ماده جانور مورد استفاده قرار گیرد که برای پیوند بعدی در زنجیره غذایی در دسترس می‌باشد.

تولید یک جمعیت، در واقع مقدار انرژی ذخیره شده به عنوان ماده آلی در واحد زمان می‌باشد، صرف نظر از این‌که این ماده در طول مسیر به دلیل مرگ، از بین رفتن سلول‌های پوستی و ... برای جمعیت از بین می‌رود یا خیر. بنابراین یک جمعیت ممکن است حتی با وجود این‌که نتوان هیچ تفاوتی را در وزن جمعیت (زیست توده) تشخیص داد تولید داشته باشد. تولید جمعیت‌های طبیعی را می‌توان با استفاده از روش‌های مختلف تعیین کرد. در ادامه سه روش ذکر شده است:

۱- روشی که اغلب استفاده می‌شود بر اساس تعیین مقدار انرژی جمعیت می‌باشد، با آگاهی از پارامترهای معادله انرژی برای افراد متعلق به اندازه‌های مختلف جمعیت وقتی اندازه جمعیت و ساختار سنی شناخته شده باشد، شما می‌توانید تولید جمعیت را به شکل تفاوت بین مقدار کل غذای جذب شده از طریق جمعیت و تنفس کل جمعیت تعیین کنید.

۲- تولید یک جمعیت را می‌توان از روی دانش منحنی رشد فردی و با تعیین منظم اندازه و ساختار سنی جمعیت تعیین کرد. زمانی که فرد بخواهد تولید جمعیتی متشکل از یک نسل (مثلاً حشرات یک‌ساله) یا یک نوزاد را تعیین کند، وضعیت بسیار ساده‌ای وجود دارد. برای تعیین تولید چنین جمعیتی یک منحنی بقا مورد نیاز است. این کار با شمارش جمعیت در زمان‌های مختلف (t) و منحنی رشد فردی تعیین می‌شود (شکل ۹).



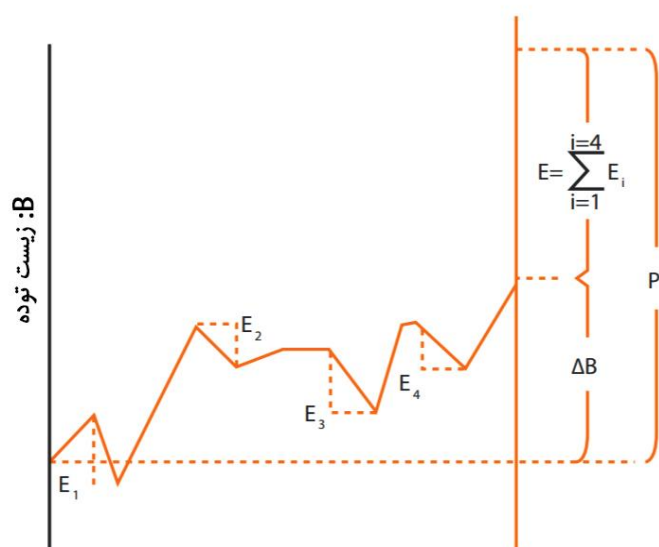
شکل ۹. براساس آگاهی از منحنی رشد فردی و منحنی بقاء برای جمعیت یک نوزاد یا یک تک نسل (برای مثال حشرات سالیانه) امکان محاسبه تولید جمعیت در یک دوره فرضی از زمان وجود دارد. برای توضیح تمام موارد به متن مراجعه کنید.

اگر ΔN_n تعداد افرادی باشد که در دوره $t_n - t_{n+1}$ مرده‌اند و ΔW_n رشد فردی در طی همان دوره باشد، تولید افراد مرده در این دوره تقریباً مساوی با $(\Delta N_n \times \Delta W_n)/2$ می‌باشد، به طوری که افراد به طور متوسط در نیمه راه هم در طی این دوره می‌میرند. تولید زنده مانی افراد مساوی با $N_{n+1} \times \Delta W_n$ پس کل تولید (P_n) در دوره $t_n - t_{n+1}$ به این صورت می‌شود: $P_n = N_{n+1} \times \Delta W_n + (\Delta N_n \times \Delta W_n)/2$ تولید جمعیت کلی به این شکل تعیین می‌گردد:

$$P \sum_{n=0}^{n=a} P_n$$

جای که a حداکثر انتظار زندگی است.

۳- اگر زیست‌توده یک جمعیت B نامیده شود و زیست‌توده حذف‌شده از جمعیت در یک دوره فرضی با E مشخص می‌شود، پس در طول این زمان آن‌طور که در شکل ۱۰ نشان داده شده است، تولید $P = \Delta B + E$ است.



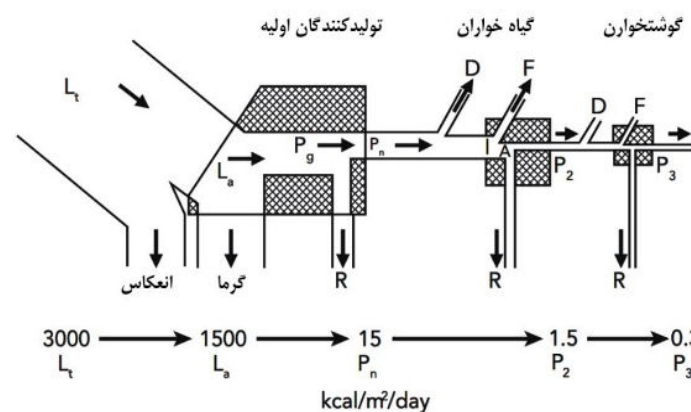
شکل ۱۰. تولید جمعیت (P) می‌تواند با حاصل تغییرات در زیست‌توده (ΔB) و زیست‌توده کل از بین رفته (E) در طی یک دوره زمانی فرضی (t) تعیین شود. زیست‌توده از بین رفته ممکن است نشان‌دهنده افراد مرده، پوست اندازی و غیره باشد و می‌تواند با تعیین زیست‌توده جمعیت در فاصله زمانی تقریباً تکراری به دست آید، به‌طوری که هرگونه کاهش که در زیست‌توده (E_1 و E_2 و $E_3 \dots$ و E_j) ثبت می‌شود، منجر به مجموع این‌ها شده که مساوی با E می‌باشد.

۲-۵ کارایی بوم‌شناسی

شکل ۱۱ با تصاویر واقعی جریان انرژی را از طریق سه سطح تغذیه‌ای در یک زنجیره غذایی در چراگاهی فرضی نشان می‌دهد.

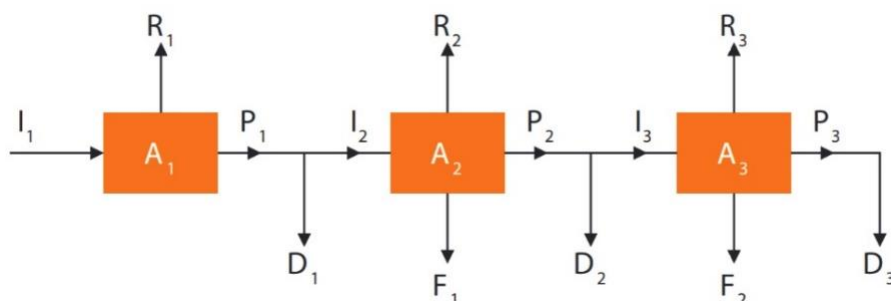
این نمودار ساده نشان‌دهنده این است که چگونه انرژی (به شکل گرما و پسماند) داخل و بین هر پیوند زنجیره غذایی تلف می‌شود. روابط بین جریان‌های انرژی هم در داخل و هم بین سطوح تغذیه‌ای علایق زیست‌محیطی قابل توجهی دارند. چنین روابطی "کارایی بوم‌شناسی" نامیده شده و به

صورت درصد بیان شده‌اند. جدول ۱ برخی از بیش‌ترین موارد استفاده شده از کارایی‌های بوم‌شناسی را فهرست کرده و شرح می‌دهد. تجربه نشان می‌دهد که کارایی‌های مختلف اغلب در نتیجه گیج‌کننده و نامفهوم هستند. هیچ استفاده استاندارد پذیرفته شده‌ای از این نشانه‌ها وجود ندارد، اما علامت‌گذاری استفاده شده در شکل ۱۱ اغلب دیده شده است.



شکل ۱۱. جریان انرژی از طریق سه سطح تغذیه‌ای در یک زنجیره چرا فرضی شامل تولیدکنندگان اولیه، گیاه‌خواران و گوشت‌خواران می‌باشد. L_t = کل انرژی نور، L_a = انرژی نور جذب شده، P_g = تولید اولیه ناخالص، P_n = تولید اولیه خالص، R = تنفس، I = انرژی غذای هضم شده، A = انرژی غذای تحلیل رفته، F = انرژی غذای جذب نشده (مدفوع، ادرار و غیره) D = لاش و لاشبرگ، P_2 و P_3 = تولید ثانویه و ثالث (اودوم، ۱۹۷۱).

نمادهای ساده استفاده شده در شکل ۱۲، که توجه خاصی به تولیدکنندگان اولیه دارد، یک نمای کلی را ارائه داده و تعریف کارایی‌های بوم‌شناختی را در جدول ۱ راحت کرده است. هنگام استفاده از کارایی‌های بوم‌شناسی، تعریف این رابطه مهم است. بنابراین کارایی‌های تولید سطح تغذیه در شکل ۱۱ برای پیوند زنجیره غذایی ثانویه ($P_2/P_1 = P_2/P_n = 1/5 = 0.2$) و برای پیوند سوم حدود ($P_3/P_2 = 0.3/1.5 = 0.2$) می‌باشد. همان‌طور که دیده می‌شود اینکه چند رابطه می‌تواند در یک زنجیره غذایی وجود داشته باشد محدود است. عملاً، زنجیره‌های غذایی به ندرت بیش‌تر از ۳ تا ۴ پیوند دارد.



شکل ۱۲. زنجیره چرا خطی شامل سه سطح تغذیه‌ای می‌باشد: ۱- تولید کنندگان اولیه (گیاهان)، ۲- گیاه-خواران، ۳- گوشت‌خواران، I - انرژی مصرف‌شده، A - انرژی جذب شده، R - تنفس، P - تولید، D - اتلاف از زنجیره غذایی (پسماند)، F - انرژی غذای جذب نشده (مدفوع، ادرار و غیره). هم D هم F تجزیه‌کنندگان را تامین می‌کنند (برای مثال زنجیره لاش و لاشبرگ).

جدول ۱. تعاریف کارایی‌های بوم‌شناسی برای روابط بین و درون سطوح تغذیه‌ای. برای توضیح نمادهای استفاده شده به شکل ۱۲ مراجعه کنید.

روابط بین ترازهای خوراکی

کارایی جذب انرژی سطح تغذیه ای: I_t/I_{t-1}

کارایی جذب سطح تغذیه ای: A_t/A_{t-1}

کارایی تولید سطح تغذیه ای: P_t/P_{t-1}

کارایی استفاده: I_t/P_{t-1}

روابط داخل سطح تغذیه ای

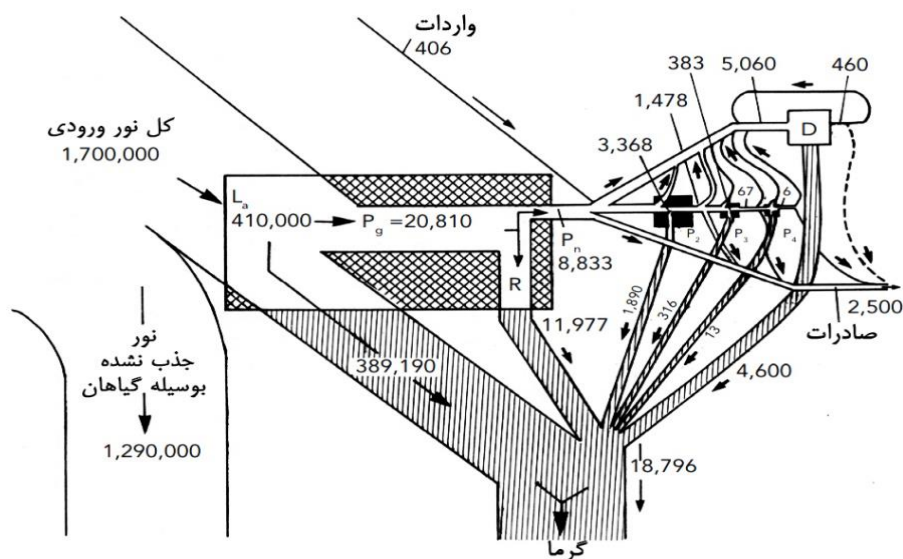
کارایی تولید: P_t/A_t

کارایی رشد بوم‌شناسی: P_t/I_t

کارایی جذب: A_t/I_t

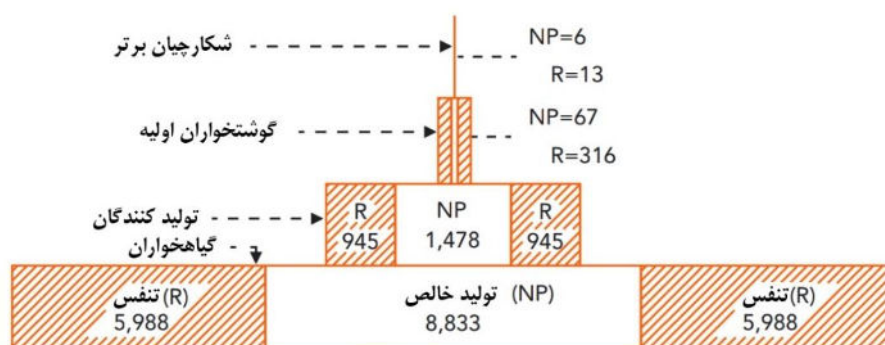
شکل ۱۳ نشان‌دهنده یک زیست‌بوم طبیعی به نام سیلور اسپرینگ^(۱) است که جاذبه توریستی معروف در فلوریدا می‌باشد و نشان داده که کارایی تولید خالص بوم‌شناسی تولیدکنندگان اولیه $(P_n/I_n = P_n/L_a = 8833/410000 = 0.02\%)$ است.

کارایی جذب سطح تغذیه گیاه‌خواران $(A_p/A_n = A_p/P_b = 3368/20810 = 0.16\%)$ و کارایی جذب سطح تغذیه گوشت‌خواران اولیه (0.11%) $(383/3368 = 0.11\%)$ می‌باشد. علاوه بر این، اکثریت تولید اولیه زنجیره لاش و لاشبرگ را انجام می‌دهد و این که این انرژی از زیست‌بوم به شکل گرما آزاد می‌شود. صادرات زیاد نسبت به واردات (اغلب نان که توریست‌ها برای ماهی‌ها می‌ریزند) نشان می‌دهد که زیست‌بوم ماده آلی بیش‌تری نسبت به آنچه برای تنفس استفاده می‌شود تولید می‌کنند. چنین زیست‌بومی که در آن تولید (P) بیش‌تر از تنفس (R) زیست‌بوم اتوتروفیک (خود غذا ساز) نامیده می‌شود.



شکل ۱۳. جریان انرژی از طریق یک زیست‌بوم آبی "Silver Springs" فلوریدا، L_a = انرژی نور جذب شده، P_g = تولید اولیه ناخالص، P_n = تولید اولیه خالص، R = تنفس، P_2 = گیاه‌خواران، P_3 = گوشت‌خواران اولیه، P_4 = گوشت‌خواران ثانویه، D = تجزیه‌کننده‌ها. اشاره می‌شود که بزرگ‌ترین بخش تولید اولیه خالص از طریق زنجیره لاش و لاشبرگ انجام می‌شود (کورموندی، ۱۹۶۳؛ ادم، ۱۹۷۱). تمام شکل‌ها به $\text{Kcal/m}^2/\text{year}$ می‌باشد.

زیست‌بومی که در آن P کمتر از R است هتروتروفیک^(۱) نامیده می‌شود. اغلب یک روش گرافیکی، برای نشان دادن این‌که چگونه انرژی محدود شده شیمیایی در یک زنجیره غذایی در چراگاه کاهش می‌یابد مورد استفاده قرار می‌گیرد که اینکار باعث ساختن یک "هرم انرژی"^(۲) می‌شود، که در این هرم عرض هر پله، که یک سطح تغذیه‌ای را نشان می‌دهد، معیاری از انرژی جذب شده توسط موجودات زنده در آن سطح تغذیه‌ای می‌باشد. به شکل ۱۴ مراجعه کنید.



شکل ۱۴. هرم انرژی براساس داده‌های زنجیره چرا در "silver springs" شکل ۱۳ را مشاهده کنید. هرم انرژی نشان می‌دهد که چه‌طور انرژی جذب شده برای تنفس (R) و تولید اولیه خالص (NP) در هر سطح تغذیه‌ای مورد استفاده قرار می‌گیرد (کورموندی، ۱۹۶۹).

۲-۶ بزرگ‌نمایی آلاینده‌ها

مواد شیمیایی (آلاینده‌ها) که سخت تجزیه می‌شوند (پایدار) و هم زمان محلول در چربی هستند، تمایل به تجمع (بزرگ شدن) در زنجیره‌های غذایی دارند، زیرا این موارد ممکن است از پیوندی به پیوند دیگر در یک زنجیره غذایی منتقل شوند. در همین زمان سوزاندن مواد آلی کوچک و کوچک‌تر می‌شود، درحالی که غلظت آلاینده‌ها به همان نسبت در هر پیوند زنجیره غذایی بالاتر می‌رود، حشره کش د.د.ت^(۳) که در حال حاضر در بیش‌تر کشورهای صنعتی ممنوع است، مثالی از ماده‌ای است که می‌تواند باعث بروز مشکلات زیست محیطی از جمله بزرگ‌نمایی زیست‌شناسی^(۴) شده باشد و از این رو موجب تخریب در پیوندهای بالاتر زنجیره‌های غذایی می‌شود. اعتقاد براین است که د.د.ت و

1- Heterotrophic

2- Energy pyramid

3- DDT

4- Biomagnified

محصولات مخرب آن مسئول اصلی این نظریه هستند که از سال ۱۹۴۵، موش‌های تیزبر شاهین‌های آمریکای شمالی و انگلیسی و همچنین عقاب‌های سوئدی تخم‌هایی گذاشتند که پوسته‌های نازک‌تری داشتند (رتسیله، ۱۹۶۷؛ کاده و همکاران، ۱۹۷۱).

تا مدتی جمعیت این پرندگان شکارچی در سوئد مستقیماً مورد تهدید قرار گرفت، زیرا این تخم‌های پوست‌نازک در طول جوجه‌کشی می‌شکستند. از آن زمان استفاده از د.د.ت در سوئد و کشورهای همسایه در سال ۱۹۶۰ ممنوع شد و پوسته تخم‌ها ضخیم‌تر شدند و جمعیت عقاب دولاره افزایش یافت. مثال دیگر از ماده‌ای که می‌تواند باعث بزرگ‌نمایی زیست‌شناسی شود حشره‌کش‌های د.د.د هستند که پس از جنگ جهانی دوم برای ریشه‌کشی لاورهای پشه در دریاچه کلیبر^(۱) نزدیک سان فرانسیسکو آمریکا مورد استفاده قرار گرفتند. در سال ۱۹۵۷ تحقیقاتی که روی پرندگان ماهی‌خوار انجام شد و نتایج نشان داد که، د.د.د در زنجیره‌های غذایی این دریاچه ذخیره شده است. غلظت آب دریاچه برای پلانکتون ۲۶۵ برابر، برای ماهیان کوچک ۵۰۰ برابر، برای ماهیان گوشت‌خوار ۸۵۰۰ برابر و برای پرندگان ماهی‌خوار ۸۰ تا ۱۲۵۰۰۰ برابر بود (رات کلیف، ۱۹۶۷).

مونو متیل جیوه (CH_3Hg^+) هم می‌تواند به عنوان مثال نهایی آخرین نمونه از یک ماده شیمیایی که باعث بزرگ‌نمایی زیست‌شناسی شده است، ذکر شود. موارد شدیدتر آلودگی دریاچه‌ها و رودخانه‌های دارای جیوه در سوئد در اواخر سال ۱۹۵۰ و مرگ چند صد نفر در ژاپن در اواسط سال ۱۹۶۰ و همچنین آلودگی بسیار وسیع با جیوه در آب‌های اطراف هاربوره تانگه^(۲) در دانمارک توسط یک کارخانه مواد شیمیایی (ریسگارد، ۱۹۸۴) منجر به تحقیقات زیادی در زمینه زیست محیطی^(۳) جیوه شد (انتشار، پراکندگی و اثرات زیست‌شناسی در طبیعت). بنابراین کشف شد که فیل مرکوریک استات که بیش‌تر برای کنترل قارچ‌ها در صنعت چوب و ضدعفونی بذر استفاده می‌شد، می‌تواند به وسیله ریزاندامگان‌هایی که در تقابل با جیوه غیر آلی (Hg^{++}) هستند، به جیوه مونومتیل تبدیل شده باشند که محلول در چربی، بسیار سمی و پایدار است. این ویژگی‌ها جیوه مونومتیل را قادر به بزرگ‌نمایی بوم‌شناسی در زنجیره‌های غذایی می‌کند. باید اضافه کرد که تعریف "قدیمی" بزرگ‌نمایی بوم‌شناسی جیوه مونومتیل به نظر بسیار ساده است، زیرا در زنجیره‌های غذایی اثر بخشی مقداری از این ترکیب جیوه از پیوندی به پیوند دیگر منتقل می‌شود، هم از طریق فیزیولوژی موجودات زنده مختلف و هم قابلیت‌های آن‌ها برای رفع مسمویت و دفع مواد سمی بسیار تعریف شده است (ریسگارد و هنسن، ۱۹۹۰). بنابراین، تفاوت‌های فیزیولوژیکی اساسی (گردش خون، عملکرد کلیه و

1- Clear Lake

2- Harboore Tange

3- Ecotoxicology

جگر و غیره) بین صافی‌خواران^(۱) (صدف‌های دوکپه‌ای، زئوپلانکتون) و ماهیانی که مهم‌ترین بخش "زنجیره‌های چرا" آبی را تشکیل می‌دهند، وجود دارد. بزرگ‌نمایی بوم‌شناسی جیوه مونومتیل نمی‌تواند منحصراً نتیجه ساده توانایی این ماده برای "سوختن در هرم انرژی" باشد.

فصل سوم

چرخه‌های زیست زمین‌شناسی

تمام مواد مغذی چرخه‌های زیست زمین‌شناسی مشخصات خودشان را دارند. این فصل در رابطه با عناصر غذایی کم‌مصرف و پرمصرف به همراه مروری کوتاه بر چرخه‌های زیست زمین‌شناسی می‌باشد.

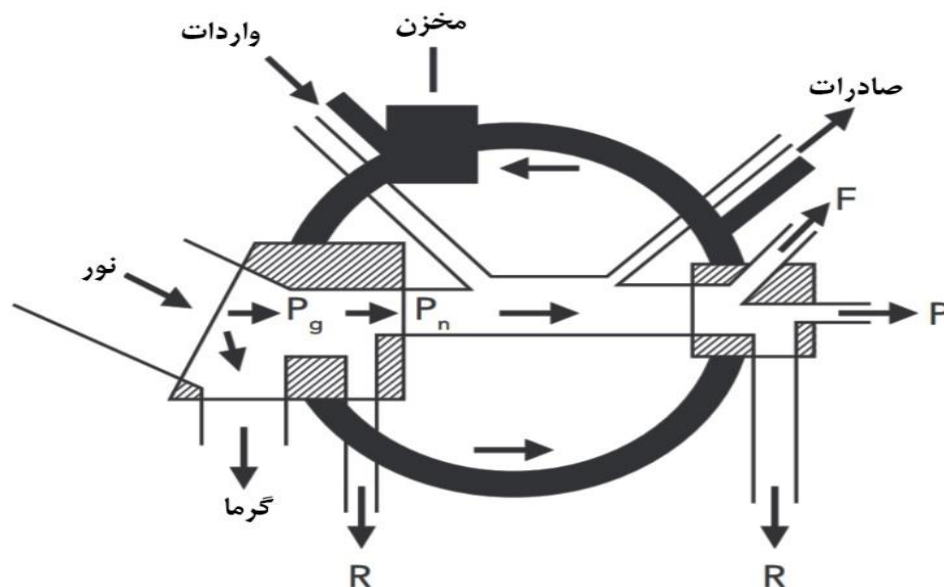
۳-۱ چرخه‌های مغذی گازدار و رسوبی

در تکامل زیستی، تنها عناصر خارجی به صورت بناهای اتمی در سلول زنده مورد استفاده قرار می‌گیرند. در حال حاضر، اعتقاد بر این است که از ۹۲ عنصر طبیعی، تنها ۲۴ عنصر در فرآیندهای زندگی نقش دارند. بناهای مولکولی سلول، یعنی پروتئین‌ها، کربوهیدرات‌ها و چربی‌ها از شش عنصر نسبتاً سبک ساخته شده‌اند: کربن، هیدروژن، نیتروژن، اکسیژن، فسفر و گوگرد.

پنج عنصر که در انتهای جدول تناوبی عناصر سبک وزن نیز در نظر گرفته می‌شوند، به حفظ الکتریسیته خنثی در مایعات بدن کمک می‌کنند و یا برای حفظ شیب‌های بالقوه الکتروشیمیایی در سراسر غشای سلولی استفاده می‌شوند. مورد دوم، برای مثال رسانایی ضربه سلول‌های عصبی و برای توانایی سلول‌ها جهت حفظ مقدار ثابت، مهم می‌باشد. این عناصر که همگی به شکل یون یافت می‌شوند، شامل: سدیم، پتاسیم، کلسیم، منیزیم و کلر می‌باشند. گروه سوم عناصر که عناصر کمیاب حیات می‌باشند (روی، مس، کبالت، منگنز، آهن و مولیبدن) در مقادیر بسیار کم در بدن یافت می‌شوند. این عناصر کمیاب برای عملکرد خاص بسیاری از آنزیم‌های ضروری هستند. تمام این عناصر مواد مغذی نامیده می‌شوند، زیرا برای موجود زنده حیاتی هستند. عناصری که به مقدار زیاد مورد نیاز می‌باشند، عناصر پرمصرف^(۱) (کربن، هیدروژن، نیتروژن، اکسیژن، فسفر، گوگرد، سدیم، پتاسیم، کلسیم، منیزیم و کلر) نامیده شده، در حالی که عناصری که به مقدار کم مورد نیاز هستند، عناصر کم‌مصرف^(۲) نام دارد (مخصوصاً روی، مس، کبالت، منگنز، آهن و مولیبدن و هم چنین باریوم، فلور، سیلیسیم، سلنیم، ایندیم و وانادیم نیز در برخی گونه‌ها ضروری هستند). تمام عناصر غذایی کم‌مصرف و پرمصرف بین موجودات زنده و غیرزنده به گردش در می‌آیند. چنین چرخه‌های مواد مغذی، چرخه‌های زیست زمین‌شناسی نامیده می‌شوند، شکل ۱۵ نشان‌دهنده یک چرخه زیست زمین‌شناسی ترکیب شده در یک نمودار جریان انرژی ساده می‌باشد که نشان‌دهنده واکنش بین چرخه انرژی و ماده است. انرژی نیاز به تحریک در یک چرخه ماده مغذی دارد.

1- Macronutrients

2- Micronutrients



شکل ۱۵. چرخه زیست زمین‌شناسی زمین طرح نمودار جریان انرژی ساده است. ماده در حال گردش به وسیله یک چرخه طولانی شده از تولیدکنندگان اولیه برای مصرف‌کنندگان و بالعکس، نشان داده شده است. مخزن بزرگ مواد موجود غیر زیست‌شناسی با مستطیل نشان داده شده است P_g = تولید اولیه ناخالص P_n = تولید اولیه خالص P = تولید هتروترانیک R = تنفس F = انرژی غذای جذب نشده = زیست‌توده (اودوم، ۱۹۷۱).

تشخیص بین یک منبع غیر زیست‌شناسی بزرگ و آهسته با یک منبع کوچک اما فعال‌تر از مواد که به سرعت بین موجودات زنده و محیط اطراف رد و بدل می‌شوند، راحت است. شکل ۱۵ نشان‌دهنده گردش ماده ارائه شده به وسیله یک چرخه ادامه‌دار از تولیدکنندگان اولیه به مصرف‌کنندگان و بالعکس می‌باشد. منبع بزرگ مواد غیر زیست‌شناسی به وسیله یک مستطیل نشان داده شده است. تمام عناصر غذایی کم‌مصرف و پرمصرف چرخه‌های مجزای خودشان را دارند که به دو نوع اصلی تقسیم می‌شوند:

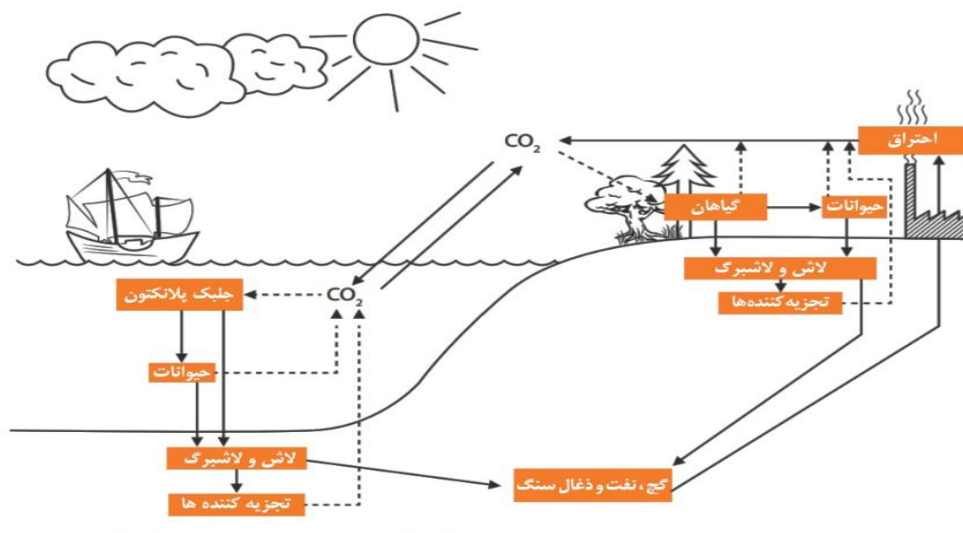
۱- انواع چرخه‌های رسوبی که بزرگ‌ترین منبع آن‌ها در رسوبات یافت شده است (برای مثال: گوگرد، فسفر و کلسیم)

۲- انواع چرخه‌های گازی که در آن هوا سپهر بزرگ‌ترین منبع می‌باشد (برای مثال: نیتروژن، کربن و اکسیژن)

در بخش‌های زیر مروری داریم به برخی از چرخه‌های زیست زمین‌شناسی.

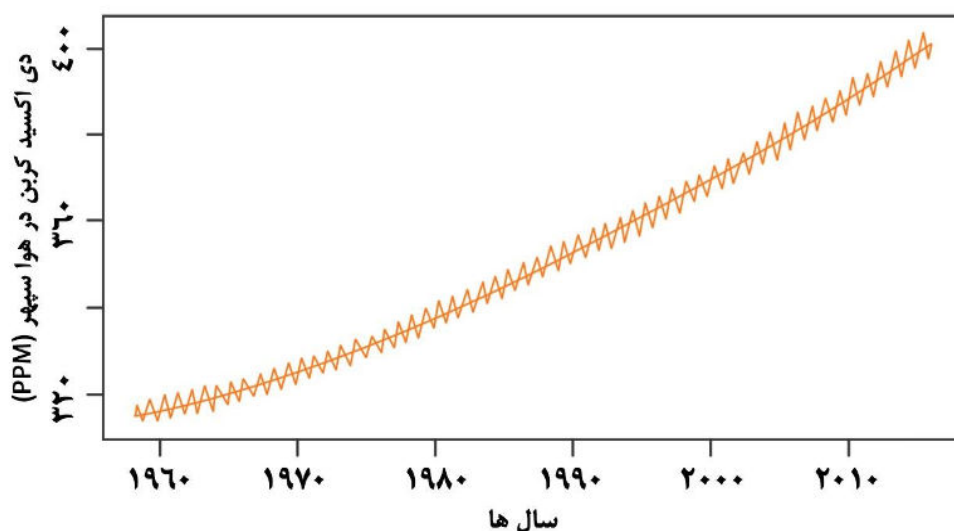
۳-۲ چرخه کربن

ترکیبات کربن در زیست‌سپهر همیشه در حال شکل گرفتن، تغییر شکل دادن و تجزیه شدن می‌باشند، (شکل ۱۶) (بولین، ۱۹۷۰). این وضعیت پویا به وسیله موجودات زنده اتوتروفیک (خود غذاساز) و هتروتروفیک (خوراک‌گیر) حفظ می‌شوند. موجودات زنده اتوتروفیک (برای مثال گیاهان سبز و باکتری‌های فوتواتوتروفیک) با کم کردن دی‌اکسید کربن با استفاده از انرژی گرفته شده از خورشید یا از ترکیبات شیمیایی غیر آلی ترکیبات کربن آلی تولید می‌کنند. تولیدکنندگان اولیه از بخشی از ماده آلی تولید شده برای سوخت و ساز خودشان استفاده می‌کنند که به موجب آن دی‌اکسید کربن تولید شده و به محیط اطراف ساطع می‌شود. موجودات زنده هتروتروفیک (حیوانات، قارچ‌ها و باکتری‌های تجزیه‌کننده) با درهم شکستن ماده آلی که در نهایت، ناشی از موجودات زنده اتوتروفیک هستند، نیرو می‌گیرند. همان‌طور که انرژی در زنجیره‌های غذایی معروف، مصرف می‌شود، کربنی که در آغاز کار آماده شده به شکل دی‌اکسید کربن متصل به ماده آلی به صورت گاز دی‌اکسید کربن در جو آزاد می‌شود. در زمین، گیاهان بزرگ‌تر دی‌اکسید کربن را (با غلظت ۳٪ درصد) از هوا سپهر می‌گیرند. به طوری که از هوای آزاد و از طریق روزنه، دی‌اکسید کربن به درون برگ‌هایی که فروغ‌آمایی اتفاق می‌افتد، پراکنده می‌شود.



شکل ۱۶. چرخه زیست زمین‌شناسی کربن

جذب دی‌اکسید کربن به وسیله گیاهان زمین برخی اوقات آن‌قدر مشخص است که می‌تواند به عنوان کاهش غلظت در هوا سپهر شناسایی شود. در ارتفاع یک تاج پوشش جنگلی در یک روز آفتابی تابستان، می‌توان حداقل غلظت دی‌اکسید کربن را در حوالی ظهر جایی که فعالیت فتوسنتزی در اوج خود است، ثبت کرد. تغییرات بین فصول مختلف دیده می‌شود (شکل ۱۷). در تابستان، غلظت دی‌اکسید کربن در جو زمین نسبت به زمستان وقتی که فرآیند فروغ‌آمایی متوقف می‌شود و یا کاهش چشم‌گیری می‌یابد، بسیار کم‌تر است. بنابراین، تغییرات در محتوای CO_2 هوا سپهر می‌تواند در طول شب و روز، از بالا به پایین و به صورت فصلی ثبت شود



شکل ۱۷. نمودار غلظت ($\mu\text{m} = \text{ppm}$) دی‌اکسید کربن جو زمین در هاوایی از سال ۱۹۵۸ اندازه‌گیری شده است. در طی ۵۸ سال که در شکل نشان داده شده است، اندازه‌گیری‌ها بیانگر افزایش شدید در میزان دی‌اکسید کربن هوا سپهر می‌باشد. در حدود 290ppm در سال ۱۸۵۰ به 400ppm در سال ۲۰۱۶ رسیده است. اندازه‌گیری‌های دیگری که در سراسر جهان انجام شده این افزایش را تایید می‌کند که نتیجه آن برای آب و هوای زمین شناخته است. منحنی خط تیره نشان‌دهنده گوناگونی فصلی در محتوای دی‌اکسید کربن هوا سپهری می‌باشد که در تابستان وقتی فروغ‌آمایی گیاهان و بنابراین مصرف دی‌اکسید کربن بسیار بالاست، در پایین‌ترین حد خود قرار دارد (اِپا، ۲۰۱۶).

در محیط آبی شرایط فرق می‌کند. در این جا تنها گیاهان کمی وجود دارد که می‌توانند با دی‌اکسید کربن محدودی که در آب حل شده‌اند، زنده بمانند. این مسئله به این خاطر است که میزان انتشار دی‌اکسید کربن در آب تنها بخشی از میزان انتشار آن در هوا است. تنها کوچک‌ترین جلبک‌های پلانکتونی تک‌سلولی و خزده‌های دارای برگ‌های نازک می‌توانند دی‌اکسید کربن را با انتشار غیر فعال در میان سطوح بیرونی به حد کافی جذب کنند. به هر حال، فواصل انتشار در جلبک‌های پلانکتونی بزرگ‌تر (بیش‌تر از حدود $30\mu\text{m}$ قطر) و در گیاهان خیلی بزرگ آن قدر طولانی است که غلظت دی‌اکسید کربن برای تامین فروغ‌آمایی کافی بسیار پایین است. بنابراین، این گیاهان دی‌اکسید کربن را از طریق سامانه، اسید کربنیک موجود در آب جذب می‌کنند.



گیاهان آبی که نمی‌توانند با جذب غیرفعال CO_2 از آب اطراف مقابله کنند، به طور فعال HCO_3^- را جذب می‌کنند. در سبزیسه گیاهان آنزیم کربنیک ایندراز فرآیند را کاتالیز می‌کند:

$$2\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_3^{2-}$$

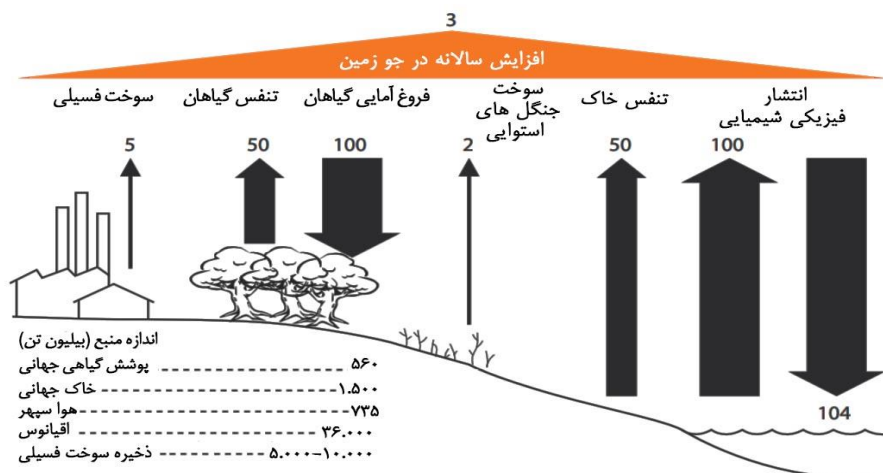
پس CO_2 که تقسیم می‌شود برای فروغ‌آمایی مورد استفاده قرار می‌گیرد. "سیستم اسید کربنیک" در آب دلالت دارد که فروغ‌آمایی موجب تغییر pH بالاتر آب می‌شود، درحالی که عرضه CO_2 ایجاد شده آزاد شدن (تولید شدن) CO_2 به وسیله فرآیند تنفس اثر عکس دارد. بنابراین مشخص است که pH در طی روز در لایه‌های بالایی آب با نفوذ نور افزایش می‌یابد، درحالی که در شب کاهش می‌یابد، واضح است که pH می‌تواند به شکل قابل توجهی به علت تولید دی‌اکسید کربن در رسوبات زیرین، یا در آب، زیر توده‌های آبی در معرض نور (منطقه نوری)، که در آن مواد آلی ته‌نشین شده توسط باکتری‌ها تجزیه می‌شوند، کاهش یابد. چرخه کربن در زیست‌سپهر دو مسیر مجزا دارد، یکی روی زمین و یکی در دریا. کل مقدار دی‌اکسید کربن که فیتوپلانکتون آبی در هر سال جذب می‌کند حجم مشابه مقداری است که دی‌اکسید کربن گیاهان زمینی به وسیله تولید اولیه ناخالصشان می‌سازند. چرخه کربن در اقیانوس‌ها عملاً خود نگه‌دار است. به هر حال، تبادل جالب توجهی از دی‌اکسید کربن بین جو زمین و اقیانوس که به وسیله باد و امواج ایجاد شده وجود دارد که تضمین می‌کند مقدار دی‌اکسید کربن حل شده در لایه سطحی اقیانوس در تعادل با غلظت دی‌اکسید کربن در هوا سپهر است. از آنجایی که اقیانوس‌ها به طبقه‌بندی تمایل دارند (به دلیل دما شیب)، تنها گردش محدودی بین توده‌های آب سطحی و آب زیرین وجود دارد. بنابراین حدود ۱۰۰۰ سال طول می‌کشد تا آب در بخش‌های پایین‌تر اقیانوس جابه‌جا شود برعکس

دی‌اکسید کربن موجود در هوا سپهر با سرعت بیش‌تری منتشر می‌شود. اندازه‌گیری کربن ۱۴ پس از آزمایشات انفجار هسته‌ای در اوایل سال ۱۹۶۰ نشان داد که زمان اقامت دی‌اکسید کربن زمان ماندگاری (پایداری) دی‌اکسید کربن در هوا سپهر قبل از این‌که در دریا حل شود حدود ۷ سال است.

کربنی که گیاهان زمین به وسیله فروغ‌آمایی خود می‌سازند، دیر یا زود وقتی ماده آلی در زنجیره‌های غذایی تجزیه می‌شوند به جو زمین بر می‌گردد. تجزیه ماده آلی در نواحی گرمسیری به سرعت اتفاق می‌افتد (۱۰ تا ۳۰ سال)، درحالی‌که این روند در نواحی شمالی بسیار کندتر است (چند صد سال).

فروغ‌آمایی به وسیله گیاهان زمین سالانه حدود ۱۰۰ بیلیون تن کربن از هوا سپهر به شکل دی‌اکسید کربن جدا می‌کنند. گیاهان زمین و تنفس خاک (برای مثال، کل تجزیه ماده آلی) به طور مساوی 5×2 بیلیون تن در هر سال دی‌اکسید کربن آزاد می‌کنند. سوختن ذغال سنگ و نفت (سوخت فسیلی) و سوختن جنگل‌های بارانی استوایی به ترتیب ۲ و ۵ بیلیون تن کربن آزاد می‌کنند. فرآیندهای فیزیکی و شیمیایی در سطح دریا حدود ۱۰۰ بیلیون تن کربن به داخل جو زمین آزاد می‌کنند، درحالی‌که حدود ۱۴۰ بیلیون تن در اقیانوس‌ها جذب می‌شود.

افزایش خالص سالانه دی‌اکسید کربن به جو زمین مساوی با حدود ۳ بیلیون تن کربن می‌باشد (شکل ۱۸). این افزایش دی‌اکسید کربن جوی که اشعه ماورای بنفش جذب می‌کند، منجر به افزایش "اثر گلخانه‌ای" و در نهایت افزایش دمای جهانی می‌شود. در اوایل دوره‌های زمین‌شناسی این مقدار کم‌تر از مقدار کربن ثابت بود و در نهایت، مقادیر زیاد کربن انباشته شده به عنوان ذغال سنگ و نفت بود، اما از شروع انقلاب صنعتی در اواسط سال ۱۸۰۰، بشر آزمایشات شیمیایی زمین جهانی وسیعی به وسیله سوزاندن مقادیر بسیار زیاد سوخت‌های فسیلی انجام داد. از سال ۱۸۵۰، غلظت دی‌اکسید کربن جوی تقریباً از ۲۹۰ ppm تا ۳۵۰ ppm در سال ۱۹۹۰، با حدود ۵۰ درصد افزایش از اواسط سال ۱۹۶۰ بالا رفت. در سال ۲۰۱۶، غلظت دی‌اکسید کربن برای اولین بار در ۸۰۰,۰۰۰ سال آخر افزایش داشت (اپا، ۲۰۱۶).



شکل ۱۸. چرخه سراسری کربن، همه مقادیر به میلیارد تن در سال می‌باشد (هوقتون و وودول، ۱۹۸۹).

افزایش کل در محتوای جوی می‌تواند حدود یک سوم از مجموع ۲۰۰ میلیارد تن CO_2 را تشکیل دهد که تاکنون از سوخت‌های فسیلی آزاد شده است. بخشی از باقی‌مانده دی‌اکسید کربن احتمالاً در اقیانوس‌ها جذب شده که منجر به اسیدی شدن آب می‌شود. بنابراین pH آب‌های سطح اقیانوس از ۸/۲۵ در سال ۱۷۵۱ به ۸/۱۴ در سال ۲۰۰۹ کاهش یافته است و این کاهش pH ممکن است به حدود ۷/۸۵ در سال ۲۱۰۰ برسد، که منجر به اثرات مخرب غیر قابل محاسبه‌ای روی زندگی موجودات دریازی شود (دلویچ، ۱۹۷۰)، اما بخش قابل توجه دی‌اکسید کربن که در اقیانوس جذب نشده است، ممکن است احتمالاً منجر به افزایش پوشش گیاهی روی زمین شود. مطالعات نشان داده است که وقتی هوا سپهر محیط با دی‌اکسید کربن غنی می‌شود گیاهان رشد سریع‌تری دارند. بنابراین این احتمال وجود دارد که سوخت نفت و گاز موجب "بارورسازی" جنگل‌ها و نواحی کشاورزی می‌شود. به هر حال، هیچ‌گونه شواهدی برای این اثر بارورسازی وجود ندارد.

۳-۲-۱- افزایش اثر گلخانه‌ای

از سال ۱۹۵۸، اندازه‌گیری‌های معتبری از میزان دی‌اکسید کربن جو انجام شده است. شکل ۱۷ نشان می‌دهد که محتوای دی‌اکسید کربن در حال افزایش است. در حال حاضر، مشخص نیست که تا چه حدی از این افزایش در میزان دی‌اکسید کربن جوی قادر به تغییر آب و هوای جهانی است، اما دلیلی برای نگرانی وجود دارد. آمار و ارقام موجود نشان می‌دهد که دو برابر شدن میزان دی‌اکسید

کربن جو (از ۳۰۰ppm به ۶۰۰ppm) می‌تواند دمای متوسط زمین را ۲/۵ درجه سانتیگراد افزایش دهد که این افزایش دما برای ذوب شدن مقدار زیادی از یخ‌های قطبی و زیر آب رفتن مناطق وسیعی از زمین کافی می‌باشد، همان‌طور که در دوره‌های گرم زمین‌شناسی چنین بوده است. واژه "گرمایش جهانی" که در مباحث آب و هوایی مورد استفاده قرار می‌گیرد، اشاره به افزایش متوسط دمای جهانی دارد که از سال ۱۹۰۰ اندازه‌گیری شده و پس از سال ۱۹۷۵ شدت بیش‌تری داشته است. از سال ۱۹۱۵، دمای جهانی تا حدود ۰/۸ افزایش یافته است. شواهدی وجود دارد مبنی بر این که این افزایش دما قبلاً منجر به افزایش عمق لایه‌های منجمد زمین در آلاسکا، اطراف قطب جنوب، و افزایش پیشرفت کوه‌های یخ اروپا شده است. اگر این روند ادامه یابد، بارندگی کم‌تری در عرض‌های جغرافیایی پایین‌تر و بارش بیش‌تر در عرض‌های جغرافیایی بالاتر می‌شود. نشانه‌های چنین روندی قبلاً در اواخر سال ۱۹۸۰ مشاهده شده است (هوکتون و وودول، ۱۹۸۹؛ سلومون و همکاران، ۲۰۱۶).

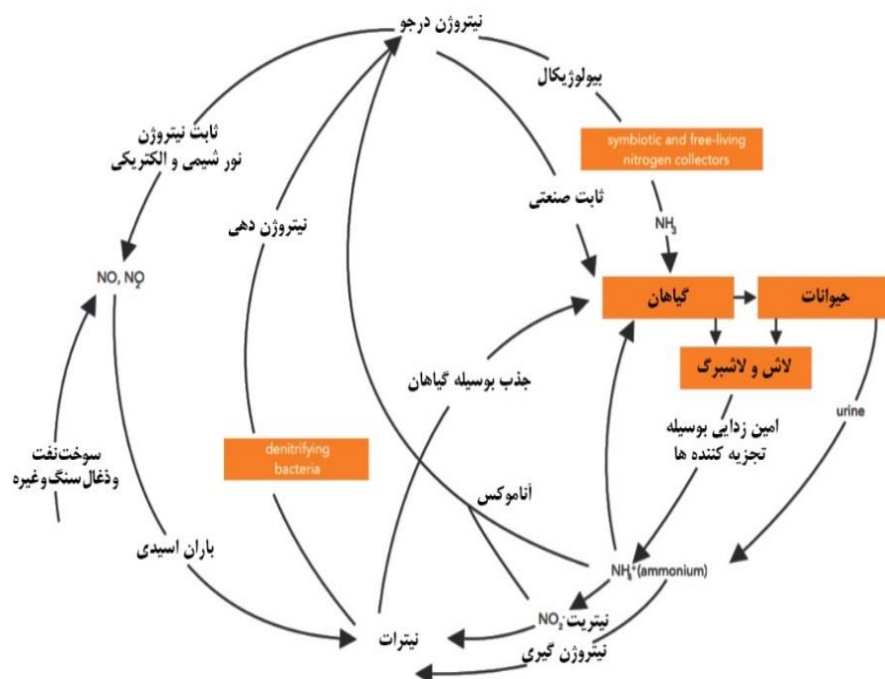
اصطلاح "گازهای گلخانه‌ای" شامل ترکیب CO_2 ، متان (CH_4)، N_2O (nitrous oxide)، chlorofluorocarbons (CFCs) می‌باشد. تغییرات جوی احتمالی آینده می‌تواند با مطالعه رابطه بین محتوای جوی "گازهای گلخانه‌ای" و تغییرات جوی در دوره‌های زمین‌شناسی قبل به‌دست‌آید. تحلیل‌های حباب آب در هسته‌های یخ قطب جنوب برای مطالعه شرایط ۱۶۰۰۰ سال قبل مورد استفاده قرار گرفته است. دیده شده که یک "بازخورد مثبت" (برای مثال، اثر افزایشی) بین دما و دی‌اکسید کربن و متان گازهای گلخانه‌ای وجود دارد. وقتی دما بالا می‌رود (همان‌طور که در آخرین دوره بین دو دوره یخبندان اتفاق افتاد).

تجزیه میکروبی ماده آلی افزایش داشته و موجب آزاد شدن دی‌اکسید کربن می‌شود. تحت شرایط بی‌هوازی (باتلاق‌ها، لجنزارها، خاک مرطوب) تجزیه باکتریایی ماده آلی به وسیله تخمیر اتفاق می‌افتد که موجب آن متان ("گاز باتلاق") تولید می‌شود. متان ۲۰ برابر موثرتر از دی‌اکسید کربن در جذب اشعه گرمایی با طول موج بلند از زمین عمل می‌کند. افزایش دما منجر به افزایش انتشار "گازهای گلخانه‌ای" و در نهایت افزایش دما می‌شود. این اثر گرمایی خود تقویتی "مکانیسم بازخورد تنفسی"^(۱) نامیده می‌شود.

۳-۳ چرخه نیتروژن

نیتروژن (N_2) ۷۹ درصد از جو زمین را در بر می‌گیرد، اما تنها موجودات زنده کمی می‌توانند از این نیتروژن استفاده کنند (دیوی، ۱۹۷۰؛ فنچل، ۱۹۸۷). گیاهان و جانوران تنها می‌توانند به شکل

نیتрат (NO_3^-) یا آمونیاک (NH_3) از مزایای نیتروژن ثابت سود ببرند. گونه‌های کمی از پیش‌هسته ای‌ها^(۱) (که با نداشتن هسته سلول متمایز شده‌اند) شامل باکتری‌ها، سیانو باکتری و اکتینو باکتری‌ها قادر به ثابت نگه داشتن نیتروژن جو زمین هستند. معمولاً تمایزی بین تثبیت‌کننده‌های همزیست نیتروژن (برای مثال، باکتری‌های گره‌زا روی ریشه لگوم‌ها، ریزوبیوم^(۲) و اکتینومایست‌ها^(۳)) و در هم‌زیستی با گیاهان، مانند توسکا، Sea buckthorn، Sweet gale و مجموعه‌های تثبیت‌کننده‌های آزادزی نیتروژن (سیانوباکتری، Anabaena، Nostoc و بقیه، و باکتری‌ها: ازتوباکتر^(۴) (هوازی)، کلوستریدیوم^(۵) (بی‌هوازی) ایجاد می‌شود، (شکل ۱۹ و ۲۰).



شکل ۱۹. چرخه زیست زمین‌شناسی نیتروژن (دلویچ، ۱۹۷۰). چهار نوع فرآیند چرخه نیتروژن را به کار می‌اندازد: ۱- تثبیت نیتروژن و مشارکت نیتروژن به عنوان گروه‌های آمینه ($\text{R}=\text{NH}_2$) در موجودات زنده. ۲- آمین‌زدایی،

- 1- Prokaryotes
- 2- Rhizobium
- 3- Actinomycetes
- 4- Azotobacter
- 5- Clostridium

که به موجب آن پیوند اصلی نیتروژن به شکل آمونیاک آزاد می‌شود. ۳- نیتریفیکاسیون^(۱) که موجب می‌شود باکتری، آمونیوم (NH_4^+) را به نیتريت (NO_2^-) و نیترات (NO_3^-) تبدیل کند. ۴- نیترات^(۲) (تنفس نیترات) که به موجب آن باکتری تحت شرایط بی‌هوازی نیترات را در حضور ماده آلی آسان تجزیه شونده به نیتروژن آزاد یا سولفور تبدیل می‌کند. جدول ۲ را مشاهده کنید. علاوه بر این، باکتری‌های خاص تحت شرایط بی‌هوازی روند نیتروژن‌دهی را که آناموکس^(۳) نامیده می‌شود، انجام می‌دهند (= زنگارش آمونیوم بی‌هوازی): $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2 + \text{H}_2\text{O}$ (جرگنسن، ۱۹۸۰).

مرحله	ترکیب	فرمول	فرمول
+5	Nitrate ion	NO_3^-	$\left[\begin{array}{c} \text{:}\ddot{\text{O}}\text{:} \\ \text{:}\ddot{\text{O}}\text{:N}::\ddot{\text{O}}\text{:} \end{array} \right]^-$
+3	Nitrite ion	NO_2^-	$\left[\begin{array}{c} \text{:}\ddot{\text{O}}\text{:} \\ \text{:}\ddot{\text{O}}\text{:N}::\ddot{\text{O}}\text{:} \end{array} \right]^-$
0	Nitrogen	N_2	$\text{:N}::\text{N:}$
-3	Ammonia	NH_3	$\begin{array}{c} \text{H}:\ddot{\text{N}}:\text{H} \\ \text{H} \end{array}$

شکل ۲۰. وقتی دو عنصر به شکل شیمیایی با هم ترکیب می‌شوند، اتم‌های آن‌ها یک یا چند الکترون را در پوسته الکترون خارجی اتم‌ها به اشتراک می‌گذارند، مخصوصاً وقتی ۸ الکترون حضور دارند ثابت هستند. اتم‌های نیتروژن و اکسیژن که با دارا بودن کامل پوسته الکترون خارجی، فاقد تنها چند الکترون هستند، سعی در پوشش دادن الکترون‌های نداشته با گرفتن الکترون‌ها از دیگر اتم‌هایی که کمتر به آن‌ها پیوند خورده‌اند هستند. این اصل توضیح می‌دهد که چرا نیتروژن (N) می‌تواند چندین مرحله زنگارش داشته- باشد که بستگی به این دارد که آیا بخشی از هیدروژن (H) یا اکسیژن (O) تحت آرایش نیترات (NO_3^-)، نیتريت (NO_2^-) یا آمونیاک (NH_3) هست یا خیر. در وضعیت اکسیده (+) الکترون‌های اتم نیتروژن پوسته خارجی الکترون اتم اکسیژن را پر می‌کنند. در وضعیت کاهش (-) پوسته الکترون خارجی اتم نیتروژن با الکترون‌های اتم‌های هیدروژن پر می‌شود.

1- Nitrification
2- Denitrification
3- Anammox

ریشه گیاه به آسانی آمونیاک و نیترات خاک را جذب می‌کند و ترکیبات نیتروژن جذب شده در اسید آمینه ترکیب شده که یکی پس از دیگری در پروتئین‌ها جای می‌گیرند. وقتی گیاهی خشک شده و تجزیه می‌شود، یا به وسیله حیوانات خورده می‌شود و پروتئین‌ها از طریق زنجیره‌های غذایی منتقل می‌شوند، گروه‌های آمینویی ($-NH_2$) اسیدهای آمینه نصف شده و به شکل آمونیاک (NH_3) به محیط اطراف آزاد شده یا در ادرار به شکل اوره دفع می‌شود. این فرآیند آمین زدایی^(۱) نامیده می‌شود. آمونیاک و آمونیوم (NH_4^+) یک زوج اسید باز مشابه هستند. در pH 7 که غلظت آمونیوم حدود ۲۰۰ برابر بالاتر از غلظت آمونیاک می‌باشد. آمونیوم به سادگی از بین نمی‌رود، زیرا تغییر مثبت این امکان را به آن می‌دهد تا به ذرات دارای بار منفی خاک رس و گیاه خاک در خاک بچسبد. با این حال، ترکیبات نیتروژن صاف شده زیرا یون‌های آمونیوم می‌توانند به نیتريت (NO_2^-) باکتری‌های *chemoautotrophic* (*Nitrosomonas*) اکسیده شوند. علاوه بر آن نیتريت می‌تواند از طریق باکتری (نیتروباکتر^(۲)) به نیترات (NO_3^-) تبدیل شود. تبدیل آمونیاک به نیتريت و بیش‌تر از آن به نیترات، نیتروژن‌گیری نامیده می‌شود. تحت شرایط بی‌هوازی، نیترات به وسیله فرآیندی که به نام نیترات شناخته شده است، به نیتروژن آزاد کاهش می‌یابد که به وسیله باکتری *pseudomonas denitrification* انجام می‌شود:

$Glucose + NO_3^- \rightarrow CO_2 + N_2 + 2387 \text{ KJ}$ این فرآیند همراه با O_2 در هر مول گلوکز انرژی خروجی ۲۸۷۲ کیلو ژول می‌دهد. بنابراین، تقریباً به اندازه سوختن با اکسیژن، انرژی حاصل از نیتروژن‌دهی بی‌هوازی وجود دارد، جدول ۲ را مشاهده کنید. از آنجایی که یاد گرفتیم که چگونه نیتروژن آزاد جو را از طریق فرآیندهای صنعتی تثبیت کنیم، مصرف کودهای نیتروژن به طور چشم‌گیری افزایش یافته است.

تثبیت زیست‌شناسی طبیعی نیتروژن روی زمین تقریباً ۴۴ میلیون تن در سال می‌باشد، اما تثبیت صنعتی هم تقریباً زیاد است (۳۰ میلیون تن در سال). این امر در ترکیب با افزایش شدید استفاده از لگوم‌های تثبیت‌کننده نیتروژن، باعث افزایش غلظت نیترات در آب‌های زیرزمینی و سطحی شده است و نتیجه آن آلوده شدن آب‌های زیرزمینی به نیترات و رودخانه‌ها، دریاچه‌ها و آب‌های ساحلی است. تغییر عملکردهای کشت تغییر شیوه‌های کشت و استفاده از کودهای اضافی در زمان‌های اشتباه سال هم عامل مهمی در بدتر شدن وضعیت بسیاری از کشورهای صنعتی می‌باشد: مخصوصاً این که خاک‌های ماسه‌ای نمی‌توانند نیترات را نگه دارند و وقتی پوشش گیاهی برای جذب آن ناکافی باشد، به داخل آب‌های زیرزمینی نفوذ می‌کنند. در سطح جهانی تخمین زده می‌شود که امروزه نیتروژن

1- Deamination
2- Nitrobacter

بیش‌تری از نظر زیست‌شناسی، صنعتی و جوی (۹۲ میلیون تن در سال) نسبت به نیتروژن (۸۳ میلیون تن در سال) تثبیت می‌شود. این مسئله به این معنی است که ما به شکل چشم‌گیری روی تعادل نیتروژن جهانی اثر می‌گذاریم. تا به حال، رشد گیاه هم روی زمین و هم در دریا با نیتروژن محدود شده است و بنابراین واضح است که افزایش تثبیت نیتروژن با نیتروژن‌دهی موجود که منجر به ناهنجاری‌های بوم‌شناسی می‌شود، مطابقت ندارد.

در نهایت، باید ذکر شود که فرآیندهای فتوشیمیایی و الکتریکی در جو زمین می‌تواند N_2 را به اکسیدهای نیتروژن (NO , NO_2) اکسید کند که می‌تواند وسیله سوختن نفت و ذغال سنگ و آوردن آن به خاک از طریق باران به شکل اسید نیتریک بر اساس وزن شکل‌گیرد که این ترکیب نیتروژن حدود ۱/۱۰ تثبیت زیست‌شناسی می‌باشد.

بررسی متفکرانه‌ای هم وجود دارد مبنی بر این که بدون نیتروژن‌دهی باکتری باید چیزی پس از ظهور O_2 در جو زمین انجام شود. این یک ملاحظه قابل تامل است که بدون نیتروژن‌دهی باکتری‌ها، اقیانوس‌ها محل تجمع اسید نیتریک خواهند بود. بنابراین، نیتروژن‌دهی باید به طور سریع و پس از ظهور O_2 در جو زمین انجام شود. در سال ۱۹۹۹، هنگامی که فرآیند نیتروژن‌دهی ناشناخته قبلی شناسایی شد، دنیای علمی شگفت زده شد. این طور دیده شد که برخی باکتری‌های تحت شرایط بی‌هوازی می‌توانند از طریق فرآیندی که آناموکس نامیده می‌شود (= زنگارش آمونیوم بی‌هوازی)، نیتروژن‌دهی کنند که در آن آمونیوم و نیتريت به آب و نیتروژن آزاد تبدیل می‌شوند: $NH_4^+ + NO_2^- \rightarrow N_2 + H_2O$. در کل این فرآیند مسئول ۳۰ تا ۵۰ درصد نیتروژن آزاد تولید شده در اقیانوس‌ها می‌باشد. آناموکس منبع اصلی نیتروژن ثابت بوده و بنابراین مستقیماً در محدود کردن تولید اولیه اقیانوس‌ها دخالت دارند (دالسگارد و همکاران، ۲۰۰۳؛ دیول، ۲۰۰۳).

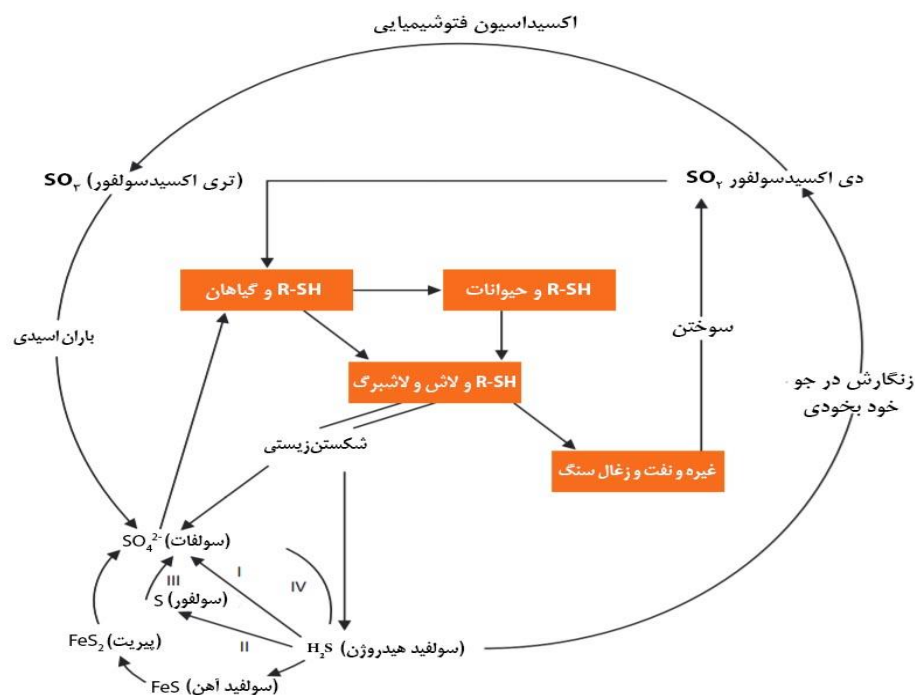
مقادیر بسیار زیادی از نیتروژن در رسوبات اقیانوس‌ها و صخره‌ای پوخته زمین وجود دارد، اما از آن جایی که تغییر و تبدیل این نیتروژن، برخلاف نیتروژن جوی، بسیار کند است، چرخه نیتروژن از نوع زیست زمین‌شناسی گازی زمین می‌باشد.

جدول ۲. انرژی به دست آمده از واکنش های شیمیایی مختلف علاقه‌مند به چرخه نیتروژن.

واکنش	انرژی بدست آمده (KJ در هر مول)
نیتروژن دهی $1 \text{ C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{KNO}_3 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 3\text{H}_2\text{O} + 6\text{KOH} + 3\text{N}_2\text{O}$ گلوکز پتاسیم اکسید نیتروژن	2282
$2 \text{ C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 24\text{KNO}_3 \rightarrow 30\text{CO}_2 + 18\text{H}_2\text{O} + 24\text{KOH} + 12\text{N}_2$ نیترات هیدروکسید نیتروژن	2387 (per mol glucose)
$3 \text{ S} + 6\text{KNO}_3 + 2\text{CaCO}_3 \rightarrow 3\text{K}_2\text{SO}_4 + 2\text{CaSO}_4 + 2\text{CO}_2 + 3\text{N}_2$ سولفور سولفات سولفات پتاسیم کلسیم	553 (per mol sulphur)
تنفس $4 \text{ C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$ آب دی اکسید کربن	2872
آمین زدایی $5 \text{ CH}_3\text{NH}_2\text{COOH} + 1.5\text{O}_2 \rightarrow 2\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3$ گلیسین اکسیژن آمونیاک	737
نیترو نیکاسیون $6 \text{ NH}_3 + 1.5\text{O}_2 \rightarrow \text{HNO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ اسید نیتروس	276
$7 \text{ KNO}_2 + 0.5\text{O}_2 \rightarrow \text{KNO}_3$ پتاسیم نیترات	73
تثبیت نیتروژن $8 \text{ N}_2 \rightarrow 2\text{N}$ فعالیت نیتروژن	-670
$9 \text{ 2N} + 3\text{H}_2 \rightarrow 2\text{NH}_3$	54

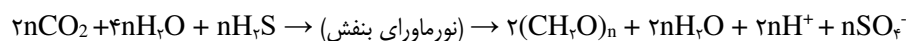
۳-۴ چرخه سولفور

همه موجودات زنده حاوی سولفور هستند (حدود ۱/۲ درصد بر اساس وزن خشک). شایع ترین شکل سولفور (S) گروهای sulphhydryl (-SH) در مولکول‌های آلی می‌باشند. موجودات هتروتروف نیاز فردی خود را با مصرف آمینواسیدهای حاوی سولفور (سیستئین و متیونین) که گیاهان با ترکیب سولفور جذب شده از طریق ریشه که سولفات غیرآلی، (SO_4^{2-}) یا از طریق برگ‌ها که دی اکسید سولفور (SO_2) می‌باشند، ساخته‌اند، پوشش می‌دهند. با تجزیه باکترهای هوازی، سولفات از ماده آلی مرده آزاد شده، اما تحت شرایط بی‌هوازی (برای مثال در لایه‌های رسوبی عمیق‌تر)، تجزیه ماده آلی منجر به شکل‌گیری سولفید هیدروژن (H_2S) می‌شود سولفید هیدروژن که به وسیله زنگارش خود به خودی انتشار می‌یابد، می‌تواند به SO_2 تبدیل شود، اما SO_2 از طریق احتراق ذغال سنگ، نفت و گاز هم تولید می‌شود (شکل ۲۱).



شکل ۲۱. چرخه سولفور (کلافام، ۱۹۸۳؛ دیوی، ۱۹۷۰). اعداد لاتین نزدیک به فلش‌ها نشان‌دهنده برگشت سولفات، سولفید هیدروژن و سولفوری باشد که به اشاره به موارد زیر دارد:

I: a) واکنش شیمیایی خود به خودی در یک محیط غنی از اکسیژن
b) باکتری سولفور فوتواتوتروفیک



c) باکتری کموواتوتروفیک^(۱) سولفور (تیوباسیلوس)^(۲) : انرژی شیمیایی و بدون فرآیند قدرت نور که موجب شکل‌گیری ماده آلی و سولفات می‌شود.

II: a) باکتری کموواتوتروفیک (*Beggiatoa* = "باکتری سولفور سفید"):

$$n\text{CO}_2 + 2n\text{H}_2\text{S} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O})_n + 2n\text{S} + n\text{H}_2\text{O}$$
 (انرژی شیمیایی)

b) باکتری فوتواتوتروفیک^(۳) سولفور :

$$n\text{CO}_2 + 2n\text{H}_2\text{S} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O})_n + n\text{H}_2\text{O} + 2n\text{S}$$
 (نورماورای بنفش)

III: بدون نیتрат کردن باکتری:

$$8\text{S} + 6\text{KNO}_3 + 2\text{CaCO}_3 \rightarrow 3\text{K}_2\text{SO}_4 + 2\text{CaSO}_4 + 2\text{CO}_2 + 3\text{N}_2$$
 انرژی

IV: باکتری احیاء کننده سولفات (*Desulforibrio*): در غیاب اکسیژن این باکتری‌ها با استفاده از SO_4^{2-} (به جای O_2) تنفس می‌کنند که منجر به شکل‌گیری CO_2 و H_2S می‌شود. این مسأله موجب می‌شود که سولفور به شکل گاز باشد که ممکن به جو زمین آزاد شود.

در مقادیر کم SO_2 ممکن است گیاهان را بارور کند، اما در مقادیر بیش‌تر این ترکیبات مضر هستند. با زنگارش فتوشیمیایی (خوردگی نوری) در جو، SO_2 ممکن است به SO_3 تبدیل شود که با آب به شکل اسید سولفوریک (H_2SO_4) واکنش می‌دهد و همراه با اسید نیتریک شکل گرفته از طریق آلودگی هوا با اکسیدهای نیتروژن، به شکل باران اسیدی^(۴) به زمین می‌ریزد (دیوی، ۱۹۷۰). باران اسیدی می‌تواند موجب کاهش جنگل‌ها و مخصوصاً اسیدی شدن دریاچه‌های نمکی (آهکی) شود (لیکنز و همکاران، ۱۹۷۰).

1- Chemoautotrophic

2- Thiobacillus

3- Photoautotrophic

4- Acid rain

در سال‌های اخیر، در نروژ و سوئد، باران اسیدی در صدها دریاچه موجب از بین رفتن ماهی‌ها شده است، اما "باران اسیدی" که بارانی با pH زیر ۵/۶۵ می‌باشد، مشخص می‌شود، می‌تواند موجب خسارات دیگری هم بشود. ماسه سنگ، حاوی کربنات کلسیم (CaCO_3) در هوای حاوی سولفور فرسایش سریع‌تری دارد. مثال‌های قابل توجه در این زمینه مقبره‌های تاریخی یونان و ایتالیا هستند که چند هزار سال است که بدون تغییرات اساسی سرپا مانده‌اند، اما در طول دهه‌های اخیر، آسیب زیادی دیده‌اند. این به این دلیل است که باران اسیدی حاصل از دی اکسید گوگرد (SO_2)، با کربنات کلسیم بناهای تاریخی واکنش می‌دهند و سولفات کلسیم محلول (گچ) را تشکیل می‌دهند، و این سولفات کلسیم به شکل رسوب خشک روی سطوح بناهای تاریخی ته‌نشین می‌شوند و به راحتی توسط آب باران شسته می‌شود.

تحت شرایط بی‌هوازی در محیط‌های آبی SO_4^{2-} می‌تواند برای مثال به وسیله باکتری دسولفوویبریو^(۱) که احیاء کننده سولفات هستند، به سولفید هیدروژن (H_2S) تبدیل شود. با کمک این باکتری‌ها، SO_4^{2-} برای اکسید کردن ماده آلی، شکل‌گیری H_2S ، که در رسوبات بی‌هوازی می‌تواند با آهن (Fe^{+++}) به شکل FeS (سولفید آهن) واکنش نشان دهند و به موجب آن رنگ رسوب سیاه می‌شود، مورد استفاده قرار گیرند. پس از مدتی، سولفید آهن در نهایت به پیریت (FeS_2) تبدیل می‌شود که ناحیه عمیق‌تری در رسوب رنگ مایل به خاکستری در می‌آید. رسوبات باقی‌مانده گیاه در آب کم اکسیژن جایی که ته نشینی ناقص انجام شده است، می‌تواند منجر به شکل‌گیری ذغال سنگ قهوه‌ای و ذغال کک با محتوای پیریت بالا شود. وقتی پیریت با زهکشی یا حفاری ذغال کک در تماس با اکسیژن جو قرار گیرد، می‌تواند به اسید سولفوریک (H_2SO_4) و خاک سرخ ($\text{Fe}(\text{OH})_3$) در آب اکسید شود.

حفاری ذغال سنگ قهوه‌ای در دانمارک در طی دو جنگ جهانی منجر به شکل‌گیری دریاچه‌های اسیدی بسیار زیادی در نواحی خاک‌برداری ذغال سنگ‌های قبلی شد. بنابراین، نهری که محل حفاری قبلی را زهکشی می‌کند، محیط اسیدی بسیار زیادی با $\text{pH} = 2-3$ دارد. در چنین pH پایینی، پیریت در یک محیط دارای اکسیژن به شکل خود به خودی اکسیده نمی‌شود، اما برخی باکتری‌های کمواتروفیک (*ferrooxidans thiobacillus*) ممکن است به جای آن پیریت را به یون‌های سولفات و دارای ترکیبات آهن (Fe^{+++}) اکسید کنند. وقتی pH بالا می‌رود، آهن اکسیده شده محلول به شکل خاک سرخ رسوب می‌کند. آخرین آلودگی پیامد آن است که نه تنها در ارتباط با حفاری ذغال سنگ قهوه‌ای دیده می‌شود، بلکه زمانی که سطح آب زیرزمینی در اثر زهکشی مزارع و تمیز کردن

رودخانه‌ها کاهش می‌یابد، اغلب دیده می‌شود. در محیط‌های آبی با مواد آلی فراوان، اگر نور مادون قرمز (فروسرخ) به اندازه کافی به پایین نفوذ کند، ممکن است آن‌قدر سولفید هیدروژن تولید شود که باکتری‌های سولفور فروغ‌آمایی (باکتری‌های سولفور سبز و بنفش) از سولفید هیدروژن استفاده کنند. اگر هیچ نوری وجود نداشته باشد، «باکتری‌های سولفور سفید» کمواتوتروفیک می‌تواند از انرژی شیمیایی در H_2S تولید کننده ماده آلی به وسیله مصرف CO_2 و شکل‌گیری (تیوباسیلوس) SO_4^{2-} یا سولفور عنصری (*Beggiatoa*) هستند بهره‌برداری کنند. در نهایت، سولفید هیدروژن آزاد شده از آب غنی از اکسیژن می‌تواند خود به خود به SO_4^{2-} تبدیل شود.

اهمیت باکتری‌های احیا کننده سولفات برای برگشت در رسوبات دریایی بسیار زیاد است. حدود ۵۰ درصد تجزیه ماده آلی (معدنی شدن)^(۱) در بخش زیرین ناحیه دریایی معتدل (مثلاً لیمفجوردن)^(۲) در دانمارک) به وسیله باکتری‌های احیا کننده سولفات انجام می‌شود که به این معنی هم هست که ۵۰ درصد مصرف اکسیژن در بخش زیرین این ناحیه برای زنگارش H_2S مورد استفاده قرار می‌گیرد. این مسئله همانند حامل انرژی از آنوکسیک^(۳) عمیق‌تر به ناحیه دارای هوا (هوازی) نزدیک به سطح رسوب عمل می‌کند (جرگنسن، ۱۹۸۰).

اگر غلظت اکسیژن در بخش‌های پایین بسیار کم باشد (کم‌تر از $2 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$) و اگر هر زمان فراوانی سولفید هیدروژن وجود داشته باشد، باکتری‌های گوگرد سفید رنگ که اغلب به شکل پوسته‌های سفید بسیار زیاد روی بخش زیرین دیده می‌شود، ممکن است دیگر قادر به جذب و تبدیل سولفید هیدروژن نباشد که سم محیطی بسیار قوی است. سولفید هیدروژن می‌تواند رسوب را جذب کرده و آب‌های بالاتر بیاورد که جانوران قعر دریا را می‌کشد. این پدیده ایجاد شده از طریق تخلیه اکسیژن که از سال ۱۹۷۰ دیده شده است، پدیده‌ای بسیار گسترده در بسیاری از نواحی کم عمق و ساحلی می‌باشد که به علت افزایش اتوتروفیکیشن است (بارگیری اضافه ماده مغذی از فضولات خانگی و کشاورزی). اگرچه سولفور دارای فاز گازی در جو (هوا سپهر) است، اما این یک مخزن بزرگ نیست (اگرچه میزان گردش سولفور در جو ضعیف است).

۳-۵ چرخه فسفر

بیشتر عناصر مهم زیست‌شناسی جدا از آن‌چه که قبلاً ذکر شد (کربن، گوگرد و نیتروژن) - تنها یک منبع کوچک در جو هستند یا هیچ‌گونه منبعی نیستند. مثالی از این نوع فسفر (P) موجود در

1- Mineralization

2- Limfjorden

3- Anoxic

محیط به شکل فسفات (PO_4^{3-}) یا یکی از مشابهات آن (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-}) است. اهمیت فسفر برای موجودات زنده از این حقیقت برمی‌آید که برای مثال بخشی از مولکول‌های ATP که انتقال بیوشیمیایی انرژی در سلول‌ها را کنترل می‌کنند.

یون‌های فسفات آزاد در میان سطوح بیرونی سلول‌های فیتوپلانکتون یا از طریق ریشه‌های گیاهان بزرگ‌تر جذب شده و در بافت‌های موجود زنده جای می‌گیرند. فسفر از طریق زنجیره چرا به همین روش به شکل نیتروژن و سولفور عبور می‌کند و فسفر اضافی به طور عمده از مدفوع دفع می‌شود. هنگامی که تجزیه‌کننده‌های زنجیره غذایی ذرات ریز مواد آلی حاوی فسفر در مدفوع یا گیاهان و حیوانات مرده را تجزیه می‌کنند، فسفات غیر آلی در محیط غیر زنده آزاد می‌شود. مرحله آلی چرخه بیوشیمیایی فسفر بسیار ساده است. مرحله غیر آلی، مخصوصاً در مورد تغییر و تبدیل در رسوبات بسیار پیچیده‌تر و کم‌تر شناخته شده است (کورموندی، ۱۹۶۹؛ کلافام، ۱۹۸۳). رسوبات، بسته به حالت شیمیایی که دارند فسفات را جذب کرده یا آزاد می‌کنند. تحت شرایط هوازی، اغلب مقادیر زیادی فسفات در پیوند با ترکیبات آهن اکسید شده (Fe^{+++}) در لایه‌های بالایی رسوب (FePO_4) وجود دارد. در تابستان، جایی که ممکن است تخلیه اکسیژن در بخش‌های زیرین وجود داشته باشد، سولفید می‌تواند به سطح رسوب رخنه کرده و ترکیبات آهن تولید کننده سولفید آهن را کاهش دهد که منجر به آزاد شدن فسفات می‌شود.

بنابراین رویدادهای گسترده و مکرر تخلیه اکسیژن در نواحی آب‌های کم‌عمق دارای ائوتروفیکیشن منجر به غلظت‌های بسیار بالاتر فسفات در آب در طول تابستان به نسبت زمستان وقتی که سطح رسوب اکسید شده، می‌شود (و قهوه‌ای کم رنگ به علت هیدروکسیدهای آهن = "زنگ زدگی"). مورد اول کاهش اکسیژن در طول تابستان "چرخه زیان‌بار" را آغاز کرده که در آن فسفات آزاد شده (که محدودکننده عامل ماده مغذی در اوایل تابستان است) موجب افزایش تولید فیتوپلانکتون می‌شود که در طول تابستان و اوایل پاییز کاهش اکسیژن جدیدی را به راه می‌اندازد (جرگنسن، ۱۹۸۰).

فسفات فقط به میزان کم‌تری از زمین شسته می‌شود. دلیلش این است که فسفات از نظر شیمیایی با آلومینیوم، کلسیم، منگنز و یون‌های آهن واکنش داده و ترکیبات محلول ضعیف را شکل می‌دهد. گیاهان نمی‌توانند پیوند فسفات در این ترکیبات را جذب کنند و بنابراین مقدار فسفاتی که به شکل زیست‌شناسی در دسترس است، نه تنها به وسیله مقدار مشخصی از فسفات در یک زیست‌بوم، بلکه ترجیحاً از طریق سرعتی که در آن بازیافت می‌شود، تعیین می‌گردد. مخصوصاً در جایی که "استخر متحرک" فسفات بسیار کوچک (کم) است. بنابراین، این فسفات است که عامل محدودکننده

برای رشد فیتوپلانکتون در بسیاری از دریاچه‌هاست. آن‌ها مقادیر بزرگ‌تر و کوچک‌تر نیترات صاف شده از نواحی کشاورزی اطراف را دریافت کرده، اما چون فسفات از خاک شسته نمی‌شود، عامل محدودکننده بوده و نیترات موجب مشکلات آبی در رشد جلبک‌های پلانکتون نمی‌شود، اما اگر فاضلاب خانگی، حاوی مقادیر نسبتاً بالای فسفر در دسترس زیستی هم زمان تخلیه شود (که اغلب این گونه است) موجب رشد سریع ("رشد انفجاری") فیتوپلانکتون شده و این مسئله می‌تواند منجر به یک‌سری مشکلات محیطی شود (اسچیندایر، ۱۹۷۴). اگر دریاچه‌ای در طول چند سال، فسفات حاوی فاضلاب دریافت کند، منبع بزرگی از فسفات در گل و لای ته دریاچه جمع می‌شود. این فسفات به علت ائوتروفیکیشن و رسوب ماده آلی آزاد می‌شود اگر که شرایط بی‌رویه در قعر دریاچه ادامه پیدا کند. بنابراین توقف برای تخلیه بیشتر فسفات تنها چندین سال بعد اثر خود را به جا می‌گذارد.

۶-۳- چرخه آب

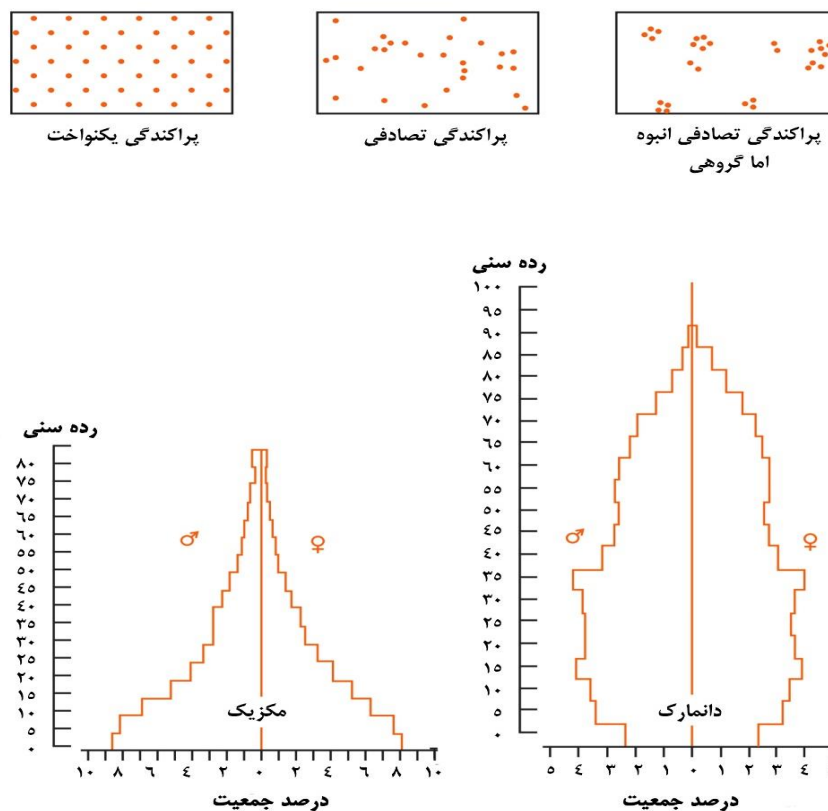
انرژی خورشیدی موجب تحریک چرخه آب می‌شود (کورماندی، ۱۹۶۹؛ اودوم، ۱۹۷۱). خورشید سطح اقیانوس را گرم می‌کند و مقادیر زیادی آب بخار می‌شود و به هوا می‌رود. در ارتفاعات بالا، دمای پایین باعث می‌شود بخار آب متراکم شود و به ابرها تبدیل شود که از قطرات بسیار کوچک آب تشکیل شده است. بادهای که آن‌ها هم به وسیله انرژی خورشیدی حرکت می‌کنند، ابرها را به نواحی مختلف زمین، جایی که سرد می‌شوند و به شکل نزولات آسمانی باران و برف و تگرگ فرو می‌ریزند، در می‌آورند. بارندگی می‌تواند به شکل توده‌ها و کوه‌های یخ درآید که می‌تواند آب یخ زده را هزاران سال ذخیره کند، اما بخش بزرگی از آب که با سطح زمین برخورد می‌کند، دوباره بخار می‌شود. تنها بخش کوچکی از این نزولات به وسیله گیاهان جذب می‌شوند، اما بیش‌تر این آب به سرعت از برگ‌ها تبخیر می‌شود. بخشی از این نزولات که تبخیر نمی‌شوند، روی زمین جریان می‌یابند یا از طریق لوله‌های زهکشی به نهرها و دریاچه‌ها حرکت می‌کنند و سپس به دریا برمی‌گردند، اما باقی مانده این نزولات از طریق خاک سطحی به زمین رخنه کرده و آب زیرزمینی را تشکیل می‌دهند. در بخش بالاتر خاک جایی که در حفره‌های کوچکی هوا وجود دارد، آب به شکل عمودی به سمت پایین حرکت می‌کند. این بخش از خاک ناحیه اشباع نشده نامیده می‌شود. اگر خاک ماسه‌ای باشد، آب با سرعتی حدود ۴ متر در سال به سمت پایین می‌رود، اما اگر خاک گلی باشد سرعت حرکت حدود ۰/۵ متر در سال است. در عمق مشخصی از ناحیه آب زیرزمینی جایی که تمامی منافذ و حفره‌های کوچک با آب پر می‌شوند. بالای این ناحیه آب زیرزمینی جدول آب نامیده می‌شود. در ناحیه آب‌های زیرزمینی، آب کم و بیش به صورت افقی به سمت مناطقی که سطح ایستابی پایین‌تری دارند حرکت

می‌کند. بیش‌تر آب بالایی در ناحیه آب زیر زمینی با شیب بسیار کمی به سمت رودخانه‌ها، دریاچه‌ها و دریا جریان می‌یابد از این‌جا به بعد، آب دوباره تبخیر شده و چرخه بسته می‌شود. در این چرخه عظیم، آب در سرعت‌های بسیار متفاوتی حرکت می‌کند. آب به آهستگی در ناحیه آب زیرزمینی حرکت کرده و هر قطره از آبی که به زمین‌های درون کشور می‌ریزد می‌تواند چند هزار سال طی کند تا به دریا برسد. از این‌که چه‌قدر طول می‌کشد آب در هر مرحله بماند به این شکل است: مدت زمان ماندگاری آب در مراحل جداگانه عبارتند از: ابرها ۱۰ روز، نهرها ۲۰ روز، دریاچه‌ها ۱۰ سال، ناحیه آب زیر زمینی اشباع نشده ۵ سال، منطقه ماسه‌ای اشباع شده ۵۰۰ سال، منطقه خاک گلی سفت اشباع شده ۱۰۰۰۰ سال، دریا ۳۰۰۰ سال. اقیانوس‌ها حاوی ۹۷ درصد تمامی آب کره زمین، کوه‌های یخ و یخچال‌ها ۲ درصد و دریاچه‌ها، رودخانه‌ها و آب‌های زیر زمینی ۱ درصد از آب زمین را تشکیل می‌دهند و آب بسیار ناچیزی در جو زمین وجود دارد.

فصل چہارم

بوم‌شناسی جمعیت

جمعیت به شکل تمامی افراد گونه‌های مشابه در یک ناحیه فرضی تعریف می‌شود. یک جمعیت شماری از مشخصه‌هایی هستند که خصوصیت این سطح نظام را دارا می‌باشند و در زیر سطح نظام (فردی) یا بالای آن (اجتماع) یافت نمی‌شوند؛ برای مثال جمعیت دارای یک ساختار سنی، پراکندگی و تراکم است (شکل ۲۲). این فصل شرح می‌دهد که جمعیت‌ها چه‌طور از طریق اثر متقابل پیچیده‌ای با محیط پیرامون تعدیل می‌شوند.

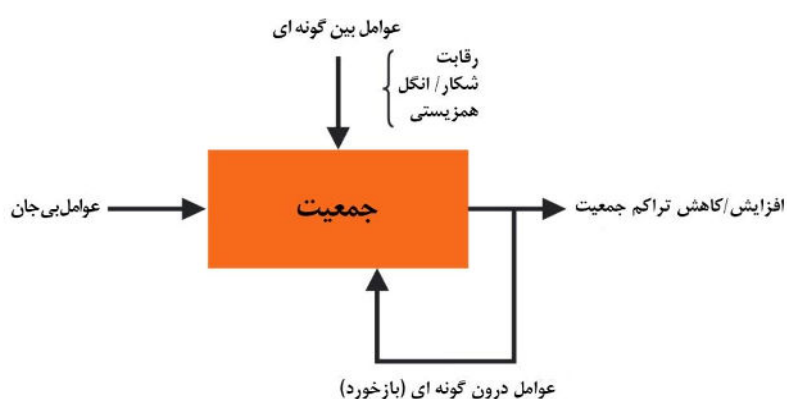


شکل ۲۲. جمعیت‌ها مشخصه‌هایی دارند که در فرد دیده نمی‌شود (اصل کنترل مرتبه‌ای^(۱))، برای مثال یک جمعیت دارای پراکندگی، تراکم و ساختار سنی و نرخ تولد و مرگ می‌باشد. این شکل نشان‌دهنده (A) پراکندگی‌ها و تراکم‌های احتمالی یک جمعیت در یک ناحیه و (B) ساختار سنی مذکرها و مونث‌های جمعیت افراد در دو کشور مکزیک و دانمارک با نرخ تولد جمعیت متفاوت می‌باشد.

۴-۱ تنظیم تراکم جمعیت

اندازه جمعیت، تراکم، ساختار سنی و رشد آن به وسیله اثرات متقابل پیچیده‌ای به شکل زیر تنظیم می‌شود:

۱- محیط غیرزنده. ۲- جمعیت گونه‌های دیگر (عوامل بین گونه‌ای^(۱)) و ۳- اثرات خود جمعیت (عوامل درون گونه‌ای^(۲))، (شکل ۲۳).



شکل ۲۳. عواملی که به تراکم جمعیت اثر می‌گذارند.

برخی جمعیت‌ها اساساً به وسیله عوامل غیرزنده تنظیم می‌شوند. جمعیت‌های دیگر تا حد زیادی به وسیله شکارچینی که افراد جمعیت را دنبال می‌کنند، تنظیم می‌شوند. هنوز هم جمعیت‌هایی هستند که اساساً از طریق رقابت با گونه‌های جمعیت‌های دیگر، که تا حدی از منابع غذایی مشابه استفاده می‌کنند، تنظیم می‌شوند. در نهایت، جمعیت‌هایی هم وجود دارند که تا حد زیادی خود تنظیم بوده و بیش‌تر از ناحیه‌ای که در طول دوره طولانی از آنجا تغذیه می‌کنند، رشد نمی‌کنند (فنچل، ۱۹۸۷).

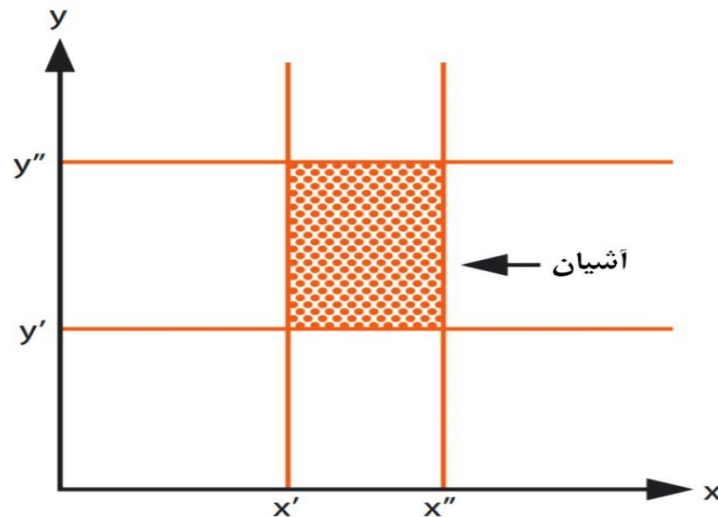
در زیر مثال‌های از واکنش بین جمعیت‌ها و محیط آن‌ها با تاکید بر این توضیح که چه‌طور عوامل غیر زنده، بین گونه‌ای و درون گونه‌ای می‌تواند رشد جمعیت و به موجب آن اندازه و پراکندگی آن‌ها را تنظیم کند، داده شده است.

1- Interspecific

2- Intraspecific

۴-۱-۱ مفهوم آشیان^(۱) و اهمیت عوامل غیرزنده برای تنظیم جمعیت

پیشنهاد تعریف آشیان بوم‌شناسی^(۲) گونه‌ها این است که آشیان تنها می‌تواند حاوی یک گونه در یک زیست‌بوم فرضی باشد، اما این تعریف کلاً خوشایند نیست تعریف دقیق‌تر آشیان، موجود زنده می‌تواند به شکل زیر باشد: نقشه خطی روی محور X-axis یک عامل محیطی (مثلاً دما) برای گونه S_1 برای توضیحات به شکل ۲۴ مراجعه کنید. روی این محورفاصله $x' - x''$ ("عرض دامنه") علامت‌گذاری شده که درون آن گونه‌ها می‌توانند زنده بمانند. خارج از آن محور y فاصله $y' - y''$ عامل محیطی دیگری (مانند pH) را علامت‌گذاری کرده که درون آن گونه‌ها می‌توانند زنده بمانند. ناحیه حاصله حاوی نقاط در ارتباط با دو عامل محیطی x و y حاکی از توانایی S_1 's برای حفظ جمعیت می‌باشد. عامل سوم z می‌تواند به همین روش انجام گیرد که مقداری ایجاد می‌کند که حاوی نقاطی است که شرایط محیطی S_2 's در ارتباط با سه عامل را شرح می‌دهد. اگر عوامل محیطی n به همین روش انجام گیرد، پس مقدار بیش از حد n بعدی N_1 می‌تواند ایجاد شود. نقاط شامل در N_1 در ارتباط با تمامی ترکیبات محیطی جایی که S_1 بتواند یک جمعیت را حفظ - کند بوده و N_1 "آشیان اصلی" گونه S_1 نامیده می‌شود. بنابراین آشیان اصلی محدودیت‌های دامنه تغییرات فیزیولوژیکی را شرح می‌دهد.



شکل ۲۴. دو بعد آشیان اساسی یک گونه در ارتباط با عوامل محیطی X و Y .

1- Niche

2- Ecological niche

مدل بالا برای توصیف آشیان یک گونه، به طور دقیق‌تر و جامع‌تر از تعریف متداول مورد استفاده از آشیان می‌باشد که "کار" در نظر گرفته می‌شود، یک گونه در زیست‌بوم (بر خلاف زیستگاه گونه) است. باید آگاه باشیم که مدل آشیان n بعدی تصمیمی نمی‌گیرد که هر گونه دامنه تغییرات برای یک عامل محیطی فرضی در حد مطلوب جایی که گونه‌ها پیشرفت می‌کنند دارد و این که حالت "گرافیکی" امکان شرح مثلاً آن عوامل محیطی خاص را که می‌تواند متقابلاً در هر عرض دامنه تغییرات دیگری اثر بگذارد، را به آن اجازه نمی‌دهد؛ برای مثال، رشد دیاتوم‌ها^(۱) در یک دریاچه ممکن است برای نشان دادن این که چه‌طور عوامل غیر زنده می‌توانند بر تنظیم اندازه جمعیت غلبه کنند مورد استفاده قرار گیرند. هنگامی که شرایط نور و دما در بهار مساعد است، دیاتوم‌ها به دلیل مقادیر فراوان مواد مغذی موجود در آب در این فصل از سال شروع به رشد سریع می‌کنند. از آنجایی که زئوپلانکتون در اوایل بهار تنها توسط چند نفر نشان داده می‌شود، جلبک‌ها بدون مانع رشد می‌کنند تا زمانی که ماده مغذی سیلیکون (Si) تمام شود و در نتیجه رشد بیش‌تر را محدود می‌کند. دیاتوم در اوایل بهار گل‌داده و کاهش در پی آن منحصراً به وسیله عوامل غیر زنده (نور و سیلیکون) مدیریت می‌شود. وقتی رشد دیاتوم به علت کمبود سیلیکون متوقف می‌شود، گونه‌های جلبکی دیگر فرصت رشد پیدا می‌کنند. رشد این جلبک‌ها در واقع می‌تواند به شدت توسط زئوپلانکتون تنظیم شود، که به وسیله "چراگاه" آن‌ها غلظت فیتوپلانکتون می‌تواند کاهش یابد. تنظیم زئوپلانکتون، که تمایل به تغذیه از جلبک‌ها دارد، از طریق شکار ماهیان زئوپلانکتون اتفاق می‌افتد. این مسئله تعادلی در زیست‌بوم ایجاد می‌کند، به طوری که اندازه جمعیت‌های مختلف حول مقداری کم و بیش ثابت در نوسان می‌باشد.

۴-۱-۲ اهمیت عوامل بین گونه‌ای برای تنظیم جمعیت

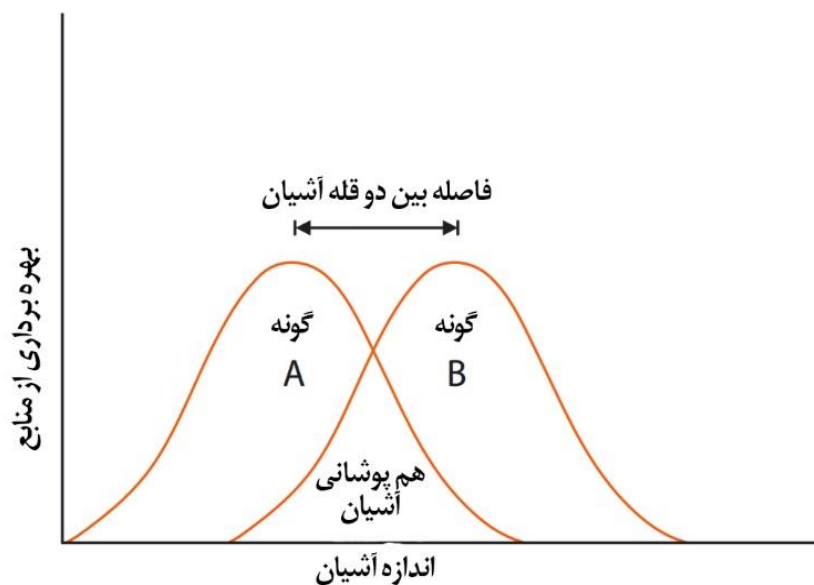
انواع بسیاری از واکنش‌ها بین جمعیت وجود دارد. عوامل بین گونه‌ای می‌تواند به چند نوع - که بین آن‌ها می‌تواند انتقال تدریجی وجود داشته باشد،- تقسیم شود. عوامل بین گونه‌ای می‌تواند به این شکل طبقه بندی شود:

- ۱- رقابت^(۲)، ۲- شکار کردن^(۳) یا انگلی بودن^(۴)، ۳- هم زیستی^(۵). در زیر پدیده‌ها با چندین مثال شرح داده می‌شوند.

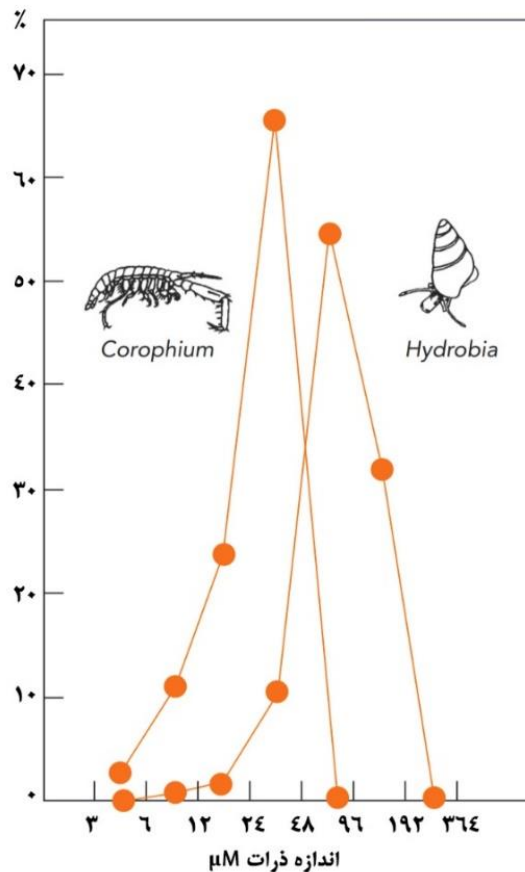
1- Diatoms
2- Competition
3- Predation
4- Parasitism
5- Symbiosis

۴-۱-۲-۱ رقابت

وقتی آشیان اصلی دو گونه به طور کامل یا تا حدی روی هم قرار می‌گیرد، رقابتی برای غذا و یا فضا به وجود خواهد آمد. (در شکل‌های ۲۵ و ۲۶). این نوع رقابت، رقابت بین گونه‌ای^(۱) نامیده می‌شود. بخش‌های زیر چهار نوع از مشاهداتی را شرح می‌دهد که رقابت بین گونه‌ای را نشان داده و یا شرح می‌دهد و برای پخش حیوانات و گیاهان در طبیعت بسیار مهم است.



شکل ۲۵. یک بعد از آشیان بوم‌شناسی. دو منحنی زنگوله‌ای شکل نشان‌دهنده منبع استفاده از دو گونه در یک جامعه است. بعد آشیان ممکن است بیانگر دما، pH یا برای مثال اندازه ذرات غذا باشد که به وسیله این دو گونه خورده می‌شود. این رقابت وقتی شدیدتر می‌شود که همپوشانی آشیان وجود داشته باشد و منجر به محدودیت‌هایی در پخش این دو گونه می‌شود. چنین رقابت بین گونه‌ای منجر به انتخاب افرادی می‌شود که همپوشانی ندارد، این کار در نهایت منجر به جدایی این دو گونه با آشیان کاملاً ج IV شده می‌شود (برای مثال تنوع آشیان).

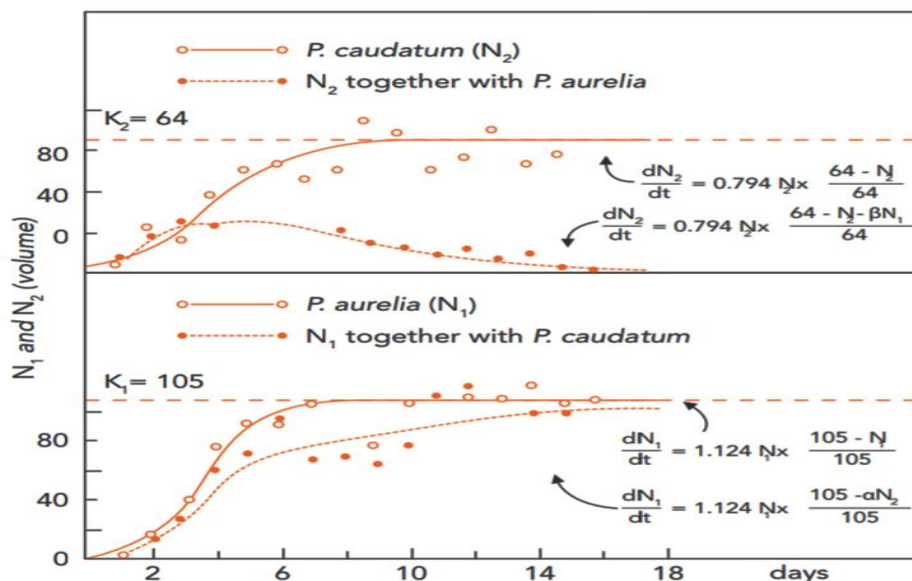


شکل ۲۶. اندازه پخش ذرات مواد معدنی یافت شده در روده خانواده خرچنگ تغذیه‌کننده از رسوبات به نام *Corophium Volutator* و حلزون لجن‌خوار *Hydrobia ulvae* (Fenchel & Lappalainen, 1975). این دو گونه اغلب با هم روی زمین‌های آبرگیر ماسه‌ای، جایی که از ریزاندامگان‌هایی که روی ذرات می‌نشینند، تغذیه و زندگی می‌کنند. این دو گونه منابع غذایی "مشترک" با ذرات در اندازه‌های مختلف می‌بلعند. رقابت بین گونه‌ای جایی اتفاق می‌افتد که "همپوشانی آشیان" تغذیه‌کنندگان رسوبی همزیست وجود داشته باشد که دلالت بر این دارد که آشیان واقعی هر دو گونه، حتی اگر رقیبی وجود نداشته باشد کوچک است.

۱- جابه‌جایی گونه‌ها با گونه‌های دیگر

در سال ۱۹۳۰، زیست‌شناس روسی به نام جنورگی گاس^(۱) آزمایشات آزمایشگاهی زیادی روی رقابت بین گونه‌های مختلف مژک‌داران تک‌سلولی جنس پارامسیوم (*Paramecium*) تغذیه‌کننده با سلول‌های مخمر یا باکتری انجام داد.

در برخی از این آزمایشات، دو گونه به طور جداگانه با مقدار تغذیه پیشنه‌ادی ثابت (باکتری‌ها) کشت شدند. پس از مدتی جمعیت‌ها تا اندازه‌ای رشد کردند که با آن منبع غذایی امکان‌پذیر بود (شکل ۲۷). در پی آن، دو گونه پارامسیوم در همان اتاق کشت با همان مقدار ثابت غذا پرورش داده شد. تقریباً تا روز چهارم، هر دو گونه جمعیت پرورش داده شدند، اما وقتی منابع غذایی به طور کامل استفاده شدند، تعداد یکی از گونه‌ها کاهش یافت، در حالی که گونه دیگر تعدادش افزایش یافت. پس از حدود ۱۶ روز گونه‌ی ناکارآمد از بین رفت، درحالی که گونه کارآمد تقریباً به اندازه جمعیت کوچک‌تر - از آن چه وقتی به تنهایی کشت می‌شد رسید.



شکل ۲۷. رشد دو مژک‌دار (*Paramecium aurelia*, *P. caudatum*) که آشپان مشابه دارند. شکل نشان‌دهنده رشد این دو مژک‌دار وقتی که جداگانه، یا در یک محیط کشت ترکیبی رشد داده شدند، می‌باشد. دیده می‌شود که *P. caudatum* در رقابت با *P. aurelia* است (گائوس، ۱۹۳۴). عبارات ریاضی برای رشد این دو مژک‌دار در بخش ۲-۴ توضیح داده شده است.

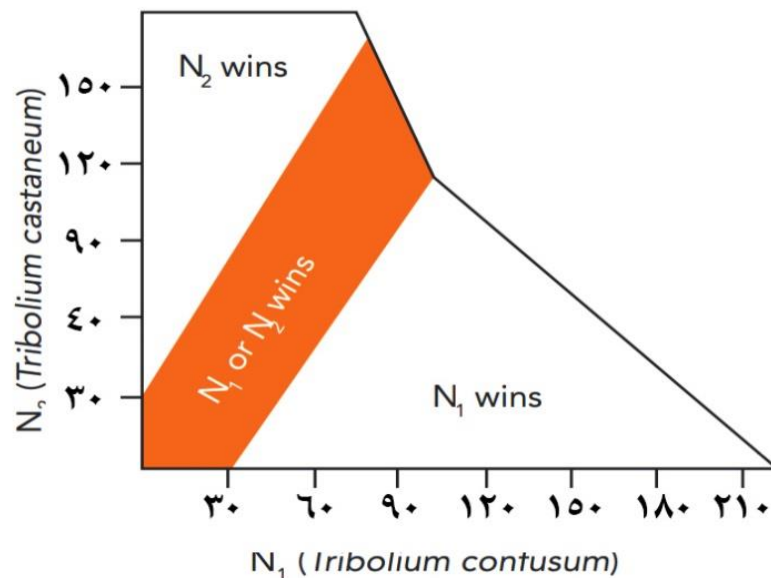
جدول ۳. نتایج آزمایشات رقابت شروع شده با تعداد مشابه از هر گونه سوسک‌های آرد (X) و (Y) تحت شرایط جوی مختلف (پارک، ۱۹۸۴).

محیط	درصد آزمایشاتی که برنده شدند	
گرم و مرطوب	X (۰)	Y (۱۰۰)
گرم و خشک	Y (۱۰)	X (۹۰)
مرطوب - درجه حرارت	X (۱۴)	Y (۸۶)
خشکی - درجه حرارت	Y (۱۳)	X (۸۷)
مرطوب و سرد	Y (۲۹)	X (۷۱)
خشک و سرد	Y (۰)	X (۱۰۰)

در مثال دیگر رقابت بین گونه‌ای بین دو گونه بسیار نزدیک به هم می‌توان از آزمایشات زیست‌شناس آمریکایی به نام توماس پارک در سال ۱۹۵۰-۶۰ در مورد سوسک‌های آرد (*Tribolium castaneum* و *T. confusum*) نام برد. توماس پارک در مجموعه‌ای از آزمایشات انجام شده در ترکیبات مختلف دما و رطوبت، رقابت بین دو گونه سوسک آرد را بررسی کرد. نتایج نشان داد که یک گونه همیشه به طور کامل گونه دیگر را متوقف می‌کند. یک گونه (*T. castaneum*) همیشه در محیط گرم و مرطوب موفق است درحالی که گونه دوم (*T. confusum*) همیشه در محیط سرد و خشک موفق می‌باشد. به جدول ۳ مراجعه کنید. به هر حال، در محیطی با دما و رطوبت بین دو بی‌نهایت، بسته به تعداد اولیه افراد در شروع آزمایش، تصادفی بودن خاصی در نتیجه این که کدام یک از این دو گروه موفق هستند، وجود داشت (شکل ۲۸). حذف یک گونه به علت رقابت بین گونه‌ای با گونه دیگر به "اصل طرد رقابتی"^(۱) یا "اصل گاس"^(۲) شناخته شده که می‌گوید "دو گونه با آشیان بوم‌شناسی مشابه نمی‌توانند هم‌زیستی داشته باشند".

1- The competitive exclusion

2- Gause's principle



شکل ۲۸. آزمایشات رقابت در دو گونه سوسک‌های آرد (N_1 و N_2) از جنس *Tribolium*. بسته به اندازه جمعیت اولیه یا N_1 و یا N_2 در نهایت، موفق می‌شوند، اما در ترکیبات اصلی یک تعادل بی‌ثبات وجود دارد که اشاره بر این دارد که N_1 و یا N_2 در نهایت خسته می‌شوند - نتیجه تصادفی است (اسلوبودکین، ۱۹۶۱).

۲- آشیان بالقوه و بالفعل یکسان نیستند

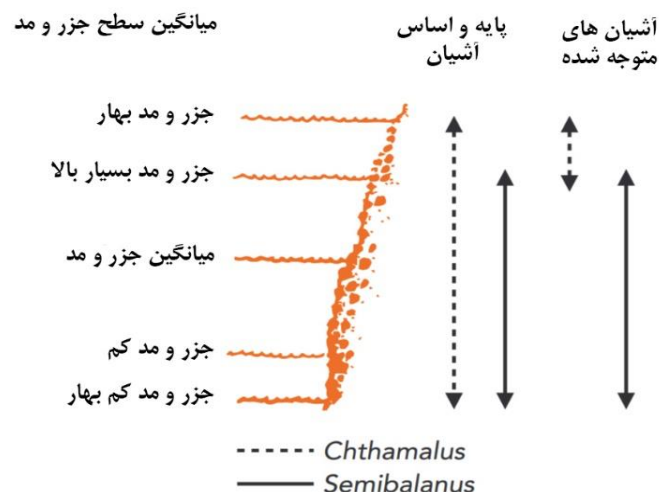
اگر دو گونه به طور مساوی برای تمام بوم‌های واقع در "آشیان بالقوه"^(۱) مساوی نباشد، ولی از منابع غذایی مشابه استفاده کنند، اغلب می‌توانند با اشتراک آشیان بین خودشان هم‌زیستی داشته باشند. بخش "آشیان بالقوه" که وقتی واکنش با موجودات زنده گونه‌های دیگر وجود داشته باشند (رقابت بین گونه‌ای) مورد استفاده قرار می‌گیرد، "آشیان بالفعل"^(۲) نامیده می‌شود. براساس الگوهای توزیع، در بسیاری موارد شواهد بر این است که موجودات زنده موجود در طبیعت کل آشیان بالقوه خود را به کار نمی‌گیرند (بالفعل کردن). مثال قدیمی از این نوع مربوط به کرم‌های توربلارین^۳ به نام *Planaria gonocephala* و *Planaria montenegrina* می‌باشد که در نه‌رها زندگی می‌کنند، اما

1- The fundamental niche

2- Realized niche

3 Turbellarian

وقتی این دو گونه در یک نهر قرار می‌گیرند، آن را بین خود به اشتراک می‌گذارند: یک گونه در زیر ۱۴ درجه سانتی‌گراد قرار گرفته و گونه دوم بالای این دما قرار می‌گیرد (بئاوچمپ، ۱۹۳۲). مثال قدیمی دیگر توزیع دو گونه صدف میوه در سواحل سنگی اسکاتلند می‌باشد (کونل، ۱۹۶۱). یکی از این گونه صدف‌ها *Ceithamalus* است که می‌تواند از خط مد و به سمت پایین زندگی کند، اما به خاطر رقابت با گونه‌های صدفی دیگر *Semibalanus* که تحمل خشک شدن در جزر و مد خفیف را ندارند، معمولاً تنها در آن بخش از آشیان بالقوه که در ناحیه جزر و مد واقع شده زندگی می‌کنند (شکل ۲۹).



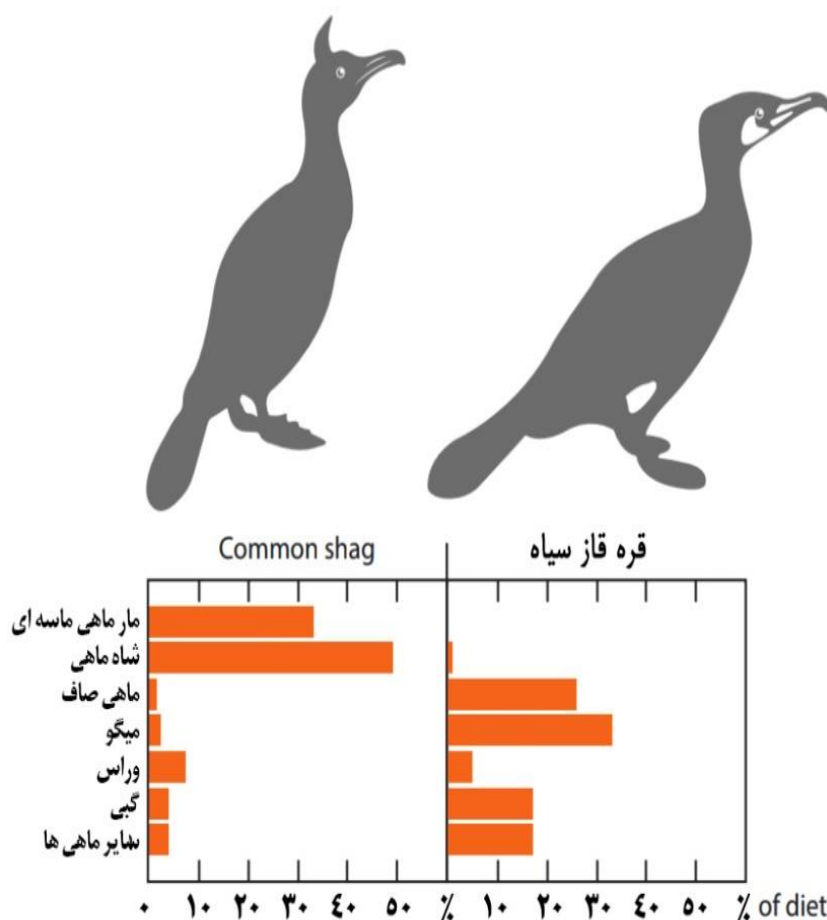
شکل ۲۹. رقابت بین گونه‌ای بین دو گونه صدفی *Chthamalus* و *Semibalanus* که در سواحل صخره‌ای جایی که از ژئوپلانکتون و ذرات غذایی معلق صاف شده در آب تغذیه می‌کنند. لاروهای شناور هر دو گونه در منطقه وسیعی ساکن هستند، اما جوان‌ترها در کمربندی که بسیار دقیق مشخص هستند، زندگی می‌کنند. محدوده‌ای حد بالاتر *Semibalanus* به وسیله عوامل فیزیکی، شامل خشکی تعیین می‌شود. *Chthamalus* به علت عوامل فیزیکی از زندگی در ناحیه *Semibalanus* جلوگیری نمی‌کند، بلکه به این خاطر است که *Semibalanus* رشد سریع‌تری دارد و روی آن افتاده و آن را می‌پوشاند. اگر *Semibalanus* از بین برود (این کار توسط زیست‌شناس‌هایی که آن را قطع می‌کنند انجام می‌شود) *Chthamalus* در بخش صخره‌ای بیش‌تر گسترش می‌یابد و بخش بزرگ‌تری از آشیان واقعی خود را اشغال می‌کند.

در یک‌سری آزمایشات در ارتباط با رقابت بین دو گونه مژک‌دار *Paramecium bursaria* و *P. aurelia* که در ظرف‌های شیشه‌ای سانتی‌فیوژ که با مخمر برای غذا پرورش یافتند، گاس در سال ۱۹۳۵ مشاهده کرد که مژک‌داران، "آشیان" (ظرف‌های سانتی‌فیوژ با سلول‌های مخمر) را بین خودشان تقسیم کردند، زیرا *P. bursaria* در بخش زیرین ظرف‌های سانتی‌فیوژ یافت شد که در آن‌ها زندگی سلول مخمری رسوبی داشتند، درحالی که گونه مژک‌دار دیگر در مایع تغذیه شده در سلول‌های مخمر معلق شنا می‌کرد (گائوس، ۱۹۳۵). کشت سلول‌های مخمر بخشی از هر دو "آشیان" بالقوه^۱ گونه‌ها بود، اما هر کدام از آن‌ها می‌توانستند تنها بخشی از آن را واقعیت ببخشند، موقعی که گونه‌های دیگر حضور داشتند.

۳- تنوع آشیان

تنوع آشیان به این معنی است که گونه‌های مرتبطی که در یک ناحیه زندگی می‌کنند، تخصص ویژه‌ای برای اجتناب از رقابت در منابع محدود مشابه نشان می‌دهند؛ برای مثال، آن‌ها از هم‌پوشانی آشیان اجتناب می‌کنند. تنها دو مثال از مقالات فراوانی که در این موضوع وجود دارد، ذکر می‌شود. مطالعه انتخاب غذایی دو نوع پرند، کورمورنت سیاه بزرگ (*Phalacrocorax carbo*) و نزدیک‌ترین گونه به آن (*P. aristotelis*) نشان داده شده است که این دو گونه در گرفتن انواع مختلف ماهی به‌صورت تخصصی عمل می‌کنند: کورمورنت سیاه بزرگ ترجیحاً مارماهی ماسه‌ای و شاه‌ماهی می‌خورد (لاک، ۱۹۴۵)، در حالی که گونه نزدیک به آن ترکیبی از ماهی پهن، میگو، گاوماهی‌ها (گوبی‌ها)^۱ و از چیزهای دیگر تغذیه می‌کند (شکل ۳۰).

^۱ گاوماهی یا Gobies نامی رایج برای بسیاری از گونه‌های ماهی‌های پرتوی کوچک تا متوسط است که معمولاً دارای سرهای بزرگ و بدن مخروطی هستند که در محیط‌های دریایی، شور و آب شیرین یافت می‌شوند. به طور سنتی اکثر گونه‌هایی که گاوماهی نامیده می‌شوند، در راسته سوف‌ماهی‌سانان به عنوان زیرراسته Gobioidei طبقه‌بندی می‌شوند، اما در ویرایش پنجم ماهی‌های جهان این زیررده به راسته گاوماهی‌سانان در رده سوف‌ماهی‌ریختان ارتقا یافته است.



شکل ۳۰. انتخاب غذای دو گونه کومورنت (Cormorant): گونه Common shag (*Plalacrocorax aristotelis*) سمت چپ و گونه *Phalacrocorax carbo* (قره قاز سیاه). این دو گونه کومورنت مرتبط به هم اغلب در مکان‌هایی مشابه در طول فصل جفت‌گیری مشاهده شدند، اما حتی اگر زیستگاه طبیعی آن‌ها هم مشابه باشد انتخاب غذا متفاوت است. از این رو، این دو گونه آشیان متفاوتی دارند و این دو گونه کومورنت رقابت مستقیم با هم ندارند (لاک، ۱۹۴۵).

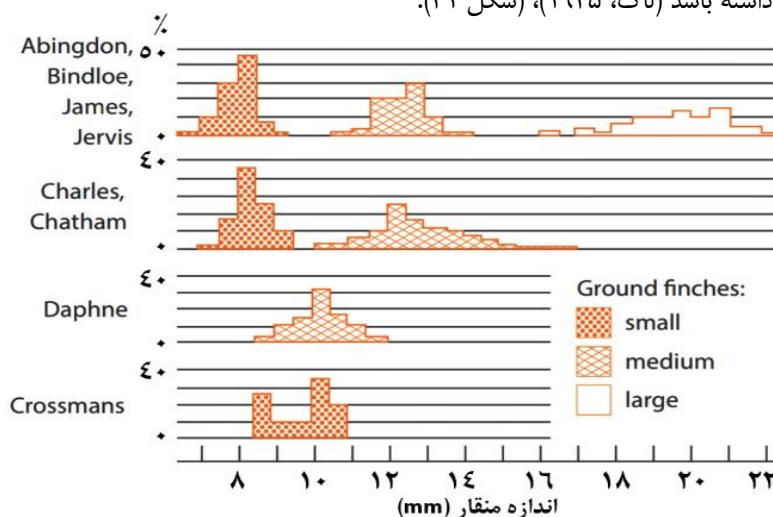
سه گونه‌ای که متعلق به جنس‌های مشابه زنبورهای انگلی هستند، در همان ناحیه‌ای که لاور آن‌ها به شکل انگلی روی گونه‌های لاروی چوب سوراخ‌کن زندگی کرده، تغذیه می‌کنند و تنها وقتی اندام آن‌ها برای تخم‌گذاری کاملاً جاسازی شد، می‌توانند روی میزبان تخم بگذارند. چون لارو چوب

سوراخ‌کن در اعماق مختلفی در تنه درختان دیده می‌شود، زنبورهای انگلی در سوراخ کردن لاروهایی که در اعماق مختلف زندگی می‌کنند تخصص دارند. این سه گونه زنبورهای انگلی به شکل قابل توجهی، طول‌های مختلفی از تخم‌ریزی برای اجتناب از رقابت مستقیم ایجاد می‌کنند (هیت وُل، و داویس، ۱۹۵۶).

۴- جایگزینی صفت

وقتی دو گونه مرتبط از نظر جغرافیایی با هم هم‌پوشانی دارند، تمایل دارند در شکل و ساختار خود (ریخت‌شناسی) از هم دیگر دور شده و تنوع در درون گونه‌ها کم‌تر از مواردی است که گونه‌ها جدا از هم دیگر زندگی می‌کنند. این پدیده جایگزینی صفت نامیده می‌شود و می‌تواند توضیحی برای این پدیده -وقتی که رقابت بین گونه‌ای گونه‌ها را مجبور به تنوع آشیان می‌کند- مورد بررسی قرار گیرد، مثلاً اشتراک آشیان بین آن‌ها.

مثالی شناخته شده از این نوع مربوط به خانواده سهره داروین در جزایر گالاپاگوس می‌باشد. در جزایری که گونه‌ها با هم دیگر قرار می‌گیرند، ارتفاع منقارشان به شکل قابل توجهی از هم دیگر منحرف شده است، درحالی که در جزایری که سهره‌ها جداگانه زندگی می‌کنند، ارتفاع منقار می‌تواند هم‌پوشانی داشته باشد (لاک، ۱۹۴۵)، (شکل ۳۱).



شکل ۳۱. ارتفاع منقار در سه گونه سهره زمینی (*Geospiza* sp.) در جزایر گالاپاگوس. اندازه‌گیری‌های ارتفاع منقار به شکل افقی نمایش داده شده و درصد افراد هرگونه عمودی نشان داده شده است. در

جزیره دافنه^۱ و کراسمان^۲ که هر دوی آن‌ها جزایر بسیار کوچکی هستند، تنها یک گونه سهره وجود دارد این گونه‌ها نوک بلندهایی هستند که بین آن‌هایی که در اندازه‌های سهره‌های کوچک و متوسط جزایر بزرگ‌تر دیده شده‌اند، قرار گرفته‌اند. فرض بر این است که سهره‌ها از یک گونه منفرد به وجود آمده باشند که در یک زمان یا زمان دیگری از آمریکای جنوبی به جزایر ذکر شده آمده باشند. همان‌طور که هیچ‌گونه نزدیک به آن‌ها وجود ندارد، این سهره‌ها تخصصی شده و وقتی داروین در سال ۱۸۳۵ از این جزایر بازدید به عمل آورد، از این‌که چه‌طور این سهره‌ها از آشیان بوم‌شناسی - که به شکل عادی با گونه‌های دیگر پرندگان پر شده بود- استفاده می‌کردند، اظهار شگفتی کرد.

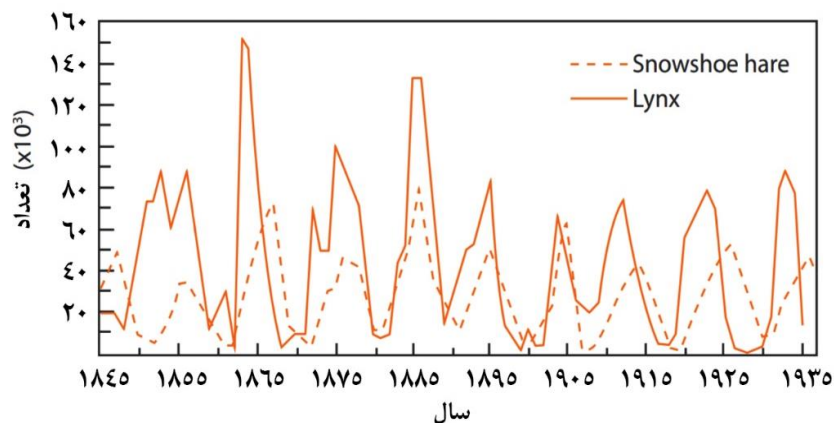
۴-۱-۲-۲ شکار

تغییر تدریجی احتمالات برای واکنش بین یک شکارچی و شکارش وجود دارد: (۱) شکارچی شکار را طوری محدود می‌کند که جمعیت شکار منقرض شده و یا تقریباً از بین برونند، (۲) شکارچی موجودی را طوری ذخیره‌سازی می‌کند که جمعیت شکار آنقدر بزرگ نشود که منابع غذایی از بین بروند (چرای بیش از حد)، (۳) شکارچی نه خیلی تنظیم کرده و نه خیلی محدود می‌کند. مثالی از یک شکارچی بسیار محدودکننده برای جمعیت شکار را می‌توان در کانادا مشاهده کرد، جایی که خرگوش برفی با سیاه گوش تحت تعقیب قرار می‌گیرد.

اگر جمعیت خرگوش برفی مخصوصاً به خاطر شرایط مطلوب در حال رشد باشد، این مسئله در پی آن، منجر به افزایش شدیدی در جمعیت سیاه گوش‌هایی می‌شود که می‌توانند جمعیت خرگوش برفی را تا مرز منقرض شدن کم کنند (مکلولیش، ۱۹۳۷). این کار، موجب تغییرات شدیدی در هر دو جمعیت گونه‌ها می‌شود، (شکل ۳۲).

1 Dophne

2 Crossmans

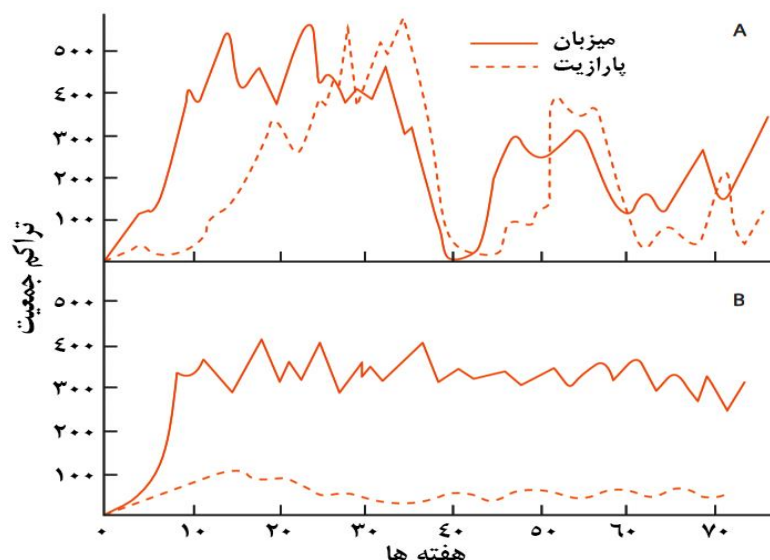


شکل ۳۲. تغییرات در تعداد خرگوش‌های برفی (شکار) و سیاه‌گوش (شکارچی) در سال‌های ۱۸۴۵ تا ۱۹۳۵ که به شکل تعداد خزهای دریافت شده توسط شرکت هادسون بی (Hudson's bay) تعیین شد (مکلولیش، ۱۹۳۷).

یک شکارچی اغلب اثر تنظیمی مثبتی روی جمعیت شکار با حفظ آن در سطحی که فراتر از ظرفیت منطقه نباشد دارد. مثالی قدیمی در این مورد باید ذکر شود (لئوئلد، ۱۹۴۳): در جنگل ملی کایاب آریزونا، کمپینی در سال ۱۹۰۷ برای حذف شکارچیان (گرگ‌ها و شیرهای کوهی) آغاز شد، زیرا آن‌ها آهو شکار می‌کردند. پس از سال ۱۹۱۰ جمعیت آهو به سرعت شروع به رشد کرد که به رغم آن در حدود ۴۰۰۰ رأس ثابت باقی ماند. هشت سال بعد، جمعیت آهوها با رشد انفجاری به حدود ۳۰۰۰۰ رأس رسید. در اواسط تابستان سال ۱۹۲۴ جمعیت ۱۰۰۰۰۰ رأس تخمین زده شد، اما زمستان در پارک ملی کایاب در هر دو سال ۱۹۲۴ و ۱۹۲۵ سخت و طولانی همراه با برف زیاد و دمای پایین بود. در طول این دو تابستان طولانی ۵۰۰۰۰ رأس آهو از گرسنگی مردند.

در نتیجه ازدیاد جمعیت و تخریب فرصت‌های چرا جمعیت آهوها در سال‌های پس از آن روند کاهش خود را در پیش گرفت، حالا این ناحیه تنها می‌توانست جمعیت آهوهای کوچک‌تر از وقتی که جمعیت توسط شکارچی‌ها نگه داشته می‌شد، را داشته باشد.

در طبیعت، نادر است که یک شکارچی^(۱) (یا انگل^(۱)) از شکار^(۲) خود طوری بهره‌برداری کند که حضور جمعیت مورد تهدید واقع شود. این مسئله تنها زمانی است که دو گونه‌ای که هم دیگر را نمی‌پذیرند، با هم قرار گیرند، و شما مثال‌هایی از این انقراض را در شکل ۳۳ خواهید دید.



شکل ۳۳. رابطه انگل - میزبان^(۳) بین مگس خانگی و زنبور انگلی تحت شرایط آزمایشگاهی در شرایطی که به تازگی ایجاد شده است (A) و در رابطه انگل - میزبان دوساله (B) (اودوم، ۱۹۷۱). در شرایط جدید ایجاد شده انگل تقریباً پس از ۴۰ هفته میزبان را از بین می‌برد و تراکم جمعیت به شدت در نوسان قرار می‌گیرد، در مقابل در تغییرات کوچک در تراکم جمعیت در رابطه انگل - میزبان دوساله که گونه‌ها با هم‌دیگر سازگاری دارند.

با این حال، لازم به ذکر است که شکار یک تعامل یک‌طرفه نیست. وجود شکار، منجر به توسعه انتخابی یک مکانیسم دفاعی مؤثر برای طعمه می‌شود. بسیاری از مکانیسم‌های دفاعی رفتاری هستند. برخی از حیوانات گله‌ای از خودشان در برابر حمله یک شکارچی با کنار هم جمع شدن و قرار گرفتن بزرگ‌ترین و قوی‌ترین نرها در جلو، دفاع می‌کنند. در نمونه‌های دیگر دفاع می‌توان از استتار (برای مثال ماهی‌ها که به رنگ محیط در می‌آیند و پروانه‌ها که رنگ‌هایشان منطبق با تنه درخت یا برگ‌ها می‌شود)، ترکیبات سمی (بسیاری از حشرات و گیاهان از خورده شدن اجتناب می‌کنند، زیرا سمی هستند) و دفاع‌های فیزیکی (بسیاری حیوانات و گیاهان خارهای سوزنی دارند) نام برد. در پایان

1- Parasite
2- Exploits
3- Host

می‌توان ذکر کرد که بسیاری از حیوانات "بی‌ضرر"^(۱) از "رنگ‌آمیزی هشداردهنده"^(۲) (تقلید^(۳)) گونه‌های سمی دیگر استفاده می‌کنند.

۴-۱-۲-۳ گونه‌های اصلی

گونه‌های اصلی در مقایسه با گونه‌های غالب لزوماً در جامعه فراوان نیستند. آن‌ها کنترل قوی روی ساختار جامعه، نه با تعداد بلکه به وسیله آشیان‌های بوم‌شناسی کلیدی اعمال می‌کنند. یک روش برای تشخیص یک گونه اصلی از بین بردن یا حذف آزمایشی گونه‌ها طوری که اهمیت آن‌ها افزایش یابد می‌باشد. در این‌جا چند مثال در مورد این‌که چه‌طور یک گونه اصلی می‌تواند به افزایش تنوع زیستی^(۴) کمک کند آمده است.

در یک آزمایش قدیمی، رابرت پاین، ستاره دریایی *Piaster ochrseus* را از ناحیه‌ای روی صخره‌ها در منطقه جزر و مد جدا کرده و در پی آن، اثر آن روی تنوع گونه‌ها را مورد آزمایش قرار داد (پاینه، ۱۹۶۶).

این ستاره دریایی، که خیلی پرجمعیت نیست، روی صدف دو کپه‌ای *Mytilus californianus* زندگی می‌کند. در غیاب ستاره دریایی، پاین مشاهده کرد که از وقتی صدف دو کپه‌ای به تدریج گسترش یافت و اکثر گونه‌های دیگر را حذف کرد تنوع گونه‌ها بسیار کم شد. آزمایش نشان داد که *Pisater* یک شکارچی اصلی است که اگر چه خیلی زیاد نیست، اما اثر قابل توجهی روی تعداد گونه‌ها اعمال می‌کند.

در ساحل غربی آلاسکا، سمور دریایی به نام *Enhydra lutris*، روی خارپوست دریایی *Strongylocentrotus polyacanthus* زندگی می‌کند که در اصل از علف دریایی (جلیک درشت) تغذیه کرده و به وسیله گونه‌های *Laminaria* و *Agarum* غالب شده‌اند. در نواحی دارای سمور دریایی، خارپشت‌ها نادر بوده و بنابراین جنگل‌های علف‌های دریایی بسیار گسترش یافته‌اند. برعکس، در نواحی دارای سمور دریایی کم، خارپشت‌های دریایی زیادی وجود داشته و بنابراین فاقد علف دریایی هستند (استس و پالمیزانو، ۱۹۷۸). در سال‌های بین ۱۹۸۷ و ۱۹۹۷ مشاهده شده است که گاوماهی (*Orcinus orca*) به علت کاهش شکار معمول گاوماهی‌ها شروع به شکار سمور دریایی کرده است. نتیجه این بود که جمعیت سمورهای دریایی به میزان قابل توجهی در نواحی زیادی در

1- Harmless

2- Warning

3- Mimicry

4 -Diversity

امتداد ساحل غربی آلاسکا کم شد. این خسارت شکارچی اصلی به جمعیت خارپوست دریایی امکان افزایش داد که منجر به کاهش مشخص و اتلاف جنگل‌های علف دریایی شد (استس و دواک، ۱۹۹۸). در نهایت، می‌توان خاطر نشان کرد که برخی موجودات زنده ممکن است اثر قابل توجهی روی اجتماع نه از طریق اثر متقابل، بلکه به علت تغییرات فیزیکی روی محیط، داشته باشند و گونه‌هایی که می‌توانند به شکل چشم‌گیری محیط فیزیکی را در مقیاس زیاد تغییر دهند، "مهندسين زیست‌بوم"^(۱) نامیده می‌شوند. مثال شناخته شده در این زمینه سگ آبی است که با بریدن چوپ و ساختن سد می‌تواند نواحی زیادی از جنگل را به شوره زارهای سیلابی تبدیل کند.

۴-۱-۲-۴ گونه‌های مهاجم

گونه مهاجم، گیاه یا جانوری است که به وسیله عملکرد انسانی در فواصل جغرافیایی وسیعی تا یک ناحیه جدید گسترش می‌یابند. این گونه جدید به علت نداشتن هیچ‌گونه دشمن طبیعی آزادانه و بدون هیچ‌گونه کنترلی تولید مثل می‌کنند، از این رو، جزء گونه‌های بومی بدون رقیب محسوب می‌شوند. در سال‌های اخیر، مشکلات در رابطه با گونه‌های مهاجم در حال افزایش بوده است. این مسئله اساساً به علت افزایش حمل و نقل جهانی است؛ برای مثال، بشر عمداً گونه‌هایی را به بخش‌های کشاورزی، جنگلی، باغبانی و آبی‌پروری معرفی می‌کند. برخی از این گونه‌ها بعدها در حومه شهر گسترش یافته و گونه‌های مهاجم می‌شوند. حتی حمل و نقل بین بخش‌های مختلف جهان هم در گسترش گونه‌های مهاجم مشارکت دارند. شانه‌دار ژله‌ای (Comb Jelly) یا گردوی دریایی به نام *Mnemiopsis leidyi* به طور طبیعی، در ساحل شرقی ایالات متحده زندگی می‌کند، اما از آب بالاست کشتی‌ها راهی به اروپا و آسیا پیدا کرده است. شانه‌داران در اصل روی زئوپلانکتون زندگی می‌کنند، در طول اواخر سال ۱۹۸۰ در دریای سیاه، حجم عظیمی از این شانه‌داران مهاجم منجر به کاهش شدید زئوپلانکتون‌ها شدند. از آنجایی که زئوپلانکتون غذای ماهی کولی و شاه ماهی کوچک هم هست که در واقع غذای ماهی‌های بزرگ‌تر و زنجیره غذایی محسوب می‌شود (ماهی خال مخالی و تن) منجر به از بین رفتن صنعت ماهی‌گیری در دریای سیاه شد (شیگانوا^(۲)). در سال ۲۰۰۶، این شانه‌دار برای اولین بار در امتداد سواحل هلند مشاهده شد، جایی که کشتی‌های باری بزرگ آب زیادی از دریا را جابه‌جا می‌کنند. در سال‌های بعد، این شانه‌دار مهاجم با جریان‌های به سمت شمال و از سال ۲۰۰۷ در حجم عظیمی در آب‌های دانمارک و دیگر جزایر اسکاندیناوی مشاهده شد (ریسگارد و گلدشتاین، ۲۰۱۴).

1- Ecosystem engineers

2 Shiganova

۴-۱-۲-۵ هم‌زیستی

دو گونه جمعیتی که می‌توانند در یک ترکیب با هم ارتباط داشته باشند هم‌زیستی نامیده می‌شود. هم‌زیستی ممکن است برای یکی یا هر دو گونه سودمند باشد. بنابراین، تمایز بین دو نوع اصلی هم‌زیستی، یعنی همسفرگی^(۱) و هم‌کاری متقابل^(۲) معمول است. همسفرگی شکلی از هم‌زیستی است که به یک گونه ("مهمان") غذا، سرپناه، حمل و نقل و غیره بدون سود یا ضرر قابل شرح یا اثبات به "میزبان" داده می‌شود. همکاری متقابل شکلی از زندگی با هم است که حاکی از این می‌باشد که هر دو گروه از این مشارکت سود می‌برند. مثال‌های بی شماری از همیاری در طبیعت وجود دارد. در این جا چند تا از این مثال‌ها را می‌آوریم:

الف- "گل‌سنگ‌ها" «مخلوقات جفتی» هستند که شامل یک گونه قارچ و یک جلبک می‌باشند. جلبک محصولات فتوسنتزی تولید می‌کند که قارچ از آن استفاده می‌کند. برعکس، قارچ مواد معدنی غیر آلی و آب برای جلبک فراهم می‌کند.

ب- نشخوارکنندگان در کل وابسته به سلولز تجزیه‌کننده باکتری در شکمبه هستند، زیرا آن‌ها نمی‌توانند آنزیم‌هایی که سلولز را در دیواره‌های سلولی گیاهان وجود دارد بشکنند.

ج- بیشتر گیاهان زنده، گیاهان گلدار، هستند که نیاز به گرده افشانی توسط جانوران (حشرات، پرندگان) در حال پرواز از گلی به گلی دیگر دارند که در عین حال جانوران از شهد و گرده گیاه سود می‌برند. جانوران نقش مهمی هم در گسترش دانه‌ها و میوه‌های گیاه دارند. بسیاری از دانه‌های گیاهان جنگلی کوچک توسط مورچه‌ها پخش می‌شوند، چون این دانه‌ها دارای یک بخش کوچک (Elaiosome) هستند که حاوی مواد مغذی برای مورچه‌ها می‌باشد. برخی پرندگان با عبور دانه از طریق روده شان موجب پراکنش هسته‌های دانه‌ها می‌شوند که منجر به ریختن راحت کود آماده برای جوانه زنی می‌شود. این مثال بسیار شناخته شده از همکاری‌های سود بخش هر دو گروه می‌باشد.

د- آلودگی ریشه با باکتری و قارچ نیتروژن تثبیت‌کننده در طبیعت گسترده‌اند. مثال‌هایی از این نوع باکتری برآمدگی شکل (*Rhizobium*) در نخود شیرین و باکتری مشابهی شامل اکتینومایست‌ها در توسکا، سنجد تلخ و دیگر درختانی است که برای باکتری‌ها غذا فراهم می‌کنند، درحالی که آن‌ها به نوبه خود از ترکیبات نیتروژنی که باکتری‌های تثبیت‌کننده نیتروژن تولید می‌کنند سود می‌برند.

1- Commensalism
2- Mutualism

ه- بسیاری از شکل‌های همیاری خیلی آشکار نیستند؛ برای مثال، بسیاری از جانوران آبی در سلول‌هایشان جلبک تک سلولی دارند. یکی از بهترین مثال‌های مطالعه شده مژک‌دار *Paramecium bursaria* است که وقتی در نور قرار می‌گیرد پر از جلبک سبز تک‌سلولی است. در نور، این مژک‌دار تنها می‌تواند از مواد مغذی غیر آلی استفاده کند، اما در تاریکی (بدون فروغ‌آمایی سلولی جلبک) جانور نیاز به ماده آلی دارد.

ی- نشانه‌های بسیاری وجود دارد مبنی بر این که میتوکندری‌ها و سبزدیسه‌ها به ترتیب در اصل باکتری‌های اکسیژن‌گیر هم‌زیست و باکتری‌های فروغ‌آمایی سبز آبی هستند. آن‌ها سلول‌های آمیبی شکل هستند که در طول زمان‌های ما قبل تاریخ در سلول‌های جانوری و گیاهی پرورش یافته‌اند ("تئوری هم‌زیستی درونی"^(۱)).

۴-۱-۳ اهمیت عوامل درون گونه‌ای برای تنظیم جمعیت

بسیاری از عوامل حیاتی که به تنظیم تراکم جمعیت کمک می‌کند درون گونه‌ای هستند. این عوامل هرگز کاملاً جدا از عوامل بین گونه‌ای و غیرزنده نیستند، اما همراه با این عوامل درون گونه‌ای ممکن است ثبات یک جمعیت را تضمین کنند. عوامل درون گونه‌ای می‌تواند غیر فعال (برای مثال رقابت بین افراد یک جمعیت گیاه) یا فعال (برای مثال نظام اجتماعی درون یک جمعیت) باشد. رقابت برای منابع محدود بین افراد یک گونه از ویژگی‌های عمومی در تمام جمعیت‌ها است. واضح‌ترین مثال رقابت درون گونه‌ای می‌تواند از قلمرو گیاه به دست آید، به این علت که گیاه رقابت پنهانی با مکانیسم‌های اجتماعی ندارد. دو مثالی که نشان‌دهنده این مسئله می‌باشند شامل موارد زیر هستند: (۱) در یک جنگل راش، درختان بزرگ روی درختان راش کوچک در زیر دست سایه می‌اندازند. بنابراین رشد در این جا بسیار آهسته صورت می‌گیرد. به هر حال، اگر یک درخت کهنسال در طوفان بشکند و بیفتد، منجر به این می‌شود که نور زیادی به کف جنگل می‌رسد و درختان راش کوچک به سرعت شروع به رشد می‌کنند، اما تنها درختی که سریع‌ترین رشد را دارد جایگزین درخت افتاده می‌شود، زیرا دیگر درختانی که رشد آهسته‌تر دارند. در نهایت، به خاطر سایه انداختن آن درخت از رشد عقب می‌مانند. (۲) گیاهان چوبی در نواحی خشک و نیمه خشک می‌توانند به شکل تهاجمی برای مقدار آب متراکمی که توزیع پراکنده، اما بسیار منظم را شکل می‌دهند، رقابت کنند. این توزیع به وسیله سامانه ریشه وسیع خود گیاه تعیین می‌شود. وقتی یک گیاه اولین سامانه ریشه را بنا می‌کند، تمام گیاهان دیگر در محدوده ریشه خود را از رقابت بیرون خواهد کرد.

بسیاری از جانوران برای فعالیت‌هایشان (پیدا کردن غذا، جفت‌گیری، لانه‌گزینی و غیره) ناحیه خاصی را نشانه‌گذاری می‌کنند که قلمرو نامیده می‌شود، و به شدت و یا در آرامش بیش‌تری به صورت تهاجمی یا مسالمت‌آمیز با سیگنال‌هایی (بو، صدا، وضعیت تهدید و غیره) در برابر افرادی که سرزده وارد این محدوده می‌شوند، از آن دفاع می‌کنند این قلمروگرایی^(۱) تعبیری از رقابت درون گونه‌ای است. در تراکم جمعیت‌های پایین، قلمروهای کافی برای همه وجود دارد و دفاع از این قلمرو هیچ اثری روی موفقیت تولید مثلی ندارد. در تراکم جمعیت‌های متوسط، قلمرو کافی برای هر کسی وجود نداشته و برخی افراد مجبور به "قلمروهای حاشیه‌ای" می‌شوند. در جمعیت‌های حتی بالاتر، نیاز به قلمرو حاشیه‌ای وجود داشته و برخی افراد بدون قلمرو مانند سپرهای یک جمعیت عمل می‌کنند، این گونه که به علت مرگ صاحب آن قلمرو جای خالی آن توسط بقیه پر می‌شود. وقتی تراکم جمعیتی به توانایی آن ناحیه برای تغذیه می‌رسد، تعداد افراد بدون قلمرو و دارای موفقیت تولید مثلی ضعیف کاهش می‌یابد و در این روش جمعیت خودش را تنظیم می‌کند. برای مثال، مطالعات سرعت تولید مثل ماده‌های بزرگ نشان داده شده است که کاهش واضحی در تعداد لانه‌گزینی هر زوج با افزایش تراکم جمعیت وجود دارد. بنابراین تعداد لانه‌گزینی هر زوج می‌تواند از ۱۶ پرند جوان در سال وقتی که تراکم جمعیت یک جفت در ۱۰ هکتار است به تنها ۶ پرند جوان در هر جفت برسد، وقتی که ۱۶ جفت در هر ۱۰ هکتار است.

دفاع از قلمرو می‌تواند با مجبور کردن افراد بی قلمرو جهت جستجو برای قلمرو در نواحی جدید به تنظیم جمعیت کمک کند. مطالعات نشان داده که تعداد آهوها در یک جنگل با رفتار دفاع از قلمروی که آهوه‌های دیگر بدون قلمرو را مجبور به مهاجرت می‌کند، ثابت نگه داشته می‌شود. در این روش، رقابت درون گونه‌ای می‌تواند بر گسترش یک گونه هم اثر داشته باشد (استرندگارد، ۱۹۷۲).

۴-۲ رشد جمعیت و مدل‌های ریاضی

اگر تعداد تولد هر فرد و هر واحد زمانی (نرخ تولد = زاد و ولد) x نامیده شود، و تعداد مرگ و میر هر فرد و هر واحد زمانی (مرگ و میر) y نامیده شود، نرخ رشد مشخصی به این شکل تعریف می‌شود: $r = y - x$ اگر جمعیتی N فرد داشته باشد، نرخ رشد مشخص جمعیت می‌تواند با این معادله شرح داده شود:

$$(I) \quad (1/N) \, dN/dt = r$$

واحد r زمان است و اشاره بر این است که نرخ رشد جمعیت dN/dt متناسب با اندازه جمعیت N می‌باشد. اگر r ثابت باشد، گفته می‌شود که این رشد نمایی است. اگر r مثبت باشد پس اندازه جمعیت زیاد می‌شود (رشد مثبت) و اگر r منفی باشد، پس اندازه جمعیت رو به کاهش است (رشد منفی)؛ و اگر $r=0$ باشد، پس N ثابت است (رشد صفر). معادله دیفرانسیل می‌تواند با جداسازی متغیرها حل شود:

$$\int (1/N) dN = \int r dt$$

و

$$\ln N = rt + c$$

اگر $N = N_0$ برای $t = 0$ باشد، پس $c = \ln N_0$ است و

$$\ln N = rt + \ln N_0$$

$$rt = \ln(N/N_0)$$

$$N/N_0 = e^{rt}$$

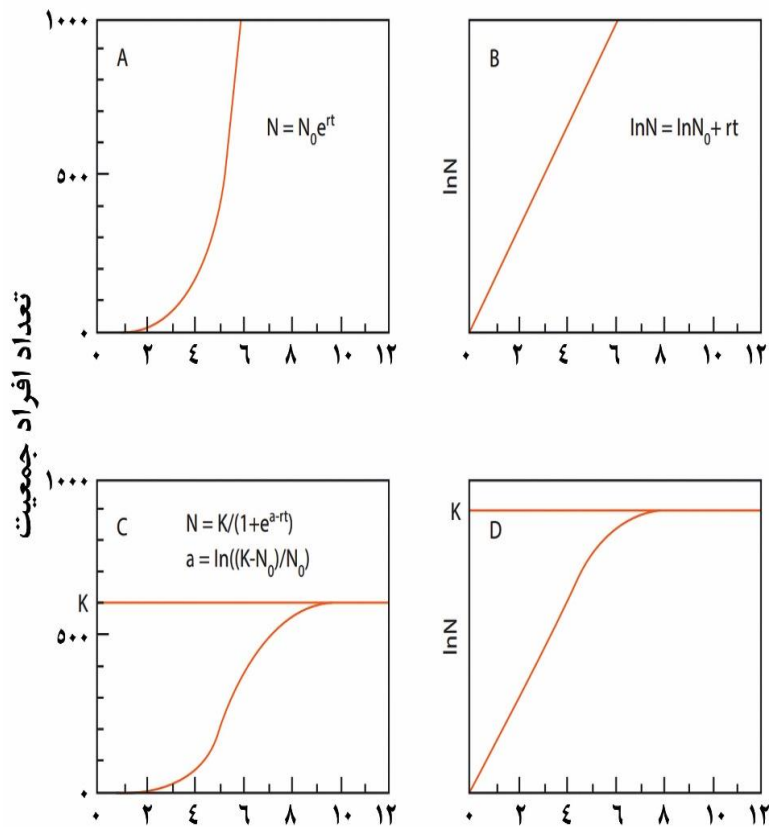
$$N = N_0 e^{rt} \quad (\text{II})$$

جایی که N اندازه جمعیت در زمان فرضی t و N_0 اندازه جمعیت در زمان $t = 0$ است. اگر شما مقدار نظری نرخ رشد مشخصی در این معادله وارد کنید (برای مثال $r = 1/15$) و نمودار تعداد افراد (N) که تابع زمان (t) محسوب می‌شود، در یک نمودار حسابی باشد، نتیجه یک طرح منحنی J شکل می‌شود، شکل ۳۴A را مشاهده کنید، اما اگر شما نمودار N را برای تابع زمانی در یک نمودار لگاریتمی نیمه طبیعی (semi-ln) انتخاب کنید، رشته خطی دارای شکل r به دست می‌آید، زیرا $\ln N = \ln N_0 + rt$ است، (شکل ۳۴B).

زمان دوبرابر شدن (t_2) برای جمعیت نشان‌دهنده رشد نمایی به وسیله وارد کردن $N = 2N_0$ در معادله رشد نمایی به دست می‌آید که $2 = e^{rt_2}$ را می‌دهد و یا این‌که:

$$T_2 = \ln 2 / r = 0.693 / r \quad (\text{III})$$

اگر رشد نهایی منفی باشد (بر اساس مقایسه با از بین رفتن مواد رادیواکتیو) جمعیت با فاصله زمانی منظمی به نصف کاهش می‌یابد: $t_{0.5} = \ln 0.5 / r$



شکل ۳۴. رشد دو موجود زنده فرضی که یکی به شکل نهایی رشد کرده (A)، در حالی که دیگری رشد حلقوی را نشان می‌دهد (C)، طرح‌های حسابی در سمت چپ (A&C) در مقایسه با طرح‌های نیمه لگاریتمی سمت راست (B&D) هستند. r = نرخ رشد مشخص (نامحدود). K = حد رشد گونه^(۱). مثال‌ها بر اساس یک فرد و $T = 0$ می‌باشند.

رشد در یک دوره زمانی به این شکل است: $N_{t+1}/N_t = e^r$. برای مثال، اگر رشد با افزایش دوره-ای به درصد بیان شود پس: $r_{\text{per}} + 1 = e^r$ یا $\ln(r_{\text{per}} + 1)$ ، جایی که r_{per} رشد مشخص دوره‌ای (= درصد رشد/۱۰۰) نامیده می‌شود. از آن جایی که $r_{\text{per}} = e^r - 1$ است می‌توان گفت:

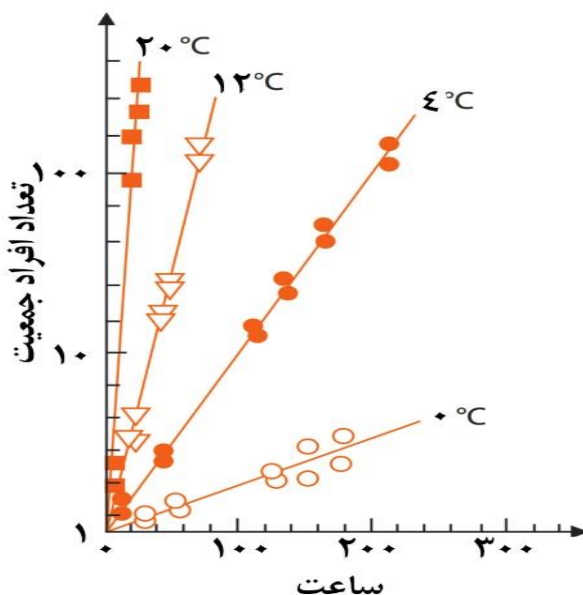
$$N = N_0 e^{rt} = N_0 (1 + r_{\text{per}})^t \quad (\text{IV})$$

1- Carrying capacity

برای مقادیر کوچک، رشد مشخص (r_{per}) و رشد مشخص دوره‌ای (r) تقریباً مساوی هستند: $r = 0.02$ که حاکی از این است که $r_{per} = 1.01r$. برای جمعیت‌ها فرضیه زمان ایجاد نسل می‌تواند به این شکل معرفی شود: $t_g =$ متوسط تفاوت بین تاریخ تولد فرزند و والدین و تولید مثل خالص، $R_0 =$ تعداد فرزندی که هر فرد به طور متوسط تولید می‌کند (تعداد افراد جدید هر فرد). بنابراین، از معادله (II) این گونه دیده می‌شود که:

$$R_0 = e^{rt_g} \quad (V)$$

در بخش قبلی نشان داده شد که رشد یک جمعیت چه‌طور می‌تواند به شکل ریاضی شرح داده شود که اگر نرخ رشد مشخصی (r) ثابت باشد، اما آیا نرخ رشد مشخص جمعیت همیشه ثابت است؟ شکل ۳۵ نشان‌دهنده رشد مژک‌داری است که در آزمایشگاه در دماهای مختلف نگهداری شده است و این آزمایش تایید می‌کند که یک جمعیت در حقیقت می‌تواند مقدار r ثابت داشته و به شکل نمایی افزایش داشته باشد، اما واضح است که رشد نهایی نمی‌تواند به طور نامحدود ادامه داشته باشد و در نهایت، منابع خالی شده و رشد متوقف خواهد شد.



شکل ۳۵. رشد جمعیت مژک‌دار *Uronema marina* در دماهای مختلف. رشد جمعیت به علت تعداد افرادی که در طی زمان در یک مسیر مستقیم در نمودار نیمه لگاریتمی شرح داده شدند، نمایی می‌باشد. شیب هر خط نشان‌دهنده نرخ رشد مشخص (r) در یک دمای مشخص است (فتشل، ۱۹۶۸).

تمام جمعیت‌ها تحت شرایط ثابت به شکل نهایی رشد خواهند کرد، اما معمولاً رشد قبل از این که تمامی منابع تخلیه شوند، متوقف خواهد شد، بنابراین رشد تنها در ابتدا به صورت نمایی است. به هر حال، ممکن است مثال‌هایی از طبیعت وجود داشته باشد که رشد تا وقتی که غذا محدود شده، نمایی است. جمعیتی که به شکل نمایی رشد می‌کند با بی‌ثبات بودن و فراربت بالا (هجوم و رشد باکتریایی) مشخص می‌شوند.

بسیاری از جمعیت‌ها وقتی اندازه‌شان به حد رشد قابل قبولی می‌رسد، رشدشان متوقف می‌شود. این توقف از طریق به اصطلاح یک بازخورد منفی، dN/dt ، اتفاق می‌افتد که نرخ رشد جمعیت را بیش از پیش به تعداد افرادی که به حد رشد گونه، k ، می‌رسند، کم می‌کند. این کار می‌تواند با تغییر معادله برای رشد نمایی آزاد با تابع $f(N)$ نشان داده شود. فرض بر این است مقادیر کوچک N ($N \ll K$) نزدیک به ۱ باشند (تقریباً رشد نمایی)، اما هرچه N به K نزدیک می‌شود تابع $f(N)$ به سمت صفر پیش می‌رود: $dN/dt = rNf(N)$ (حداکثر نرخ رشد داخلی نامحدود). تابع درخواستی $f(N)$ می‌تواند به اندازه $(K - N)/K$ نشان داده شود که برای $N \ll K$ مقادیر نزدیک به ۱ بوده و برای N که به سمت K می‌رود به صفر می‌رسند. بنابراین معادله دیفرانسیل به این شکل است:

$$dN/dt = rN(k - N)/k \quad (VI)$$

این مدل رشد "مدل لجستیک"^(۱) یا "مدل Pearl - Verhulst" نامیده می‌شود. بلافاصله دیده شده که $(K - N)/K$ عبارت‌اند از: تعداد "جایگاه‌هایی" که در هر زمان در رابطه با حداکثر تعداد احتمالی "جایگاه‌ها" باقی مانده و ظرفیت نگهداری (K) نامیده شده‌اند. با تلفیق مدل‌ها با یکدیگر (که در این جا نشان داده نشده است و در مرجع (منل و بازین، ۱۹۸۸) می‌توانید ببینید) معادله رشدی لجستیک به دست می‌آید.

$$N = K/(1 + e^{[a-rt]}) \quad (VII)$$

که

$$a = \ln [(K - N_0)/N_0]$$

تعداد افراد (N) در برابر زمان در یک طرح حسابی منحنی S شکل ("سیگموئیدی") را شرح می‌دهد که در شکل ۳۴C می‌توانید مشاهده کنید. می‌توان دید که رشد جمعیت (اغلب) برای مقادیر کوچک N نمادی است و این که N با گذشت زمان به طور متناوب به K می‌رسد. نرخ رشد جمعیت

وقتی که تراکم جمعیت نصف حد رشد گونه باشد، در حداکثر قرار دارد (خط مماس منحنی سیگموئیدی). بازدهی مطلوبی $(dN/dt)_{opt}$ که می‌تواند از این جمعیت به‌دست آید با قرار دادن $N = K/2$ در این عبارت تعیین می‌شود:

$$(dN/dt)_{opt} = rN(1-N/K) = r(K/2)(1-1/2) = rK/4 \quad (\text{VIII})$$

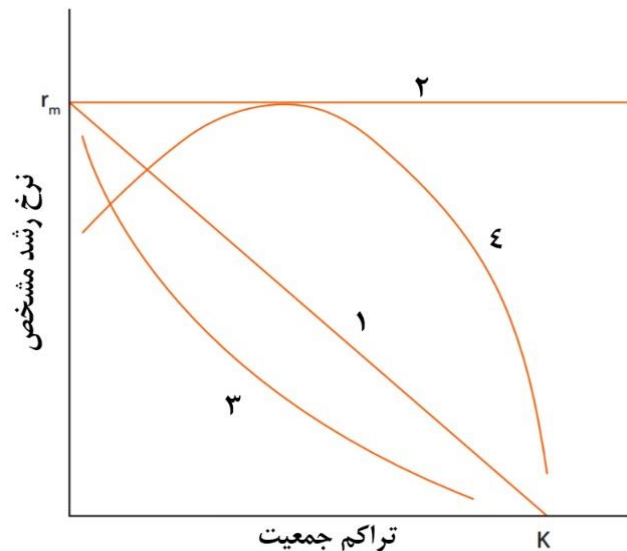
اگر برای مثال جمعیت ماهی از این مدل لجستیک پیروی کند، پس جمعیت ماهی بیش از حد خواهد شد (برای مثال جمعیت به سمت انقراض پیش می‌رود). اگر که بازدهی بیشتر از $rK/4$ باشد. اگر ماهی کم شود، حداکثر بازدهی به‌دست نخواهد آمد. قانون ساده "نصف حد رشد گونه" شدیداً براساس مدل رشد لجستیک می‌باشد. جمعیت دارای پیچیدگی بیش‌تر، روابط غیر خطی بین نرخ رشد مشخص و تراکم جمعیت و همچنین نقاط مختلف بازدهی مطلوب را دارا خواهند بود؛ برای مثال

$$\frac{1}{3}K \text{ یا } \frac{3}{4}K$$

در شکل ۳۴، مقایسه‌ای بین رشد نمای و سیگموئیدی انجام شده است که بخشی در یک طرح حسابی و بخشی در طرح نیمه لگاریتمی است. اشاره شده است که این منحنی‌ها در شروع منطبق برهم هستند.

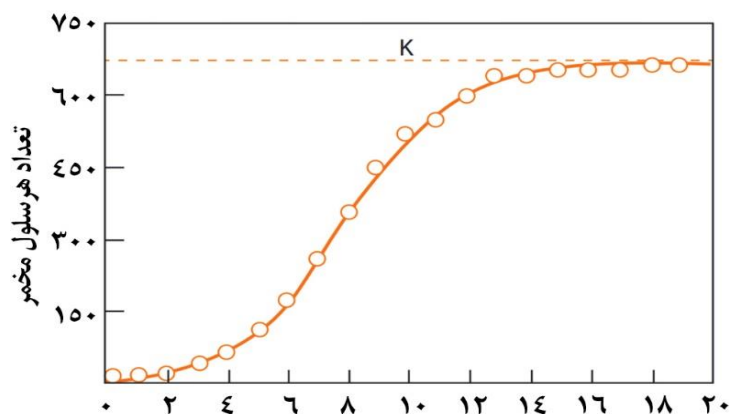
در طرح نیمه لگاریتمی، منحنی رشد سیگموئیدی بر K مماس می‌شود (شکل ۳۴D)، درحالی که منحنی رشد نمای با گذشت زمان خطی است (شکل ۳۴B). مدل رشد لجستیک نشان‌دهنده رابطه بین عناصر می‌باشد که همه آن‌ها می‌توانند به مفهوم زیست‌شناسی نسبت داده شوند، اما این مدل ساده‌سازی‌های بسیاری هم دارد که نمی‌توان انتظار داشت که تصویری واقعی حتی در یک موقعیت نسبتاً ساده به ما بدهد.

بنابراین، این مدل محاسبه نخواهد شد: (۱) ساختار سنی جمعیت، (۲) حداقل اندازه زنده‌مانی جمعیت، (۳) حیوانات اجتماعی حداقل تراکم را دارند، (۴) تغییرات در محیط بلافاصله در نرخ رشد جمعیت تغییر یافته منعکس نمی‌شوند، (۵) رقابت با دیگر جمعیت گونه‌ها، (۶) فرض این که نرخ رشد مشخص خطی بودن را با تراکم جمعیت کاهش دهد، چندان منطقی نیست (شکل ۳۶).

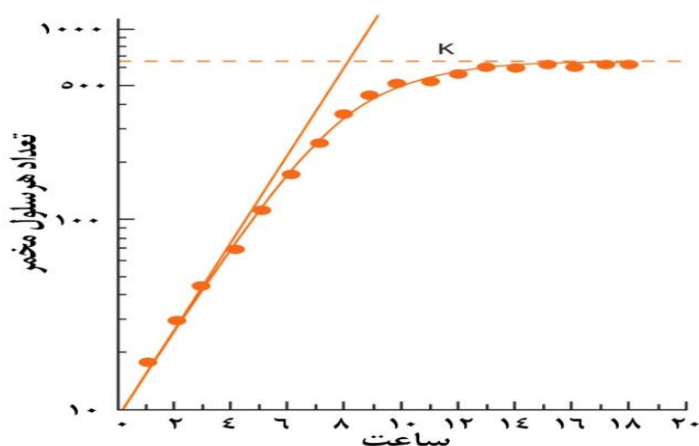


شکل ۳۶. روابط احتمالی بین نرخ رشد مشخص جمعیت و تراکم آن. منحنی شماره ۱ نشان‌دهنده خط فرضی برای جمعیتی است که دارای نرخ رشد مشخص $(1/N) dN/dt = r_m(1-N/K)$ است، جایی که r_m حداکثر نرخ رشد مشخص که به شکل خطی به شکل تابع تراکم جمعیت کم می‌شود (N) (یکی از پیش‌نیازهای معادله رشد لجستیک) منحنی شماره ۲ نشان‌دهنده نرخ رشد مشخص در جمعیتی است که برای رشد تراکم مستقل هستند و از این رو، به شکل نمایی در حال رشد هستند. منحنی ۳ نشان‌دهنده شکلی است که اغلب در یک جمعیت دارای تراکم وابسته و خود تنظیم دیده می‌شود، منحنی شماره ۴ نشان - دهنده نرخ رشد مشخص در جمعیتی است که در تراکم جمعیت متوسط، نرخ رشد حداکثر دارند.

با وجود این ایرادات، مدل لجستیک اغلب برای داده‌های تجربی که از مطالعات آزمایشگاهی و میدانی استفاده می‌کند، مناسب است. دلیل این امر این است که مدل لجستیک، مدل ساده‌ای است، که اصطلاحات استفاده شده در این مدل را می‌توان به معنای زیست‌شناسی نسبت داد و این که اغلب یک ارتباط خوب با داده‌های تجربی دارد. در شکل ۳۷، مدل رشد نمایی برای شرح سیگموئیدی جمعیت سلول‌های مخمر استفاده شده‌اند. فرضیه "بازخورد منفی" شرایط مختلفی را پوشش می‌دهد که به شکل فزاینده‌ای از رشد جمعیت هنگامی که تراکم آن در حال افزایش است جلوگیری می‌کند. در مورد سلول‌های مخمر (شکل ۳۷ و ۳۸)، این بازدارندگی به وسیله تولید سلول‌های مخمر مواد مضر (شامل الکل) ایجاد می‌شود (اودوم، ۱۹۷۱).

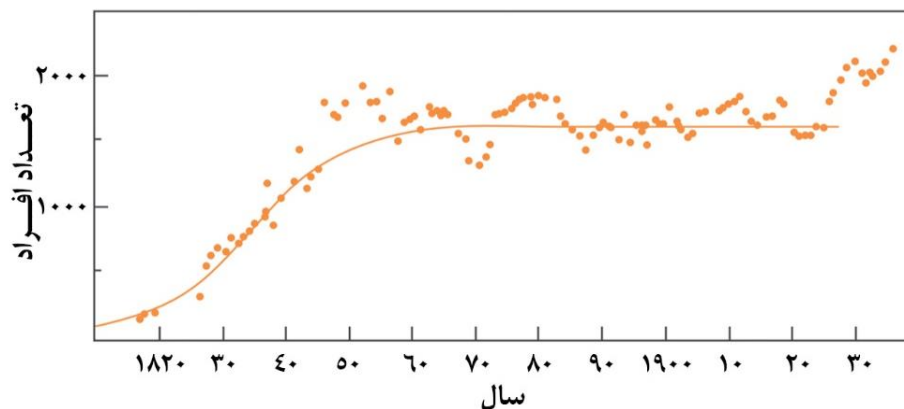


شکل ۳۷. رشد سلول‌های مخمر در کشت خود محدود، از آنجایی که "بازخورد منفی" یا "مقاومت محیطی" به شکل خطی متناسب با تراکم سلول‌های مخمر می‌باشد. در این شکل مدل رشد لجستیک برای شرح "رشد سیگموئیدی" جمعیت مخمر در یک طرح حسابی استفاده شده است.



شکل ۳۸. همان داده‌های رشد سلول‌های مخمر در کشت که در شکل ۳۷ نشان داده شد، اما با طرح نیمه لگاریتمی نمایش داده شده است. یک منحنی نمایی که رشد کشت مخمر را در طول ۴ ساعت اولیه که نقشه طرح شده است نشان می‌دهد که اگر هیچ‌گونه بازخورد منفی وجود نداشته باشد، رشد چگونه خواهد بود. ناحیه بین دو منحنی و خط حد رشد گونه (K) می‌تواند عبارت مقداری مقاومت محیطی در نظر گرفته شود.

در جانوران بزرگ‌تر، مانند گوسفند وحشی (شکل ۳۹)، بازخورد منفی به علت افزایش میزان چاقی با کمبود غذا در حین این که جمعیت به حد رشد گونه منطقه می‌رسد، ایجاد می‌شود. در محدوده دفاعی حیوانات، بازخورد منفی اغلب با کاهش موفقیت تولید مثلی افراد بدون قلمرو ایجاد می‌شود. اگر رشد نمای جمعیت انسان در بسیاری از کشورهای در حال توسعه باید کم شود، فرض شایع این است که بازخورد منفی به شکل کالاهای مادی و اجتماعی برای خانواده‌های دارای فرزندان کم ضروری است.



شکل ۳۹. در حدود سال ۱۸۰۰، گوسفندان در طبیعت جزیره تاسمانی در جنوب استرالیا رها شدند و در دوره‌ای بیش از ۱۰۰ سال، تعداد منطقی از جمعیت گوسفندان وجود داشت (آدم، ۱۹۷۱). در این محیط جدید، با منابع غذایی نامحدود موقتی، جمعیت گوسفندان در شروع، رشد نمایی داشت، اما به خاطر تاخیر در مکانیسم بازخورد برای جمعیت خود تنظیمی و چاقی پس از آن، گله شروع به کم شدن کرد که با یک سری "نوسانت میرا" در حد رشد گونه حدود ۱۷۰۰/۰۰۰ گوسفند همراه شد. منحنی رسم شده بر اساس معادله رشد لجستیک (VII) همراه با نقاطی است که نشان‌دهنده اطلاعاتی برای شمارش افراد است (کورماندی، ۱۹۶۹). افزایش در اندازه جمعیت پس از سال ۱۹۲۵ می‌تواند به علت بهتر شدن شرایط زندگی به خاطر زراعت در زمین باشد.

یک ریاضیدان آمریکایی، یک شیمیدان، فیزیکدان و آمارشناسی به اسم آلفرد جی لوتکا^(۱) و ریاضیدانی ایتالیایی به نام پیر اف ولترا^(۲) به شکل مستقل از هم دیگر در اواسط سال ۱۹۲۰، یک

1- Alfred J. Lotka

2- Pierre F. Volterra

سری معادلات دیفرانسیل برای شرح رشد دو گونه جمعیتی که برای منابع غذایی مشترک با هم رقابت می‌کردند، و معادلات مشابهی برای دو گونه‌ای که یک گونه، گونه دیگر را شکار می‌کرد، (کریستینسز و فنچل، ۱۹۷۷؛ کریس، ۱۹۷۲) ایجاد کردند. این معادلات، معادلات "لتکا-ولترا"^(۱) نام گرفت و به اختصار در زیر شرح داده می‌شود.

ابتدا ما یک مدل رشد را که در رقابت بین دو گونه در حال رقابت برای منبع محدود مشابه هستند، را مورد محاسبه قرار می‌دهیم (برای مثال "اصل محدودیت رقابتی") هرکدام از این جمعیت-ها نه تنها با خود افراد، بلکه با رشد دیگر گونه محدود خواهند شد. اگر این دو گونه جمعیت N_1 و N_2 نامیده شوند، معادلات رشد زیر برای این دو گونه این گونه خواهد بود:

$$dN_1/dt = r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha N_2) / K_1$$

و

$$dN_2/dt = r_2 N_2 (K_2 - N_2 - \beta N_1) / K_2$$

جایی که r_1 و r_2 دو نرخ رشد مشخص (نامحدود) گونه‌ها بوده و k_1 و k_2 دو حد رشد گونه‌ها وقتی هر گونه تنها زندگی می‌کنند، می‌باشد و α (آلفا) و β (بتا) ضرایب تبدیل هستند، طوری که اثرات بازدارندگی N_1 's و N_2 's روی هم‌دیگر می‌تواند مساوی با تعداد مشابه به افراد همان گونه‌ای باشد که "از خودش ممانعت می‌کند"؛ برای مثال $\alpha N_2 =$ اثر رقابتی بازدارندگی گونه ۲ روی گونه ۱.

بنابراین می‌توان دید که α/K_1 سنجش این مطلب است که یک فرد در گونه ۲ چقدر موجب ممانعت از گونه ۱ می‌شود. بیش از این می‌توان این گونه نتیجه گرفت که:

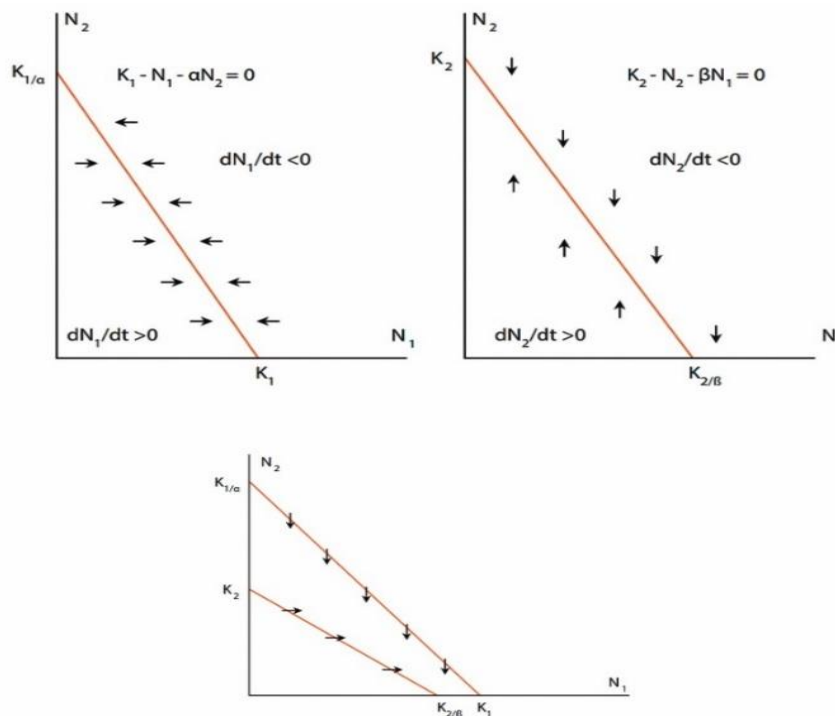
$$\beta/K_1 = 1/K_2 \text{ یا } \beta = K_1/K_2$$

و

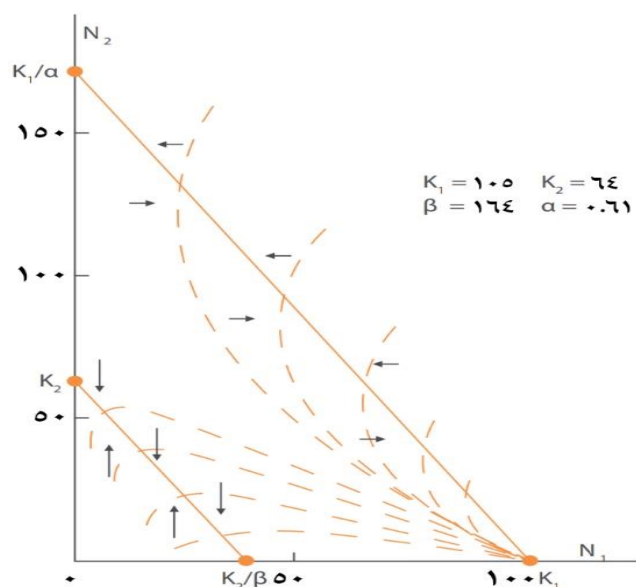
$$\alpha/K_2 = 1/K_1 \text{ یا } \alpha = K_2/K_1$$

در آزمایشات انجام شده روی مژک‌دار *Paramecium Aurelia* و *Paramecium Caudatum* (شکل ۲۷) دیده شده است که $\beta = ۱/۶۴$ و $\alpha = ۰.۶۱$ می‌باشد. مقادیر بالاتر β نشان‌دهنده این است که افراد در جمعیت N_1 "بهره‌وری رقابت" بیش‌تری دارند و بنابراین همیشه برنده خواهند شد. معادلات رشدی به‌دست آمده برای این دو گونه قابل تلفیق با یکدیگر نمی‌باشد، اما نتایج معادلات می‌تواند تحقق یابد.

وقتی $K_1 - N_1 - \alpha N_2 = 0$ باشد N_1 در وضعیت تعادل بوده و وقتی $K_2 - N_2 - \beta N_1 = 0$ است N_2 در تعادل است. اگر معادلات به شکل گرافیکی در یک سامانه مختصات نمایش داده شوند، وقتی طول N_1 و عرض N_2 باشد، از نقاط قرار گرفته، در زیر یا بالای خطوط تعادل می‌توان دید که N_1 و N_2 یا رشد می‌کنند و یا کاهش می‌یابند؛ برای مثال dN_1/dt و dN_2/dt یا مثبت هستند یا منفی. رشد جمعیت می‌تواند به شکل بردار رسم شود که در شکل ۴۰ نشان داده شده است. اگر $\alpha = ۰/۶$ و $\beta = ۱/۶$ باشد، نتیجه رقابت به شکل گرافیکی به دست آمده و نمایش داده می‌شود که در شکل ۴۱ می‌توانید مشاهده کنید. واضح است که N_1 که بالاترین راندمان رقابتی را دارا است همیشه برنده خواهد بود.



شکل ۴۰. راه‌حل گرافیکی مدل Lotka-Volterra برای دو گونه N_1 و N_2 در حال رقابت برای منابع غذایی مشترک. مثال نشان داده شده برای $K_1 > K_2/\beta$ و $K_2 < K_1/\alpha$ است، احتمال تشابه $K_2 > K_1/\alpha$ و $K_1 < K_2/\beta$ می‌باشد. دو مثال دیگر وقتی است که خطوط هم‌شیب برای $dN/dt = 0$ از هم‌دیگر رد می‌شوند. در یک مورد این مساله نشان‌دهنده هم‌زیستی پایدار، اما تراکم جمعیت پایین‌تر برای هر دو گونه است و مورد دیگر این است که یکی از گونه‌ها از رقابت خارج شود که بستگی به اندازه جمعیت اولیه آن دارد (شکل ۲۸).



شکل ۴۱. ارائه گرافیکی نتیجه مدل لتکا-ولترا برای رقابت بین گونه‌ای برای غذای مشابه بین دو گونه مژک‌دار ($N_1 = \text{Paramecium aurelia}$; $N_2 = \text{P. caudatum}$) - که در شکل ۲۷ نشان داده شده است دیده می‌شود که N_1 ، با وجود تراکم جمعیت اولیه‌اش همیشه برنده است.

در زیر، ما مدل شکارچی / شکار را مورد بحث قرار می‌دهیم. این مدل به شکل زیر شرح داده می‌شود:

{رشد نامحدود شکار در هر واحد زمان} = {تغییر در تعداد شکار در هر واحد زمان}

{نابودی شکار در هر واحد زمانی به علت شکارچی}

و

{افزایش در تعداد شکارچیان در نتیجه شکار در هر واحد زمان} = {تغییر در تعداد شکارچی در هر واحد زمان}

{مرگ و میر میان شکارچیان در هر واحد زمان} -

از نظر ریاضی، مدل شکارچی / شکار می‌تواند به این شکل فرمول‌سازی شود:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - k_1 N_1 N_2$$

و

$$\frac{dN_2}{dt} = k_2 N_1 N_2 - d_2 N_2$$

جایی که N_1 و N_2 به ترتیب اندازه جمعیت شکار و شکارچی و r_1 نرخ رشد جمعیت شکار در غیاب شکارچی و d_2 نرخ مرگ و میر شکارچی و k_1 و k_2 ثابت‌ها هستند. این مدل فرض بر این دارد که مصرف شکار مستقیماً متناسب با اندازه دو جمعیت است، با این فرض که مساوی با این احتمال است که یک شکارچی با شکار مواجه شود.

در نقطه تعادل جایی که $dN_1/dt = dN_2/dt = 0$ است. اشاره به این است که $N_1 = d_2/k_2$ و $N_2 = r_1/k_1$ می‌باشد. دیده شده که وقتی نرخ مرگ و میر N_2 افزایش می‌یابد، N_1 هم زیاد می‌شود و برعکس وقتی نرخ رشد N_2 زیاد می‌شود و N_1 هم زیاد شده و r_1 افزایش می‌یابد. استفاده از حشره‌کش‌ها در برخی موارد به شکل غیر قابل انتظار منجر به افزایش تعداد آفت می‌شود، زیرا حشره‌کش منجر به افزایش مرگ و میر شکارچی موجود زنده آفت می‌شود. داستان از این قرار است که می‌توان خاطر نشان کرد. پدیده مشابهی وجود داشت که ولترا در طول جنگ جهانی اول، زمانی که فعالیت ماهیگیری به طور کلی کاهش یافت، او افزایش درصد ماهی‌های شکارچی را در بازار ماهی در ونیز مشاهده کرد.

گرچه مدل شکارچی شکار لتکا - ولترا در شرایط خاص، نسبتاً قوی است، اما نباید فراموش کرد که در این مدل بر اساس تعاریف ساده به سه قسمت تقسیم می‌شود: (۱) نرخ رشد جمعیت شکارچیان تنها با اندازه جمعیت شکار محدود می‌شود، (۲) هیچ جمعیتی با تراکم خودش محدود نمی‌شود و (۳) اندازه جمعیت شکارچی اثری روی تعداد شکار گرفته شده ندارد (هیچ رقابت درون گونه‌ای بین شکارچی وجود ندارد).

تلاش‌های بسیاری برای تصحیح برخی از تعاریف ساده مدل قبلی انجام شده است. در این جا تنها گسترش بیش‌تر معادله اصلی لتکا-ولترا ذکر شده است که معادلات دیفرانسیل زیر می‌باشد:

$$dN_1/dt = N_1(r_1 - k_1N_1 - k_2N_2)$$

و

$$dN_2/dt = N_2(R_2 - k_2N_2/N_1)$$

این معادلات این گونه است که جمعیت شکار خودش را محدود کرده با معرفی واژه k_1N_1 انجام شده و این که وقتی کل تعداد شکارچی برای اندامواره‌های شکار (N_2/N_1) در حال رشد است از رشد نامحدود جمعیت شکارچی به شکل فزاینده‌ای جلوگیری می‌شود.

در سال‌های اخیر، چندین کتاب در مورد این موضوع منتشر شده و به تفصیل به شرح نتایج معادلات دیفرانسیل (گینزبرگ و گلنبرگ، ۱۹۸۵؛ فنچل، ۱۹۸۷؛ هدریک، ۱۹۸۴؛ کریستینسن و فنچل، ۱۹۷۷) پرداخته‌اند که در این‌جا ذکر نشده است.

در زیر، مثال‌هایی از استفاده عملی مدل‌های رشد ریاضی آورده شده است.

مثال ۱

کشت سلول‌های باکتری که تقسیم شده‌اند (تقسیم دوتایی) زمان تولید ثابتی دارد، t_g . بنابراین تعداد نسل‌ها پس از گذشت زمان t ، t/t_g است طوری که $N = N_0 2^{t/t_g}$ تعداد سلول‌های زمان t و N_0 تعداد اولیه سلول‌هاست. غلظت باکتری‌ها در طول فاز رشد نمایی اندازه‌گیری شد. در ابتدا 2×10^4 سلول 1^{-1} اندازه‌گیری شد. پس از ۱۰ ساعت تا غلظت، $5/96 \times 10^7$ سلول 1^{-1} اندازه‌گیری شد. زمان تولید کشت باکتری چقدر بود؟

پاسخ:

$$N = N_0 2^{t/t_g}$$

$$5/96 \times 10^7 = 2 \times 10^4 \times 2^{10/t_g}$$

$$t_g = 0.866 \text{ ساعت}$$

مثال ۲

یک گونه جلبک سبز زمان تولید ثابت، t_g ، دارد اما به ۲ قسمت تقسیم نمی‌شود بلکه به ۴ سلول تقسیم می‌شود.

الف- عبارت تعداد سلول‌ها پس از نسل g به دست آورید.

پاسخ 4^g

ب- عبارت نرخ رشد مشخص جمعیت را به دست آورید.

پاسخ: $N = N_0 e^{rt}$

$$4 = e^{rt}$$

$$r = (1/t_g) \ln 4$$

مثال ۳

جمعیت جلبک به شکل نمایی در حال رشد است. مشاهده شده است که پس از ۲ روز ۴۰۰ سلول جلبک وجود دارد، درحالی که پس از ۶ روز ۸۰۰ سلول جلبک دیده شده است.

الف- اندازه جمعیت اولیه چقدر شده است؟

ب- اگر نرخ رشد مشخص ثابت باشد، پس اندازه جمعیت پس از ۱۰ روز چقدر است؟

پاسخ: ۴ روز $t = 6 - 2 = 4$ a)

$$r = \ln 2 / t_r = \frac{0.693}{4} = 0.173 \text{ d}^{-1}$$

$$N = N_0 e^{rt} = 800 = N_0 e^{0.173 \times 6}$$

ب) $N = 283 e^{0.173 \times 10} = 1596$

مثال ۴

جمعیت انسان در یک شهر با نرخ ثابت ۴ درصد در هر سال رشد می‌کند. اگر جمعیت در سال ۲۰۰۱، ۱۰۰/۰۰۰ نفر باشد، در سال ۲۰۱۷ چقدر است؟

پاسخ: $N = (N_0(1 + r_{\text{per}}))^t$

$$N = 100,000(1 + 0.04)^{16} = 187,298$$

مثال ۵

جمعیت سلول‌های مخمر هر ساعت ۴۸/۲ درصد رشد می‌کند. در زمان $t = 0$ اندازه جمعیت زیست جرم $N_0 = 8/34 \text{ g}$ می‌باشد (DM = ماده خشک). در طول این دوره رشد، مصرف گلوکز 0.345 g ، $F =$ در هر گرم زیست جرم (DM) در هر ساعت (h) می‌باشد. مصرف گلوکز $F^{t=4.5}$ از $t = 4$ تا $t = 5$ چقدر است؟

پاسخ: $r = \ln(1 + r_{\text{per}}) = \ln 1.482 = 0.393 \text{ h}^{-1}$

$$N = N_0 e^{rt} = 8/34 e^{0.393} \text{ g DM}$$

$$F_0 = 0.345 \times 8/34 = 0.88 \text{ g} \text{ گلوکز } h^{-1} \text{ مصرف لحظه ای } t = 0 \text{ در زمان}$$

$$F_{t=4.5} = \int_4^5 F_0 e^{rt} dt = \int_4^5 0.88 e^{0.393t} dt = \left(\frac{2.2}{0.393} \right) [e^{0.393t}]_4^5 = 17 \text{ g} \text{ گلوکز}$$

فصل پنجم

تنوع گونه‌ها^(۱)

تنوع گونه‌ای تعدد گونه‌هاست. اگر در ناحیه‌ای پروانه‌ها دارای تنوع گونه‌ای بالایی باشد؛ یعنی مکان خوبی برای جمع‌آوری پروانه‌ها است. برای اندازه‌گیری تنوع تعداد گونه‌ها هر فرد می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد. اگر شما ۱۰۰ نفر را در اجتماع جمع‌آوری و از این تعداد ۵۰ گونه را پیدا کنید، هر کسی می‌تواند بگوید که تنوع گونه در آن جا ۰/۵ است. اگر ۱۰ گونه وجود داشته باشد پس تنوع گونه-ای تنها ۰/۱ است.

توزیع گونه‌ها در یک جامعه می‌تواند بسیار متفاوت باشد. ممکن است تقریباً تعداد مساوی افراد در هر گونه وجود داشته باشد، اما چند گونه با افراد زیاد و بسیاری از گونه‌ها با افراد کم وجود داشته باشد. این آزمایش نشان می‌دهد که اجتماعات طبیعی تقریباً همیشه دارای تعداد بسیار زیادی گونه در خود دارند که تنها تعداد کمی بسیار شایع هستند.

وقتی شما تنوع یک جامعه را شرح می‌دهید و می‌خواهید تعداد گونه‌ها را با تعداد افراد مقایسه کنید، شاخص‌های تنوع^(۱) گوناگونی ممکن است بسته به این که به چه اطلاعاتی علاقه‌مند هستید، به کار گرفته شود (کربس، ۱۹۷۲؛ آدم، ۱۹۷۱). اگر شما علاقه‌مند به گونه‌های غالب باشید، می‌توانید از شاخص تنوعی استفاده کنید که در آن وزن شایع‌ترین گونه‌ها به نفع گونه‌هایی است که بیش‌تر نادر هستند؛ برای مثال چنین شاخصی می‌توان از شاخص سیمپسون^(۲) نام برد. شاخص سیمپسون $\sum (n_i/N)^2$ که n_i تعداد نمونه‌های گونه i و N تعداد کل افراد تمام گونه‌هاست. دیده شده است که گونه‌های نادر، که تنها درصد کوچکی از کل تعداد افراد را تشکیل می‌دهند، به دلیل کوچک شدن سهم بسیار کمی در این امر دارند.

اگر شما علاقه‌مند به گونه‌های نادرتر هستید که از روی تجربه اگر ناحیه‌ای آلوده شود، اول از همه ناپدید می‌شوند، می‌توانید از شاخصی استفاده کنید که توجه به گونه‌های نادر دارد برای مثال شاخص شانون^(۳) $-\sum (n_i/N) \log (n_i/N)$ می‌باشد. دیده شده است که درصد کم‌تر تعداد کل افراد یک گونه را تشکیل می‌دهند و اهمیت نسبتاً بیش‌تری به آن شده است (برای مثال: $1/30 - \log 0.05 = -0.30$ و $\log 0.05 = -0.30$).

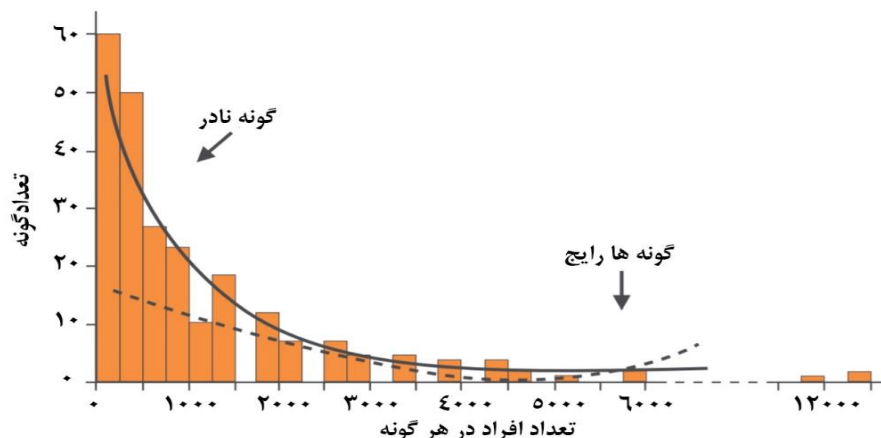
وقتی یک اجتماع گیاهی یا جانوری در معرض آلودگی قرار می‌گیرد (اوتروفیکیشن، مواد سمی)، مشخصه آن این است که تنوع هم زمان با افزایش در تنفس آشیان گونه‌های زنده یا تازه متولد شده پایین می‌آید؛ برای مثال، جمعیت این گونه‌ها افزایش یافته (شکل ۴۲) که نشان‌دهنده تعداد گونه‌ها (S) که تابع تعداد افراد در هر گونه (N/S) بوده، هم در یک جامعه طبیعی و هم در یک جامعه در

1- Diversity indexes

2- Simpson

3- Shannon

معرض آلودگی مشاهده می‌شود که تعداد کل گونه‌ها کاهش می‌یابد، در حالی که تعداد کمی از گونه‌های بازمانده دارای افراد زیادی خواهند بود.



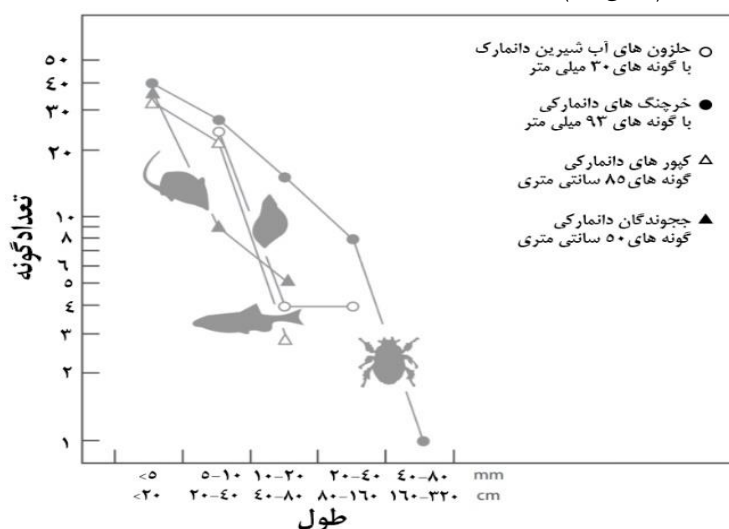
شکل ۴۲. رابطه بین تعداد گونه‌ها (S) و تعداد افراد در هر گونه (N/S). در بیش‌ترین جوامع طبیعی اغلب تعداد زیادی گونه وجود دارند که تعداد کمی از آن‌ها خیلی شایع می‌باشند. وقتی جامعه‌ای در معرض آلودگی قرار می‌گیرد، مشخصه آن این است که گونه‌های نادر ناپدید می‌شوند- در حالی که تعداد کمی از گونه‌های مقاوم به آلودگی (شاخص‌های آلودگی) زنده می‌مانند و احتمالاً تعداد افرادشان زیاد می‌شود. منحنی نقطه چین در شکل را مشاهده کنید.

برخی شرایط فیزیکی و زیست‌شناسی روی تنوع گونه‌ای جامعه اثر می‌گذارند که شامل موارد زیر هستند:

تنوع فیزیکی محیط

زیستگاه‌های دارای تنوع فیزیکی (ناهمگن) دارای آشیان‌های بیش‌تری نسبت به زیستگاه‌های همگن فیزیکی هستند. بنابراین گونه‌های نسبتاً کمی در توده‌های آبی همگن اقیانوس‌ها در مقایسه با تعدادگونه‌های موجود در نواحی ساحلی جایی که زیستگاه‌های متنوع وجود دارد (سنگ‌ها، صخره‌ها، سواحل مرجانی و غیره) دیده می‌شوند. در کل حدود ۱ میلیون گونه جانوری و گیاهی شرح داده شده‌اند، اما تنها یک ششم آن‌ها در دریا زندگی می‌کنند. بقیه گونه‌ها در خشکی هستند. تعداد به مراتب بیش‌ترگونه‌های زمینی را می‌توان با ناهمگنی فیزیکی موجود در خشکی مرتبط دانست. توضیح

احتمالی برای این پدیده این است که هر چه جانور کوچک‌تر باشد، ناهماهنگی فیزیکی بیش‌تری با محیط خواهد داشت. (شکل ۴۳).



شکل ۴۳. وقتی گروه‌های مختلف گونه‌های جانوری در گروه‌هایی بر طبق اندازه تقسیم‌بندی شده‌اند، نتیجه این است که گونه‌های کوچک‌تر غالب می‌شوند و تنها گونه‌های بزرگ کمی در هر گروه جانوری باقی می‌ماند. این جمله وقتی به کار می‌رود که به جامعه محلی یا درون گروه محدودی از موجودات زنده نگاه می‌کنیم (تاکسون)، اما از نظر جهانی، این تصویر تناسب با این مساله ندارد، زیرا برای مثال گروه‌هایی به مراتب بیش‌تر حشرات نسبت به موجودات زنده تک‌سلولی وجود دارد (تک‌یاخته^(۱)). دلیل این امر این است که موجودات زنده کوچک گسترش به مراتب بیش‌تری دارند که گروه‌های بومی ندارند: یک ریزاندامگان فرضی وقتی اتفاق خواهد افتاد که محیط متناسب با آن باشد و برای ریزاندامگان رویدادهای تاریخی (در مفهوم زمین‌شناسی) مهم نیستند. بنابراین موجودات زنده کوچک تمایل به داشتن پراکندگی جهانی حتی وسیع‌تر، بهره‌وری پراکندگی بیش‌تر، میزان مشخصات جغرافیایی پایین‌تر (برای مثال ویژگی دگر بوم^(۲)) و میزان انقراض محلی و جهانی پایین‌تر از موجودات زنده بزرگ‌تری که ممکن است گونه‌های بومی در جزایر اقیانوسی و قله‌های کوهستانی داشته باشند، دارند.

1- Protozoans
2- Allopatric

قابلیت تولید مثل زیاد/کم

در یک زیست‌بوم فرضی، تنها مقدار محدودی انرژی در دسترس وجود دارد و هرچه یک زیست‌بوم تولید کم‌تری داشته باشد، تعداد گونه‌های کم‌تری می‌توانند جمعیت حداقلی را حفظ کنند، باروری بالا برای تنوع گونه‌ای بالا جزو پیش شرطها محسوب می‌شود.

سن جامعه زنده

سن که یک مقیاس زمانی زمین‌شناسی است، بر تنوع گونه‌ها اثر می‌گذارد. زیست‌بوم‌های جوان تنوع گونه‌ای کم‌تری نسبت به زیست‌بوم‌های پایدار مسن دارند. بنابراین گونه‌های کم‌تری در دریای بالتیک "جوان" به نسبت دریای خزر "پیر" وجود دارد.

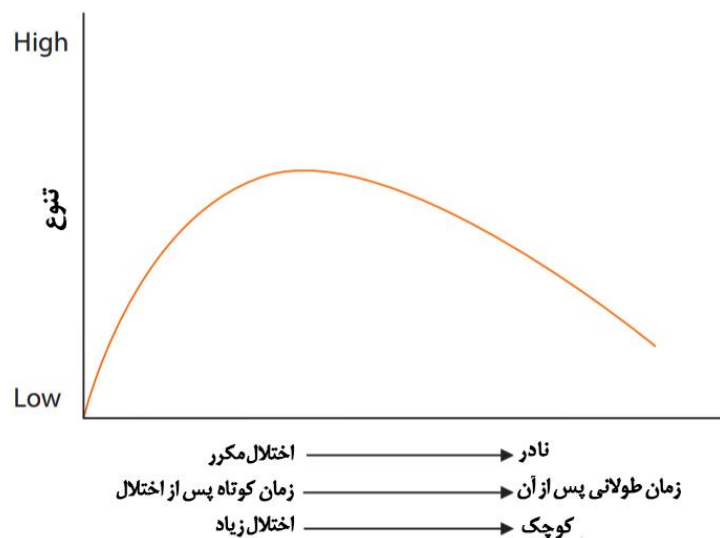
عوامل محیطی پایدار / ناپایدار

در نواحی دارای تغییرات شدید محیطی (شوری، دما، سطح آب و غیره) گونه‌های کمی در مقایسه با نواحی دارای پایداری بالا وجود دارد؛ برای مثال، تنها چند گونه در دهانه رودها و دیگر آب‌های شور دیده شده است. از ویژگی‌های بسیاری از گونه‌های آب‌های شور این است که آن‌ها آشپان وسیعی دارند. بنابراین، صدف دوکفه‌ای *Macoma balthica* در آب‌های شور در تمامی اعماق و تمامی لایه‌های آبی (ماسه‌ای، گل و لای، خاک رس) زندگی می‌کند، اما اگر آب دریا شوری بالا و ثابتی داشته باشد، تنها در بخش زیرین ماسه در آب‌های بسیار کم عمق زندگی می‌کند. به علت رقابت بین گونه‌ای ایجاد شده به وسیله گونه‌های دوکفه‌ای نسبتاً نزدیک به هم، *Macoma balthica* تنها می‌تواند بخشی از آشپان اساسی خود در آب شور دارای شوری نسبتاً بالا باشد.

سن و شوری به تنهایی تنوع گونه‌ای بالا در یک جامعه را توضیح نمی‌دهند. براساس چیزی که "فرضیه پراکندگی متوسط"^(۱) نامیده می‌شود، تنوع گونه‌ای بالا به وسیله مقدار فراوانی خاصی تعیین می‌شود (زئوزا، ۱۹۷۹، کونل، ۱۹۷۸). در هر جامعه، موجودات زنده به وسیله اختلالاتی که با تغییر فراوانی روی می‌دهد کشته شده یا از بین می‌روند، در جنگل‌های بارانی استوایی، درختان وقتی از بین می‌روند که در هوای طوفانی تحت فشار بیش از حد قرار گرفته یا گرفتار صاعقه شوند، تحت هجوم حشرات قرار گرفته و یا ریزش خاک صورت گیرد و مواردی از این قبیل. مرجان‌ها به وسیله طوفان جریان‌های شدید آب شیرین، رسوبات و گل و لای یا هجوم وسیع شکارچیان نابود می‌شوند. جوامع جانوری و گیاهی کوچک روی سنگ‌های بزرگ و کوچک آب‌های کم عمق نزدیک ساحل با

1- Intermediate disturbance hypothesis

طوفان‌هایی که جای سنگ‌ها را جابه‌جا می‌کند، مختل می‌شوند. هرچه سنگ‌ها کوچک‌تر باشند، میزان تخریب ایجاد شده به وسیله هوای طوفانی بزرگ‌تر می‌شود. براساس این فرضیه، تنوع گونه‌ای بالا تنها زمانی حفظ می‌شود که فراوانی مناسبی با قدرت متوسط وجود داشته باشد (شکل ۴۴).



شکل ۴۴. تنوع گونه‌ای بالا براساس فرضیه پراکندگی متوسط که به وسیله فراوانی، وسعت و زمان پس از اختلال در یک جامعه تعیین می‌شود.

اختلالات قطع شده و فرآیند حذف رقابتی که در طول توالی بوم‌شناسی اتفاق می‌افتد بر می‌گردد. وقتی گونه‌هایی که به شکل رقابتی دیگر گونه‌ها را حذف می‌کنند از بین بروند، رقابتی ضعیف‌تر به آن ناحیه هجوم می‌آورند. اگر چه نواحی جغرافیایی بزرگ در مواردی که گونه‌های جدید می‌آیند و گونه‌های قدیمی با سرعت نامحسوسی ناپدید می‌شوند مقاوم هستند، اختلالات جوامع محلی را در وضعیت نبود تعادل نگه داشته که تنوع بالای گونه‌ها را ارتقاء می‌دهد. تغییرات جوی تدریجی هم به شکل اختلال عمل خواهند کرد که به حفظ تنوع گونه‌ای کمک می‌کند. اگر میزان اختلال کم باشد، تنوع گونه کاهش می‌یابد. در کشمکش برای منابع محدود، موثرترین گونه‌ها امکان خروج از رقابت با گونه‌های ضعیف‌تر را پیدا کرده و گونه‌هایی که بیش‌ترین عکس العمل را نسبت به اختلال دارند،

تمام مکان‌های خالی را اشغال می‌کنند و مانع از مهاجران بالقوه می‌شوند، اگر چه این (در طولانی مدت) موثرتر هستند.

جدول ۴. تعدادی از گونه‌های در گروه‌های سیمپاتیک مختلف در نواحی دارای آب و هوای مختلف (آب و هوای سرد قطبی، معتدل و گرمسیری). توجه داشته باشید که تعداد گونه‌ها از شمال به جنوب افزایش می‌یابد.

گیاهان گلدار		حلزون‌های خاکی	
Labrador	۳۹۰	Labrador	۲۵
Massachusetts	۱۶۵۰	Massachusetts	۱۰۰
Florida	۲۵۰۰	Florida	۲۵۰
صدف‌های دریایی		مورچه‌ها	
Newfoundland	۳۰	Alaska	۷
Cape Hatteras	۱۵۰	Iowa	۷۳
Florida	۲۰۰	Trinidad	۱۳۴
سوسک‌ها		ماهیان ساحلی	
Labrador	۱۶۹	Labrador	۲۵
Massachusetts	۲۰۰۰	Massachusetts	۲۲۵
Florida	۴۰۰۰	Florida	۶۵۰
مارها		پرندگان پرورشی	
Canada	۲۲	Greenland	۵۶
U.S.A.	۱۲۶	New York	۱۹۵
Mexico	۲۹۳	Colombia	۱۳۹۵

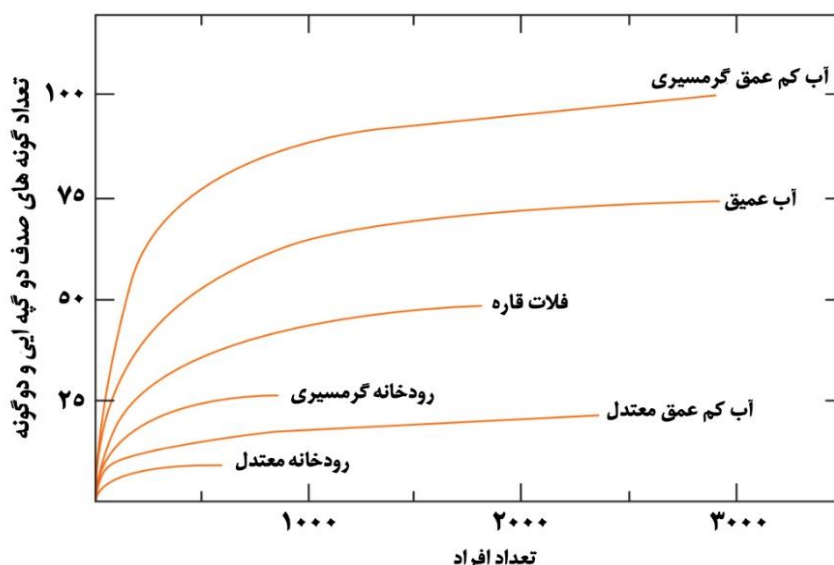
چهار نوع عامل بحث شده بالا که برای تنوع گونه‌ای مهم هستند، در کل منجر به تغییر جهانی در تنوع گونه‌ای شده‌اند. در کل تنوع جوامع زنده از شمال به خط استوا افزایش می‌یابد (جدول ۴ و شکل ۴۵).

دلایل این تغییر در تنوع به سمت خط استوا به این شرح می‌باشد:

الف- هرچه میزان پایداری محیطی از قطب‌ها به سمت خط استوا بیش‌تر باشد، به گیاهان و جانوران این امکان را می‌دهد که پهنای آشیان کوچک‌تری داشته باشند (تخصصی‌تر هستند).

ب- تولید ثابت در سراسر سال در خط استوا امکان پهنای آشیان کوچک‌تر و تقسیم منابع بیش‌تری را می‌دهد.

ج- نواحی گرمسیری در مدت زمان طولانی آب و هوای پایداری داشتند از دوره زمین‌شناسی کرتاسه^(۱)، در حالی که نواحی معتدل دوقطبی در معرض نوسانات جوی، مخصوصاً در طی عصر یخبندان بوده‌اند.



شکل ۴۵. تعداد گونه‌های دو کپه‌ای و گونه polychaete در نمونه‌های در حال افزایش اندازه زیرین و بنابراین تعداد در حال افزایش افراد بین تعداد در حال افزایش گونه‌ها تقسیم شده است. دیده شده که جایی که امکان تولید بالایی ثابت به علت پهنای کم آشیان در سراسر سال داده شده و تعداد گونه‌ها در رابطه با تولید کم‌تر و دمای معتدل محیطی بی‌ثبات‌تر هستند، تعداد گونه‌ها در بالاترین حد در آب‌های کم عمق گرمسیری قرار دارند. تنوع گونه‌ها در هر دو رود معتدل و گرمسیری به علت نوسانات شدید در شوری، دما، سطح آب و غیره پایین است. می‌توان این گونه توضیح داد که آب عمیق از نظر محیطی برای میلیون‌ها سال ثابت بوده است، طوری که علی‌رغم منابع غذایی بسیار کم، گونه‌های بسیاری قادر به رشد در آن هستند.

۵-۱ نواحی انتقالی و اثرات حاشیه‌ای^(۲)

اغلب دشوار یا غیرممکن است که تعیین کنیم، جوامع گیاهی و جانوری کجا به پایان می‌رسند و جوامع جدید در کجا شروع می‌شوند. دلیل آن این است که آن‌ها معمولاً با یک شیب محیطی (دما،

1- Cretaceous

2- Edge effects

بارندگی، عمق آب و غیره) مرتبط هستند که باعث انتقال صاف می‌شود. اگر این شیب محیطی بین دو جامعه تند باشد، "ناحیه انتقال" نامیده می‌شود. جوامع هرطرف یک ناحیه انتقال ممکن است بسیار متفاوت باشند و افراد تمام گونه‌های جوامع همسایه ممکن است به این ناحیه انتقال تجاوز کنند. اگر چه تغییرات در شرایط محیطی به گونه‌ها امکان زنده ماندن می‌دهد، ناحیه انتقال توسط افراد جدید هم مورد تهاجم قرار می‌گیرد. علاوه بر گونه‌های زیست‌بوم‌های مجاور، ناحیه انتقال ممکن است شامل گونه‌هایی باشد که با این ناحیه سازگار شده‌اند. نتیجه این است که ناحیه انتقال تنوع گونه‌ای بالاتر از آن‌چه که در هر کدام از زیست‌بوم‌های مجاور یافت شده دارد. توانایی ناحیه انتقال برای محل سکونت شدن گونه‌ها که نمی‌تواند تنها در یکی از زیست‌بوم‌های مجاور زندگی کند "تأثیر حاشیه‌ای" نامیده می‌شود. مثالی در این زمینه جغد است که نیاز به درخت برای آشیانه و مکان مخفی شدن دارد، اما با توجه به غذا، در کل وابسته به جوندگان کوچک در فضای باز زمین است.

۵-۲ بیوگرافی جزیره^(۱)

در سال ۱۹۱۷، اقلیم پرندگان در نه جزیره خارج از محدوده کالیفرنای جنوبی ثبت شد. در سال ۱۹۶۸ این مطالعه تکرار شد. مقایسه دو مطالعه چندین ویژگی جالب توجه را نشان داد. به جدول ۵ مراجعه کنید. جالب‌ترین آن این بود که کل تعداد گونه‌های درون این جزایر اغلب در طول ۵۱ سال قبل بدون تغییر بودند، اما از ۱۸٪ (در بزرگ‌ترین جزیره به نام سانتاکروز^(۲)) تا ۶۳٪ (در کوچک‌ترین جزیره به نام سانتا باربارا^(۳)) گونه‌ها جابه‌جا شدند. براساس این مورد و مشاهدات دیگر انجام شده توسط زیست‌شناسی آمریکایی به نام مک‌آرتور و ویلسون^(۴)، "تئوری جغرافیای زیستی جزیره" یا "فرضیه تعادل جغرافیای زیستی جزیره" ایجاد شد. براساس این فرضیه، تعداد گونه‌های درون یک جزیره به علت تعادل پویای بین مهاجرت‌های گونه‌های جدید و انقراض گونه‌های مستقر قبلی می‌باشد (ماکارنفر، ۱۹۷۲).

دیده شده است که جزایر کوچک (حتی باهم‌نژادان خود در زمین) فون^(۵) ضعیف‌تری نسبت به چیزی که در هم‌نژادان مشابه خود روی زمین می‌توان دید دارند. دلیل این امر می‌تواند از این حقیقت باشد که تمام جمعیت‌ها احتمال قطعی انقراض دارند و این که این احتمال با کاهش اندازه جمعیت به سرعت رو به افزایش است. در جزایر دور افتاده کوچک کل تعداد افراد یک گونه نسبتاً کم بوده و

1- Island Biogeography

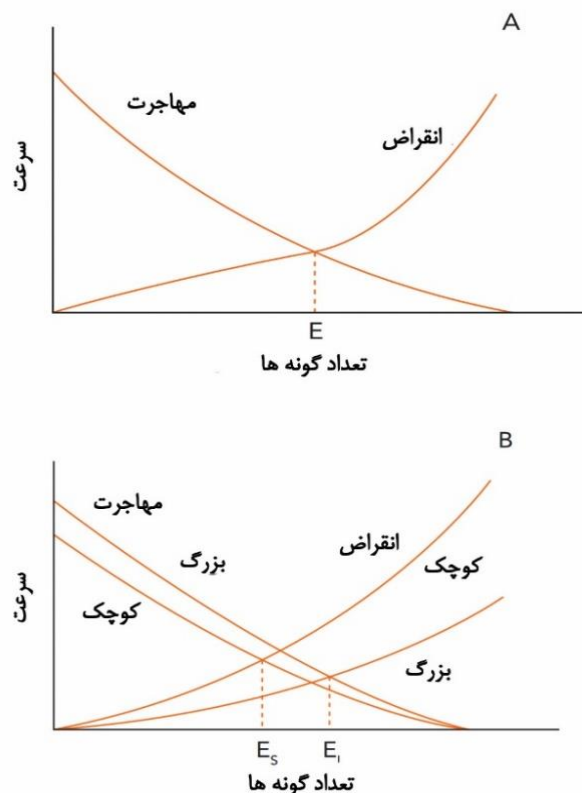
2- Santa Cruz

3- Santa Barbara

4- MacArthur and Wilson

5- Fauna

انقراض محلی گونه‌ها متناوباً روی خواهد داد، بنابراین "آشيان بوم‌شناسی خالی" به جای می‌گذارند. این پدیده تنوع گونه‌ای پایین‌تر در جزایر کوچک (و محل سکونت‌های دور افتاده دیگر) را توضیح می‌دهد. به منظور فشار رقابتی بین گونه‌ای پایین‌تر در جزایر کوچک، گونه‌هایی که در آن‌جا زندگی می‌کنند، در مقایسه با گونه‌های شبیه خود در خشکی آشيان بوم‌شناسی گسترده‌ای دارند (شکل ۴۶).



شکل ۴۶. تعداد مهاجرت گونه‌های جدید کاهش یافته و تعداد گونه‌های در معرض خطر کاهش می‌یابند، به طوری که تعداد کل گونه‌های جزیره افزایش می‌یابند. این دو فرآیند وقتی در تعادل هستند که جزیره گونه‌های E دارد، برای مثال یک تعادل پویا در گونه‌ها وجود دارد. افزایش شیب در تعداد گونه‌های منقرض شده وقتی اتفاق می‌افتد که همه آشيان‌های جزیره با گونه‌های خوب سازگار یافته به شکل منطقی پر شده باشند. (B): تعادل پویایی گونه‌ها در یک جزیره بزرگ (E_L) بیش‌تر از جزیره کوچک (E_S) است وقتی که فاصله از خشکی یکی باشد.

اصل بالا نه تنها برای به‌کارگیری در جزایر واقعی، بلکه برای "جزایر وارونه" به شکل دریاچه‌های درون کشور و برکه‌های کوچکی که به دور از خشکی قرار گرفته‌اند، هم اثبات شده است. مطالعه دریاچه‌ها نشان داده است که تعداد گونه‌های حلزون‌های آب شیرین با مساحت دریاچه‌ها نسبت مستقیم دارد، تعداد گونه‌ها با کاهش اندازه در دریاچه‌های فقیر از مواد مغذی سریع‌تر از دریاچه‌های اوتروفیک کاهش می‌یابد و حلزون‌های باقی مانده در دریاچه‌های کوچک در مقایسه با گونه‌های دیگرشان در دریاچه‌های بزرگ‌تر، از بخش بزرگ‌تری از جایگاه اصلی خود استفاده می‌کنند. بنابراین، برخی از حلزون‌ها که کاملاً مربوط به گیاهان آبی ریشه‌دار در منطقه ساحلی دریاچه‌های بزرگ هستند، در همه جا در دریاچه‌های کوچک یافت می‌شوند (لازن، ۱۹۷۵).

آشنایی با اصول جغرافیایی زیستی جزیره اهمیت عملی بسیاری برای حفظ منابع طبیعی دارد. پناهگاه‌های طبیعی که اطراف آن‌ها را خانه‌ها، مزارع، جاده‌ها و ... احاطه کرده‌اند، می‌توان نوعی جزیره دانست. نتیجه این است که حتی اگر امکانات دولتی ناحیه‌ای را به منظور حمایت از فون خاصی حفاظت کنند، برخی گونه‌ها دیر یا زود، بسته به اندازه ناحیه، منقرض می‌شوند. بنابراین، اگر چه برخی باتلاق‌های زمین‌های بایر دانمارک ممکن است هنوز زیستگاه‌های مناسبی برای با قرقه سیاه (black grouse) باشند این باتلاق‌ها بسیار کم و کوچک هستند و امکان این‌که با قرقه سیاه در مدت طولانی امکان زنده ماندن داشته باشند کم است. در نتیجه در سال ۲۰۰۱ خبر انقراض آن‌ها اعلام شد. مثال دیگر قورباغه زنگوله‌ای است که در سال ۱۸۵۰ در جزایر دانمارک نسبتاً گسترش داشت. امروزه تنها ۸ تا ۱۰ جمعیت کاملاً جدا از هم از آن‌ها باقی مانده است که اغلب در جزایر کوچک هستند با برنامه‌ریزی محافظتی، دور نمایی و ساختارهای جدید، تلاش‌هایی برای حفظ باقی مانده جمعیت از انقراض انجام شده است.

جدول ۵. پرندگان خشکی و آب شیرین در نه جزیره بیرون کالیفرنای جنوبی در سال ۱۹۱۷ و ۱۹۶۸.

جزیره	ناحیه (km ²)	فاصله از خشکی (km)	تعداد گونه‌ها ۱۹۱۷	تعداد گونه‌ها ۱۹۶۸	گونه‌های منقرض شده ۱۹۱۷- ۱۹۶۸	گونه‌های جدید ۱۹۱۷- ۱۹۶۸	گونه‌های جایگزین شده ۱۹۱۷- ۱۹۶۸
			C	D	E	F	(E+F)/(C+D)
Los Coronados	۳	۱۳	۱۱	۱۱	۴	۳	۳۶
San Nicolás	۵۶	۹۸	۱۱	۱۱	۶	۶	۵۵
San Clemente	۱۳۳	۷۸	۲۸	۲۴	۹	۵	۲۷
Santa Catalina	۱۹۲	۳۲	۳۰	۳۴	۶	۱۰	۲۵
Santa Barbara	۳	۶۱	۱۰	۶	۷	۳	۶۳
San Miguel	۳۶	۲۲	۱۱	۱۵	۴	۸	۳۶
Santa Rosa	۲۱۵	۳۳	۱۴	۲۵	۱	۱۲	۳۳
Santa Cruz	۲۴۶	۳۰	۳۶	۳۷	۶	۷	۱۸
Anacapa	۳	۲۱	۱۵	۱۴	۵	۴	۳۱

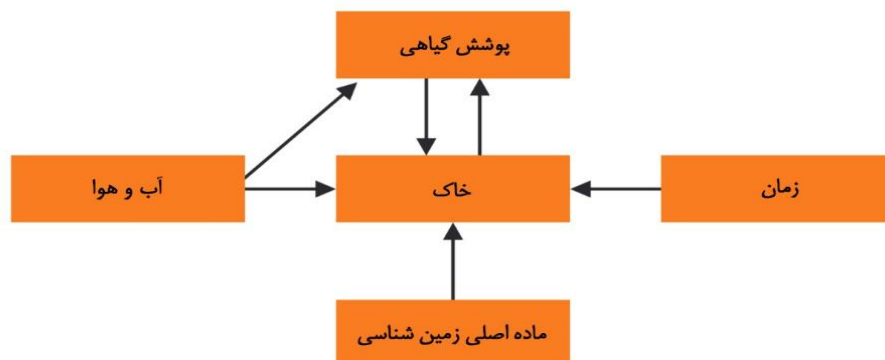
فصل ششم

جانشینی (توالی) بوم‌شناسی^(۱)

جانشینی بوم‌شناسی یک نظم زمانی مشخص است که در آن گونه‌های گیاهی و جانوری جایگزین یکدیگر در یک زیست‌بوم می‌شوند. یک توالی برای مثال می‌تواند با سوختن یک ناحیه جنگلی یا با اضافه کردن مواد غذایی به یک بیوتوپ آغاز شود. دو مدل مختلف برای توصیف توالی‌های بوم‌شناسی وجود دارند که عبارتند از:

۱- مدل تسهیل، جانشین‌های بوم‌شناسی را شرح می‌دهد که اولین گیاهان پیش قدم راه را برای مراحل جانشینی بعدی که تحت شرایط اولیه قادر به زنده ماندن نبودند، هموار می‌کنند. مثال‌های جانشینی‌های تسهیل می‌تواند از زیست‌بوم‌هایی به دست آید که روی ماسه، صخره یا شبیه به آن و جایی که اولین مراحل جانشینی روی خاک و دیگر شرایط حیاتی (برای مثال خرد اقلیم‌های مرطوب) برای گونه‌هایی که بعداً در طول این جانشینی می‌آیند را ایجاد کرد، شروع می‌شود (شکل ۴۷).

۲- مدل تحمل، جانشین‌های بوم‌شناسی را شرح می‌دهد که راه قبلاً برای رشد سریع گیاهان پیشرو که حضورشان در زیست‌بوم‌های قبلی که در آن رشد کمی در پس زمینه داشتند، طاقت آورده، باز شده بود. با سایه‌دار کردن، گیاهان پیشرو خودشان را از تولید دوباره باز داشته و گیاهان دیگری که سایه را تحمل می‌کنند، ظاهر می‌شوند. اگر جنگلی بسوزد یا زمین زراعی رها شود، گیاهان سالانه و چند ساله که رشد سریع دارند، اول از همه ظاهر می‌شوند. پس از ۱۰ تا ۲۵ سال، بوته‌ها و درختان کوتاه قد گیاهان پیشرو را متوقف می‌کنند. پس از ۲۵ تا ۱۰۰ سال، بوته‌ها جایگزین کاج‌های بلند می‌شوند و سپس جانشینی‌ها به آرامی با احتمال ایجاد جنگل‌های مختلط کاج و درختان برگ ریز پاییزی به منتهای درجه خود می‌رسد.



شکل ۴۷. ویژگی‌های خاک به وسیله ماده شروع شونده زمین‌شناسی (گرانیت، ماسه‌سنگ، سنگ اهنک و غیره) آب و هوا (مرطوب/خشک، سرد/گرم)، پوشش گیاهی و زمان سپری شده در شکل‌گیری خاک تعیین می‌شوند.

۶-۱ جانشینی‌های برجازاد^(۱)

تمامی زیست‌بوم‌ها در طول مسیرهای قابل پیش‌بینی خاص تحت تاثیر شرایط خارجی پایدار تمایل به رشد دارند. اگر یک جانشینی امکان پیشروی تا مرحله اوج را بدون هیچ‌گونه اختلال فیزیکی خارجی داشته باشد، به آن جانشینی بوم‌شناسی «برجازاد» می‌گویند. جانشینی که تولید اولیه در شروع آن برتری داشته باشد، اتوتروفیک نامیده می‌شود، درحالی که جانشینی که در آن تنفس در شروع غالب باشد، هتروتروفیک نامیده می‌شود.

در زیر مثالی از جانشینی خود به خودی، اتوتروفیک داده شده است: اگر مواد مغذی غیر آلی (برای مثال به شکل فاضلاب به‌عمل آمده زیست‌شناسی) به یک آکواریوم روشن دارای آب دریا اضافه شود (با محتوای طبیعی موجودات زنده) جانشینی زیر مشاهده می‌شود: تکثیر سریع یک یا چند گونه جلبک پلانکتون تک‌سلولی که سطوح خارجی نسبتاً بزرگی دارند و به طور موثر مواد مغذی جذب می‌کند، وجود دارد. جلبک پلانکتون با افزایش "چرنده‌ها" (مژک‌داران بزرگ، دافنی، خرچنگ‌ها) که به نوبت اساس افزایش شکارچیان (روتیفرها، دافنی شکارچی) را شکل می‌دهند، دنبال می‌شوند. افزایش در تولید اولیه موجب تولید ذرات (جلبک‌های مرده، جانوران مرده، مدفوع) می‌شود که در بخش زیرین جایی که به وسیله باکتری‌ها و قارچ‌ها تجزیه می‌شوند، غوطه‌ور می‌گردند. جانشینی در زیست‌بوم آکواریوم روشن با آب دریا دارای ویژگی‌های زیر است:

۱- غلظت مواد مغذی با گذشت زمان کاهش می‌یابد (برای مثال چرخه‌های ماده مغذی تمایل به بسته شدن دارند)

۲- افزایش تنوع گونه‌ها و افزایش پیچیدگی (زنجیره‌ها غذایی ساده در شروع با شبکه غذایی پیچیده‌تر همراه می‌شوند).

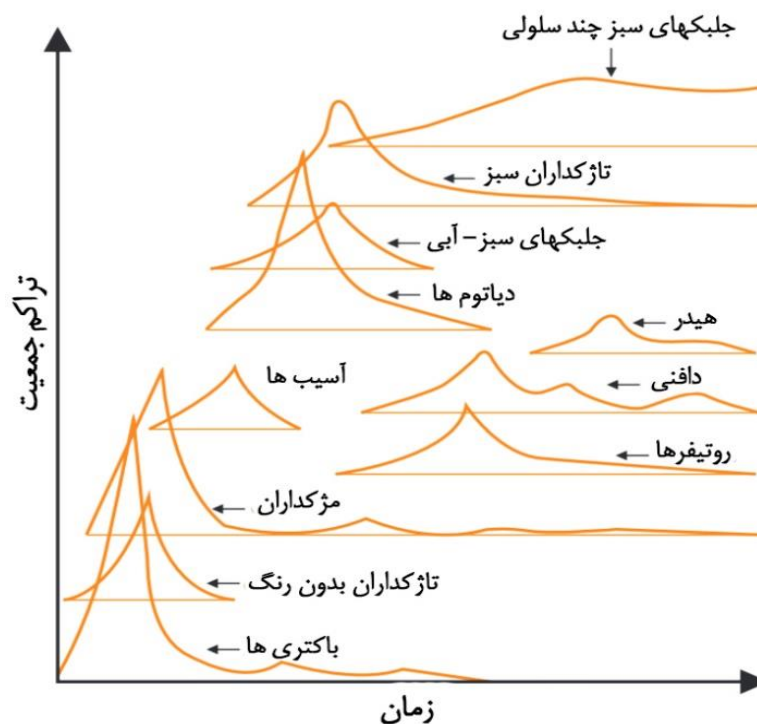
۳- موجودات زنده بزرگ‌تر نقش افزایش‌دهنده ایفا می‌کنند (زیست‌توده افزایش می‌یابد).

۴- تولید اولیه ناخالص (P) به نسبت زیست‌توده (B) کاهش می‌یابد، برای مثال نسبت P/B کاهش می‌یابد زیرا موجودات زنده بزرگ‌تر نقش افزایش‌دهنده ایفا می‌کنند.

۵- تولید اولیه ناخالص (P) بسیار بیش‌تر از تنفس کل زیست‌بوم (R) در شروع کار می‌باشد، اما با گذشت زمان کاهش می‌یابد، به‌طوری که وقتی جانشینی کامل شود، $P = R$ می‌شود.

اگر مواد آلی (مثلاً به شکل فاضلاب تصفیه‌نشده) به‌جای مواد مغذی معدنی به آکواریوم شفاف پایین با آب دریاچه غنی شده با جانشینی اضافه می‌شد، در ابتدا تحت تأثیر تنفس قرار می‌گرفت. در

این صورت این جانشینی نمونه‌ای از یک جانشینی به اصطلاح خود به خودی و هتروتروف می‌باشد. روند جانشینی به شکل زیر پیش می‌باشد، شکل ۴۸ را ببینید.



شکل ۴۸. توالی هتروتروفیک موجودات زنده آب شیرین در آکواریوم دارای آب غنی شده با ماده آلی.

باکتری‌هایی که پتانسیل تولیدمثلی بالایی دارند (ارزش r بالا) و قادر به استفاده از غلظت‌های اولیه مواد هستند (باکتری‌ها فرصت‌طلب شناخته می‌شوند). باکتری‌ها اصول افزایش ریزاندامگان‌های باکتری‌خوار را تشکیل می‌دهند (تاژک‌داران بی رنگ و مژک‌داران کوچک). تاژک‌داران و مژک‌داران باکتری‌خوار باز هم اصول افزایش شکارچیان را شکل می‌دهد (آمییب‌ها، روتیفرها و مژک‌داران بزرگ). به خاطر معدنی شدن تدریجی ماده آلی مبنای رشد موجودات زنده فوتوتروفیک فراهم می‌شود (دیاتوم‌ها، جلبک‌های سبز آبی، تاژک‌داران سبز). این جلبک‌های پلانکتونی موتواتروفیک به وسیله دافنی، مژک‌داران بزرگ و دیگر گیاه‌خواران تغذیه می‌شوند. این گیاه‌خواری جلبک‌های پلانکتونی منجر به رشد جلبک‌های سبز چند سلولی می‌شود، زیرا این جلبک میله‌ای شکل "بزرگ" نمی‌تواند

توسط گیاه‌خواران کوچک خورده شود. در نهایت، این گیاه‌خواران غذای شکارچیان بزرگ‌تر مارآبی، یک پلیپ بی‌ساقه آب شیرین) می‌شوند.

براساس دو مثال بالا در مورد جانشینی خود به خودی، تعدادی از ویژگی‌ها می‌توانند این مسئله اشاره کنند که چه‌طور یک زیست‌بوم جوان به شکل اوج بالغ در می‌آید:

۱- افزایش تنوع گونه‌ای

۲- افزایش نفوذ و تسلط موجودات زنده بزرگ‌تر و بنابراین:

- زیست‌توده کل بزرگ‌تر (B)

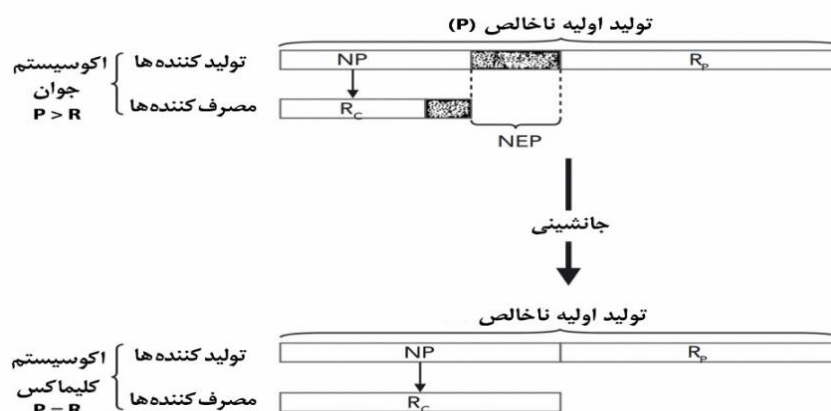
- تولید کم‌تر (P) در هر واحد زیست‌توده (کاهش P/B)

- مواد مغذی اصلی به حد بالاتری می‌رسند و به بافت زنده متصل شده و بنابراین "چرخه‌های ماده بسته" ایجاد می‌کنند.

۳- افزایش میزان پایداری که با کاهش میزان تغییرات در ترکیب گونه‌های زیست‌بوم نشان داده شده است.

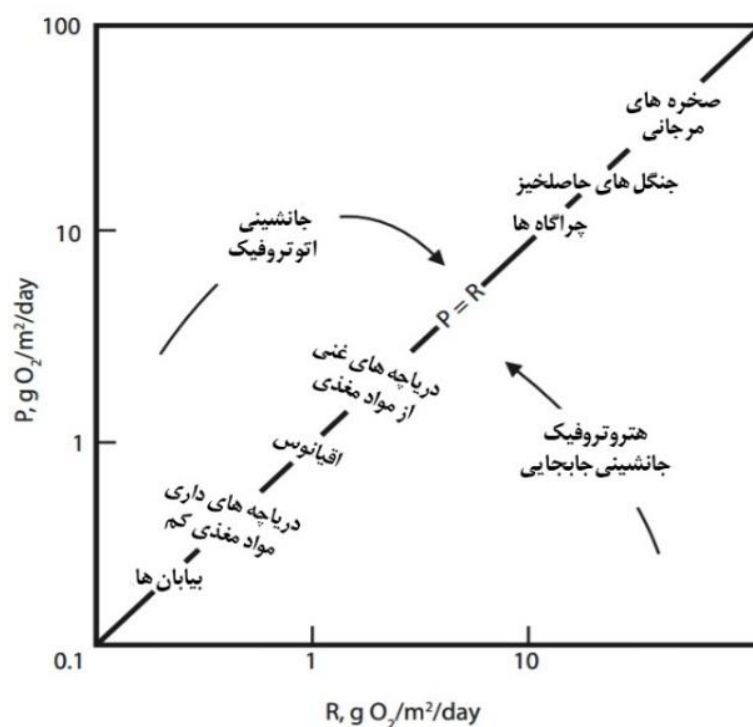
۴- پیشرفت به سمت تعادل بین فرآیندهای فوتوتروفیک و هتروتروفیک که تولید اولیه ناخالص در مرحله اوج مساوی با کل تنفس در زیست‌بوم می‌شود (شکل ۴۹ و ۵۰).

میزانی که ماده زنده در یک زیست‌بوم از لحاظ نظری تجدید می‌شود، «میزان تبدیل» نامیده می‌شود و به صورت نسبت تولید اولیه ناخالص و کل زیست‌توده زیست‌بوم محاسبه می‌شود. مشخص شده است که میزان تبدیل (B/P) در یک اکوسامانه در طول یک جانشینی کاهش می‌یابد. نسبت معکوس (P/B) "زمان تبدیل" نام گرفته است.



شکل ۴۹. تولید اولیه ناخالص (P) در یک زیست‌بوم اتوتروف جوان بزرگ‌تر از تنفس کل زیست‌بوم می‌باشد = تنفس تولید کننده (R_p) + تنفس مصرف کننده (R_c). در زیست‌بوم جوان، تمامی تولید اولیه خالص

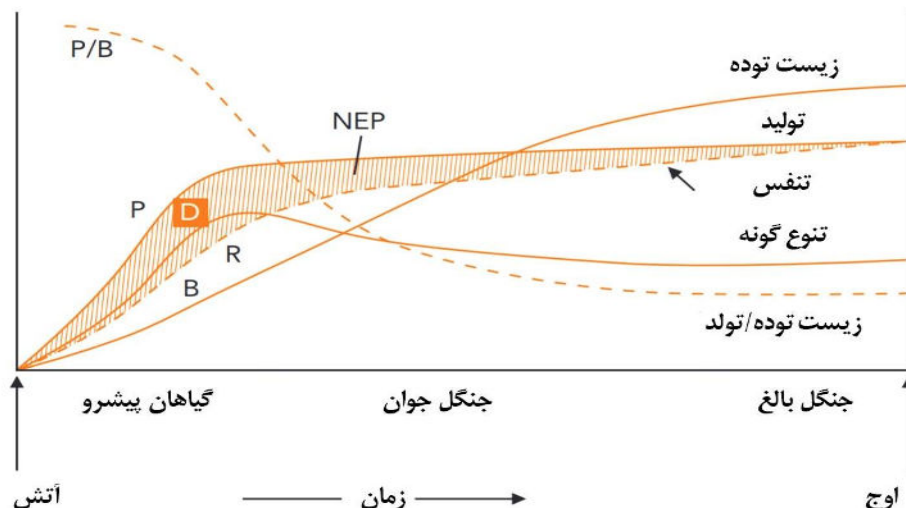
برای تنفس استفاده نمی‌شود که حاکی از این است که سامانه تولید خالص دارد ($NEP = \text{تولید اکوسیستم خالص}$) که به شکل ماده آلی انباشته می‌شود. انباشتگی ماده آلی (ذرات و موجودات زنده) ناهماهنگی فیزیکی زیست‌بوم را افزایش می‌دهد و مادامی که مازاد ماده آلی وجود داشته باشد، آشیان خالی هم وجود دارد. بنابراین گونه‌های جدیدی آمده و تا زمانی که تمام آشیان‌ها پر شوند و کل تولید اولیه ناخالص زیست‌بوم به شکل تنفس مصرف ($P=R$) جانشینی خود به خودی و اتوتروفیک را ادامه می‌دهند (وودول، ۱۹۷۰).



شکل ۵۰. در یک زیست‌بوم اوج بالغ (براساس سال)، تولید اولیه ناخالص (P) = تنفس سامانه (R) می‌باشد. هم جانشینی بوم‌شناسی کی‌اتوتروفیک و هتروتروفیک به سمت این شرایط رشد می‌کنند. زیست‌بوم‌های دارای جریان بالا از طریق انرژی در بالای خط $P = R$ قرار می‌گیرند، در حالی که برعکس آن برای زیست‌بوم‌های دارای جریان کم از طریق انرژی صدق می‌کند (آدم، ۱۹۵۶).

ویژگی‌های بالا در زیست‌بومی که از خواص تاسامانه بالغ رشد می‌کند، بنا بر تجربه برای به‌کارگیری در هر گونه جانشینی نشان داده شده‌اند، چه در طول چند روز، چند هفته چند ماه یا چند

سال اتفاق بیفتد. در شکل ۵۱، تغییرات در تعداد پارامترهای بوم‌شناسی نشان‌دهنده جانشینی به همراه آتش‌سوزی یک جنگل است که در طول یک دوره بیش از ۱۰۰ سال انجام شده است.



شکل ۵۱. تغییرات در پارامترهای بوم‌شناسی مختلف در طول جانشینی به دنبال آتش‌سوزی در یک جنگل. نواحی سایه‌دار بین منحنی تولید اولیه ناخالص زیست‌بوم (P) و تنفس کامل زیست‌بوم (R) مساوی با تولید با زیست‌بوم خالص (NEP) است که در شکل ۴۹ هم می‌بینید. اشاره شده است که تنوع گونه‌ای (D) در زمان حمله به درختان جنگلی جوان به حداکثر می‌رسد، در نتیجه تنوع کمی که گونه‌های پیشرو شمرده می‌شوند، کاهش می‌یابد. زیست‌توده (B) در شروع جایی که اجتماع گیاهی از طریق بوته‌ها و خار و خاشاک غالب شده‌اند، کمی افزایش می‌یابد، اما هر چه درختان بزرگ‌تر رشد کنند زیست‌توده افزایش می‌یابد.

۶-۲ استراتژیست‌های K و R

در اولین مراحل فرصت‌طلبی جانشینی بوم‌شناسی، موجودات زنده کوچک دارای پتانسیل تولید مثل بالا (میزان r بالا) مورد قبول هستند، زیرا این موجودات زنده قادر به استفاده از غلظت‌های بالای مواد مغذی/مواد اولیه هستند. این موجودات زنده استراتژیست‌های r نامیده می‌شوند. به تدریج، هر چه جانشینی در یک جامعه به جامعه تعادل زیست‌بوم اوج برسد، به طرز زیاد شونده‌ای موجودات زنده بزرگ‌تر مورد توجه قرار می‌گیرند، زیرا این موجودات زنده آشپان‌های مشخص، چرخه‌های زندگی

پیچیده‌تر و طولانی‌تر، رقابت خوب و رشد جمعیتی دارند که هرچه به حد رشد گونه (K) نزدیک می‌شوند، "بازخورد منفی" بازدارنده رو به افزایش را نشان می‌دهند. این موجودات زنده استراتژیست‌های k نامیده می‌شوند.

۶-۳ جانشینی دگرزا^(۱)

جانشینی‌هایی که ناشی از عوامل خارجی هستند، جانشینی دگرزا گویند. جانشینی دگرزا در زیست‌بوم‌هایی اتفاق می‌افتد که جوامع گیاهی و جانوری قادر به تغییر محیط فیزیکی خود در هر میزان خاصی نیستند؛ برای مثال در توده‌های آب‌های آزاد دریا. در این‌جا، رشد فیتوپلانکتون و ترکیب گونه‌ها تا حد زیادی به وسیله نور، دما و دیگر شرایط فیزیکی که به شکل فصلی تنظیم می‌شود، کنترل می‌گردد و بنابراین تمایل به ایجاد جانشینی بر جازاد طوری مختل می‌شود که زیست‌بوم هرگز به مرحله اوج نمی‌رسد. نیروهای فیزیکی خارجی می‌توانند یک زیست‌بوم را بی‌ثبات کنند، اما اگر این اختلالات در طول مدت زمانی طولانی با نظم و ترتیب انجام گیرند، گیاهان و جانوران به این شرایط عادت می‌کنند طوری که زیست‌بوم در مرحله جانشینی بین مرحله جوانی و بلوغ تثبیت می‌شود. مثال-هایی از چنین زیست‌بوم‌هایی "خرده اوج با پالس ثابت" مزارع برنج و مصب‌های جزر و مدی هستند.

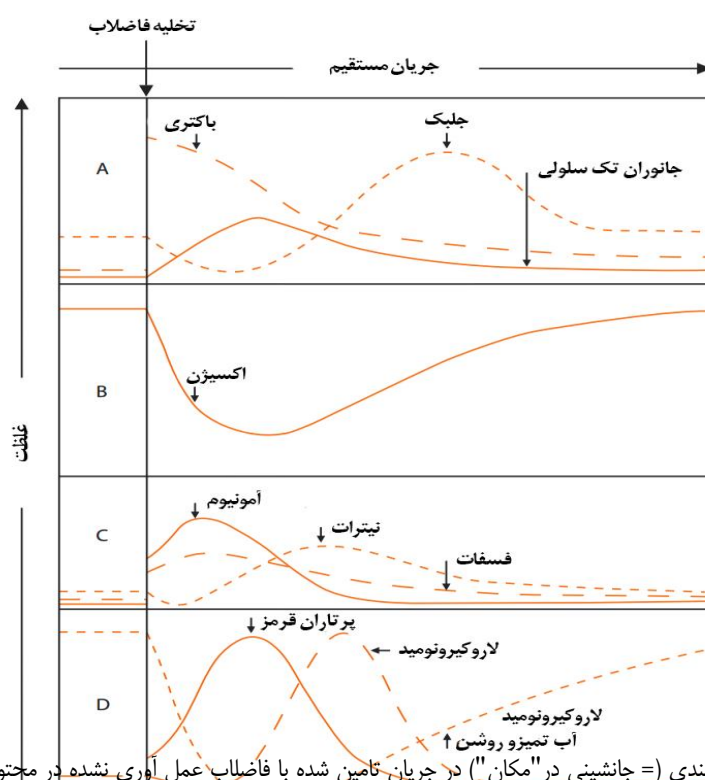
۶-۴ زیست‌بوم‌های اوج

برای مثال اگر دانمارک غیر مسکونی و غیر قابل کشت باشد، این کشور معتدل (احتمالاً) پوشیده از جنگل‌های برگ‌ریز می‌شود که زیست‌بوم اوج است که تحت شرایط دمایی غالب امروزه رشد خواهد کرد، اما با نگاهی به گذشته از تجزیه و تحلیل گرده‌ها در مورد پیشرفت تاریخی پوشش گیاهی چوبی در دانمارک، از عصر یخبندان، هر کسی خواهد دید که مراحل جوی متفاوتی در زمان‌های گوناگون وجود داشته است که بستگی به دما و بنابراین دوره‌های تحت سلطه گونه‌های درختان برگ‌ریز مختلف مانند درخت فان، فندق، صنوبر، لیمو ترش و چنار دارد.

۶-۵ جانشینی در "مکان"

اگر شرایط فیزیک خارجی پایدار باشد، جانشینی بر جازاد طبیعی که یک زیست‌بوم در طی زمان انجام می‌دهد، می‌تواند اغلب در "مکان" نیز مطالعه شود. جانشینی طبیعی تپه‌ای شنی نزدیک دریا، اگر به طور مداوم، تحت تاثیر شدید نیروهای فیزیکی (فرسایش ساحلی، جریان ماسه‌ای) قرار نگیرد،

دستخوش تغییر می‌شود، می‌تواند هنگام پیاده روی از ساحل ماسه‌ای به پشت ساحل از طریق "تپه سفید" که بدون پوشش گیاهی است و به "تپه خاکستری" با مقداری رشد گیاهی تحت مطالعه در مکان قرار می‌گیرد. این کار دلالت بر شرایط خارجی دارد که نسبتاً پایدار است.



شکل ۵۲. منطقه‌بندی (= جانیشینی در "مکان") در جریان تامین شده با فاضلاب عمل آوری نشده در محتوای ماده آلی بالا (هینز، ۱۹۷۱). نزدیک به نقطه تخلیه: ماده آلی موجب رشد شدید باکتری می‌شود. تجزیه باکتریایی موجب مصرف زیاد اکسیژن می‌شود. این کار ممکن است منجر به این شود که غلظت‌های اکسیژن در آب آنقدر پایین بیاید که تنها کرم‌های قرمز (*Tubifex*) و لاروهای Chironomid قرمز (*Chironomus*) بتوانند در اجتماع فاضلاب زندگی کنند. مقدار زیاد باکتری‌ها موجب رشد در پی آن، آمونیم و دیگر مواد مغذی انتشار یافته و پس از آن، توسط جلبک فتوسنتزی مورد استفاده قرار می‌گیرند. به علاوه، پایین جریان، جایی که در آب اکسیژن بیش‌تری موجود می‌باشد، آمونیم به نیترات تبدیل شده در حالی که جانوران به شکل فزاینده‌ای شبیه چیزی می‌شوند که قبل از تخلیه بودند.

مثال دیگری که جانیشینی را می‌توان در "فضا" مطالعه کرد در شکل ۵۲ نشان داده شده است، که نشان می‌دهد چه اتفاقی می‌افتد، اگر یک جریان به طور مداوم از فاضلاب با محتوای بالای مواد

آلی تغذیه شود. با دنبال کردن جهت جریان خارج از تخلیه‌های فاضلابی، هرکس می‌تواند یک جانشینی برج‌آزاد و هتروتروفی که در فضا مشاهده کند. اگر تخلیه آب متوقف شود، هر کس همان زمان قادر به مشاهده یک جابه‌جایی مشابه در ناحیه نزدیک نقطه تخلیه می‌شود.

۶-۶ زیست‌سپهر؛ یک زیست‌بوم

رشد (تکامل) زیست‌سپهر، که لایه‌ای از جو زمین است که زندگی در آن وجود دارد، مثال جالبی از این مسأله است که چه‌طور می‌تواند واکنش بین فرآیندهای جانشینی همه‌جانبه ایجاد-شده به‌وسیله تغییرات جوی/زمین‌شناسی و فرآیندهای جانشینی برج‌آزاد که به علت فعالیت موجودات زنده ادامه دارند، وجود داشته باشد (برکتر و مارشال، ۱۹۶۵؛ اودوم، ۱۹۷۱؛ وان والن، ۱۹۷۱). اولین موجودات زنده گسترش یافته در زمین بیش از ۳ میلیارد سال قبل احتمالاً باکتری‌های بی‌هوازی آبی و دیگر موجودات زنده تک‌سلولی هتروتروفیک بودند. آن‌ها غیراز آمینو اسیدهایی بودند که خود به خود به علت اشعه خورشیدی قوی م‌اورای بنفش در جو زمین شامل نیتروژن، هیدروژن، سولفید، دی اکسیدکربن، متان و آب - اما بدون اکسیژن شکل گرفتند. به هر حال، این فرضیه "سوپ اولیه" که توسط جان هالدن^(۱) در سال ۱۹۲۹ ارائه شد و بسیار شبیه به نظریه الکساندر اپارین^(۲) بود که در سال ۱۹۱۴ منتشر شد، اخیراً مورد سوال بیش‌تری قرار گرفته - است.

حدود ۲ میلیارد سال قبل اولین موجودات زنده اتوتروفیک فروغ‌آمایی ظاهر شدند. آن‌ها از دی‌اکسید کربن، آب و انرژی نور با شکل‌گیری همزمان اکسیژن، ماده آلی تولید کردند. به علت این تولید اکسیژن، لایه اُزن به تدریج در استراتوسفر شکل گرفت که به میزان زیادی اشعه خورشیدی کشنده م‌اورای بنفش را کم می‌کرد، طوری که زندگی هنوز می‌توانست روی زمین جریان داشته باشد. موجودات زنده که از اکسیژن تنفس می‌کردند، به تدریج گسترش یافتند، اما در یک دوره طولانی در نیمه بعدی دوران اول زمین‌شناسی (پالئوزیک) تولید اولیه ناخالص زیست‌سپهر تنفس کل در زیست‌بوم زیست‌سپهر خیلی زیاد بود. این مسأله موجب تولید خالص ماده آلی شد که به شکل ذغال سنگ و نفت انباشته شد. از آن جایی که "آشیا‌های خالی" بسیاری وجود داشت، بسیاری از گونه‌های جدید توانستند رشد کنند. آن‌ها به علت افزایش رقابت بین گونه‌ای بیش‌تر و بیش‌تر شدند. هرچه جانشینی بوم‌شناسی زیست‌سپهر پیشرفت کرد، محتوای اکسیژن و دی‌اکسید کربن جو زمین به علت تغییرات جوی تغییر کرد. تغییرات جوی منجر به فرآیندهای جانشینی دگرزا شد که با فرآیندهای جانشینی برج‌آزاد واکنش نشان دادند و موجب تکامل رو به جلوی زیست‌سپهر شدند. درچند میلیون

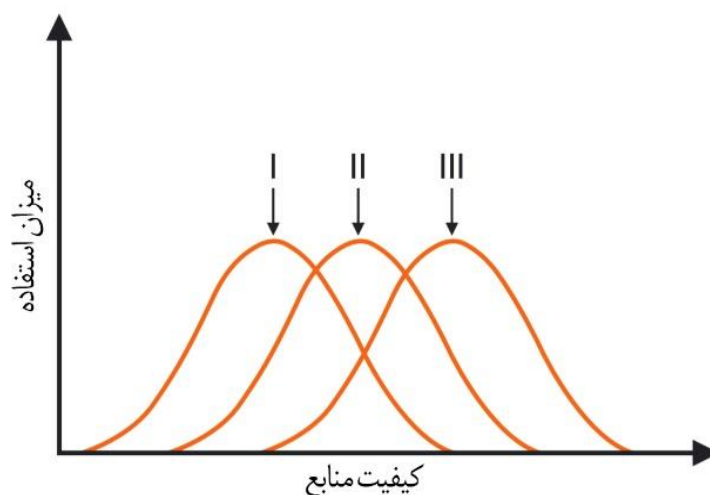
1- John Haldane

2- Aleksander Oparin's

سال اخیر، تولید زیست‌سپهر تقریباً ثابت بوده‌اند. بنابراین جانشینی زیست‌سپهر تقریباً به اوج خود رسیده است تا جهان صنعتی در دوران اخیر با سوزاندن ذغال سنگ و نفت شروع به انتشار مقادیر زیاد دی‌اکسید کربن به جو زمین کند. این منابع در اوایل دروان زمین‌شناسی وقتی شرایط زندگی روی زمین کاملاً متفاوت از امروز بود تولید شد.

۶-۷ پیچیدگی و ثبات زیست‌بوم

منابع غذایی در طبیعت اغلب در "تسلسل کیفیت" دیده می‌شوند. (برای مثال، به شکل شیب اندازه ذرات غذایی) دهند (فنچل، ۱۹۸۷). استفاده «تسلسل منابع» حیوانات مختلف در شکل ۵۳ نمایش داده شده است.



شکل ۵۳. استفاده سه گونه (I, II, III) از یک منبع با سطح شیب‌دار کیفیت (= تسلسل منابع) مانند اندازه شیب ذرات غذایی.

منحنی‌های زنگوله‌ای شکل نشان‌دهنده سه گونه منابع می‌باشند. می‌توان دید که هر گونه دارای درجه‌ای مقدم است که در آن در بهره‌برداری موثرتر از منابع تخصص یافته است. تعداد گونه‌هایی که ممکن است در استفاده از بخش خارجی از یک تسلسل منبع تخصص داشته باشند، محدود به این حقیقت هستند که تخصص پهنای آشیان را تعیین می‌کند (آشیان باریک = تخصص بالا)، هر چه آشیان باریک‌تر باشد، غذای کم‌تری برای حفظ جمعیت در دسترس است. بنابراین تخصص اشاره به

این دارد که جمعیت کوچک‌تر شده که در واقع به این معنی است که احتمال این گونه‌ها بمیرند بیش‌تر می‌شود. هرچه ناحیه‌ای حاصلخیزتر و از نظر جوی پایدارتر باشد، گونه‌های تخصص یافته بیش‌تر با جمعیت‌های کم قادر به رشد خواهند بود. بنابراین تمایل زیست‌بوم‌ها به تکامل به سمت پیچیدگی بیش‌تر و تنوع گونه‌ای بالاتر محدود به افزایش حساسیت نسبت به تغییر آب و هوا و دیگر اثرات خارجی است که اشاره بر این دارد که گونه‌های تخصص یافته‌تر می‌میرند.

"پایداری" یک زیست‌بوم توانایی آن برای مقاومت در برابر تغییرات خارجی (تغییرات جوی، آلودگی و غیره) بدون تحت تاثیر قرار گرفتن شدید زیست‌بوم از طریق ائتلاف گونه‌ها و مهاجرت گونه‌های جدید می‌باشد. هنوز یک تصور غلط عمومی - حتی میان زیست‌شناس‌ها - وجود دارد که می‌گوید زیست‌بوم‌های پیچیده پایدارتر از زیست‌بوم‌های کوچک هستند. به نظر می‌رسد این سوء تفاهم بستگی به این فرضیه دارد که هر چه روش‌های انرژی غذایی بیش‌تری بتواند از طریق یک زیست‌بوم تحت چالش قرار گیرد، آن سامانه در برابر اثرات خارجی قوی‌تر است. به هر حال، حقیقت این است که زیست‌بوم‌های گرمسیری که میزان پیچیدگی بالا و تنوع گونه‌ای زیادی دارند، به خاطر شرایط محیطی پایدار در مناطق گرمسیری، تنها میزان پایداری کمی نسبت به تغییرات عوامل محیطی دارند، برعکس، زیست‌بوم‌های قطبی میزان مقاومت بالایی نسبت به نوسانات جوی بیش از حد به علت زنجیره‌های غذایی ساده‌تر با گونه‌های کمتر تخصص یافته دارند که می‌توانند چندین منابع غذایی مختلف را بسته به وضعیت جاری مورد استفاده قرار دهد. تجربه هم نشان داده است که زیست‌بوم‌های گرمسیری نسبت به اختلالات حساس‌تر از زیست‌بوم‌های معتدل هستند و از بین رفتن جنگل‌های بارانی گرمسیری می‌تواند منجر به خسارات برگشت ناپذیری شود.

۶-۸ مدل‌های زیست‌بوم و محدودیت‌های رشد

در اصل - و برخی اوقات عملاً - جریان انرژی از طریق بخش‌های مختلف یک زیست‌بوم می‌تواند به وسیله مدل‌های ریاضی (با استفاده از کامپیوتر) تعیین کمیت شود. این مدل‌ها می‌توانند از راه تجزیه ویژگی‌های سامانه را براساس فرضیات مختلف مورد آزمایش قرار دهند. هرکس می‌تواند نتایج مداخله در طبیعت، برای مثال افزایش آلودگی یا ماهی‌گیری، را به منظور ایجاد راهکارهای منطقی با هدف تخریب نکردن تعادل طبیعی زیست‌بوم مورد ارزیابی قرار دهد.

کتاب "محدودیت‌های رشد" که توسط یک گروه تحقیقاتی آمریکایی نوشته شد در سال ۱۹۷۲ منتشر شد. این کتاب حاوی نتایج تعدادی مدل محاسبات احتمالی پیشرفت‌های جهانی تا سال ۲۱۰۰ می‌باشد. استفاده از مدل‌های ریاضی برای رشد جمعیت جهان، تولید غذا، مصرف منابع طبیعی، تولید

صنعتی و آلودگی، محققان مدل‌هایی برای رشد جهانی وضع کردند. این کتاب بحث صریحی را شامل شده و قدرتمندترین مشارکت در "مباحث بوم‌شناسی" را دارا می‌باشد. کتاب اشاره به تعدادی سنجش تکنولوژیکی و مداخلات تنظیمی رشد دارد. این مداخلات باید انجام گیرد تا بشریت با فاجعه‌ای ناشی از رشد فزاینده جمعیت جهانی مواجه نشود که این امر منجر به کمبود منابع می‌شود، که دیر یا زود محدودیت مشخصی برای رشد بیش‌تر ایجاد می‌کند. سنجش‌های فنی که محققین آمریکایی نشان دادند "بازیافت منابع" "کنترل آلودگی" "افزایش طول عمر محصولات صنعتی" و مفاهیم دیگری بود که امروزه بخشی از بیش‌تر آگاهی مردم را در بر می‌گیرد. علاوه بر این بسیاری دیگر از جدی‌ترین مشکلات محیطی ایجاد شده از سوی انسان در سال‌های اخیر ظاهر شده و بخشی از دستور جلسات سیاسی شده است؛ برای مثال: تغییرات جوّی، تلفات جنگل‌های بارانی مناطق گرمسیری، انقراض پستانداران، گسترش گونه‌های مهاجم، اسیدی شدن دریا.

فصل هفتم

زیست بوم دریایی

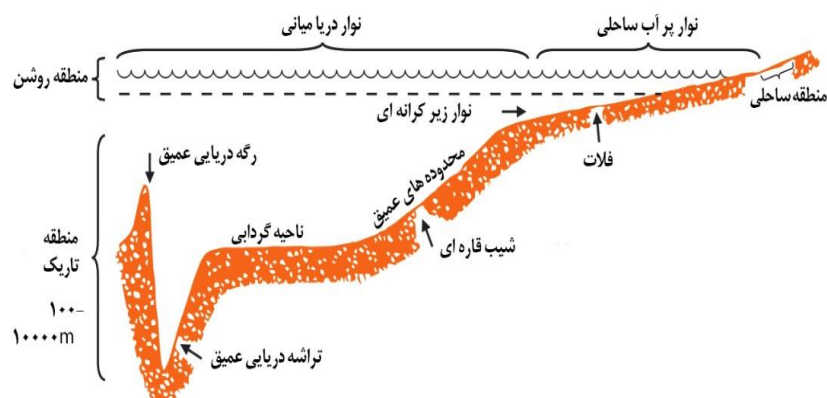
اقیانوس‌ها حدود ۷۰ درصد سطح زمین را تشکیل می‌دهند و آن‌جا جایی است که شما بزرگ‌ترین و انبوه‌ترین زیست‌بوم دنیا را خواهید داد. شکل ۵۴ نشان‌دهنده نمایی سطح مقطعی و نموداری از اقیانوسی مجاور به یک قاره می‌باشد.

دیده می‌شود که قاره در زیر اقیانوس به شکل فلات قاره ادامه داشته که در عمق ۱۲۵ تا ۲۰۰ متر در یک شیب قاره‌ای دنبال می‌شود. در عمق ۴ تا ۵۰۰۰ متر شیب قاره‌ای صاف شده و جایگزین دشت ایبوسوس می‌شود (ایبوسوس = بدون ته) دشت ایبوسوس تخت در چندین مکان با لبه کوه‌های بلند یا شیارهای عمیق دریا تا عمق ۱۰۰۰۰ متر مختل می‌شود.

در تمامی اعماق اقیانوس جانورانی وجود دارد که تا قعر آن زندگی می‌کنند و بنابراین کف دریا به مناطق سبک زندگی (زیستگاه) برای موجودات زنده مستقر در قسمت‌های زیرین (ته آبی) تقسیم شده است: منطقه ساحلی^(۱) ناحیه بین نشان آبی بالا و پایین (نوار جزر و مدی) است، نوار زیر کرانه‌ای ناحیه بین نشان کم عمق آبی به سمت محدوده‌های عمیق^(۲) شیب قاره‌ای است که تا ناحیه ژرف عمق^(۳) دریا ادامه دارد.

منطقه زیر ساحلی منطقه‌ای است بین آب کم عمق و تا ناحیه ژرف دریا ادامه می‌یابد. به علاوه، آب‌های آزاد هم می‌توانند به چندین ناحیه تقسیم شوند: نوار نوری نور خورشید در معرض آب سطحی می‌باشد و مرز پایین‌تر این ناحیه با عمق جبران معرفی می‌شود که عمقی است که شدت نور آن‌قدر کم است که کل تولید اولیه برای تنفس خود فیتوپلانکتون‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرد. آب آزاد حوزه پلاژیک^(۴) نامیده می‌شود، در حالی که محدوده نریتیک^(۵) بیانگر نوار ساحلی است.

1- Littoral zone
2- Bathyal zone
3- Abyssal zone
4- Pelagic zone
5- Neritic zone



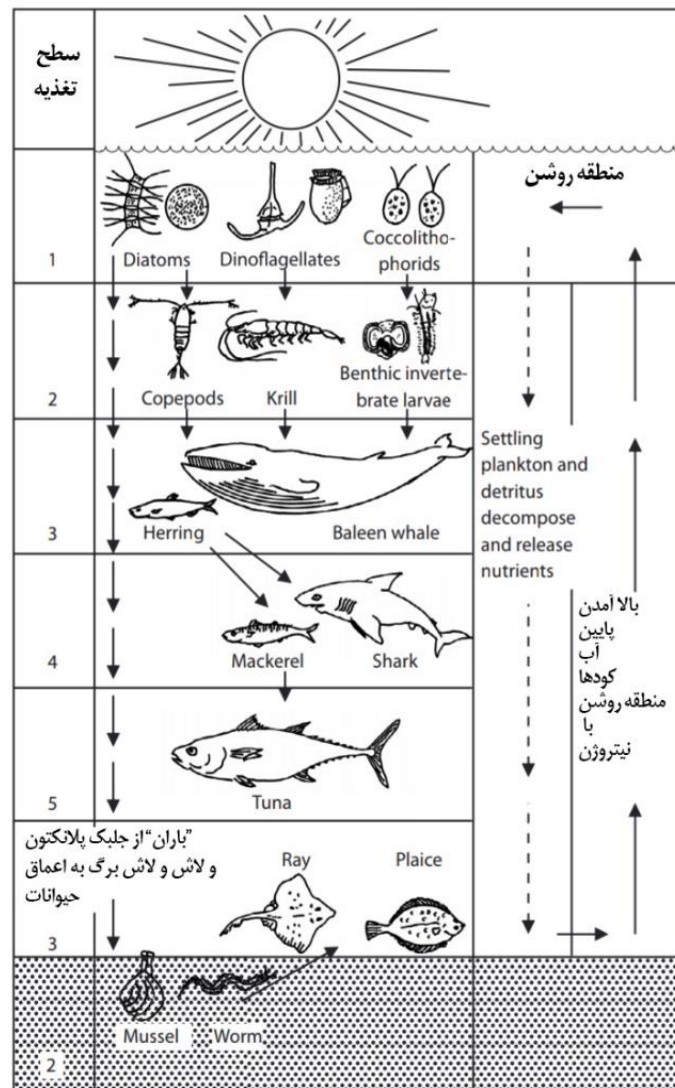
شکل ۵۴. نمودار مهم‌ترین نواحی زندگی در یک اقیانوس. مرز بین نوار نوری و لایه تاریک اقیانوس به وسیله عمق جبران نور علامت‌گذاری شده است - توجه کنید که این ناحیه به علت محتوای بیش‌تر ذرات معلق در آب هر چه سمت ساحل می‌رود، کاهش می‌یابد. اقیانوس‌های نواحی دریایی وسیع دارای عمق ۴ تا ۵ هزار متر اما برخی نواحی کوچک که کاملاً دور افتاده هستند، تا عمق ۱۰۰۰۰ متر هم دارند. مرز بین قاره‌ها و اقیانوس‌ها با چیزی که فلات نام گرفته شکل می‌گیرد که دارای عمق و طول متفاوتی است. از فلات شیب قاره‌ای به سمت بخش زیرین اقیانوس ادامه پیدا می‌کند.

۷-۱- آب‌های آزاد

زنجیره‌های غذایی در آب‌های آزاد با جلبک‌های پلانکتونی میکروسکوپی شروع می‌شود که در کل فیتوپلانکتون نام دارند. تولید اولیه فیتوپلانکتون است که پایه تمام زندگی دریایی بالاتر و پایین‌تر را تشکیل می‌دهد.

کوچک‌ترین موجودات زنده اتوتروف (دیاتومه‌ها، dinoflagellates، coccolithophores و غیره) هستند که تمام انرژی استفاده شده کل زیست‌بوم دریایی را تثبیت می‌کنند (شکل ۵۵)، گیاه‌خوارها در آب‌های آزاد copepods، krill و دیگر موجودات زنده زئوپلانکتونی تصفیه کننده هستند. در نواحی آب‌های آزاد، نماینده‌های این تصفیه کننده‌ها copepodهایی هستند که برای مثال برای شکار غذا برای شاه ماهی‌ها و ماهی‌های خال مخالی فراهم می‌آورند.

Copepodsها حدود ۶۰ تا ۷۰ درصد ماده آلی در جلبک‌های پلانکتون مصرف‌شده را جذب می‌کنند، درحالی که بقیه در قعر دریا به شکل "گلوله‌های مدفوع" غرق می‌شوند. این مواد دفعی همراه با فیتوپلانکتون‌های پایین رفته و مصرف نشده، ذخیره غذایی اصلی برای جانوران اعماق اقیانوس می‌باشند.



شکل ۵۵. زنجیره‌های غذایی و چرخه‌های مواد مغذی در آب‌های آزاد: به‌هر حال نمایش نموداری زنجیره‌های غذایی چرندگان آبی رده‌ای "حلقه میکروبی" محاسبه نشده است (شکل ۵۶ را مشاهده کنید).

تعدادی از جانوران قعر دریا هم با زندگی تصفیه‌ای تطابق پیدا کرده‌اند. نماینده‌های نمونه این فیلتر فیدرها، پالیده‌خواران یا تغذیه‌کنندگان معلق، گونه‌های صدف‌های دوکپه‌ای خاص هستند که با

آبش‌های بزرگ مقادیر زیادی آب پمپ کرده، درحالی که همزمان قادر به حفظ موثر جلبک‌های پلانکتونی معلق نیز می‌باشند. گونه‌های دوکپه‌ای دیگر غذا را از بستر دریا جمع می‌کنند (تغذیه‌کنندگان ته‌نشین انتخابی). برخی از مواد آلی ته‌نشین شده‌ای که این جانوران مصرف نمی‌کنند، به شکل رسوب در آمده و توسط باکتری‌ها تجزیه می‌شود. بقیه ماده آلی هم می‌تواند توسط دوکپه‌ای‌ها و کرم‌های پلی‌کتا^۱ (تغذیه‌کننده‌های مواد ته‌نشین شده غیر انتخابی) مصرف شود که رسوبات حاوی باکتری را می‌خورند. تمام این بی‌مهرگان ته دریا منابع غذایی مهم برای ماهیان قعر دریا مانند ماهی کاد، پالیس و مارماهی^۲ می‌باشند.

در سال ۱۹۵۰ مشخص شد که مناطق آزاد اقیانوس، که قبلاً باور داشتند محل جمعیت جهان بوده، اما بیابان‌های مرطوب بوده‌اند. اندازه‌گیری تولید اولیه با استفاده از روشی که کربن-۱۴ نامیده می‌شود که جذب HCO_3^- اکتیو را در جلبک پلانکتونی در نمونه‌های آب گرفته شده در اعماق مختلف را اندازه‌گیری می‌کردند، نشان داده است که تولید اولیه ناخالص اغلب کم‌تر از ۵۰۰ کیلوکالری بر مترمربع در سال است. این مقدار برابر با تولید اولیه در نواحی بیابانی روی زمین می‌باشد. آزمایشات غنی‌سازی که مواد مغذی (آمونیاک، فسفات، آهن یا دیگر عناصر کم مقدار) به نمونه‌های آب اضافه می‌شوند، نشان داده است که تولید در بیش‌تر نواحی آب‌های آزاد محدود به مواد مغذی و در اصل فسفر و نیتروژن می‌باشد. تنها در نواحی دریایی جایی که مواد مغذی با بالا آمدن آب‌های زیرین به سطح آب می‌آیند^۳، مطلوب تولید اولیه بالا و هم‌چنین تولید ثانویه بالای ماهیان می‌باشد.

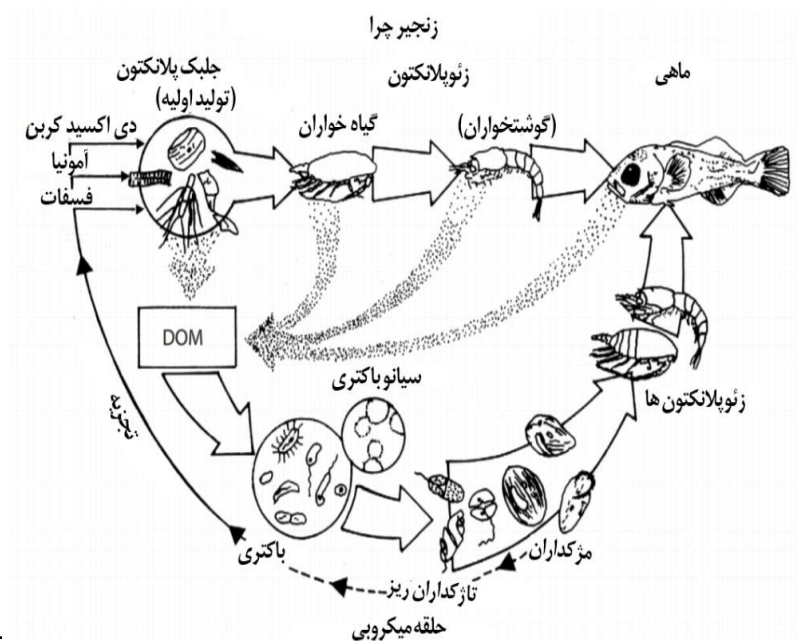
دریک زنجیره چرا کلاسیک یا دیگر شبکه‌های غذایی دریایی، به شکل چشم‌گیری از اواسط سال ۱۹۷۰ تغییر کرده است. پس از آن زمان، باکتری‌ها تنها تجزیه‌کنندگان مواد دفعی و دیگر مواد آلی ته‌نشین در کف دریا در نظر گرفته شدند، اما با معرفی روش‌های اندازه‌گیری جدید، مشخص شد که زیست‌توده و فعالیت موجودات زنده در ستون آبی (پلاژیکال) به شکل قابل توجهی بزرگ‌تر از چیزی هستند که قبلاً تصور می‌شد. باکتری‌های هتروتروفیک می‌توانند تا حدود ۵۰ درصد تولید اولیه‌ای که به شکل ماده آلی محلول (DOM) از بین رفته را مورد استفاده قرار دهند و اثر تک‌یاخته‌ها هم بسیار فراتر از چیزی است که قبلاً به نظر می‌رسید. علاوه براین، دیده شده که ۰/۵ تا ۲ میکرو متر (μm) باکتری‌های فوتواتروفی (سیانوباکتری) تولیدکنندگان اولیه مهمی در بسیاری از نواحی اقیانوس‌ها می‌باشند. این دانش جدید منجر به تحقق یک "حلقه میکروبی" شده است که در آن مواد آلی محلول از فیتوپلانکتون‌ها که توسط باکتری‌های هتروتروف خورده می‌شوند، استفاده می‌شود و به موجب آن

1 Polychaete

2 Cod, palice و eel

3 Upwelling

بخشی از انرژی ماده آلی "از دست‌رفته" محلول از فیتوپلانکتون به زنجیره غذایی کلاسیک باز می‌گردد، به شکل ۵۶ (آزام، فنچل، فیلد، گری، میر-ریل و تینکزتاد، ۱۹۸۳؛ فنچل، ۱۹۸۷) مراجعه کنید.



شکل ۵۶

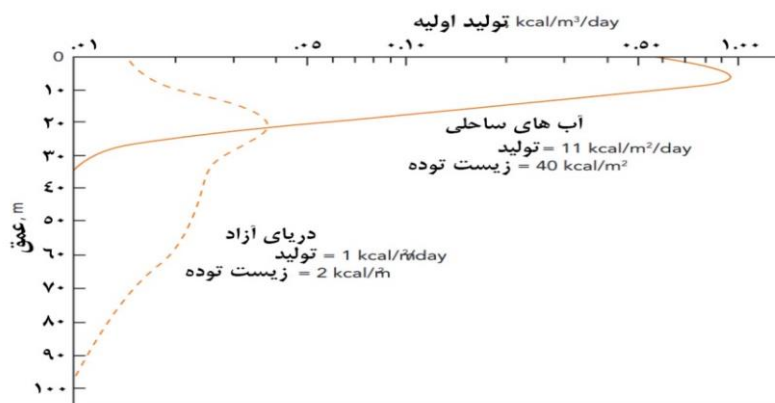
ک، که
مواد آلی محلول (DOM) می‌باشند، از بین می‌رود. ماده آلی نامحلول اغلب منحصرأ توسط باکتری‌های هتروتروفیک دارای زندگی آزاد مورد استفاده قرار گرفته و بنابراین موجب تولید ثانویه باکتریایی قابل توجهی می‌شود. باکتری‌های آزاد توسط تک‌یاختگان (فلاژلاته، مژکداران) خورده می‌شوند که پس از آن توسط زئوپلانکتون‌ها تغذیه شده (خرچنگ‌ها) که موجب آن "حلقه میکروبی" به زنجیره چرا وصل می‌شود. باکتری‌های فروغ‌آمایی (سیانو باکتری‌ها) هم وقتی توسط تک‌یاختگان خورده می‌شوند، وارد این "حلقه میکروبی" می‌گردند. از آنجایی که برگشت بالایی در حلقه میکروبی وجود دارد، بخش بزرگ از ماده آلی به دی اکسیدکربن، آمونیاک و فسفات تبدیل می‌شود.

بازگشت مواد مغذی به جریان آب در اثر قرار گرفتن اقیانوس‌ها در معرض نور خورشید می‌باشد که این کار باعث می‌شود که جریان‌های اقیانوسی صورت گیرد و در نتیجه آب غنی از مواد مغذی

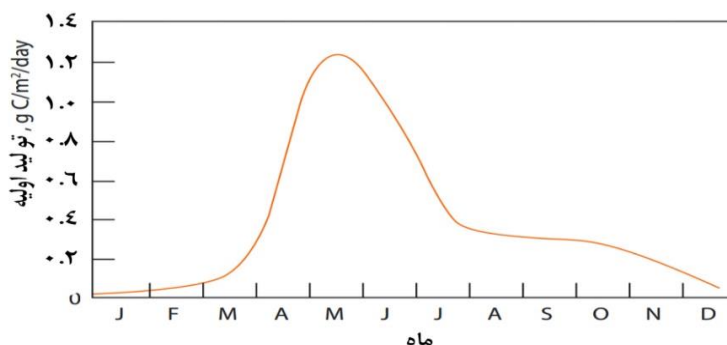
پایین به سطح آید. در این جا، جریان‌ات سطحی آب غنی از مواد مغذی را به نواحی نوری اقیانوس‌های آزاد می‌برند. نواحی دریایی دارای آب‌های زیرین بالا رونده و قدیمی و غنی از مواد مغذی (نواحی بالارود) بسیار حاصلخیز هستند و در چنین مکان‌هایی است که بهترین نواحی ماهی‌گیری دنیا را می‌توان یافت. مثالی از چنین مکانی دریایی به سمت پرو است که جریان هامبولیت (جریان اقیانوسی) نامیده می‌شود که به آب‌های زیرین غنی از مواد مغذی به سمت سطح آب فشار می‌آورد، نواحی ماهی‌گیری حاصلخیز در شمال غرب آتلانتیک به وسیله جریان‌ات بالارود ایجاد نشده، بلکه جریان‌ات متلاطم در جریان اقیانوسی قوی به "آستانه" آتلانتیک شمالی نیرو وارد می‌کند که تنها عمق ۵۰۰ متر دارد.

۷-۱-۱ تولید اولیه و هیدروگرافی (نقشه برداری از آب‌های روی زمین)

منطقه روشن در نواحی اقیانوس آزاد تقریباً ۱۰۰ متر می‌رسد، اما هرچه به خشکی نزدیک‌تر می‌شود، به علت ذرات معلق خیلی به پایین نفوذ نمی‌کند. منطقه معمولاً ۳۰ تا ۴۰ متر در آب‌های ساحلی بیش‌تر است. با این وجود، تولید اولیه در نواحی ساحلی بسیار چشمگیرتر از اقیانوس‌ها آزاد می‌باشد که به علت مواد مغذی است که برای رشد فیتوپلانکتون در نواحی اقیانوس‌های آزاد بسیار بیشتر محدودکننده است. این مسئله به شکل بیابان‌های مرطوب شرح داده شده است (شکل‌های ۵۵، ۵۷ و ۵۸).



شکل ۵۷. توزیع عمودی تولید اولیه ناخالص در یک ناحیه ساحلی و در یک ناحیه آب‌های آزاد در شمال شرقی آتلانتیک (آدم، ۱۹۷۱).



شکل ۵۸. چرخه سالانه تولید اولیه ناخالص در شمال شرقی آتلانتیک (استیمن نیلسن، ۱۹۷۳).

توزیع عمودی تولید اولیه ناخالص در نواحی ساحلی و ناحیه آزاد در شمال شرقی اقیانوس آتلانتیک در شکل ۵۷ نشان داده شده است. اشاره شده است که حداکثر تولید در عمق ۱۰ تا ۲۰ متری اتفاق افتاده است که به علت چرخه جلبک پلانکتونی بین سطح و دما لایه (دما شیب) می‌باشد. این کار جلبک را کم و بیش به تاریکی عادت می‌دهد، طوری که آن‌ها بازدارنده نور نزدیک سطح می‌شوند. عمق جبران نور در آب‌های ساحلی حدود ۳۵ متر است، اما در آب‌های آزاد می‌تواند از ۱۰۰ متر تا پایین ادامه پیدا کند. با یکپارچه سازی تولید اولیه هر متر مکعب از سطح دریا تا عمق جبران (عمق جبرانی یک مفهوم فیزیولوژیکی است: عمقی که در آن سرعت فروغ‌آمایی برای یک گیاه منفرد برابر با نرخ تنفس آن طرح است). تولید کل در ستون آبی می‌تواند تخمین زده شود. در مثال واقعی، تولید در ناحیه ساحلی ۱۱ کیلوکالری/مترمربع (kcal/m^2) در روز تخمین زده می‌شود که ۱۱ برابر بیش‌تر از نواحی آب‌های آزاد است (توجه داشته باشید که مقیاس تولید لگاریتمی است). به علاوه، زیست‌توده هم در نواحی ساحلی ۲۰ برابر بالاتر است. تفاوت میان آب‌های آزاد و ساحلی به علت مقدار بسیار زیادتر مواد مغذی در نواحی ساحلی است که به طور دایم با مواد مغذی از بستر دریا و از خشکی تغذیه می‌شود. شکل ۵۷ نشان‌دهنده زیست‌توده فیتوپلانکتون در معادل‌های انرژی است:

$$1 \text{ kcal} = \text{ca. } 0.5 \text{ g}$$

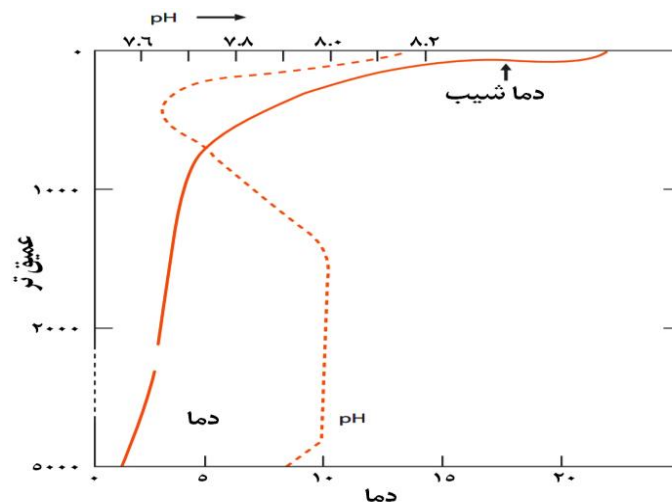
زیست‌توده جلبکی است که امکان محاسبه آن را فراهم می‌آورد:

- ۱- زمان گردش: زیست‌توده/تولید اولیه ناخالص و
- ۲- میزان گردش: تولید اولیه ناخالص/زیست‌توده. در نواحی ساحلی زمان گردش حدود ۴ روز است و در نواحی آب‌های آزاد این زمان حدود ۲ روز می‌باشد.

چرخه سالانه تولید اولیه ناخالص در شمال شرقی اقیانوس اطلس در شکل ۵۸ نشان داده شده است. تشکیل یک پرده حرارتی در ماه‌های آوریل و می باعث ایجاد فصل بهار بهتر در تولید اولیه

می‌شود. پس از آن، مواد مغذی برای تولید جلبکی محدودکننده می‌شوند. هنگامی که پرده حرارتی فصلی در پاییز تحلیل می‌رود، مواد مغذی به منطقه وایسته به نور باز می‌گردد. این پدیده می‌تواند منجر به پاییز ضعیف در تولید اولیه شود. در اواخر ماه سپتامبر تا ماه آوریل، نور عاملی محدودکننده برای تولید اولیه است.

شکل ۵۹ توزیع عمودی دما و pH را در شمال شرقی اقیانوس اطلس نشان می‌دهد. در طول تابستان، توده‌های آب مخلوط با باد توسط خورشید گرم می‌شوند و باعث ایجاد یک پرده حرارتی در عمق ۱۰۰ تا ۲۰۰ متر می‌شود، زیرا این "دما شیب فصلی" یک "دما شیب دائمی" وجود دارد که به عمق ۱۰۰۰ متر می‌رسد. این لایه‌بندی دمایی مانع از این می‌شود که جرم‌های آب به شکل عمودی از سطح تا به زیر با هم مخلوط شوند. به هر حال، پرده حرارتی موجب می‌شود که جلبک پلانکتون در منطقه نوری مخلوط مانده که منجر به شکل‌گیری یک "حداکثر بهار" در تولید اولیه می‌شود (شکل ۵۸). فعالیت فتوسنتزی در منطقه نوری موجب افزایش pH شده (از آنجایی که جلبک CO_2 مصرف می‌کند)، درحالی که تجزیه باکتریایی ماده آلی (جلبک مرده، مواد دفعی خردنگ و غیره) که از منطقه نوری فرو می‌ریزد موجب کاهش pH می‌گردد (به علت شکل‌گیری CO_2). از منحنی pH در شکل ۵۹ می‌توان نتیجه گرفت که تخریب میکروبی مواد آلی که از ناحیه نوری به پایین می‌افتد، قبل از این که ماده تا نیمه فرو رود به پایان می‌رسد.



شکل ۵۹. توزیع عمودی دما و pH در شمال شرقی آتلانتیک (Steemann Nielsen, 1973).

جرم‌های آبی بالاتر در نیم‌کره شمالی در فصل بهار به وسیله خورشید گرم می‌شوند (آوریل و می) و دما لایه بین لایه سطح گرم‌تر و لایه زیرین سردتر (و سنگین‌تر) شکل می‌گیرد، شکل ۵۹ را

مشاهده کنید. این طبقه‌بندی ستون آب مانع از اختلاط می‌شود که می‌تواند منبع مواد مغذی را از توده‌های آب غنی از مواد مغذی زیرین تامین کند. عمق دما شیب به میزان زیادی توسط ترکیب بادی که جرم‌های آب را تثبیت می‌کند، تعیین می‌شود. این نشان می‌دهد که فیتوپلانکتون در ناحیه نوری که در آن در فصل بهار که میزان حداکثر در تولید اولیه را دارد باقی می‌ماند. بنابراین تولید اولیه با مصرف مواد مغذی کاهش می‌یابد و این امر باعث می‌شود که در تابستان حداقل تولید اولیه را داشته باشیم.

در پاییز، زمانی که توده‌های آب نزدیک سطح دریا، سرد می‌شوند، پدیده پرده حرارتی ناپدید می‌شود و باد، آب را مخلوط می‌کند. تامین آب‌های زیرین غنی از مواد مغذی به سطح موجب "حداکثر پاییز" کم و بیش مشخصی در تولید اولیه می‌شود که چندی پس از آن شروع به کاهش می‌کند، زیرا شدت نور و طول روز کاهش می‌یابد. نور عامل محدودکننده برای تولید اولیه می‌باشد، شکل ۵۸ را مشاهده کنید.

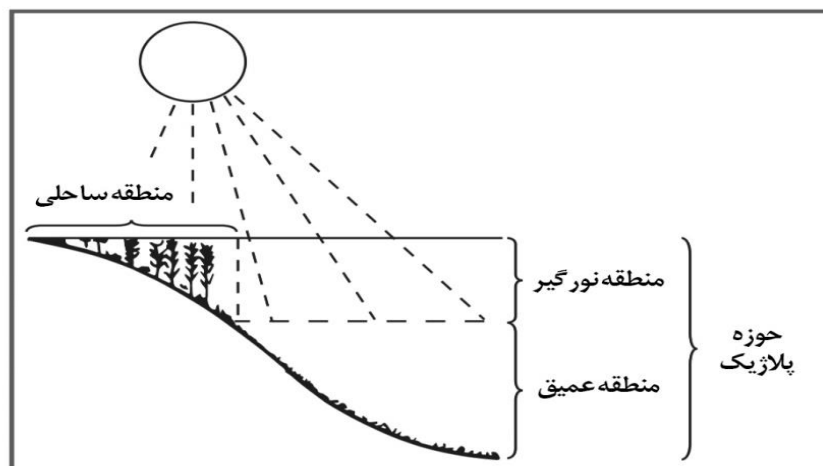
۷-۲- مناطق آبی کم عمق دریایی

تولیدکنندگان اولیه در مناطق آبی کم عمق دریایی محافظت شده، جلبک‌های بزرگ، گیاهان بالاتر (علف‌های دریایی) علف مارماهی (علف نواری) و دیاتوم‌های میکروسکوپی (که در سطح آب‌های سطحی زندگی می‌کنند) می‌باشند. در ماه‌های تابستان، این نواحی بسیار حاصلخیز هستند. جلبک‌های درشت و علف مارماهی (علف نواری) به طور جزئی خورده شده، اما آن‌ها به طور غیر مستقیم وارد زنجیره‌های غذایی آن ناحیه می‌شوند. در طول زمستان، جلبک‌های درشت و علف مارماهی تجزیه شده و در رسوبات ترکیب می‌شوند. این ورودی ماده آلی موجب تولید غنی باکتری و باکتری‌های موجود زنده‌خور کوچک (مثلاً مژک‌داران) در رسوبات می‌شود. در زنجیره‌های غذایی تغذیه‌گرانی (مرورگران) ظاهر می‌شوند که سطوح رسوبی دیاتوم‌ها را تمیز کرده و "تغذیه‌کنندگان رسوبی غیر منتخب" از طریق باکتری‌ها و موجودات زنده باکتری‌خور کوچک‌تر، ماده آلی را از این رسوبات می‌گیرند. نمونه‌های مهم جستجوگرها و تغذیه‌کنندگان رسوب در خانواده خرچنگ‌ها، حلزون‌ها، کرم‌ها و صدف‌های خوراکی دیده شده‌اند. تمامی این جانوران غذای ماهی‌ها هستند و نواحی آب‌های کم عمق حاصلخیز در این مسیر مکان‌های نگهداری مهمی برای ماهیان پهن و دیگر ماهی‌های خوراکی می‌باشند.

فصل هشتم

اکوسامانه‌های دریاچه

شکل ۶۰ نشان‌دهنده یک سطح مقطع نموداری از یک دریاچه با مناطق حیاتی مختلف آن می‌باشد.

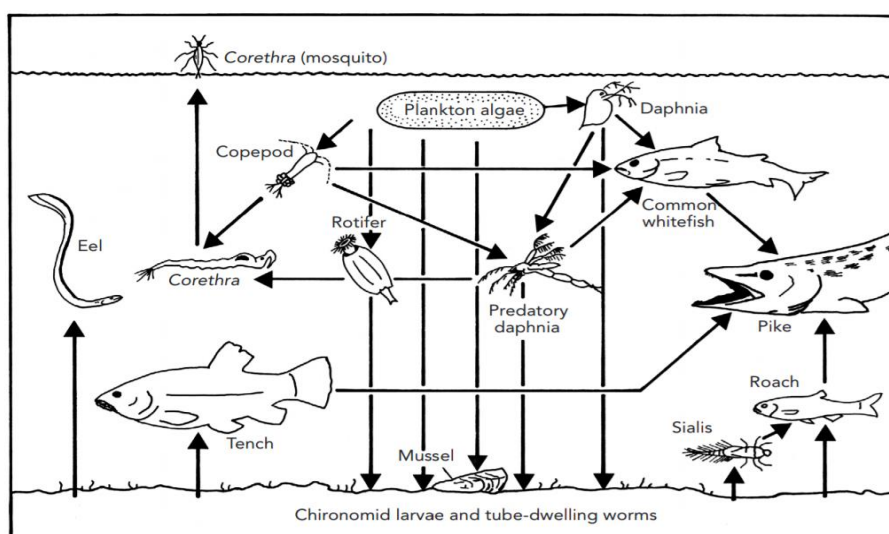


شکل ۶۰ سه ناحیه اصلی در یک زیست‌بوم دریاچه، مرز بین لایه نورگیر آب و منطقه عمیق از راه عمق جبران نور علامت‌گذاری شده است. منطقه ساحلی از لب دریاچه تا خارج از آن جایی که پوشش گیاهی گیاهان ریشه‌دار بزرگ به علت کمبود نور خاتمه می‌یابد، گسترش یافته‌اند.

نزدیک‌ترین قسمت به ساحل دریاچه منطقه ساحلی با گیاهان ریشه‌دار بزرگ می‌باشد. حوزه پلاژیک ناحیه ژرف لایه آب‌های آزاد خارج از منطقه ساحلی هستند که نور عاملی محدودکننده برای گیاهان ریشه‌دار محسوب می‌شود. حوزه پلاژیک خودش به لایه نورگیر آب بالایی و ناحیه عمق زیرین تقسیم می‌شود. جلبک پلانکتونی تک‌سلولی فتوسنتزی در ناحیه نورگیر آبی اتوتروفی (بسته به اندازه و عمق دریاچه) بیش‌تر تولیدات اولیه را می‌سازد که پایه و اساس تمام زندگی‌های دیگر داخل دریاچه می‌باشد. به هر حال، بسیاری از دریاچه‌ها مقادیر زیادی ماده آلی از اطراف خود مانند برگ‌های خشک‌شده در پایین دریافت می‌کنند. جلبک پلانکتون (جلبک سبز، جلبک سبز آبی، dinoflagellates و بقیه) به وسیله گونه‌های بسیاری از زئوپلانکتون (دافنی، کope پودز، تک‌سلولی‌ها، روتیفرها و بقیه) خورده می‌شوند که آن‌ها هم پس از آن توسط ماهی‌ها و غیره تغذیه می‌شوند (شکل ۶۱).

زندگی در ناحیه نورگیر آبی هتروتروفی براساس پایین آمدن جلبک و ذرات فرسایشی از ناحیه نورگیر می‌باشد. تعداد گونه‌های جانوری که روی دریاچه یا بخش زیرین آن زندگی می‌کنند (جانوران ته‌زی) (چندان زیاد نیستند، زیرا قعر دریاچه نسبتاً همگن می‌باشد) (آشپان‌های کمی وجود دارد). در کنار آن، جانوران در طول دوره‌های طولانی دارای اکسیژن و یا اکسیژن بسیار کم آب نیاز به زنده

ماندن دارند. دو نوع اصلی موجودات کفزی^۱ وجود دارند: (۱) تغذیه‌کنندگان معلق^۲ که با تصفیه کردن ذرات غذایی معلق از آب پیرامون زندگی می‌کنند و (۲) تغذیه‌کنندگان رسوبی^۳ (برای مثال کرم‌های مسکن لوله‌ای. گونه‌های خاصی از لاروهای قرمز *chironomid*، حلزون‌ها) که با خوردن لایه‌های بالایی گل و لای پایین آب زندگی می‌کنند که از آن ماده آلی به شکل جلبک پلانکتونی و غرق شده و ذرات فرسایشی از ناحیه نورگیر آب دریافت می‌کنند. جانوران زیرین آب شکار مهمی برای ماهی‌ها در جایی که بیش‌تر ماهی‌های بزرگ‌تر در ناحیه عمیق زندگی می‌کنند می‌باشند.



شکل ۶۱ نمودار زنجیره‌های غذایی در یک دریاچه (پُتن، ۱۹۶۹). بر اساس نمای کلاسیک چرای زنجیره‌های غذایی با جلبک پلانکتون که از طریق زئوپلانکتون صافی‌خواران (دافنی، پاروپایان، روتیفرها و غیره) خورده شده شروع می‌شود. به هر حال، حالا می‌توان فهمید که حدود ۳۵ تا ۵۰ درصد ماده آلی که جلبک پلانکتونی (در آب شیرین و هم‌چنین آب دریا) توسط فتوسنتز تولید می‌کند یا در آب‌های اطراف به شکل "ماده آلی نامحلول" از بین می‌روند. این ماده به وسیله باکتری‌هایی جذب می‌شوند که ماده آلی محلول را به ماده باکتریی که به شکل غذا برای تاژک‌داران، مژک‌داران و دیگر موجودات زنده که به وسیله فیلتر شدن ذرات غذایی میکروسکوپی از آب تغذیه می‌شوند، تبدیل می‌کند. بنابراین توصیف حلقه اول زنجیره‌های غذایی چرای آبی باید اصلاح شود.

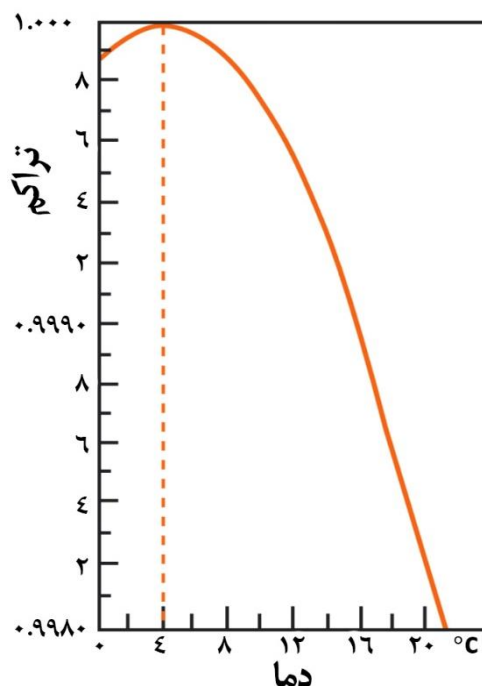
1- Benthos

2- Suspension feeders

3- Deposit feeders

۸-۱ طبقه‌بندی دمایی در دریاچه‌ها

نمونه‌های کمی از یک عامل فیزیکی وجود دارد که کنترل مستقیم‌تری بر یک زیست‌بوم نسبت به دمای یک دریاچه اعمال می‌کند. در بخش‌های زیر، این موضوع به تفصیل توضیح داده می‌شود. تراکم آب شیرین در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد در بیش‌ترین حد خود قرار دارد (شکل ۶۲).

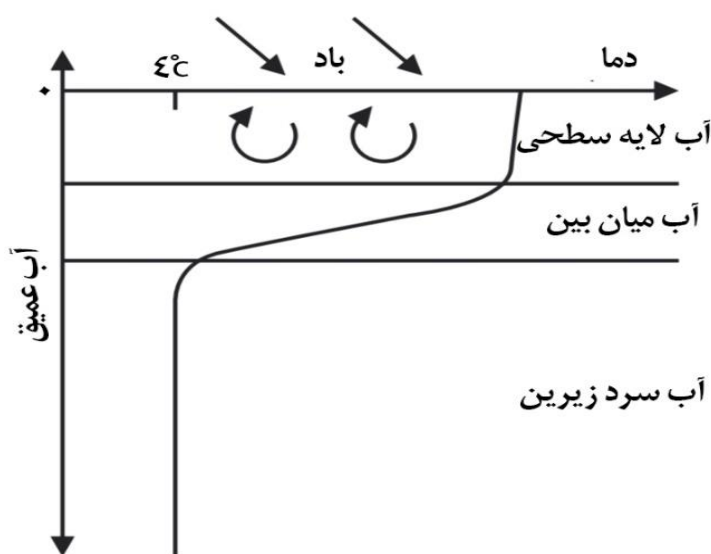


شکل ۶۲. تراکم آب در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد در بالاترین حد قرار دارد. در نتیجه در دریاچه‌های عمیق طبقه بندی آبی در طی تابستان وجود دارد.

این مسأله به این معنی است که آب شیرین با دمای بالاتر یا پایین‌تر در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد سبک‌تر است و بنابراین تمایل به شناور شدن در بالای آن را دارد. با بررسی یک دریاچه عمیق دارای آب ۴ درجه سانتی‌گراد از سطح به عمق (وضعیت طبیعی در دریاچه‌های منطقه معتدل در بهار) شما خواهید دید که نور خورشید توده‌های آب بالاتر را در روزهایی که طولانی‌تر می‌شود و خورشید در آسمان بالاتر می‌رود گرم می‌کند.

اگر آب در دریاچه حرکت نداشته باشد، دما به تدریج از سطح تا ۴ درجه سانتی‌گراد پایین خواهد آمد. به هر حال آب سطحی در یک دریاچه راکد نیست زیرا باد آب سطحی را به عمق ۸ تا ۲۰ متری

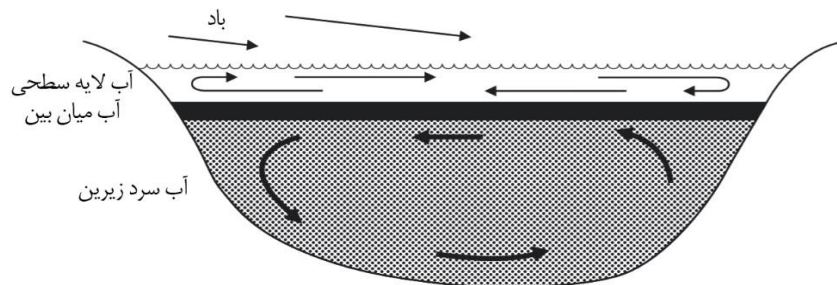
برده و مخلوط می‌کند. نتیجه شکل‌گیری یک لایه آب سطحی گرم به وسیله نور خورشید و به حرکت درآمدن آن توسط باد می‌باشد، زیرا این لایه سطحی آب گرم (اپیلمنیون^(۱)) یک شیب دمایی (یا متالیمنیون^(۲)) است که لایه سطحی گرم را از لایه‌های آب عمیق‌تر جدا می‌کند (هیپولیمنیون^(۳)) (شکل ۶۳).



شکل ۶۳. توزیع نوعی دما در یک دریاچه عمیق در طول تابستان.

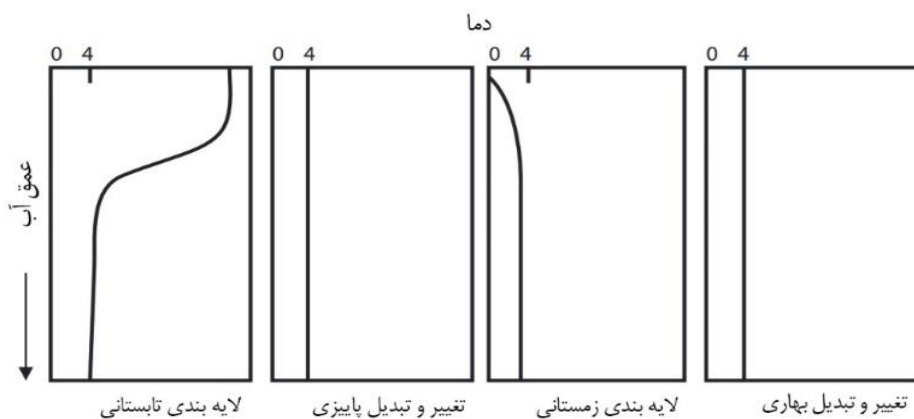
هر بار که دما شیب انجام گیرد، آب سطحی گرم‌تر و آب سردتر عمیق در حقیقت از هم‌دیگر جدا می‌شوند، زیرا عملاً هیچ تبدالی بین دو بخش آب وجود ندارد (لایه‌بندی تابستانی). بنابراین دما از تبادل مستقیم مواد مغذی بین آب لایه سطحی و آب سرد زیرین جلوگیری می‌کند، اگر چه باد ممکن است موجب یک چرخه ضعیف ثانویه در آب سرد زیرین شود، (شکل ۶۴).

1- Epilimnion
2- Metalimnion
3- Hypolimnion



شکل ۶۴. نمایش نمودار چرخه‌ای با تحریک باد در آب لایه سطحی و آب‌های سرد زیرین در یک دریاچه طبقه‌بندی شده دمایی.

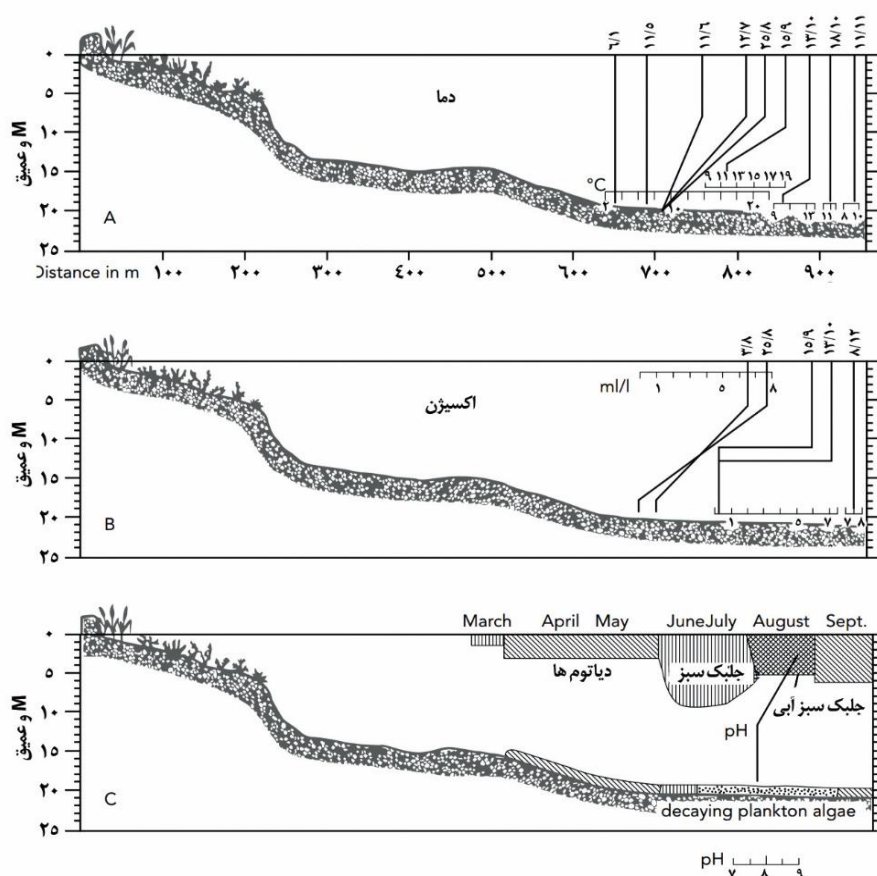
در پاییز وقتی دما در آب لایه سطحی پایین می‌آید و در نهایت، هم دما با آب سرد زیرین می‌شود، دما شیب از بین می‌رود و حالا باد می‌تواند تمام آب دریاچه را از سطح به زیر با هم ترکیب کند (چرخه کل پاییزی) وقتی دما در اواخر به زیر ۴ درجه سانتی‌گراد می‌رسد، یک آب لایه سطحی "سرد" و یک آب سرد زیرین "گرم" ایجاد می‌شود، طوری که دریاچه دوباره لایه‌بندی می‌شود ("لایه بندی زمستانی"). یخ روی سطح دریاچه اغلب موجب می‌شود لایه‌بندی زمستانی به علت بادی که قادر به تحریک آب در آب لایه سطحی نیست ضعیف شود. در بهار، وقتی یخ ذوب شده و دما از سطح ۴ درجه سانتی‌گراد بالا می‌رود و باد دوباره می‌تواند توده‌های آب را کاملاً مخلوط کند ("چرخه کل بهاری") (شکل ۶۵).



شکل ۶۵. توزیع دمایی فصلی در یک دریاچه عمیق معمولی در ناحیه معتدل. لایه‌بندی دمایی موجب می‌شود که توده‌های آب تنها در پاییز و بهار کاملاً ترکیب شوند.

۸-۲ تنوع فصلی در دریاچه‌ها

لایه‌بندی دمایی فصلی و چرخه کل توده‌های آبی در بهار و پاییز برای چرخه مواد مغذی و انرژی در دریاچه‌های عمیق‌تر حیاتی هستند. این حقیقت می‌تواند با مثالی از یکی از دریاچه‌هایی که بیش‌ترین مطالعه روی آن انجام شده به نام دریاچه اسروم^(۱) در دانمارک نشان داده می‌شود (شکل ۶۶).



شکل ۶۶. برش عرضی دریاچه اسروم دانمارک. در بخش بالایی (A) یکسری منحنی‌های دمایی است که در سال ۱۹۵۵ رسم شده است. دیده می‌شود که دما از سطح به زیر آب در ۱۱ ماه می‌یکنواخت است. در طول تابستان، یک دما لایه انجام شده است که در طول تابستان به علت این که باد آب لایه سطحی را جابه‌جا می‌کند، مسیرش بیش از بیش تحلیل می‌رود. در ۱۱ نوامبر، حدود دما در سراسر ستون آبی

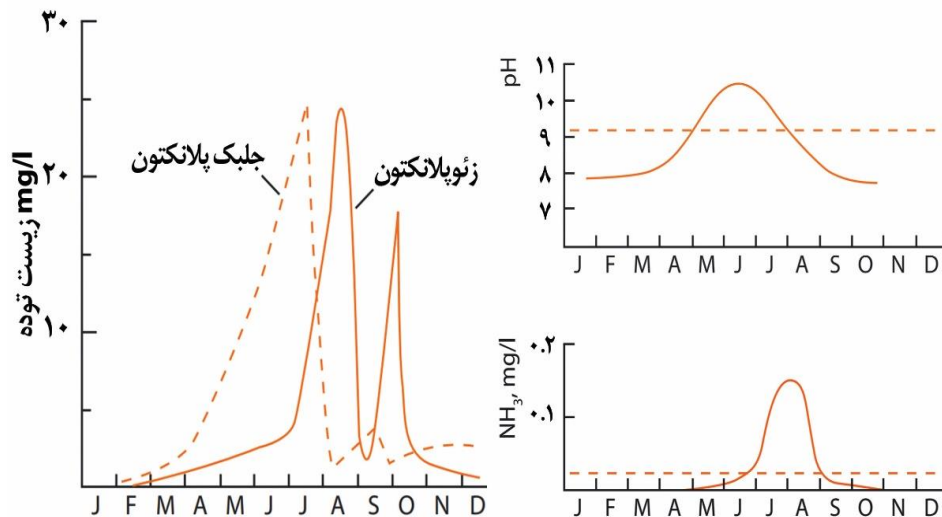
حدود ۹ درجه سانتی‌گراد است و این دما به باد این امکان را می‌دهد تا آب را در کل دریاچه ترکیب کند (چرخه کل پاییزی). بخش B نشان‌دهنده غلظت اکسیژن در همان دوره است که دیده می‌شود تثبیت دما در لایه توده‌های آبی موجب غلظت بیش از حد پایین اکسیژن در آب نزدیک به قعر دریاچه می‌شود. بخش پایین‌تر C نشان‌دهنده جانشینی فیتوپلانکتون در طول تابستان است. رشد فیتوپلانکتون ترکیب گونه‌ها به وسیله چرخه ماده مغذی و اتلاف آب سرد زیرین کنترل می‌شود. جلبک‌های سبز زیر یخ در ماه مارس شروع به رشد می‌کنند و در ماه آوریل دیاتومه‌ها جای آن‌ها را می‌گیرند، اما به علت لایه‌بندی دمایی دریاچه، دیاتومه‌ها به تدریج تمام سیلیکون را در آب لایه سطحی مصرف کرده و در ماه ژوئن جلبک سبز غالب می‌شود. در ماه جولای احتمالاً نیتروژن عامل محدودکننده برای رشد جلبک‌های سبز شده و نیتروژن تثبیت‌کننده جلبک سبز آبی جایگزین آن می‌شود. همان‌طور که دما در بیش‌تر آب‌های زیرین غنی از مواد مغذی پایین می‌آید، آب لایه سطحی با مواد مغذی تامین نشده و این کار ممکن است دلیل این مساله باشد که چرا دیاتومه‌ها دوباره در ماه سپتامبر غالب می‌شوند.

رشد و ترکیب گونه‌های فیتوپلانکتون به وسیله چرخه و نبود مواد مغذی به آب سرد زیرین کنترل می‌شود، اما این تنها جانشینی دگرزا فیتوپلانکتون در فصل تابستان نیست که به وسیله دما و لایه بندی توده‌های آبی کنترل می‌شود، بلکه فون کفزی هم تا حدی به وسیله غلظت‌های اکسیژن در آب نزدیک به عمق و بخشی هم به وسیله ارزش غذایی ماده آلی که در قعر دریا غوطه‌ور می‌شود، تحت تاثیر قرار می‌گیرد. در تابستان وقتی دریاچه طبقه‌بندی می‌شود، جلبک‌ها وقتی به قعر دریا می‌رسند، می‌میرند و پوسیده می‌شوند. این مساله از اهمیت ویژه‌ای برای رشد لاروهای قرمز چیرونومید^۱ (لارو پشه^۲) گونه (*Chironomus anthracinus*) برخوردار است که در تعداد حدود ۲۰۰۰۰ مورد در هر متر مربع در قعر دریاچه جایی که روی سلول‌های جلبکی مستقر شده زندگی می‌کنند، دیده می‌شوند. وقتی لایه‌بندی دمایی موجب محتوای اکسیژن پایین شده و غذا را کم و بیش پوسیده شود، لاروهای چیرونومید از خوردن دست می‌کشند. بین چرخه کل بهاری و پاییزی، لاروها به سختی رشد می‌کنند. به عبارت دیگر، آن‌ها می‌توانند افزایش وزن ده برابری در همین چند هفته در طول آخرین چرخه کل بهاری و پاییزی داشته باشند. در دوره رکود تابستانی بدون اکسیژن در قعر دریاچه، ماهی‌ها دور می‌مانند و در طول این زمان هیچ‌گونه مصرف ماهی در لارو چیرونومید وجود ندارد. لایه‌بندی دمایی دریاچه نه تنها برای دینامیک‌های جمعیت لاروهای چیرونومید، بلکه برای تولید ماهی‌ها و بنابراین کل برگشت انرژی و ماده مغذی دریاچه هم حیاتی است.

1 chironomid
2 midge larva

تنوع فصلی در یک دریاچه به شدت به وسیله هویت آن دریاچه، مثلاً عمق، در معرض قرارگیری باد، مقدار مواد مغذی محلول، سن دریاچه و غیره. تعیین می‌شود که آن را به تعمیم دادن شرایط در دریاچه اسروم غیرممکن می‌سازد. مثال دیگر هم از دانمارک است که می‌تواند این مسأله را نشان دهد. سد هجاریک فجورد از یکی از شاخه‌های دریا لیمفجوردن واقع در دانمارک سرچشمه می‌گیرد و تا ساخت یک جاده در سال ۱۹۶۶ منطقه‌ای شور آبی و کم عمق بود. با ساخت سد هجاریک فجورد، یک دریاچه آب شیرین با تبادل آبی ضعیف شد. این مسأله، همراه با ورودی مقادیر قابل توجه مواد غذایی (نیترات‌های شسته شده از نواحی کشاورزی و فسفات از فاضلاب‌های خانگی) موجب مشکلات محیطی بسیاری هم در داخل و هم اطراف فجورد شد. هجاریک فجورد می‌تواند به عنوان مثال ویژه‌ای از یک زیست‌بوم دریاچه است، به‌کار گرفته شود که به علت اتروفیکیشن از تعادل بوم‌شناسی خارج شده است.

در اوایل سال ۱۹۸۰، ساکنین اطراف هجاریک فجورد در طول ماه‌های تابستان توسط پرواز میلیاردها مگس به ستوه آمدند. این آفت در یک بافت بوم‌شناسی در گزارش محیطی جامعی شرح داده شده است. آفت مگس را به اختصار می‌توان این گونه توضیح داد: تقریباً ۹۰ درصد هجاریک فجورد آن قدر کم عمق است که باد می‌تواند به آسانی توده‌های آبی را به هم بزند طوری که اکسیژن هرگز عامل محدودکننده‌ای برای رشد لاروهای پشه (لارو چیرونومید) که در قعر دریاچه زندگی می‌کنند، نمی‌شود. تولید زیاد جلبک‌های پلانکتونی اطمینان می‌دهند که بیش‌تر از ۳۰۰۰۰ لاور چیرونومید در هر متر مربع می‌توانند در قعر دریاچه زندگی کنند. در ماه‌های تابستان، شکار بسیار کمی توسط ماهی‌ها در این لاورها صورت می‌گیرد، زیرا کیفیت آب از ماه می تا اگوست آن قدر ضعیف است (pH بالا، غلظت آمونیاک) که ماهی‌ها تلف شده یا به جای دیگری شنا می‌کنند (شکل ۶۷). بنابراین میلیاردها مگس می‌توانند تخم‌ریزی کرده و گسترش یابند. محاسبه شده که اگر $\frac{1}{10}$ تولید چیرونومید برای تولید زیست‌توده مار ماهی مورد استفاده قرار گیرد، پس تولید سالانه مارماهی‌ها در هجاریک فجورد می‌تواند حدود ۲۵۰ تن باشد.



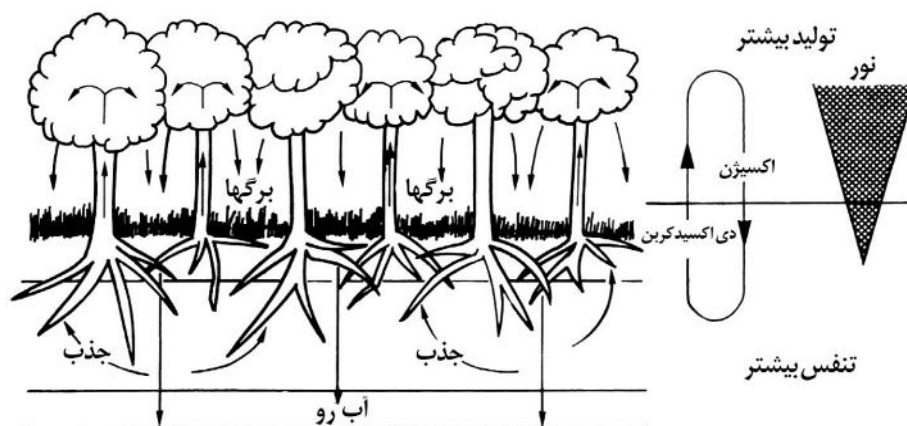
شکل ۶۷. تنوع فصلی فیتوپلانکتون، زئوپلانکتون، pH و NH_3 (آمونیاک) در هجاریک فجورد دانمارک در سال ۱۹۸۱ به علت مقادیر زیاد مواد مغذی گیاهی (فاضلاب خانگی، مزارع قزل‌آلا، نواحی کشاورزی) تولید جلبک زیادی وجود داشت که در دوره‌های ماه‌های می تا جولای، منجر به بالایی pH شده که آنقدر بالا بود که برای بیش‌تر ماهی‌ها کشنده بود (خطوط نقطه چین در شکل) که بنابراین می‌مردند یا به نهر-های مجاور فرار می‌کردند. کاهش اثر شکار ماهی روی زئوپلانکتون منجر به افزایش چشمگیر جمعیت آن‌ها مخصوصاً دافنی شد که به تدریج جلبک‌های پلانکتونی را حین انتشار مقادیر زیاد آمونیاک در ادرار می‌خوردند. از اواخر ماه ژوئن تا اواخر ماه آگوست، غلظت آمونیاک در آب به طور کشنده‌ای، برای ماهی‌ها بالا رفت (خطوط نقطه چین در شکل) و ائتلاف کلی ماهی‌ها که عامل تنظیم‌کننده‌ای برای زئوپلانکتون بوده، منجر به تغذیه پایین جلبک‌های پلانکتونی شد. به طوری که جمعیت زئوپلانکتون متعاقباً به علت گرسنگی در معرض زوال شدیدی قرار گرفت. در نتیجه، تولید جلبکی دوباره افزایش داشت که پایه‌ای برای جمعیت عظیم زئوپلانکتون تازه متولد شده بود و گوناگونی‌های زیاد در زیست‌توده زئوپلانکتون و جلبک نشان‌دهنده این است که این زیست‌بوم از تعادل خارج شده است.

فصل نهم

اکوسامانه‌های جنگلی

یک جنگل خزان‌پذیر می‌تواند به چندین لایه تقسیم شود، بلندترین درختان آن تاج پوشش گیاهان و در زیر آن بوته‌ها و درختان کوچک‌تر قرار دارند که می‌توان به بوته‌ها و درختچه‌ها اشاره کرد. در نهایت، روی کف جنگل ممکن لایه‌ای از گیاهان علفی دیده شود. این لایه بندی از طریق نوری ایجاد می‌شود که به شکل فزاینده‌ای عامل محدودکننده برای رشد گیاه می‌باشد. تمایل به لایه‌بندی وقتی بیش‌تر و بیش‌تر می‌شود که از نواحی جغرافیایی شمالی به جنوبی می‌رویم. در برخی جنگل‌های گرمسیری، آن قدر تاریک است که خفاش‌ها در طول روز بیرون می‌آیند.

بخشی از جنگل که نور خورشید دریافت می‌کند؛ برای مثال نوک درختان در یک جنگل انبوه، متشکل از ناحیه اتوتروپی زیست‌بوم جنگل بوده که تحت سلطه تولید اولیه تاج درختان فتوسنتزی می‌باشند، درحالی که لایه پایین‌تر ناحیه هتروتروپی زیست‌بوم جنگل را نشان می‌دهند که به وسیله فرآیندهای تجزیه و بنابراین تنفس غالب می‌باشند (شکل ۶۸).

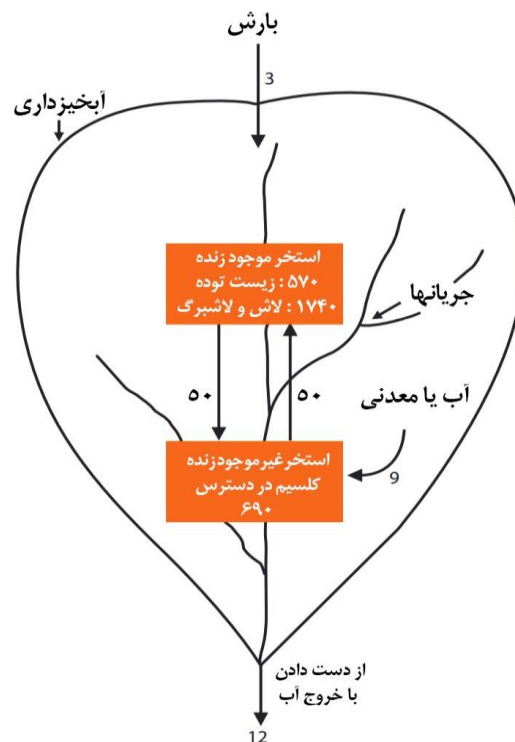


شکل ۶۸. یک زیست‌بوم جنگل می‌تواند به یک ناحیه اتوتروپی، که تولید اولیه در آن غالب است و یک ناحیه هتروتروپی که تنفس در آن غالب است تقسیم شود. با افتادن برگ‌ها مواد مغذی از ناحیه اتوتروپی به ناحیه هتروتروپی جایی که تجزیه اتفاق می‌افتد، از بین می‌روند، از این رو، مواد مغذی به "استخر آبیوتیک" رها می‌شود. از این‌جا، مواد مغذی به وسیله ریشه‌های گیاهان جذب شده یا شسته می‌شوند. در یک زیست‌بوم جنگلی بالغ: شسته شدن مواد مغذی در مقایسه با تبادل بین "استخر غیرزنده" و "استخر زنده" (موجودات زنده، ذرات ریز) کم است؛ برای مثال چرخه‌های ماده مغذی "محکم" هستند.

از ناحیه اتروتروپی زیست‌بوم، دائماً ائتلاف مواد مغذی از طریق ریزش برگ‌ها و شاخه‌های کوچک و بزرگ به ناحیه هتروتروپی وجود دارد. از این‌جا، تجزیه‌کننده‌های زنجیره غذایی انرژی ماده آلی مرده را مصرف می‌کنند که با انتشار مواد مغذی غیر آلی معدنی شده و می‌تواند به وسیله ریشه‌های درخت جذب شود و در ناحیه اتوتروپی رشد کند. این انتقال گردش عناصر شیمیایی بین یک منبع زنده در زیست‌بوم کامل است. از آن‌جایی که معمولاً تنها بخش بسیار کوچک موادی که به شکل زیست‌شناسی در منبع غیر زنده در دسترس هستند، شسته شده و حمل می‌شوند، ائتلاف بسیار کمی دارند. مطالعات بسیاری با تاکید بر تعداد چرخه‌های ماده مغذی و آب‌شویی در یک جنگل خزان‌پذیر معتدل در New Hampshire (جنگل آزمایشی هوارد بروک^(۱)) نشان داده شده است؛ برای مثال، یک منطقه جنگلی کوچک دارای منبع کلسیم غیرزنده ۶۹۰ کیلوگرم در هکتار است. حدود ۱۲ کیلوگرم/هکتار/نهال آب‌شویی شد، درحالی که ورودی ۳ کیلو/هکتار/سال از نزولات آسمانی وجود داشت، بنابراین ائتلاف کلسیم خالص سالانه آن ۹ kg/ha یا ۱/۳ درصد از منبع غیرزنده بود. به هر حال این ائتلاف از طریق هوازدگی مواد معدنی جبران شد (شکل ۶۹).

توزیع مواد مغذی در یک منبع زنده و غیر زنده در جنگل معتدل در اصل با توزیع مواد مغذی در یک جنگل پر باران حاره^(۲) تفاوت دارد، درحالی که حدود نیمی از کربن آلی در یک جنگل معتدل^(۳) در خاک ذخیره می‌شود، تنها یک ششم کل کربن آلی در یک جنگل پر باران حاره در خاک ذخیره می‌گردد. تقریباً ۶۰ درصد مقدار کل نیتروژن در جنگل بارانی در منبع زنده که (برگ‌ها و چوب) دیده شد، درحالی که تنها ۶ درصد کل مقدار نیتروژن در منبع زنده در یک جنگل کاج معتدل پیدا شد. بنابراین در جنگل‌های پر باران حاره منبع غیرزنده مواد مغذی غیرزنده بسیار کوچک است که مرتبط با مقدار موجود در بافت زنده می‌باشد. گیاهان و جانوران مرده به سرعت در رطوبت و گرمای جنگل‌های بارانی تجزیه می‌شوند و مواد مغذی آزاد شده بلافاصله دوباره در بافت گیاهان زنده جذب می‌شود. به عبارت دیگر، سرعت معدنی شدن در جنگل‌های پر باران حاره سریع بوده و چرخه مواد مغذی محکم است.

1- Hubbard Brook
2- Tropical rainforest
3- Temperate forest



شکل ۶۹. چرخه کلسیم در یک زیست‌بوم جنگلی (جنگل آزمایشی هوبارد بروک). این شکل نشان‌دهنده‌ی مقدار کلسیم (کیلوگرم/هکتار)^۱ در منبع زنده و غیر زنده درصد (کیلوگرم/هکتار/سال)^۲ که به‌وسیله آن کلسیم از یک استخر به استخر دیگر حرکت می‌کند و ورودی و اتلاف این عنصر شیمیایی است. دیده می‌شود که اتلاف خالص کوچک (کیلوگرم/هکتار/سال) وجود دارد، اما این مقدار با هوازدگی مواد معدنی جبران می‌شود. قابل توجه است که ورودی و اتلاف کلسیم درباره‌ی چرخه داخلی زیست‌بوم بسیار کم است که به یک آبخیز مشرف است، مطالعات چرخه‌های مواد مغذی دیگری در همین زیست‌بوم‌های جنگلی چرخه‌های بسته مشابهی را نشان داده‌اند.

وقتی یک جنگل معتدل پاک می‌شود، خاک ساختارش را حفظ کرده و مواد مغذی نسبتاً موثر را نگه می‌دارد. در این روش زمین می‌تواند قرن‌ها تحت کشت قرار گیرد، به شرطی که خاک شخم زده و با فواصل زمانی مناسب، معادل مقدار مواد مغذی برداشته شده توسط محصولات با کود تغذیه شود.

1 Kg/ha

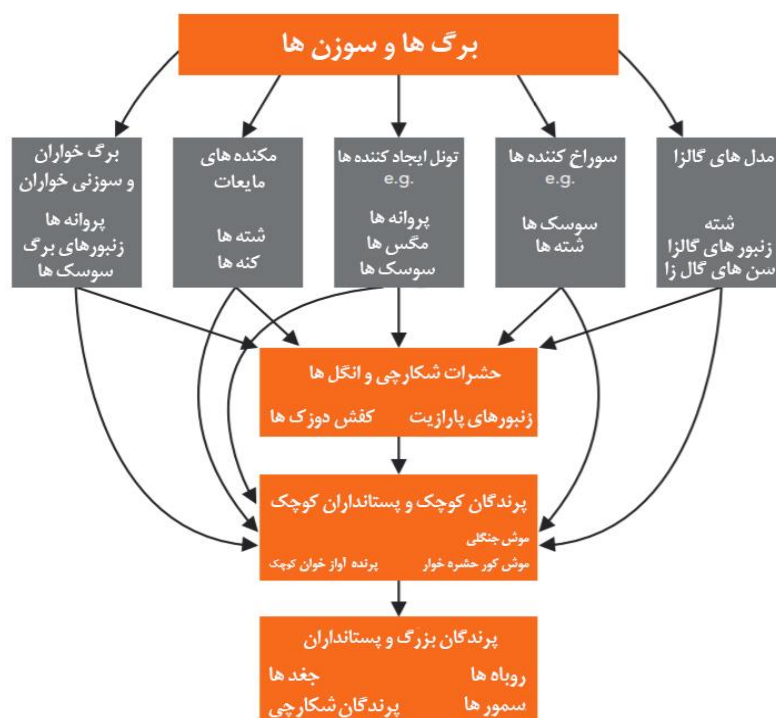
2 Kg/ha/year

علاوه بر این زمستان سرد تمایل آفت‌کش‌ها و بیماری‌ها را در محصولات تک کشتی سالانه که نفوذ بارز کشاورزی اروپایی معتدل می‌باشند، را بی اثر می‌کند: این وضعیت در مناطق گرم‌سیری فرق می‌کند. در آن‌جا بلافاصله پس از پاک شدن یا سوزاندن جنگل‌ها، منجر به فقیر شدن خاک می‌شود، زیرا پس از چند سال کشت محصولات فروشی (کاکائو، قهوه و غیره) مواد مغذی به سرعت شسته شده و یا مورد استفاده قرار می‌گیرند. از آن‌جایی که روی خاک در خاک‌های گرم‌سیری بسیار نازک است، پاک شدن بسیار زیاد جنگل‌های حاره (جنگل‌های بارانی و هم چنین جنگل‌های دارای رشد پراکنده درختان) در زمان‌های اخیر، منجر به تخریب‌های محیطی گسترده‌ای شده و به این علت که روی خاک به وسیله باران شسته و یا به وسیله باد برده می‌شود. بسیاری از نواحی جنگلی حاره‌ای بیش از حد مورد بهره‌برداری قرار گرفته و به شکل ناب‌خردانه به جلگه‌های بی‌درخت یا بیابان تبدیل شده‌اند. اهمیت این تخریب‌ها می‌تواند در اتیوپی جایی که جنگل‌ها برای سوخت و الوار پاک شده‌اند و از زمین‌های لخت و عریان بیش از حد تغذیه شده‌اند، دیده شود. حدود ۱۰۰ سال قبل، نیمی از اتیوپی پوشیده از جنگل بود، اما امروزه جنگل‌ها تنها ۳ درصد آن‌جا را تشکیل می‌دهند. حدود ۱ میلیارد تن خاک هر سال از زمین‌های حاصلخیز قبلی آن گرفته می‌شد که باعث شد بخش‌های شمالی این ناحیه برای همیشه غیر قابل کشت شود. مشابه با این مسئله در تانزانیا اتفاق افتاد که اگر روند فعلی ادامه پیدا کند، در مدت چند سال دیگر درختی باقی نمی‌ماند.

بلایای خشکسالی و قحطی در آفریقا تنها به علت کاهش باران نیستند، بلکه تا حد زیادی در نتیجه بهره‌برداری بیش از حد و استفاده از منابع طبیعی می‌باشند. حضور درختان برای تبخیر در مناطق حاره‌ای حیاتی هستند و پوشش گیاهی زیاد می‌تواند مقادیر وسیعی از آب را حفظ کرده و از هدر رفتن آن آب از طریق زهکشی رودخانه‌ها و دریاچه‌ها جلوگیری کند. نوک درختان بخش زیادی از نزولات آسمانی را می‌گیرد، درحالی که ریشه‌های درختان آبی را که به سطح زمین می‌رسد، جذب کرده و از آن استفاده می‌کنند. نواحی وسیع دارای درخت به شکل اسفنجی زنده عمل می‌کند که تعادل آب، رطوبت هوا و دما را ثابت نگه می‌دارد. حفظ جنگل‌ها و درختان، برای جلوگیری از اتلاف آب و مواد مغذی و برای محافظت در برابر فرسایش، بخش اساسی نبرد در برابر قحطی و خشکسالی در بسیاری از کشورهای در حال توسعه شده است. در تشخیص اثر بوم‌شناسی جنگل‌زدایی وسیع، کمک‌های بین‌المللی آینده برای کشورهای در حال توسعه آفریقایی باید از معرفی روش‌های کشاورزی جدیدی که جنگل‌داری و کشاورزی را با هم ترکیب می‌کنند حمایت کنند (جنگل زراعی).

۹-۱ زنجیره‌های غذایی در جنگل‌ها

تنها تعداد کمی از جانوران بزرگ‌تر مستقیماً از پوشش گیاهی یک جنگل تغذیه می‌کنند، اما برخی حشرات هم مایعات موجود در جنگل‌ها را مکیده یا به روش خودشان داخل برگ‌ها را می‌خورند (ایجاد کننده تونل). شکل ۷۰ نشان‌دهنده مثالی از زنجیره چرا در یک جنگل می‌باشد. تنها بخش کوچکی از تولید اولیه زیست‌بوم جنگل است که به علت (به منظور) ۹۰٪ از جریان انرژی در یک جنگل برگ‌ریز پاییزی از "زنجیره‌های چرا" رد شده و "زنجیره غذایی لاش و لاشبرگ" انجام می‌دهند.



شکل ۷۰. تنها تعداد کمی از جانوران بزرگ‌تر از پوشش گیاهی در یک جنگل تغذیه می‌کنند، اما برخی حشرات هم مایعات موجود را مکیده یا به روش خودشان داخل برگ‌ها را می‌خورند (حفره ایجاد می‌کنند) شکل نشان‌دهنده تعداد مثال‌هایی از حشرات گیاه‌خوار و شکارچیان است که آن‌ها را دنبال می‌کنند. اشاره شده است که گوشت‌خواران ثانویه که در "زنجیره چرا" در یک جنگل معتدل نشان داده شده‌اند، هم ممکن است عمل گوشت‌خواران اولیه را انجام دهند. به‌هرحال، تنها بخش کوچکی از تولید اولیه از طریق زنجیره‌های چرا در زیست‌بوم‌های جنگل رد می‌شوند. بخش اصلی (تقریباً ۹۰ درصد) زنجیره غذایی لاش و لاشبرگ را انجام می‌دهند.

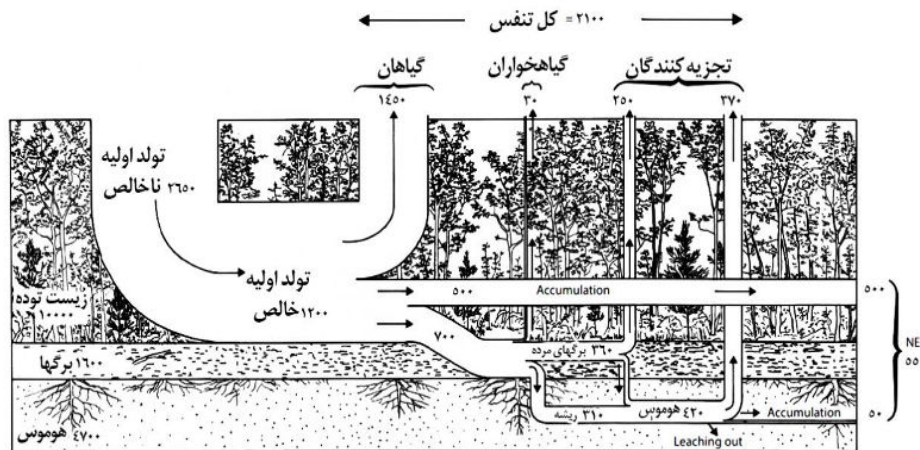
در میان موجودات زنده موجود در زنجیره غذایی لاش و لاشبرگ، برای مثال در یک جنگل بلوط، هرکسی می‌تواند (به جز قارچ و باکتری) مصرف‌کنندگان لاش و لاشبرگ زیر: (شیشه چوب، حلزون، لیسک‌ها، مایت‌ها، پادمان، نماتدها و کرم‌های گلدان^۱ (کرم‌های نسبتاً سفید کوچک) و شکارچیان زیر هزارپایان، سوسک‌ها، حشره‌خوار را پیدا کند.

بیش‌تر جانوران ریزخوار در واقع خارج از ریزاندامگان‌ها رشد می‌کنند، بستگی به فعالیت ریزخواران دارد، چون به شکل خودکار ماده آلی مرده را از بین می‌برند. این کار ذرات ریزی تولید می‌کند که همراه با هم ناحیه سطح بسیار بزرگی دارند که ریزاندامگان‌ها می‌توانند روی آن عمل کنند. علاوه بر این، جانوران ریزخوار یک برهم زنده ایجاد می‌کنند طوری که محیط ریزاندامگان‌ها بی‌هوای نمی‌شوند.

شکل ۷۱ نشان‌دهنده مثالی است که می‌گوید چه‌طور انرژی می‌تواند از طریق یک زیست‌بوم جنگلی معتدل جریان یابد. دیده می‌شود که تنها ۲/۵ درصد از تولید اولیه زیست‌بوم موجودات زنده گیاه‌خواری انجام می‌دهد ($0.25 = 30/1200$)، درحالی که ۵۲ درصد از تولید اولیه خالص تجزیه‌کنندگان زنجیره غذایی لاش و لاشبرگ را تشکیل می‌دهند ($0.52 = 1,200 / (250 + 370)$) علاوه بر این توجه کنید که تولید اولیه ناخالص زیست‌بوم (2650) بزرگ‌تر از تنفس کل زیست‌بوم است (2100) که موجب تولید خالص زیست‌بوم می‌شود

($NEP = 2650 - 2100 = 550$). این مقدار به شکل افزایش در زیست‌توده گیاه تجمع می‌یابد. این تجمع ماده آلی در طول جانشینی اتوتروف اتفاق می‌افتد و این زیست‌بوم جنگل یک زیست‌بوم تقریباً ۸۰ درصد بالغ است ($0.79 = 2100 / 2650$). در مثال فعلی، زیست‌توده تولیدکنندگان اولیه ۱۰۰۰ گرم ماده آلی به ازای مترمربع (g/m^2) است، درحالی که تولید اولیه ناخالص (P_b) ۲/۶۵۰ گرم ماده آلی $/m^2$ سال می‌باشد؛ یعنی زمان تبدیل‌کنندگان اولیه (B/P_b) حدود ۴ سال است ($8/3 = 10,000 / 2,650 =$

¹ enchytraeids



شکل ۷۱. جریان انرژی در یک جنگل کاج و بلوط در جزیره لانگ آمریکا دیده می‌شود که حدود نیمی از تولید اولیه ناخالص برای سوخت و ساز خود گیاه مورد استفاده قرار می‌گیرد (تنفس) که برای جنگل‌های مناطق معتدل طبیعی است. در مناطق گرمسیری، بخش بیش‌تر تولید اولیه برای تنفس خود گیاه استفاده می‌شود، در حالی که در نواحی قطبی، بخش کوچک‌تر تولید اولیه کل برای تنفس خود گیاه استفاده می‌شود. تولید اولیه خالص متعلق به موارد زیر است: (۱) گیاه‌خواران، (۲) تجزیه‌کنندگان، (۳) انباشت (ذخیره‌سازی)، مهم‌ترین گیاه‌خواران حشرات و جمعیت نادری از پستانداران کوچک هستند، اما این تنها درصد کمی از تولید اولیه خالص است که مستقیماً به وسیله گیاه‌خواران مصرف می‌شود، و در واقع هر چیزی که این جانوران مصرف می‌کنند، برای تنفس خودشان مورد استفاده قرار می‌گیرد. بنابراین، آن‌ها در تولید زیست‌بوم خالص شرکت نمی‌کنند ($NEP = 550$)، اما زیست‌توده در حال رشد درختان در واقع برای NEP مشارکت دارد، طوری که بیش‌تر از ۴۰ درصد تولید اولیه خالص برای این منظور مورد استفاده قرار می‌گیرد. بخش باقی‌مانده تولید زیست‌بوم خالص به آسانی از گیاه خاک قابل تجزیه جبران می‌شود که در خاک جمع شده‌اند. تمام ارقام سرعت جریان‌های انرژی ماده آلی/مترمربع/سال به گرم داده شده است.

۹-۲ تعادل ماده مغذی و گیاه‌خاک

در زیست‌بوم‌های جنگلی جوان، ویژگی در این است که موجودات زنده زنجیره غذایی لاش و لاشبرگ قادر به شکست کلی ماده آلی مرده‌ای که از برگ‌ها، شاخه‌های کوچک و بزرگ، گیاهان علفی و فضولات حیوانات و غیره به خاک اضافه شده‌اند، نیستند. تولیدات نهایی تجزیه ماده آلی

معمولاً تنوعی از مولکول‌های آلی است که در کل گیاه‌خاک (هوموس)^(۱) نامیده می‌شوند. این مولکول‌ها با بار منفی مشخص می‌شوند (به شکل ذرات خاک رس)، توانایی ذرات گیاه‌خاک معمولی برای جذب یون‌های بار مثبت ۵۰ برابر بیش‌تر از ذره خاک رس است.

بنابراین، شکل‌گیری گیاه‌خاک در یک زیست‌بوم جنگلی برای توانایی خاک جهت حفظ مواد مغذی اصلی مانند Ca^{++} , K^+ , Mg^{++} , NH_4^+ ضروری است که در غیر این‌صورت، به سرعت از خاک شسته می‌شود. درختان می‌توانند مواد غذایی جذب شده را انتشار دهند، وقتی که ریشه‌هایشان H^+ آزاد می‌کند یا وقتی دی‌اکسید کربن که اسید کربنیک می‌سازد و موجب شکسته شدن H^+ می‌شود، را بیرون می‌دهند. با تبادل یونی، این انتشار مواد غذایی بار مثبت را آزاد کرده که سپس می‌تواند توسط ریشه‌های درخت گرفته شود. در این روش توازن حساسی بین نیازهای غذایی درختان و منبع غیرزنده این مواد ایجاد می‌شود. اشاره به این نکته مهم است که این تعادل می‌تواند با باران اسیدی ایجاد شده به وسیله آلودگی هوا با اکسیدهای نیتروژن و سولفور که با آب به شکل اسید سولفوریک، اسید نیتریک واکنش نشان می‌دهند، مختل شود (بخش‌های ۳.۳ و ۳.۴ را در این زمینه مطالعه کنید). باران اسیدی به شکل غیر مستقیم می‌تواند درختان را با شستن مواد مغذی تخریب کند که منجر به کمبود مواد مغذی می‌شود (برگ‌های درختان زرد می‌شوند). علاوه بر این، باران اسیدی فلزات سنگین سمی جذب شده در گیاه‌خاک و ذرات خاک رس را پخش می‌کنند که موجب تخریب ریشه‌های درخت و در نتیجه تلفات درختان به خاطر کمبود آب و مواد غذایی می‌شود. در نهایت، اسیدی شدن خاک موجب جلوگیری فرآیندهای میکروبی که موجب سرعت معدنی شدن لاش و لاشبرگ و کم شدن آن‌ها می‌شوند شده که منجر به کمبود مواد مغذی برای درختان می‌شود.

منابع

منابع

- [1] Odum, E.P 1971. Fundamentals of ecology. Saunders Co., Philadelphia, 574 pp.
- [2] Solomon et al. 2016. Emergence of healing in the Antarctic ozone layer. Science, doi: 10.1126/science. aae0061
- [3] Clapham, W.B. 1983. Natural ecosystems. Macmillan Publishing Co., Inc., New York, 282 pp.
- [4] Ingersoll, A.P. 1983. The atmosphere. Scientific American, 249, 114-130.
- [5] Revelle, R. 1982. Carbon dioxide and world climate. Scientific American, 274, 33-41.
- [6] Warren, C.F. 1971. Bioenergetics and growth. – In: Biology and water pollution control, pp. 135-167. Saunders Co, Philadelphia.
- [7] Kormondy, E.J. 1969. Concepts of ecology. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 209 pp.
- [8] Cade, T.J., J.L. Lincer & C.M White. 1971. DDE residues and eggshell changes in Alaskan falcons and hawks. Science, 172, 955-957.
- [9] Ratcliffe, D.A. 1967. Decrease in eggshell weight in certain birds and prey. Nature, 215, 208-210.
- [10] Riisgård, H.U. 1994. Mercury pollution in the waters around Harboøre tange and Limfjord, Denmark. Mar. Pollut., 15, 129-133.
- [11] Riisgård, H.U. & S. Hansen. 1990. Biomagnification of mercury in a marine grazing food-chain: algal cells *Phaeodactylum tricornutum*, mussels *Mytilus edulis* and flounders *Platichthys flesus* studied by means of a stepwise reduction-CVAA method. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62, 259-270.
- [12] U.S. Environmental Protection Agency. 2016. Climate Change indicators in the United States, 2016. Fourth edition. EPA 430-R-16-004. www.epa.gov/climate-indicators
- [13] Bolin, B. 1970. The carbon cycle. – In: The biosphere, pp. 49-56. Scientific American, Inc.
- [14] Delwiche, C.C. 1970. The nitrogen cycle. – In: biosphere, pp. 71-80. Scientific American, Inc.
- [15] Houghton, R.A. & G.M. Woodwell. 1989. Global climate change. Scientific American, 260, 18-26.
- [16] Deevey, E.S. 1970. Mineral cycles. – In: The biosphere, pp. 83-92. Scientific American, Inc.
- [17] Devol, A.H. 2003. Nitrogen cycle: solution to a marine mystery. Nature, 422, 575-576.
- [18] Dalsgaard, T., D.E. Canfield, J. Petersen, B. Thamdrup & J. Acuna-González. 2003. N₂ Production by anammox reaction in the anoxic water column of the Golfo Dulce, Costa Rica. Nature, 422, 606-608.

- [19] Likens, G.F. Wright, J.N. Galloway & T.J. Butler. 1979. Acid rain. Scientific American, 241 (4), 39-47.
- [20] Jørgensen, B.B. 1980. Seasonal oxygen depletion in the bottom waters of a Danish Fjord and its effect on benthic community. Oikos, 34, 68-76.
- [21] Schindler, D.W. 1974. Eutrophication and recovery in experimental lakes: implications for lake management. Science, 184, 897-899.
- [22] Fenchel, T., L.H. Kofoed & A. Lappalainen. 1975. Particle size-selection of deposit feeders: the amphipod *corophium volutator* and the prosobranch *Hydrobia ulvae*. Marine Biology, 30, 119-128.
- [23] Gause, G.F. 1934. The struggle for existence. Hafner Publishing Company, New York, 163 pp.
- [24] Park, T. 1984. Experimental studies of *Tribolium*. Physiol. Zool., 27, 177-238.
- [25] Beauchamp, R.S.A & P. Ulyott. 1932. Competitive relationships between certain species of freshwater triclads. J. Ecol., 20, 200-208.
- [26] Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology, 42, 710-723.
- [27] Gause, G.F. 1935. Verifications experimentales de la theorie mathematique de la lute pour la vie.
- [28] Lack, D. 1945. Ecology of closely related species with special reference to cormorant (*phalacrocorax varbo*) and shag (*p. aristotelis*). J. Anim. Ecol., 14, 12-16.
- [29] Heatwole, H. & D.M. Davis. 1956. Ecology of three sympatric species of parasitic insects of the genus *Megarhyssa* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Ecology, 46, 140-150.
- [30] Lack, D. 1947. Darwin's finches. Cambridge University Press, 208 pp.
- [31] MacLuulich, D.A. 1937. Fluctuations in the numbers of the varying hare (*Lepus americanus*). Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. No. 43.
- [32] Leopold, A. 1943. Deer irruptions. Wisconsin Cons. Depr. 321, 3-11.
- [33] Slobodkin, L.B. 1961. Growth and regulation of animal populations. Holt, Rinehart and Winton, New York, 184 pp.
- [34] Strandgaard, H. 1972. The roe deer population at kalø and the factors regulating its size. D. Rev. Game Biol., 7, 1-205.
- [35] Davidson, J. 1938. On growth of the sheep population in Tasmania. Tr. Roy Soc. S. Australia, 62: 342-346.
- [36] Krebs, C.J. 1972. Ecology – the experimental analysis of distribution and abundance. Harper International Edition, 694 pp.
- [37] Christiansen, F.B. & T.M. Fenchel. 1977. Theories of populations in biological communities. Springer-Verlag, 144 pp.

- [38] Hedrick, P.W. 1984. Population Biology. Jones and Publishers, Inc. Boston, 445 pp.
- [39] Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. American Naturalist 100:65-75.
- [40] Sanders, H.L. 1968. Marine benthic diversity: A comparative study. Amer. Natur., 102: 243-282.
- [41] MacArthur, R.H. 1972. Geographical ecology. Harpere & Row, New York, 269 pp.
- [42] Lassen, H.H. 1975. The diversity of freshwater snails in view of equilibrium theory of island biogeography. Oceologia, 19, 1-8.
- [43] Estes, J.E., N.S. Smith & J.F. Palmisano. 1978. Sea otter predation and community organization in the Western Aleutian Islands, Alaska. Ecology, 59, 822-833.
- [44] Estes, J.A., M.T. Tinker, T.M. Williams & D.F. Doak. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. Science, 282, 473-476.
- [45] Shiganova, T.A. Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. Fish. Oceanogr., 7, 305-310.
- [46] Woodwell, G.M. 1970. The energy tyde of the biosphere. – In: The biosphere, pp. 26-36. Scientific American, Inc.
- [47] Odum, H.T. 1956. Primary production in flowing waters. Limnology and Oceanography, 1, 102-117.
- [48] Hynes, H.B.N. 1971. The biology of polluted waters. Liverpool University Press, 22 pp.
- [49] Berkner, L.V. & L.C. Marshall. 1965. History of msjor atmospheric components. Priceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 53 (6), 1215-1225.
- [50] Van Valen, L. 1971. The history and stability of atmospheric oxygen. Scince, 171, 439-443.
- [51] Riisgard, H.U. & J. Goldstein. 2014. Jellyfish and ctenophores in Limfjorden (Denmark) – mini-review, with recent new observations. J. Mar. Sci. Eng., 2, 593-615.
- [52] Steemann Nielsen, E. 1973. Hydrobiologi. Polyteknisk Forlag, 204 pp.
- [53] pøen, U. 1969. Det dyriske plankton, pp. 209-236. I. Danmarks Natur, bind 5.
- [54] Jonasson, P.M. 1969. Bottom fauna and eutrophication. In: Eutrophication: causes, consequences, correctives pp. 274-305. National Academy of Sciences. Washington, D.C.

- [55] Hjarbæk Fjord – recipientundersøgelser. 1982. Viborg Amtskommunes vand- og miljøvaesen samt Vandkvalitetsinstituttet (9 reports in Danish).
- [56] Bormann, F & G.E. Likens. 1970. The nutrient cycles of an ecosystem. *Scientific American*, 223, (4) 92-101.
- [57] Bejer-Petersen, B. 1969. Hvirvelløse dyr som lever at træerne, pp. 425-479. *Danmarks Natur*, bind 6. (book in Danish)
- [58] Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310.
- [59] Menell, A.C. & M.J. Bazin. 1988. *Mathematioss for the biosciences*. Ellis Horwood Limited, Chichester, 132 pp.
- [60] Fenchel, T. 1987. Ecology-potentials and limitations. *Excellence in Ecology* 1. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, FRG, 186 pp.
- [61] Ginzburg, L.R & E.M. Golenberg. 1985. *Lectures in theoretical population biology*. Prentice-Hall, Inc., 246 pp.
- [62] Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L. Meyer-Reil, & F. Thingstad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10, 257-263.
- [63] Sousa, W.P. 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, 60, 1225-1239.
- [64] Fenchel, T. 1968. The ecology of marine microbenthos III. The reproductive potential of ciliates. *Ophelia*, 5, 123-136.
- [65] Haldane, J.B.S. 1929. The origin of life. *Tationalist Annual*, 3, 3-10.
- [66] Lane, N., J.F. Allen & M. Martin. 2010. How did LUCA make a living? Chemiosmosis in the origin of life. *BioEssays*, 32, 271-280.
- [67] Fenchel, T. 1975. Hvor mange arter? *Naturens Verden*, 6-7, 218-229. (in Danish)
- [68] Bick, H. 1964. Die Sukzession der Organismen bie Selbstreinigung von organisch verunreinigtem Wasser unter verschiedenen Milieubedingungen. *Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten NRW, Düsseldorf*, 139 pp.
- [69] Fenchel, T. 1993. There are more small then large species? *Oikos*, 68, 375-378.

واژه نامه

واژه‌نامه

الف

- ایبوس ۱۱۲
 اتوتروف ۱۴، ۱۰۲، ۱۱۳، ۱۳۷
 اتوتروفیک ۲۲، ۳۰، ۴۲، ۱۰۲
 اتیوبی ۱۳۵
 اثر رقابتی ۷۹
 اثر گلخانه‌ای ۱۱، ۳۳
 اجتماعات ۸۶
 ازتوباکتر ۳۶
 اُزن ۹، ۱۰، ۱۱، ۱۰۶
 اصل طرد رقابتی ۵۷
 اصل گاس ۶۰
 اقلیم پرندگان ۹۳
 اقیانوس آتلانتیک ۱۱۸
 اقیانوس‌های آزاد ۱۱۷
 اکتینوباکتری ۳۶
 اکتینومايست‌ها ۳۶، ۶۸
 انتقال انرژی ۱۳
 انرژی جهانی ۸، ۱۰
 انرژی خورشیدی ۸، ۱۱، ۱۳، ۴۶
 انرژی زیستی ۱۵
 انرژی نورانی ۱۱
 انقلاب صنعتی ۳۳
 انوکسیک ۴۴
 اوج ۳۱، ۹۹، ۱۰۱، ۱۰۲، ۱۰۴
 اودوم ۳، ۴۶، ۶۵، ۷۶، ۱۰۶
 آب و هوا ۹۸، ۱۰۸
 آتلانتیک ۱۱۷، ۱۱۸، ۱۱۹
 آستانه ۱۱۷
 آشیان ۵۲، ۵۳، ۵۴، ۵۵، ۵۶، ۵۷، ۵۸، ۵۹، ۶۰، ۶۱، ۶۲، ۸۷، ۹۴، ۱۰۳

آکواریوم ۴، ۵، ۹۹

آلاسکا ۳۵، ۶۶

آلاینده‌ها ۲۳

آلودگی ۱۱، ۲۴، ۴۳، ۶۸، ۱۰۹، ۱۳۹

آلودگی ریشه ۶۸

آمونیاک ۳۶، ۳۷، ۳۸، ۱۱۶، ۱۲۹، ۱۳۰

آناموکس ۳۷، ۳۹

آئروسل ۹

ب

باران اسیدی ۴۲، ۴۳، ۱۳۹

بارور سازی ۳۴

بافت بوم‌شناسی ۱۲۹

باکتری‌ها ۵، ۱۴، ۳۰، ۳۶، ۳۸، ۳۹

بالتیک ۸۹

بخار آب ۸، ۱۰، ۱۱، ۴۶

بزرگنمایی آلاینده‌ها ۲۳

بزرگنمایی زیست‌شناسی ۲۴

بی‌ضرر ۷۵

بی‌هوازی ۳۵، ۳۶، ۳۸، ۴۱

بیابان‌های مرطوب ۱۱۵

بین‌گونه‌ای ۵۱، ۵۳، ۵۴، ۵۸، ۶۹، ۹۴، ۱۰۶

بیوتوپ ۹۸

بیوگرافی جزیره ۹۳

پ

پارک ملی ۶۴

پاروپایان ۵، ۱۲۵

پتانسیل تولید مثلی ۱۰۰، ۱۲۳

پراکندگی ۵۰، ۸۸، ۸۹، ۹۰

پرتو خورشید ۸

پروانه‌ها ۶۵، ۸۶

پیش‌هسته‌ای ۳۶

ت

تابش گرما ۱۴

تجزیه‌کننده ۱۴، ۶۸

تراکم ۹، ۴۶، ۵۰، ۵۱، ۶۹، ۷۰، ۷۵، ۸۰

تراکم جمعیت ۶۱، ۶۵، ۷۰، ۷۵، ۷۶، ۸۰

تعادل انرژی جهانی ۸، ۱۰

تقلید ۶۶

تنوع زیستی ۸۷

توالی بوم‌شناسی ۹۰

تولید خالص ۱۲، ۱۳، ۱۳۲، ۱۳۷

تولیدکنندگان اولیه ۱۳، ۱۴، ۲۹، ۱۲۰

تولید ناخالص ۱۲، ۱۳

تئوری همزیستی ۶۹

ج

جزایر گالاپاگوس ۶۲

جلبک ۵، ۴۶، ۵۳، ۶۹، ۸۳، ۹۹، ۱۰۵، ۱۱۸

جلبک سبز ۶۹، ۸۳، ۱۲۶

جنگل‌های بارانی ۸۹، ۱۰۸، ۱۰۹، ۱۳۵

چ

چرخه کربن ۳۲

چرخه کل پاییزی ۱۲۶

چرخه نیتروژن ۳۵، ۳۶، ۳۹

ح

حد رشد گونه ۷۵، ۷۷، ۷۸، ۱۰۸

خ

خشکی ۵۹، ۸۷، ۹۴، ۹۵، ۱۱۷، ۱۱۸

د

د.د.ت ۲۳، ۲۴

د.د.د ۲۴

داروین ۶۲، ۶۳

دافنی ۵، ۹۹، ۱۲۲، ۱۲۳، ۱۳۰

دریاچه اسروم ۱۲۷، ۱۲۹

دریای سیاه ۶۷

دگربوم ۸۸

دی اکسید گوگرد ۴۳

دیاتوم ۵۳، ۱۲۰، ۱۲۸

ر

رابطه انگل-میزبان ۶۵

رشد نمایی ۷۱، ۷۴، ۷۸، ۸۳

رقابت ۵۱، ۵۳، ۵۴، ۵۵، ۵۶، ۵۷، ۵۸، ۶۰، ۶۹، ۷۹

رقابت بین دو گونه ۵۷، ۶۰

روزنه ۳۰

ریزوبیوم ۳۶

ز

زاد و ولد ۷۰

زنبور ۶۱، ۶۲، ۶۵

زنجیره غذایی ۱۲، ۱۳، ۱۴، ۱۹، ۲۰، ۴۵، ۱۱۶، ۱۳۳، ۱۳۸

زنجیره غذایی چرندگان ۱۲، ۱۴

زنجیره غذایی لاش و لاش‌برگ ۱۴، ۱۳۶، ۱۳۷، ۱۳۸

زیست‌بوم جنگل ۱۳۲، ۱۳۷

زیست سامانه ۳، ۴

زیستگاه ۵۳، ۶۱، ۸۷، ۹۵، ۱۱۳
ژئوپلانکتون‌ها ۵، ۲۵، ۵۳، ۵۹، ۶۷، ۱۱۳، ۱۱۶، ۱۲۳

س

سوخت فسیلی ۳۳، ۳۴
سوخت و ساز ۱۲، ۱۳، ۱۴، ۱۵، ۳۰، ۱۳۸
سولفات کلسیم ۴۳
سولفید آهن ۴۳، ۴۵
سولفید هیدروژن ۴۱، ۴۳، ۴۴
سیانوباکتری ۳۶، ۱۱۵

ش

شاخص تنوع ۸۶
شاخص سیمپسون ۸۶
شاخه ۱۲۹، ۱۳۳، ۱۳۸
شانه‌دار ژله‌ای ۶۷
شبکه غذایی ۹۹
شدت نور ۱۱۲، ۱۲۰
شکار ۵۳، ۶۳، ۶۴، ۶۵
شکارچی ۱۳، ۱۷، ۲۴، ۵۱، ۶۳، ۶۴، ۶۵
شیب دمایی ۱۲۵

ظ

ظرفیت نگهداری ۷۴

ع

عناصر کمیاب ضروری ۱۳

غ

غیرزنده ۲، ۳، ۵، ۵۱، ۵۲، ۶۹، ۱۳۲، ۱۳۳، ۱۳۹

ف

فرضیه ۳، ۹، ۷۳، ۷۶، ۸۹، ۹۰، ۱۰۸
فروغ‌آمایی ۱۰، ۱۱، ۱۲، ۱۳، ۳۰، ۳۱، ۳۲، ۳۳، ۴۴، ۱۰۶، ۱۱۶، ۱۱۸
فرون ۹
فلزات سنگین ۱۳۹
فیتوپلانکتون ۵، ۳۲، ۴۵، ۴۶، ۱۱۳، ۱۲۸، ۱۳۰

ق

قارچ ۵، ۱۴، ۲۴، ۳۰، ۶۸، ۱۳۷
قلمرو حاشیه‌ای ۷۰

ک

کربنات کلسیم ۴۳
کربنیک ایندراز ۳۲
کربوهیدرات ۱۲، ۲۸
کلروفیل کربن ها ۹

گ

گوشتخواران ۱۳، ۱۳۶
گوشتخواران اولیه ۱۳، ۲۲، ۱۳۶
گوشتخواران ثانویه ۱۳۶
گیاهخواران ۱۳، ۲۱، ۲۲، ۱۳۸

ل

لارو ۵۹، ۱۰۵، ۶۲، ۱۱۷، ۱۲۳
لایه ازن ۹، ۱۰، ۱۳۶
لوتکا ۷۸

لیکنز ۴۲

م

- ناحیه ژرف عمیق ۱۱۲
مادون قرمز ۸، ۱۰، ۱۱، ۴۴
ماورابنفش ۸
متان ۳۵، ۱۳۶
متیونین ۴۱
محدوده نریتیگ ۱۱۲
محدوده‌های عمیق ۱۱۲
محیط ۱۹، ۲۳، ۳۴، ۳۸، ۴۳، ۷۸
مدل تسهیل ۹۸
مدل جهانی ۱۶
مدل شکارچی-شکار ۸۲
مرگ و میر ۷۰، ۸۲
مشکلات زیست محیطی ۲۳
مصرف‌کنندگان اولیه ۱۲، ۱۳
معادلات ۷۹، ۸۰، ۸۱، ۸۲
مکانیسم بازخورد تنفسی ۳۵
مکانیسم دفاعی ۶۵
مهاجرت ۷۰، ۹۳، ۹۴، ۱۰۸
مهندسین زیست‌بوم ۶۷
میزبان ۶۱، ۶۵

ن

- ناهمگن ۸۷
نرخ تولد ۵۰
نرخ رشد جمعیت ۷۱، ۷۴، ۷۵، ۸۲
نرخ مرگ و میر ۸۲
نیتریفیکاسیون ۳۷

۵

هتروتروف ۲۳، ۴۱، ۱۰۰، ۱۱۶

هرم انرژی ۲۳

همگن ۸۷

همیاری ۶۸، ۶۹

هوموس ۱۳۹