

فصل هفتم

پدیده توالي و کلیماکس

پدیده توالي^۱

ارائه تعریف جامع و در عین حال کوتاه برای پدیده توالي و تفهم ماهیت این پدیده قبل از شرح آن، خالی از دشواری نیست؛ به همین دلیل این مسئله را به بعد از تشریح و توضیح روند توالي موقول می‌کنیم. از سوی دیگر در ابتدای بحث، پدیده توالي را تنها در سطح تولیدکننده‌های اکوسیستم (گیاهان) بررسی می‌کنیم، سپس به کیفیت وقوع توالي در سطح کل اکوسیستمها می‌پردازیم.

برای اینکه توضیح روند توالي و مفهوم و معنای آن بسادگی ممکن شود، جزیره‌ای را در نظر بگیرید که بر اثر حرکتهای کوه‌زابی یا بروز آتششان در داخل اقیانوس از آب بیرون آمده است یا منطقه وسیعی که به دلیل پس روی دریا به خشکی اضافه شده است. روی صخره حاصل از آتششان یا لایه رسوبی سخت و متراکم که بتازگی در معرض تماس با هوا قرار می‌گیرد استقرار و رشد بوته، درختچه و درخت مقدور نیست؛ زیرا قشر نرم و ضخیم اولیه روی صخره یا لایه (خاک) که محل نگهداری آب و مخزن عناصر غذایی مورد نیاز گیاه است هنوز ایجاد نشده است. اولین تولیدکننده‌هایی که در این محیط استقرار می‌یابند گلسنگها هستند. گلسنگها روی سطح صخره یا سنگ رشد کرده، بتدریج بخش بیرونی صخره را تجزیه می‌کنند. با اضافه شدن مواد آلی حاصل از فساد لاشه گلسنگها اولین لایه خاک به ضخامت چند میلیمتر به وجود می‌آید. به دنبال گلسنگها نویت استقرار خزه‌ها می‌رسد. خزه‌ها نمی‌توانند روی

1. succession

سطح عاری از پوشش خاکی صخره‌ها یا سنگها استقرار یابند، ولی وقتی گلسنگها لایه اول خاک را تولید کنند، در محیط رشد آنها نفوذ می‌کنند و بتدریج گلسنگها را عقب می‌زنند. زمان استقرار خزه‌ها بر حسب شرایط محیط دهها یا صدها سال طول می‌کشد. با فعالیت خزه‌ها در تخریب و آماده سازی سنگ بستر و با اضافه شدن مواد آلی ناشی از فساد و تجزیه اندامهای گیاهان (خزه‌ها) ضخامت خاک به چند سانتیمتر می‌رسد. محیط غنی‌تری که خزه‌ها پدید می‌آورند به گیاهان دیگر -عمدتاً گیاهان علفی یکساله - امکان می‌دهد که به منطقه رسونخ کرده، به دلیل دارابودن توان رشد و رقابت بیشتر در این محیط، بتدریج خزه‌ها را حذف کنند. با استقرار گیاهان یکساله، خاک از لحاظ عمق و ترکیب باز هم غنی‌تر می‌شود و بتدریج گیاهان علفی چند ساله - و به اصطلاح دائمی - در محیط مستقر می‌شوند. بعد از گیاهان علفی چند ساله، پوششهای دیگر، یعنی بوته‌ها، درختچه‌ها و درختان به دنبال یکدیگر در محیط استقرار می‌یابند. این نوع جایگزینی پوششهای گیاهی را که نتیجه تحول طبیعی یا تکامل شرایط محیط و به تعبیری، نوعی رشد و بلوغ محیط طبیعی است، پدیده استخلاف یا توالي می‌نامند. در باره مفهوم توالي نکات برجسته زیر در خور تذکر و توجهند:

- در روند توالي شکلی از افزایش تدریجی در توقعات و نیازهای پوششهای گیاهی دیده می‌شود؛ به این معنا که حرکت و تحول از استقرار کم نیازترین پوششهای گیاهی آغاز می‌شود. پوشش گیاهی جدیدی که در منطقه استقرار می‌یابد از پوشش گیاهی اول پرنیازتر است؛ در حالی که نسبت به پوشش دیگری که جایگزین آن خواهد شد کم نیازتر است.

- در مراحل توالي، هر پوششی که در منطقه مستقر می‌شود به رشد و افزایش امکانات محیط کمک می‌کند و شرایط را برای استقرار پوششی پرنیازتر از خود فراهم می‌سازد. بتدریج که شرایط محیط بهتر و غنی‌تر می‌شود در مقاطع مختلف گروههای مشخصی از گیاهان که توان استفاده بهتر از شرایط موجود را دارند گونه‌های دیگر را حذف می‌کنند.

- گرچه مفهوم توالي اغلب در ارتباط با پوششهای گیاهی و تحول طبیعی آنها

مطرح و بررسی می‌شود، در واقع تنها تولیدکننده‌های اکوسیستم (گیاهان) نیستند که در معرض تحول و تغییر قرار می‌گیرند؛ به بیان ساده‌تر نباید این تصور پیش آید که در شرایط وقوع توالی، همواره اکوسیستم واحدی متشکل از مصرفکننده‌ها، تجزیه‌کننده‌ها و محیط غیر زنده پایدار وجود دارد که تنها یک بخش آن یعنی گیاهان (تولیدکننده‌ها) به نوبت جایگزین یکدیگر می‌شوند، بلکه بر عکس تغییر و تحول تولیدکننده‌ها با تغییر و تحول اجزای دیگر اکوسیستم همراه و ملازم است؛ به عبارت دیگر توالی به پوششهای گیاهی محدود نیست، بلکه در ضمن توالی، اکوسیستمهای به نوبت جایگزین یکدیگر می‌شوند.

- سرعت توالی به فاصله محل وقوع توالی از مناطق اطراف و کیفیت دستری به عناصر جدیدی که در تشکیل پوششهای گیاهی جدید و اکوسیستمهای تازه ضرورت دارند، بستگی پیدا می‌کند؛ برای مثال در جزیره‌ای که در وسط اقیانوسی پهناور از آب بیرون می‌آید برخی از مراحل تحول به دلیل بموقع نرسیدن بذور گیاهان و درختچه‌ها به کندی صورت می‌گیرد، در حالی که در جزیره نزدیک به قاره یا خشکی حاصل از پس روی دریا، مواد اولیه لازم برای تحول پوشش گیاهی و دیگر اجزای اکوسیستمهای وفور یافت می‌شود و مراحل توالی بسرعت انجام می‌گیرد.

أنواع توالى

دو نوع توالی یا دو حالت از نحوه وقوع می‌توان تشخیص داد:

(الف) توالی اولیه. وقتی منطقه‌ای اولین بار محل استقرار جانداران قرار گیرد، مانند پیدایش جزیره در وسط دریا، یا پس روی دریا و ایجاد خشکی جدید، مراحل جایگزین شدن اکوسیستمهای به دنبال یکدیگر توالی اولیه نامیده می‌شود.

(ب) توالی ثانویه. وقتی در یک منطقه کلیه مراحل توالی اولیه سپری گردید و اکوسیستم پایدار استقرار یافت، گاهی شرایطی بروز می‌کند که همه یا قسمت بزرگی از اجزای زنده اکوسیستم نابود می‌شود؛ مانند وقوع آتش سوزی‌های بزرگ در جنگلهای قطع کامل درختان و شخم زدن به طوری که همه گیاهان و پس از آن مصرفکننده‌های اکوسیستم نابود گردد. بعد از وقوع این قبیل تغییرات و نابودیها جایگزینی یا توالی سریع

در پوشش‌های گیاهی و به طور کلی در اکوسیستمها صورت می‌گیرد؛ بدین ترتیب که در ابتدا گیاهان علفی، سپس بوته‌ها و درختچه‌ها و سرانجام درختان بزرگ در منطقه استقرار می‌یابند. این نوع توالی سریع در اصطلاح توالی ثانویه نامیده می‌شود. دلیل اینکه توالی ثانویه زمانی بسیار کوتاه‌تر از توالی اولیه لازم دارد، این است که پوشش خاکی اصولاً دست نخورده باقی می‌ماند، یا بسیار کم آسیب می‌بیند و به همین دلیل زمان لازم برای تشکیل لایه‌های خاک مصرف نمی‌گردد.

کلیماکس

کلمه کلیماکس از لغت یونانی *klimakos* به معنای نرdban و پله کان اشتراق یافته است، ولی مراد از آن در واقع آخرین پله نرdban است. منظور از کلیماکس آخرین نوع پوشش گیاهی است که بعد از اتمام و تکمیل مراحل توالی در یک منطقه استقرار می‌یابد. این اصطلاح عمدتاً به پوشش گیاهی متعادل با محیط، یا به تعبیر دیگر شکلی از پوشش گیاهی که تعادل پایدار با شرایط محیط دارد، اطلاق می‌شود. اکوسیستم پایدار نیز اکوسیستمی است که تولیدکننده‌های آن با شرایط محیط حالت متعادل دارند. منظور از این گفته آن نیست که انطباق و تعادل پوشش گیاهی با شرایط محیط اصل و اساس است و تعادل سایر بخش‌های زنده اکوسیستم حالت فرعی و غیر اساسی دارد، بر عکس سازگاری و انطباق اجزای دیگر اکوسیستم نیز اساسی و مهم است. همان‌طور که در بررسی ساختار اکوسیستم دیده‌ایم، مجموعه اجزای هر اکوسیستم لازم و ملزم یکدیگرند؛ اما چون تقسیم‌بندی اکوسیستمها اغلب براساس تولیدکننده‌های اکوسیستم صورت می‌گیرد در بررسی انتشار اکوسیستمها عمدتاً بر تولیدکننده‌ها تکیه می‌شود.

درجهت تکمیل بحث کلیماکس ذکر نکات زیر ضرورت دارد:

۱. نحوه توصیف توالی - حداقل به صورتی که در نوشته حاضر مطرح شده است - احتمالاً این تصور را در ذهن خواننده پدید می‌آورد که همواره آخرین مرحله توالی و وصول به کلیماکس، استقرار پوشش درختی و جنگلی است؛ در حالی که مناطقی روی کره زمین وجود دارد که میزان بارندگی سالانه، نیازهای آبی پوشش درختی و جنگلی را

تأمین نمی‌کند و در این مناطق آخرین مرحلهٔ توالی بر اساس میزان نزولات جوی استقرار پوشش درختچه‌ای، یا بوته‌های علفی است. نواحی دیگری نیز وجود دارد که در آن میزان بارندگی سالانه، بالا و دمای متوسط سالانه پایین است و به دلیل کوتاهی فصل رویش، استقرار پوشش درختی یا درختچه‌ای امکان‌پذیر نیست.

۲. اینکه گفته می‌شود کلیماکس پوشش گیاهی یا مجموعهٔ اکوسیستم منطبق با شرایط محیط است بدان معنا نیست که تشکیل دهنده‌های پوشش گیاهی یا همهٔ اجزای اکوسیستم تعادل استاتیک یا حالت ساکن و بی تغییر احراز می‌کنند، بلکه بر عکس حالتی دارد که از آن به تعادل دینامیک یا پویا تعبیر می‌شود؛ به عبارت دیگر اجزای زندهٔ اکوسیستم اعم از تولید کننده و مصرف کننده بر اساس این قاعده کلی که هر جانداری عمر محدود دارد، به صورت مداوم در حال زایش و مرگ است. هر گونه از اجزای زندهٔ اکوسیستم از یک سوبانسبت مشخصی زاد و ولد می‌کند و از سوی دیگر با نسبت معینی به دلیل مرگ و میر یا مصرف شدن به وسیلهٔ جانداران دیگر از محیط حذف می‌شود. منظور از تعادل پایدار در این شرایط این است که با وجود زاد و ولد و مرگ و میر، یا مصرف شدن، سهم هر گونه، در ترکیب جامعهٔ زندهٔ حالت پایدار خود را حفظ می‌کند.

۳. پایداری هر اکوسیستم - و در دید محدودتر هر نوع پوشش گیاهی - مستلزم پایداری و ثبات شرایط محیطی و از همه مهمتر وضعیت اقلیمی است. وضعیت اقلیمی در انواع آب و هواها - با درجات مختلف نوسان بر حسب نوع اقلیم - حالت ثابت و یکسان به معنای دقیق کلمه ندارد؛ از این رو مفهوم ثبات در شرایط محیطی و نیز مفهوم تعادل در اکوسیستم کلیماکس، حالت نسبی دارد و باید از آن به ثبات مطلق و تعادل مطلق تعبیر کرد.

۴. تحول دراز مدت کلیماکسها از تحول کلی عالم جانداران متأثر است؛ یعنی اغلب گونه‌های جانداران تحت تأثیر روند «تحول»^۱ - یا آنچه با واژهٔ رایجتر و در واقع نارساتر تکامل جانداران بیان می‌شود - قرار دارند. برخی از گونه‌های جانداران برای مدت‌های طولانی و بدون تغییرات محسوس روی کرهٔ زمین زندگی کرده‌اند و برخی دیگر

1. evolution

تغییرات محسوس یافته و جمع زیادی نیز منقرض شده‌اند؛ نتیجه آنکه در هر یک از اعصار گذشته زمین مجموعه گیاهان و جانوران ترکیب‌های متفاوتی داشته‌اند و نوعی تغییر مستمر، یعنی پیدایش و زوال در بسیاری از گونه‌های زنده رخ داده است. این تحولات در عصر حاضر نیز به دلیل وجود عوامل بروز تحول در گونه‌ها همچنان ادامه دارد و به تعبیر زیست‌شناسان، موتورهای تحول متوقف نشده است. البته آثار این تحولات در دوره حیات فردی انسان، حتی دوره حیات تمدن چند هزار ساله انسانها چندان محسوس نیست و به عبارتی برای مردم غیر متخصص قابل لمس نیست؛ زیرا روند تحول، کند است.

با این مقدمه کلیماکسها در هریک از اعصار تاریخ زمین، همواره از گونه‌های موجود در همان عصر تشکیل یافته و می‌یابند؛ با توجه به این مراتب، کلیماکسها نوعی توالی عام، بسیار گسترده‌تر از توالی اولیه نیز دارند و آن تحولی است که به تبع روند عام تحول عالم حیاتی در همه آنها رخ می‌دهد.

۵. نکته آخر اینکه کلمه کلیماکس (climax) از نظر املاء یعنی ترکیب حروف با کلمه climate یعنی آب و هوا در پنج حرف اولی اشتراک دارد. گاهی این اشتراک در حروف در اذهان افرادی که با ریشه‌لغوی کلمه کلیماکس آشنایی ندارند، ایجاد شبه و گمراحتی می‌کند. با توجه به توضیحاتی که در آغاز بحث در باره ریشه‌لغوی کلمه کلیماکس داده شده و با تأکید مجددی که در سطور اخیر به عمل آمده است، طبعاً از بروز این توهمندگان نوشتۀ حاضر جلوگیری می‌شود.

اکوتیپ

درک مفهوم اکوتیپ برای توصیف و تعلیل انتشار جانداران از نهایت اهمیت برخوردار است. دلیل این امر بعد از مطالعه بحث حاضر با سهولت بیشتر روشن می‌شود. تشریح ماهیت اکوتیپها، علل پیدایش آنها و نقش آنها در تعیین حوزه انتشار گونه‌ها، بویژه تفاوت‌هایی که افراد متعلق به یک گونه در مناطق مختلف حوزه انتشار خود دارند - حتی تعریف تکنیکی اکوتیپ - نیازمند آشنایی با مقدمات دانش زیست‌شناسی، از جمله مباحث توارث، تولید مثل و علل و مکانیسم پیدایش تنوع در ضمن روند نطفه‌زایی و

لکه است. سعی ما بر این است که با رعایت اهداف این کتاب و ملاحظه سطح آشنایی خوانندگان با مباحث زیست‌شناسی، تاحد ممکن، ضمن خودداری از ذکر اصطلاحات فنی، از طریق استناد و اشاره به موارد و مثالهای قابل لمس و درک برای افراد غیرمتخصص، این مفاهیم را توضیح دهیم.

منتظر از گونه یا نوع^۱ مجموعه‌ای از افراد زنده است که به یکدیگر شباهت دارند و می‌توانند با هم‌دیگر زاد و ولد کنند و افرادی مشابه خود پدید آورند؛^۲ برای مثال مجموعه سگها را گونه سگ و مجموعه درختان زردآلو را گونه زردآلو و به همین قیاس مجموعه افراد انسانی را گونه انسان می‌نامیم. افراد متعلق به یک گونه با وجود شباهتهای اساسی تفاوتها بی نیز با یکدیگر دارند. بهترین مثال برای توضیح و تفهیم این مطلب، تفاوتها بین افراد انسانی است که برای افراد غیرمتخصص در زیست‌شناسی نیز قابل لمس است. ما معمولاً افراد را از روی تفاوتها بی که در اندامهای صورت و سر، یا مشخصات عمومی بدن، مانند ارتفاع قامت و عرض شانه‌ها دارند تشخیص می‌دهیم. با اینکه هر فرد دوچشم و گوش وابرو و یک بینی و دهان دارد، جزئیات شکل این اندامها به حدی متنوع است که ما، خویشان و آشنايان خود را از میان هزارها و حتی میلیونها فرد ساکن در یک منطقه بسهولت تشخیص می‌دهیم. یادآوری می‌کنیم که تفاوت انسانها به اختلاف در اندامهای سر و صورت محدود نیست، بلکه خواص بیرونی بخش‌های دیگر بدن نیز این تفاوتها را نشان می‌دهند و در واقع تفاوتها ظاهری، تنها بخش کوچکی از ویژگیهای هر فرد است. درون بدن هر انسان میلیونها ترکیب متنوع وجود دارد که هر کدام دارای نقش و وظیفه‌ای خاص است و برخی از آنها کیفیت بروز خواص بیرونی را

۲. این نحو تعریف گونه در مورد جاندارانی صدق می‌کند که تمایز جنسی یا تفکیک جنسیت یافته‌اند؛ یعنی افراد متعلق به یک گونه از دو جنس نر و ماده تشکیل می‌یابند. در تعریف مذکور آن بخش از عبارت که می‌گوید: «می‌توانند با هم دیگر زاد و ولد کنند و افرادی مشابه خود پدید آورند» در تعبیر دقیقترا این معنارا برای جاندارانی که افراد متعلق به گونه همه جنس واحد دارند، یعنی جنس نر و ماده پدید نیامده است، تعریف گونه با این عبارت مقبولتر است: «گونه مجموعه افراد، اس-ک، ۱، ۰۰۱، ۰۰۱، ۰۰۱، ۰۰۱، افرادی مشابه خود پدید آمده‌اند».

هدایت و کنترل می‌کند. انسانها در جزئیات ترکیب صدھا، هزارها و احتمالاً میلیونها نوع از این مواد با یکدیگر تفاوت دارند، ولی این تفاوتها از بروز شباهتهای اساسی بین این افراد - که طبقه‌بندی آنها را در گونه واحد ممکن می‌سازد - جلوگیری نمی‌کند.

وجود تفاوت بین افراد گونه منحصر به نوع انسانی نیست. اگر گونه‌های حیوانی مانند حیوانات اهلی (نظیر اسب، گوسفند و گاو) را با دقت بررسی کنیم به این نتیجه خواهیم رسید که افراد متعلق به یک گونه با وجود شباهتهای اساسی، با یکدیگر تفاوتها محسوسی نیز دارند. همچنین اگر مجموعه بوتهای گندم در یک مزرعه، شهر، کشور، قاره و حتی تمام جهان را با دقت بررسی کنیم در بین آنها تفاوت‌هایی را مانند تفاوت‌های میان افراد انسانی مشاهده خواهیم کرد.

حال بینیم که منشأ این قبیل تفاوتها چیست؟ این تفاوتها چگونه تظاهر می‌کنند؟ و سرانجام چه نقشی از لحاظ تعیین محدوده انتشار یک گونه، بویژه تفاوت‌های افراد یک گونه در مناطق مختلف حوزه انتشار دارند؟ برای سهولت توضیح مطلب، نوعی طبقه‌بندی در ارائه نکات اصلی، به ترتیب زیر به عمل می‌آوریم:

- صفات ارثی در موجودات زنده از طریق بخشایی از کروموزومها (اندامکهای واقع در هسته سلول) ایجاد و از نسلی به نسل بعد منتقل می‌شود. هر یک از این بخشها عملکرد مستقلی دارند.^۱ بخشی از ساختمان اندام یا ترکیبات ناقل صفات ارثی که یک صفت مشخص را منتقل می‌کند در اصطلاح ژن نامیده می‌شود.

- صفتی مانند رنگ چشم در انسانها را در نظر بگیرید. این صفت در همه افراد انسانی وضع ثابت و کاملاً یکنواختی ندارد؛ به بیان دیگر ژن موجود یک صفت ممکن است حالتهای متفاوت و در نتیجه آثار متعدد (روی یک خصلت در بخش معینی از کالبد) ایجاد کند؛ در این صورت گفته می‌شود که یک ژن آلل‌های متفاوت دارد. بسیاری از ژنهای در جانداران به صورت آلل‌های متفاوت تظاهر می‌کنند. برای تبدیل یک ژن به آلل جدید، تغییر در ساختار شیمیایی ترکیبات ناقل صفات ارثی ضروری است. این

۱. حداقل در سطح بحث این نوشه می‌توان عملکرد مستقل برای اجزای ناقل و موجود صفات ارثی منظور کرد.

تحول - که به صورت یکباره و در بیشتر موارد مستقل از شرایط و عوامل عادی محیط رخ می دهد - جهش نامیده می شود؛ پس می توان گفت تفاوت های ارثی بین افراد متعلق به یک گونه، در نتیجه ظهور آلهای در دوران گذشته است.

وقتی مردی که چشمان آبی رنگ دارد بازنی دارای چشمان سیاه ازدواج می کند، فرزندان این زوج، آلهای موجود رنگ آبی و سیاه را دریافت می کنند؛ در نتیجه ساختمان ژنتیک متنوع یا آلهای متفاوت ناظر بر صفات مشخص را دارا می گردند.

- اگر هر زن به صورت واحد تظاهر می کرد، نتیجه این می شد که یک خصلت معین - اعم از آنکه در تفاوت های ظاهری جاندار، مانند شکل و وضع اندام های سرو صورت تظاهر کند یا در تعیین خصلتها درونی نقش داشته باشد - در همه افراد یک گونه به شکلی مشخص و ثابت و مشابه بروز می نمود و اگر این حالت در همه زنان وجود داشت، همه افراد یک گونه از هر لحظه مانند یکدیگر و به تعبیر ساده تر، نسخه های تکراری یک نوشته واحد می شدند؛ در حالی که چنین نیست. هر زن به صورت تعداد کثیری آلل تظاهر می کند؛ یعنی هر صفت یا هر جزء معین از ساختار کالبد - اعم از متظاهر یا غیر متظاهر در بیرون - به صورت های مختلفی ایجاد می شود. این امر راز اصلی تفاوت های درون گونه ای است.

- روند زاد و ولد در جاندارانی که تفکیک جنسیت یافته اند، مستلزم مشارکت دو فرد از جنس متفاوت یعنی یک فرد مذکر و یک فرد مؤنث است که هر کدام از این دو فرد نطفه ای برای تشکیل یک تخم - که منشأ پیدایش جاندار جدیدی خواهد بود، می فرستند. سلولهای بدن هر جاندار از هر زن دو عدد یا دو نسخه همراه دارند. زمانی که نطفه تولید می شود سلول نطفه از هر زن فقط یک نسخه دریافت می کند؛ به همین دلیل تعداد زنانها و کروموزومهای داخل نطفه $\frac{1}{2}$ تعداد موجود در سلولهای عادی است. وقتی دو سلول نطفه (یکی از جنس مذکر و دیگری از جنس مؤنث) با هم ترکیب شوند سلول تخم از هر زن دو نسخه (یکی از پدر و دیگری از مادر) دریافت می کند.

- فرض کنید جانداری بسیار ساده، ۱۰ زن متمایز در ساختمان ارثی خود داشته باشد. براساس قاعده مذکور از هر زن دو نسخه در سلولهای عادی بدن این جاندار وجود

دارد؛ یعنی در مجموع ۲۰ ژن که دویه‌دو همتای یکدیگرند. همچنین فرض کنید که ۱۰ ژن دریافت شده از جنس مذکور با ۱۰ ژن رسیده از جنس مؤنث تفاوت داشته باشند. برای سهولت بیان ژنهای رسیده از جنس مذکور را با حروف بزرگ ABCDEFGH، ۱۱، و ژنهای رسیده از جنس مؤنث را با حروف کوچک a b c d e f g h i j نشان می‌دهیم. ساختار ژنتیک این موجود فرضی بدین ترتیب است:

A a B b C c D d E e F f G g H h I i J j

وقتی این موجود به مرحله زاد و ولد برسد و نطفه تولید کند، $\frac{1}{2}$ ژنهای موجود (از هر چفت ژن همتا فقط یکی) به گامت یا نطفه وارد می‌شود. در یک نطفه ممکن است ۱۰ ژن از جنس مذکور A B C D E F G H I J وارد شود، یا ممکن است گزینش ژنهای به ترتیبی باشد که ۹ ژن از جنس مذکور با یک ژن از جنس مؤنث به صورت a B C D E F G H I J در نطفه قرار گیرد. این ترکیب ممکن است به صورتهای دیگری مانند A b C D E F G H I J، C D E F G H I J، یا A B c D E F G H I J و... باشد. به همین قیاس ترکیبات دیگری با ۸ ژن از جنس مذکور و ۲ ژن از جنس مؤنث (a b C D E F G H I J) به صورتهای مختلف، یا با ۷ ژن از جنس مذکور و ۳ ژن از جنس مؤنث (a b c D E F G) به صورتهای متفاوت ممکن است پدید آید. انواع ساختارهای ژنتیک که در نطفه‌های این موجود فرضی ممکن است ظهر کند، $2^{10} = 1024$ نوع خواهد بود.

اگر نطفه این موجود فرضی با فرد مشابه آن - که او هم می‌تواند ۲^{۱۰} نوع نطفه با ترکیبات متفاوت فراهم کند - ترکیب شود، زاده‌های آنها $2^{10} \times 2^{10} = 2^{20}$ (رقمی بالاتر از ۸۴۳ هزار) نوع ساختار ژنتیک متفاوت پدید خواهند آورد. نتیجه آن است که وقتی موجودات زاد و ولد کنند، هزارها، میلیونها و حتی صدها میلیون ساختار ژنتیک متنوع و طبعاً متفاوت با یکدیگر ایجاد می‌کنند. حاصل این نوع آن است که هر کدام از آنها توانهای متفاوتی در برخورد با شرایط محیطی مانند مقاومت در برابر عوامل فیزیکی (نظیر میزان آب، کمی و زیادی حرارت)، مقابله با آفات و بیماریها و فور یا فقر عوامل غذایی) بروز می‌دهند. این نوع تفاوتها را در اصطلاح تفاوت‌های بیوتیپی و هرگروه از آنها را که نیازها یا توانهای مشابه دارند در اصطلاح یک بیوتیپ می‌نامند. مجموعه

عوامل محیط در هر منطقه - اعم از عوامل فیزیکی و زیستی - یک دسته از بیوتیپهای سازگار را انتخاب و بیوتیپهای کم سازگار یا ناسازگار را حذف می‌کند. مجموعه بیوتیپهای منتخب در هر محیط را که با عوامل اصلی و برتر محیط سازگاری بالاتری دارند و جمعیت^۱ متعلق به گونه را در آن منطقه تشکیل می‌دهند، اکوتویپ یا تیپ اکولوژیک می‌نامند؛ برای مثال گیاهانی وجود دارند که در برخی از مناطق در سایه درختان جنگلی و در مناطق دیگری از حوزه انتشار خود زیر تابش مستقیم نور زندگی می‌کنند. مقایسه این دو گروه نشان می‌دهد که گیاهان مستقر در سایه درختان، دارای برگهای بزرگتر با ضخامت کمتر و گیاهان رویده در زیر تابش مستقیم نور، دارای برگهای کوچکتر با ضخامت بیشتر هستند. وقتی در محیط واحدی بذور گیاهان مستقر در این دو منطقه را کنار هم بکاریم، تفاوت‌های اولیه را تا حد زیادی حفظ می‌کنند. این امر نشان می‌دهد که تفاوت‌های مذکور ناشی از سازگاری کوتاه مدت و گذرا با شرایط و عوامل محیط نیست؛ به همین دلیل وقتی که گونه‌های گیاهی و حیوانی حوزه‌های انتشار وسیعی دارند، به صورت اکوتویپهای متمایز ظاهر می‌کنند و به بیان دیگر داخل محدوده گونه‌ای، اکوتویپها یا تیپهای اکولوژیک شخصی پدیده می‌آیند. توان یک گونه برای ظاهر اکوتویپها (ایجاد ساختارهای ژنتیک با تواناییهای متفاوت برای سازگاری با شرایط متنوع محیط) از عوامل اصلی در تعیین حوزه‌های انتشار گونه است (تورسون، ۱۹۶۲، ص ۲۱۱-۲۵۰).

پیدایش تفاوتها و تنوعات در گونه انسان نیز از این قاعده مستثنیست. انسانهایی که در مناطق متفاوت زندگی می‌کنند در بروخورد با نقش انتخابگر محیط، همین تفاوتها را پدیده می‌آورند؛ مانند میزان ماده ملاتین در پوست بدن (درجه تیرگی و روشنی پوست)، بلندی قامت، اندازه طول دست و پا نسبت به بدن، شکل لبها و دهان، ارتفاع و کشیدگی یینی و میزان مقاومت یا حساسیت در برابر عوامل بیماری‌زاگی مستقر در هر منطقه. البته باید یادآوری کنیم که جابجایی انسانها از جانداران دیگر بیشتر است.

۱. جمعیت، مجموعه افراد متعلق به یک گونه در زمان و مکان معین است.

و امروزه توان کنترل انسان بر عوامل زیستی (بیماریها و آفات) نقش انتخابگر محیط را کاهش داده است.

کلاین یا اکوکلاین

وقتی می‌توان تفاوت‌های اکوتیپیک را بسهولت مشاهده کرد که افراد یک گونه به صورت جمعیتهای منفصل از یکدیگر انتشار یابند. هنگامی که فاصله بین جمعیتهای مستقل به حد کافی زیاد و اختلاف شرایط اکولوژیک بین محل استقرار جمعیتها بیشتر باشد، بروز تفاوت بین اکوتیپها محسوس‌تر است. در برخی از موارد افراد متعلق به یک گونه نه تنها دارای حوزه انتشار وسیعی هستند، بلکه بین جمعیتها فاصله‌ای وجود ندارد و نحوه انتشار گونه، متصل و پیوسته است؛ مانند یک گونه‌گیاهی یا حیوانی که از عرضهای جغرافیایی پایین (نزدیکیهای استوا) تا عرضهای جغرافیایی بالاتر (نزدیکیهای دوازده قطبی) انتشار دارد، یا در یک فلات وسیع از حاشیه اقیانوس تا وسط قاره - که در شرایط اکولوژیک تفاوت‌های محسوسی دارند - پراکنده است. در این قبیل شرایط از یک حاشیه منطقه انتشار تا حاشیه دیگر، نوسان تدریجی و دارای یک جهت منظم در تغییر، دیده می‌شود؛ این قبیل تغییرات منظم وجهت‌دار را در اصطلاح اکولوژی گرادیان^۱ می‌نامند. گاهی گرادیانها به صورت فشرده و در یک سطح محدود بروز می‌کنند؛ برای مثال از بالای کوه تا دامنه در میزان دما و مقدار نزولات جوی، کاهش منظمی وجود دارد، یا در دره‌هایی که حالت بسته دارند و در گذشته محل استقرار دریا بوده‌اند از لبه‌های دره تا خط القعر (عمیقترین نقطه دره) مقدار املاح محلول در عصاره خاک دارای افزایش منظمی است. در این شرایط گیاهان یا حیوانات در خواص مورفولوژیک (ویژگیهای ظاهری کالبد) و خواص درونی (ویژگیهای بیوشیمیایی) تفاوت‌هایی بروز می‌دهند که از یک منطقه تا منطقه دیگر - به موازات گرادیانها - حالت تدریجی و پیوسته دارد. این تغییرات را در اصطلاح کلاین می‌نامند که در زبان انگلیسی به معنای شب است؛ به این ترتیب کلاین و اکوتیپ همان تغییرات ناشی از انتخاب محیط در روی بیوتیپهاست؛

1. gradient

یعنی انتخاب بیوتیپهای سازگار و حذف بیوتیپهای کم سازگار و ناسازگار، با این توضیح که در مورد اکوپیها، تفاوتها روی جمعیتهای منفصل و در کلینهای روى جمعیتهای متصل - به تعبیر دقیق‌تر روی گونه‌های دارنده حوزه انتشار متصل و پوسته - ظاهر می‌کند.

فصل هشتم

تقسیم بندیهای اقلیمی

قبل از آنکه اصول تقسیم بندیهای اقلیمی بیان شود، اشاره‌ای گذرا به سه نکته زیر ضروری و مفید جلوه می‌کند:

۱. ارتباط جغرافیای زیستی و اقلیم‌شناسی. وضعیت آب و هوایی، مهمترین عامل در تعیین حوزه انتشار جانداران است؛ زیرا گونه‌های جانداران در چهارچوب محدود و مشخصی از شرایط محیط، قادر به زندگی هستند. اگر چه شرایط محیط به عوامل گوناگونی بستگی دارد در نهایت از عوامل اصلی اقلیمی، مانند میزان بارندگی، نحوه توزیع نزولات جوی در سال و میزان گرما، نور و نوسانات دمایی در فصول نشأت می‌گیرد. علاوه بر این، وضعیت آب و هوایی از عوامل اصلی تعیین‌کننده نوع خاک است و در مناطقی که عوامل آب و هوایی مشابه وجود دارد در درازمدت خاکهای مشابه پدید می‌آید؛^۱ به همین دلیل کاملاً طبیعی است که در وضعیتهاي اقلیمي مشابه و م Alla به دلیل پیدايش خاکهای مشابه، مجموعه‌ای از شرایط محیطي يكسان استقرار يابند و چنین مجموعه‌اي، قطعاً گزیده يا گزیده‌هایی از جانداران يكسان يا دست‌کم دارندگان نيازهای اکولوژیک مشابه را پرورش دهند؛ از اين رو فهم و تفسير جغرافیای زیستی بدون توجه به جغرافیای اقلیمهها ناقص و حتی غیر ممکن است. اين نکته را هنگام بررسی تقسیم بندیهای اقلیمی و انطباق حوزه‌های انتشار انواع زیستگاههای اصلی کره زمین با انواع اصلی اقلیمهها می‌توان لمس کرد.

۱. قانون داکوچف

۲. مفهوم هواشناسی و آب و هواشناسی . هواشناسی و آب و هواشناسی (اقلیم‌شناسی) با اینکه با هم مرتبطند از لحاظ موضوع بررسی و نیز هدف مطالعه با هم تفاوت دارند. منظور از کلمه هوا، حاصل تلفیق مجموعه روندهای فیزیکی و شیمیایی و بیولوژیک در اتمسفر و سطوح بالایی خشکیها و دریاهاست. بررسی حاصل تلفیق مجموعه روندهای مذکور را در مقاطع زمانی کوتاه هواشناسی^۱ می‌نامند. اگر مجموعه شرایط جوی (مجموعه حالت‌های هوا) را در مقاطع زمانی طولانی‌تر بررسی کنیم این مجموعه را اقلیم یا آب و هوادانش بررسی آن را آب و هواشناسی^۲ می‌نامند. با استفاده از اصطلاحات دانش ریاضی، بیان تفاوت هواشناسی و آب و هواشناسی ساده‌تر است. هواشناسی مطالعه دیفرانسیل حالت‌های اتمسفر و آب و هواشناسی مطالعه انتگرال آن حالت‌هاست.

۳. اهداف و اصول تقسیم‌بندی‌های اقلیمی. نکاتی که درباره اصول تقسیم‌بندی‌های اقلیمی ذکر شده است در تمام تقسیم‌بندی‌ها به کار می‌رود. این نکات عبارتند از:

الف) در هر نوع تقسیم‌بندی یک سلسله مراتب تنظیم می‌یابد؛ بدین ترتیب که ابتدا گروههای اصلی، سپس داخل هر گروه، دسته‌های فرعی مشخص می‌شود و وقتی از گروههای کوچکتر به طرف گروههای بزرگتر حرکت کنیم درجه شباhtها کاهش می‌یابد.

ب) مبنای تمیز و تشخیص گروههای فرعی از یکدیگر و نیز گروههای اصلی از هم‌دیگر در ضوابط تعریف شده یا پذیرفته شده‌ای است که درجه شباhtها را به صورت عینی مشخص می‌کند.

ج) بعد از پذیرش یک تقسیم‌بندی، انتقال مفاهیم، ساده‌تر و سریعتر می‌شود؛ به این معنا که با تعیین محل هر شیء در سلسله مراتب تقسیم‌بندی، مجموعه وسیعی از ویژگی‌های آن شیء مشخص می‌شود؛ برای مثال وقتی می‌گوییم اقلیم منطقه‌ای، مدیترانه‌ای است، اطلاعات بسیاری به شنووندهای که با جایگاه اقلیم مدیترانه‌ای در تقسیم‌بندی‌ها آشنا‌یی دارد منتقل می‌شود.

نحوه انتخاب ضوابط در تقسیم‌بندیهای اقلیمی

اولیور (۱۹۸۷) در یک بررسی جامع، تقسیم‌بندیهای اقلیمی را براساس نحوه نگرش محققان و ضوابط مورد استفاده و استناد در تقسیم‌بندیها در دو گروه بزرگ طبقه‌بندی می‌کند:

۱. تقسیم‌بندیهای علت‌گرایانه یا علّی

در این تقسیم‌بندیها مبنای تشخیص انواع اقلیمهای علتهاست؛ یعنی انواع اصلی اقلیمهای براساس عوامل مهمی که در شکل‌گیری آب و هوای خالص دارند تعریف و رده‌بندی می‌شوند. این عوامل بسیار متعدد و مهمترین آنها عبارتند از: میزان انرژی دریافتی از خورشید و دامنه نوسان سالانه آن - که از موقعیت منطقه روی کره زمین (عرض جغرافیایی) نشأت می‌گیرد - ارتفاع منطقه از سطح دریای آزاد، زمان استقرار توده‌های هوای رسیده از مناطق مجاور، وضع منطقه نسبت به کمرندهای فشار (حرکتهای نزولی یا صعودی اتمسفر)، جهت وزش باد، کیفیت توپوگرافی و نحوه برخورد توده‌های هوا با ارتفاعات و موقعیت منطقه نسبت به خشکیها و دریاهای بزرگ (قرار گرفتن در وسط قاره‌های بزرگ، احاطه سطوح بزرگ آبهای بر منطقه یا مجاورت با آنها).

ارائه دهنده‌گان این تقسیم‌بندی در ارزیابی اهمیت و ارجحیت و نیز تعداد و ترکیب عوامل مختلف در تشخیص انواع اصلی اقلیمهای علّی با هم اتفاق نظر ندارند. تقسیم‌بندیهای علت‌گرایانه عمده‌تاً از طرف متخصصان فیزیک و دینامیک اتمسفر ارائه شده و هدف اصلی آنان معرفی نقش عوامل فیزیکی در پیدایش وضعیت اقلیمی بوده است. آشنایی با این تقسیم‌بندیها برای شناخت عوامل ایجاد‌کننده اقلیمهای ضروری است؛ اما کاربرد آن بویژه در مسائل جغرافیای زیستی و تحلیل نحوه انتشار جانداران - به دلیل عدم استفاده از معیارهای کمی برای تشخیص و تعریف مرزگروهها و تقسیمات فرعی - محدود نیست.

ما با رعایت اهداف نوشتار حاضر از ذکر نمونه‌های این نوع تقسیم‌بندیها و شرح

وجوه شباخت و تفاوت آنها و ذکر و نقد ضوابط منتخب و مقبول در هر کدام از آنها خودداری می‌کنیم. غرض ما از ذکر این مطالب صرفاً بیان موقعیت و دیدگاههای پذیرفته شده در تقسیم‌بندیهای بیوکلیما‌تولوژی است که در دنباله بحث به شرح آنها می‌پردازیم.

۲. تقسیم‌بندیهای معلوم گرایانه یا نتیجه گرایانه

در این تقسیم‌بندیها بدون توجه به عوامل پدیدآورنده وضعیت اقلیمی، بر شرایط به وجود آمده و نتایج آن تأکید می‌شود. پایه گذاران این تقسیم‌بندیها اغلب متخصصان جغرافیای زیستی واکولوژی هستند و اساس نگرش آنان با توجه به تعریف آب و هوای زیستی^۱ بسهولت قابل درک خواهد بود. بررسی آب و هوای از نظر تأثیری که برحیات جانداران می‌گذارد و بدون توجه به ترکیب و تأثیر عوامل پیدایش آن، آب و هوای زیستی یا بیوکلیما نامیده می‌شود؛ برای مثال در بررسی تأثیر اقلیم بر گیاه اینکه افزایش دما از حرکت نزولی اتمسفر ناشی می‌شود یا از نفوذ افقی یک توده هوای گرم و اینکه بارندگی بر اثر برخورد یک توده هوای قطبی با استوایی ایجاد می‌شود یا صعود یک توده هوای طرف طبقات بالای اتمسفر مهم نیست، بلکه آنچه برای گیاه مهم است زمان و شدت تأثیر گرما و میزان و کیفیت توزیع بارندگی است.

برخی از متخصصان اقلیم‌شناسی، بیوکلیما را فقط هنگام بحث از تأثیر وضعیت اقلیمی بر انسان به کار می‌برند (اولیور، ۱۹۸۷؛ از برازول، ۱۹۵۴)؛ ولی بیشتر آنان هنگام بررسی تأثیر اقلیم بر حیات همه جانداران از این واژه استفاده می‌کنند.

نکته مهمی که در شکل‌گیری دیدگاه بیوکلیما‌تولوژیستها تأثیر داشته است این است که اقلیم‌هایی با داشتن ترکیبات متفاوت از عوامل، تأثیرات یکسان یا مشابهی بر حیات جانداران دارند؛ برای مثال در منطقه‌ای که بارندگی سالانه ۶۰۰ میلیمتر و دمای

1. bioclimate

متوسط سالانه ۱۷ درجه سانتیگراد است، همان نوع پوشش گیاهی پرورش می‌باید که در منطقه دیگر با بارندگی سالانه ۵۰۰ میلیمتر و دمای سالانه ۱۴ درجه سانتیگراد وجود دارد؛ زیرا با کاهش میزان دما در منطقه دوم از میزان تبخیر و مالاً نیاز گیاهان به آب کاسته می‌شود و محیطی مانند شرایط اقلیمی منطقه اول - برغم تفاوت در میزان بارندگی - به وجود می‌آید.

کسانی که تقسیم بندیهای گروه دوم را مطرح کرده‌اند، عموماً از لحاظ جهت حرکت ذهن و روش به ترتیب زیر عمل نموده‌اند: ابتدا مناطقی از کره زمین را که توان و ظرفیت اقلیم از نظر پرورش حیات - عمدتاً پوششهای گیاهی به دلیل سهولت شناسایی و تعیین محدوده انتشار آنها - مشابه و یکسان بوده است، شناسایی و مشخص کرده‌اند، سپس هرکدام از این مناطق را در طبقه خاصی قرار داده و محدوده نوسان عوامل اصلی اقلیم، مانند بارندگی، تناوب نوری (فتوپریودیسم)، حرارت را به صورتی که با تقسیم بندی طبقه‌ها هماهنگ باشد تعیین کرده‌اند؛ به همین دلیل این گروه از تقسیم بندیها را معلوم گرا یا نتیجه گرا می‌نامیم.

اولیور (۱۹۸۷) گروه اول تقسیم بندیها را تکوینی^۱ (مبتنی بر نحوه پیدایش) و گروه دوم را امپریک^۲ (مبتنی بر معلول و نتیجه) می‌داند. مفهوم امپریک یا امپریسیسم، به لحاظ فلسفه، درک مبتنی بر تجربه است، ولی معنایی که اولیور در نوشتة خود از این لفظ مراد می‌کند با عبارت معلول گرایی یا نتیجه گرایی - حداقل با توجه به مفاهیمی که این اصطلاحات در زبان فارسی منتقل می‌کنند - با سهولت بیشتر قابل بیان و انتقال است؛ به همین دلیل در این نوشتہ به جای واژه تجربه گرا، عبارات معلول گرا و نتیجه گرا به عنوان مترادف آن به کار رفته است.

در اینجا نمونه‌هایی از تقسیم بندیهای گروه دوم را ذکر می‌کنیم.

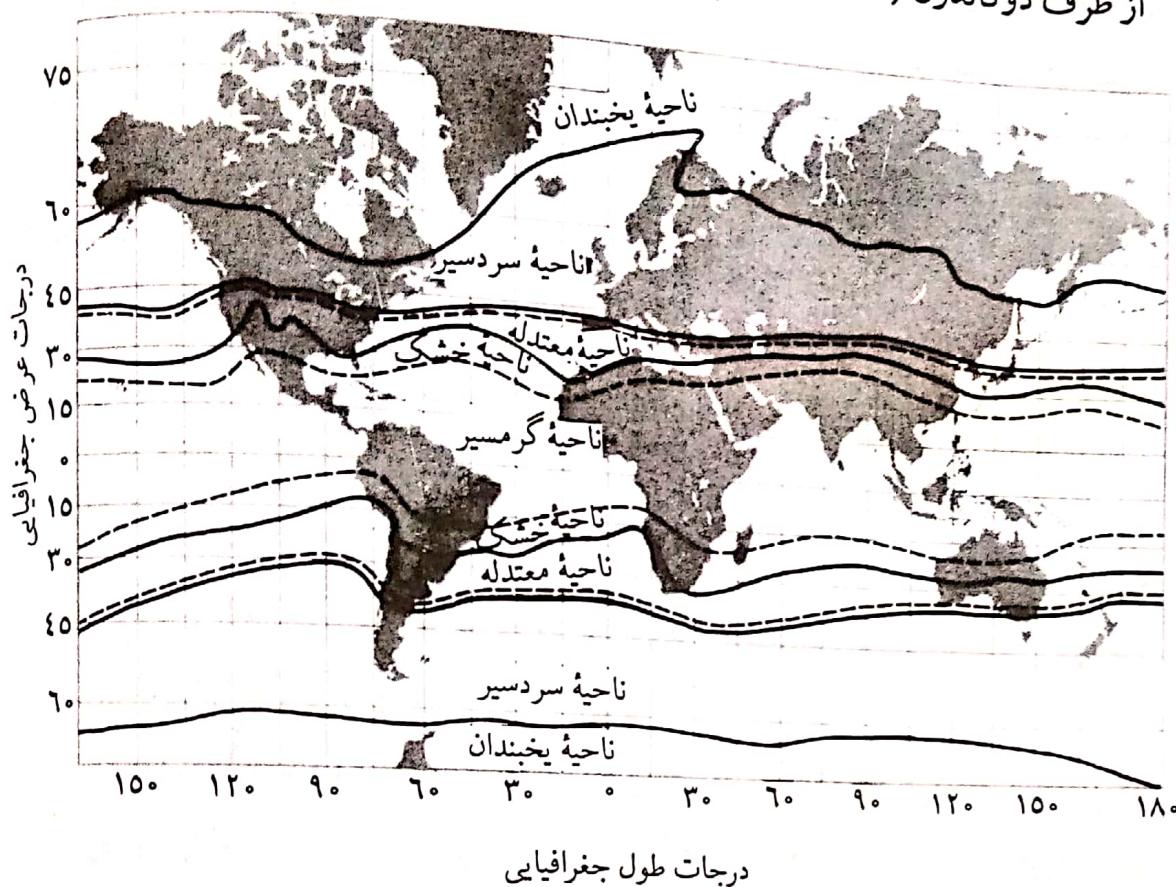
تقسیم بندی آب و هوایی کوپن
ولادمیر کوپن^۳، ۱۸۴۴، ۱۹۰۰، ۱۹۱۸ زیست‌شناس آلمانی، معروف‌ترین نوع تقسیم بندی

1. genetic

2. empiric

3. Vladimir Köppen

اقلیمها را بر مبنای کیفیت توزیع انواع اصلی پوشش‌های گیاهی روی کره زمین ارائه کرده است. منبع اصلی کار وی نقشه پوشش‌های گیاهی کره زمین است که در سال ۱۸۷۴ از طرف دوکاندول (۱۸۸۵) ترسیم شده بود (شکل ۱۸).



شکل ۱۸ تقسیمات اصلی آب و هوایی روی کره زمین براساس پوشش‌های گیاهی (کولینوکس، ۱۹۷۳؛ از دوکاندول، ۱۸۸۵)

به نظر دوکاندول پنج گروه اصلی بر مبنای پوشش‌های گیاهی کره زمین قابل تشخیص است. مرز بین این پنج گروه عمدتاً به موازات مدارها یعنی خطوط موازی خط استوا و دارنده عرض جغرافیایی یکسان استقرار می‌یابد. در چهار گروه که نامهای آنها نیز براساس کلمه *therm* یعنی حرارت و دما انتخاب شده - میزان دما، عامل اصلی تعیین محدوده انتشار است و در گروه *xerophile* به معنای خشکی دوست - ناحیه استقرار گیاهان مقاوم به خشکی - میزان بارندگی عامل اصلی است. کوپن با توجه به نظرهای دوکاندول بر مبنای کیفیت تأثیر دما و بارندگی در تعیین نوع پوشش

گیاهی، انواع اصلی آب و هوا را با استفاده از حروف A، B، C، D و E به پنج گروه تقسیم می‌کند (جدول ۳).

جدول ۳ نحوه ارتباط تقسیم‌بندی دوکاندول روی پوشش‌های گیاهی و تقسیم‌بندی آب و هوایی کوپن (کولینوکس، ۱۹۷۳)

تقسیم‌بندی پوشش‌های گیاهی دوکاندول	نیازهای اصلی پوشش‌های گیاهی	نوع پوشش گیاهی	تقسیم‌بندی آب و هوایی کوپن
megatherms منطقه گرم‌سیر	دماه بالا در تمام طول سال و بارندگی فراوان	جنگلهای مرطوب استوایی	اقلیم گرم و مرطوب بدون فصل زمستان (A)
xerophiles منطقه خشکی‌دوست	مقاوم در برابر خشکی باحداقل فصل گرم	بیابانی گرم‌سیری	اقلیم خشک (B)
mesotherms منطقه معتدل	دما و بارندگی معتدل	جنگلهای برگ‌ریز	اقلیم مرطوب با زمستان ملایم (C)
microtherms منطقه سرد‌سیر	دما پایین، رطوبت کم و مقاوم در برابر زمستان سرد و طولانی	جنگلهای سوزنی برگ	اقلیم مرطوب با زمستان سرد (D)
heikistotherms و بالاتر از مرز انتشار درختان	مقاوم در برابر شرایط قطبی منطقه یخ‌بندان	جنگلهای سوزنی برگ	اقلیم قطبی بدون فصل گرم (E) توندرا

وی در تقسیم‌بندی اقلیمی (طبقه‌ها) ارقام مشخص دما را (بر حسب مورد، دمای میانگین سردترین ماه سال یا گرمترین ماه سال) انتخاب و از این طریق مرز گروههای اصلی را تعیین می‌کند. سپس هر کدام از گروههای اصلی را براساس میزان بارندگی سالانه یا میزان بارندگی در خشکترین ماه سال و کیفیت توزیع بارندگی در طول سال به گروههای فرعی تری تقسیم می‌نماید (جدول ۴).^۱

۱. برای آشنایی بیشتر با جزئیات این تقسیم‌بندی رجوع کنید به: علیجانی، بهلول و کاویانی، محمدرضا؛ مبانی آب و هواشناسی، سازمان مطالعه و تدوین کتب علوم انسانی دانشگاهها (سمت)، تهران: ۱۳۷۱، ص ۳۴۸.

جدول ۴ خلاصه‌ای از تقسیم‌بندی کوپن (کولینوس، ۱۹۷۲)

گروه	زیرگروه	علامت اختصاری	دماه میانگین		فصل نمکر
			گردنده‌گی	سردترین ماه	
megatherms اقلیم بارانی گرم‌سیر (A)	اقلیم جنگلهای پرباران	A _f	$t_m > 18^{\circ}\text{C}$		تمام سال
	ساوان	A _w	$t_m > 18^{\circ}\text{C}$		زمستان
xerophiles اقلیم خشک (B)	استپ	B _s			
	یابان	B _w			
mesotherms اقلیم مرطوب (C)	معتدل اقیانوسی (بحري)	C _f	$-3^{\circ}\text{C} < t_m < 18^{\circ}\text{C}$		تمام سال
	معتدل با زمستان خشک (بری)	C _w	$-3^{\circ}\text{C} < t_m < 18^{\circ}\text{C}$		تابستان
	معتدل با تابستان خشک	C _s	$-3^{\circ}\text{C} < t_m < 18^{\circ}\text{C}$		زمستان
microtherms اقلیم مرطوب سردسیری (D)	اقیانوسی شمالی	D _f		$t_M > 10^{\circ}\text{C}$	تمام سال
	قاره‌ای شمالی	D _w		$t_M > 10^{\circ}\text{C}$	تابستان
heikstotherms اقلیم قطبی (E)	توندرا	E _f		$0^{\circ}\text{C} < t_M < 10^{\circ}\text{C}$	
	یخ‌بندان دائمی	E _w		$t_M < 0^{\circ}\text{C}$	

تعمق روی نحوه تعیین مرز گروههای پنجگانه آب و هوا و مهمتر از آن نحوه نامگذاری گروههای اصلی در تقسیم‌بندی آب و هوای کوپن بخوبی نشان می‌دهد که میزان استفاده و استناد وی از تقسیم‌بندی پوششهای گیاهی دوکاندول تا چه حد عمیق است. وی نه تنها پنج گروه اصلی آب و هوای منطبق با پنج گروه پوششهای گیاهی تعیین شده از طرف دوکاندول را می‌پذیرد، بلکه برای چهار گروه - که نام آنها با پسوند therm از طرف دوکاندول مشخص شده است - معیارهای کمی مبتنی بر مقادیر دما (دماه میانگین گردنده‌گی یا سردترین ماه سال) معین می‌کند و در گروه دیگر (اقلیم خشک) عبارت xerophile به معنای خشکی دوست را قبول و تأیید می‌کند و برای تعیین مرز گروه اصلی و تقسیمات فرعی آن (تاسطح زیر گروه) به ارقام دما استناد نمی‌نماید.

تقسیم‌بندیهای آب و هوای مبتنی بر تلفیق دو عامل دما و بارندگی گروهی از مؤلفان دارنده نگرش بیوکلیماتولوژیکی، انواع اقلیمهای را براساس ضرایب

متوجهی که هر کدام بر مبنای روش خاص خود از تلفیق دو عامل اصلی اقلیم، دما و بارندگی محاسبه می‌نمایند، طبقه‌بندی می‌کنند. در اینجا نمونه‌های معروف این گروه را ذکر می‌کنیم و در عین حال نحوه تحول و تکامل این دیدگاه را بررسی می‌نماییم.

نقیم‌بندی لانگ

لانگ (۱۹۱۵، ۱۹۲۰) اقلیم‌شناس آلمانی، اولین مؤلفی است که خارج قسمت بارندگی بر دما را معياری برای تقسیم‌بندی اقلیم انتخاب می‌کند؛ خارج قسمت یا ضریبی که از تقسیم بارندگی سالانه (بر حسب میلیمتر) بر دمای متوسط سالانه (بر حسب درجه حرارت سانتیگراد) به دست می‌آید. او این ضریب را فاکتور باران^۱ نامیده است که عبارت است از:

$$F_R = \frac{P}{T}$$

در تقسیم‌بندی لانگ چهار گروه اصلی بر پایه مقادیر کمی ضریب تعیین شده است (جدول ۵).

جدول ۵ تقسیم‌بندی آب و هوایی لانگ (سواز، ۱۹۶۵)

نوع اقلیم	مقدار
خیلی خشک	۱۰ - ۰
خشک	۴۰ - ۱۰
نیمه مرطوب	۱۶۰ - ۴۰
مرطوب	بالاتر از ۱۶۰

مشکل اصلی که در تشخیص نوع اقلیمها بر اساس ضریب لانگ بروز می‌کند، آن است که در مناطق سردسیر که میانگین دمای ماهانه نزدیک صفر درجه سانتیگراد و در بسیاری از ماههای سال زیر صفر (منفی) است در محاسبه میانگین دمای سالانه ارقام بسیار کوچکی به دست می‌آید؛ در نتیجه وقتی مجموع بارندگی سالانه رقمی کوچک

۱. فاکتور باران در زبان آلمانی Regnen faktor است که ترجمه انگلیسی آن Rain factor می‌شود.

مانتد ۳۰۰ میلیمتر باشد با تقسیم آن بر میانگین دمای سالانه که ۱ یا $1/5$ درجه سانتیگراد است ضریب لانگ عددی حدود ۲۰۰ یا حتی بالاتر را نشان می‌دهد؛ در حالی که این رقم با ضریب لانگ در مناطق بسیار مرطوب مانتد نواحی استوایی که بارندگی سالانه حدود ۴۰۰۰ میلیمتر و دمای متوسط حدود ۲۰ درجه سانتیگراد است مشابه است.

لانگ در ادامه کارهای خود برای رفع مشکلی که در نحوه محاسبه ضریب وجود داشت پیشنهاد کرد در مناطق سردسیر جاهایی که ارقام دمای متوسط برخی از ماهها زیر صفر (منفی) است در محاسبه میانگین سالانه، فقط ارقام ماههای بالاتر از صفر در نظر گرفته شود. اتخاذ این شیوه بالطبع به حل مشکل کمک می‌کند ولی مقایسه بین مناطق را ناقص و نارسا می‌سازد.

تقسیم‌بندی دومارتون

دومارتون (۱۹۲۵) جغرافیدان فرانسوی برای اصلاح و تکمیل روش لانگ و نقص ناشی از وجود مقادیر کوچک در مخرج کسر رقم ۱۰ را بر ارقام میانگین دما می‌افزاید. وی فرمول و ضریب پیشنهادی خود را ضریب خشکی^۱ می‌نامد که به ترتیب زیر محاسبه می‌شود:

$$I_A = \frac{P}{T+10}$$

در این فرمول P میزان بارندگی سالانه بر حسب میلیمتر و T میانگین دمای متوسط سالانه بر حسب درجه سلسیوس (سانتیگراد) است. وی با توجه به اینکه گاهی ممکن است در دو منطقه - که هدف از بررسی، مقایسه اقلیم آنها با یکدیگر است - ارقام P و T به هم نزدیک باشد ولی توزیع بارندگی مشابه هم نباشد (مثلاً یکی دارای اقلیم قاره‌ای، با تمرکز بارندگی در فصل تابستان و دیگری دارای اقلیم مدیترانه‌ای، با تمرکز بخش اعظم نزولات جوی در فصل زمستان) به منظور دقت بیشتر در مقایسه، پیشنهاد می‌کند به جای محاسبه ضریب سالانه یا علاوه بر آن، ضریب خشکی برای دوازده ماه سال به صورت

جداگانه براساس فرمول زیر محاسبه و ارقام ماهانه با یکدیگر مقایسه شود:

$$I_n = \frac{P_n}{T_n + 10}$$

در این فرمول P_n میزان بارندگی ماهانه برحسب میلیمتر و T_n میانگین دمای متوسط ماهانه برحسب درجه سانتیگراد است. دومارتون برای شرایط اقلیمی خشکترین ماه سال (ماهی که میزان بارندگی از ماههای دیگر کمتر است) اهمیت بسیاری قائل می‌شود و محاسبه ضریب دیگر را براساس داده‌های اقلیمی در خشکترین ماه سال بر مبنای فرمول زیر پیشنهاد می‌کند:

$$I_s = \frac{12 P_s}{T_s + 10}$$

در این فرمول P_s میزان بارندگی در خشکترین ماه سال برحسب میلیمتر و T_s میانگین دمای متوسط ماهانه برای خشکترین ماه برحسب درجه سانتیگراد است. وی در این محاسبه، شرایط خشکترین ماه سال را به ماههای دیگر تعمیم می‌دهد. سرانجام در سال ۱۹۳۵، دومارتون و فایول مشترکاً روش جدیدی برای تلفیق ضریب خشکی و فرمول مبتنی بر تعمیم شرایط خشکترین ماه سال بدین ترتیب ارائه کردند:

$$I_A = \frac{\frac{P}{T+10} + \frac{12 P_s}{T_s+10}}{2}$$

در این فرمول، معدل دو ضریب حاصل از فرمول سالانه و فرمول مبتنی بر تعمیم شرایط خشکترین ماه سال محاسبه می‌شود؛ به عبارت دیگر برای شرایط خشکترین ماه سال، همان اهمیت و توجه که بر مجموعه داده‌های سال (میانگین سالانه ارقام) قائل شده، منظور می‌دارد.

فرمولهای دومارتون بویژه ضریب خشکی به دلیل سهولت محاسبه و برتری محسوس نسبت به روش لانگ کاربرد وسیعی یافته است؛ با وجود این ذکر دو نکته درباره فرمول دومارتون ضروری است.

الف) نامگذاری ضریب خشکی معقول نیست، زیرا ارقام ضریب به جای آنکه میزان خشکی را نشان دهد میزان رطوبت را بیان می‌کند و مناطقی که میزان بارندگی در آنها زیاد است ارقام بالاتر ضریب را احراز می‌کنند.

ب) در مناطق خشک که میزان بارندگی سالانه بسیار پایین و در عین حال با یکدیگر متفاوت است، ضرایب حاصل از فرمول، ارقامی نزدیک به یکدیگر بوده، تفاوتهای محسوس شرایط اکولوژیک در این قبیل مناطق بیان نمی‌گردد؛ برای مثال دو منطقه با دمای متوسط سالانه ۱۶ درجه سانتیگراد یکی با بارندگی سالانه ۵۰ میلیمتر و دیگری ۶۰ میلیمتر، ارقام بسیار نزدیکی براساس ضریب دومارتون دریافت می‌کنند. درحالی که تفاوت در میزان بارندگی بین دو منطقه (۱۰ میلیمتر) مهمتر از تفاوتی است که بین ارقام ضریب است.

دومارتون ارتباط بین نوع پوشش‌های گیاهی و مقادیر ضریب خشکی را بدین صورت ارائه کرده است:

جدول ۹ ارتباط بین نوع پوشش گیاهی و مقادیر
ضریب خشکی (سوواز، ۱۹۶۵)

مقدار ضریب I_A	نوع پوشش گیاهی
$I_A < 5$	بیابان
$5 < I_A < 10$	استپ بیابانی
$10 < I_A < 20$	امکان دیم کاری
$20 < I_A < 30$	پوشش درختچه‌ای
$30 < I_A$	جنگل

تقسیم‌بندی تورنت ویت

تورنت ویت فرمولهای دومارتون، بویژه محاسبه ضریب خشکی به صورت ماهانه را مینا قرار داده و آن را تکمیل کرده است (تورنت ویت، ۱۹۴۸، ص ۹۴ - ۵۵). ضریب تورنت ویت که آن را ضریب بارندگی مؤثر^۱ نامیده است بدین ترتیب محاسبه می‌شود:

1. index of pluvioefficacy

$$I_n = 11/5 \left(\frac{P_n}{T_n - 10} \right)^{(10/9)}$$

برای دوازده ماه سال ارقام ضریب به طور جداگانه محاسبه می‌گردد. در این فرمول P_n مقدار بارندگی ماهانه بر حسب اینچ و T_n میانگین دمای متوسط ماهانه بر حسب درجه فارنهایت است. اگر به جای آحاد آنگلوساکسون، بارندگی و دما با آحاد بین‌المللی، یعنی بارندگی بر حسب میلیمتر و دما بر حسب سانتیگراد قرار داده شود، فرمول بدین صورت در می‌آید:

$$I_n = 0/1645 \left(\frac{P_n}{T_n + 12/2} \right)^{(10/9)}$$

در این حالت، مشابهت آن با فرمول پیشنهادی دومارتون بخوبی محسوس است. بعد از محاسبه ارقام ماهانه ضریب، مقدار ضریب سالانه بدین ترتیب محاسبه می‌شود:

$$I_{PE} = \sum_{n=1}^{n=12} 10 I_n$$

محاسبه ضریب ماهانه (I_n) به این دلیل که رقم حاصل از $\left(\frac{P_n}{T_n - 10} \right)$ باید به توان $\frac{10}{9}$ برسد، خالی از دشواری نیست. وی برای حل این مشکل جدولهایی تهیه کرده است که ارقام بارندگی در یک ستون و ارقام دما در ستون دیگر آن درج شده است؛ بنابراین با داشتن دو رقم P_n و T_n می‌توان ضریب ماهانه را بسهولت از روی جدول به دست آورد. وقتی جداول تورنت ویت در دسترس نباشد می‌توان با استفاده از قواعد لگاریتم این ضریب را به دست آورد؛ بدین ترتیب که ابتدا رقم داخل پراتزرا محاسبه کرده، سپس لگاریتم رقم مذکور را به دست می‌آوریم. لگاریتم را در عدد $\frac{10}{9}$ ضرب کرده، از حاصل ضرب کولگاریتم می‌گیریم، سپس عدد حاصل را در عدد $11/5$ (ضریب تعیین شده در فرمول ماهانه تورنت ویت) ضرب می‌کنیم. به این ترتیب مقدار ضریب ماهانه به دست می‌آید.

تورنت ویت ارتباط بین مقادیر سالانه ضریب I_{PE} ، نوع اقلیم و نوع پوشش گیاهی را طبق جدول زیر مشخص کرده است.

**جدول ۷ نحوه تعیین مناطق مختلف اقلیمی و نوع پوشش گیاهی
براساس مقادیر ضریب تورنت ویت**

مقادیر ضریب IPE	نوع اقلیم	نوع پوشش گیاهی
۱۲۸ و بالاتر	خیلی مرطوب	جنگلهای پرباران
۱۲۷-۶۴	مرطوب	جنگل
۶۳-۳۲	نیمه مرطوب	مرتع
۳۱-۱۶	نیمه خشک	استپ
۱۰-۰	خشک	بیابانی

- گروههای اصلی آب و هوا در تقسیم‌بندی مذکور براساس نحوه توزیع نزولات جوی به زیر گروهها یا تقسیمات فرعی‌تری بدین ترتیب تقسیم می‌شود:
۱. توزیع نزولات جوی به صورت یکنواخت در طول سال،
 ۲. کم بود بارندگی در فصل گرم،
 ۳. کم بود بارندگی در فصل سرد،
 ۴. کم بود بارندگی در طول سال.

تقسیم‌بندی آمبرژه

ساختار اصلی فرمول آمبرژه، تقسیم بارندگی بر دماست، اما به جای محاسبه میانگین دمای متوسط سال یا ماهها به دو حد انتهایی نوسان دما (مینیمموم و ماکزیمموم) توجه دارد (آمبرژه، ۱۹۳۲، ص ۴۲۳-۴۳۲). نکته اصلی در شیوه نگرش و ارائه فرمول آمبرژه این است که صرف توجه به میانگین دمای متوسط، ناقص و حتی گاهی گمراه کننده است؛ برای مثال اگر دمای یک روز یا یک ماه در منطقه‌ای بین حداقل $+3$ و حداً کثر $+27$ درجه نوسان داشته باشد متوسط دمای این منطقه در دوره مورد نظر $15 = \frac{27+3}{3}$ خواهد بود. در منطقه دیگر اگر به ترتیب حداقل و حداً کثر دما -4 و $+34$ باشد باز هم دمای متوسط همان رقم ۱۵ درجه خواهد بود؛ در حالی که وضعیت اقلیمی دو منطقه با وجود یکسان بودن دمای متوسط با یکدیگر متفاوت است. با این مقدمه آمبرژه فرمول خود را بدین صورت ارائه می‌کند:

$$Q = \frac{100 P}{\frac{M+m}{2} (M-m)}$$

در این فرمول P میزان بارندگی سالانه بر حسب میلیمتر، M میانگین دمای ماکزیمم در گرما ترین ماه سال بر حسب درجه سانتیگراد و m میانگین دمای مینیمم در سردترین ماه سال بر حسب درجه سانتیگراد است. $\frac{M+m}{2}$ تقریباً معادل میانگین دمای متوسط سال است و $M - m$ دامنه نوسان سالانه دما را منعکس می‌کند. در مناطق مرطوب $M - m$ عددی کوچک است و هرچه نوع اقلیم خشکتر یعنی رطوبت نسبی هوا کمتر باشد $M - m$ بزرگتر است؛ به این ترتیب فرمول آمبرژه با قرار دادن $M - m$ در مخرج کسر، رطوبت یا خشکی اقلیم را به نحوی بسیار مؤثر در محاسبه ضریب دخالت می‌دهد. ضریب آمبرژه را می‌توان با ساده‌تر کردن ارقام مخرج کسر بدین صورت نیز نشان داد:

$$Q_1 = \frac{100 P}{M^2 - m^2}$$

نقطه ضعف کوچکی که در این فرمول وجود دارد این است که اگر در دو منطقه ارقام m (میانگین دمای مینیمم در سردترین ماه سال) از لحاظ قدر مطلق مساوی و از لحاظ علامت جبری مخالف هم باشد؛ برای مثال در یکی $+3$ و در دیگری -3 و زمانی که این ارقام به توان دوم می‌رسد هر دو مساوی هم (9) خواهد بود. آمبرژه در سال ۱۹۵۵ فرمول خود را اصلاح و ارقام M و m را به جای درجه سانتیگراد با درجه حرارت مطلق (K°) محاسبه می‌کند و ضرایب مندرج در صورت و مخرج کسر را برای احتراز از رسیدن به ارقام کوچک تغییر می‌دهد (آمبرژه، ۱۹۵۵، ص ۴۵-۳)؛ بدین ترتیب:

$$Q_1 = \frac{1000 P}{\frac{M+m}{2} (M-m)}$$

در این فرمول P بارندگی سالانه بر حسب میلیمتر، M میانگین دمای ماکزیمم در گرما ترین ماه سال بر حسب درجه حرارت مطلق و m میانگین دمای مینیمم در سردترین ماه سال بر حسب درجه حرارت مطلق است.

با این تغییر، اشکال ناشی از تفاوت علامت جبری ارقام m در صورت تساوی قدر مطلق اعداد بخوبی رفع می‌شود؛ برای مثال در دو منطقه مذکور که در یکی $m = 3$ و در دیگری $m = -3$ است، نمایش ارقام دما با درجه حرارت مطلق بدین ترتیب خواهد بود:

$$273/2 + 3 = 276/2 \quad 273/2 - 3 = 270/2$$

رقمی که ضریب آمبرژه با استفاده از فرمول پیشین (Q_1) برای یک منطقه معین به دست می‌دهد و رقم حاصل از ضریب جدید (Q_2) برای همان منطقه با یکدیگر تفاوت چندانی ندارد و عملاً بسیار نزدیک به هم هستند؛ زیرا بزرگ شدن ارقام مخرج کسر به دلیل نمایش ارقام دما با درجه حرارت مطلق، از طریق افزایش ضریب صورت کسر (از ۱۰۰ به ۱۰۰۰) جبران می‌شود.

تقسیم‌بندی آمبرژه روی انواع اقلیم مبتنی بر نوع پوشش‌های گیاهی است. این روش ابتدا برای بررسیهای دقیق روی اقلیم مدیترانه‌ای ابداع شد؛ ولی بعدها محققان برای بررسی انواع دیگر اقلیمهای نیز همین روش را با موفقیت به کار برده‌اند.

آمبرژه عامل اصلی تعیین کننده نوع اقلیم و نیز نوع پوشش گیاهی در مناطق مدیترانه‌ای را مقدار m (میانگین دمای مینیموم در سردترین ماه سال) قرار می‌دهد و تقسیمات اصلی اقلیم مدیترانه‌ای را با توجه به مقادیر m و ارقام

جدول ۸ تقسیمات اصلی اقلیم مدیترانه‌ای
با ارقام تقریبی Q_2

ضریب Q_2 از طریق رسم یک شکل اقلیمی - محور مختصات - مشخص می‌کند که در آن مقادیر m در محور افقی و مقادیر Q_2 در محور عمودی قرار دارد. طبق این شکل اقلیمی تقسیمات اصلی اقلیم مدیترانه‌ای با ارقام تقریبی Q_2 بدین ترتیب است:

مقادیر Q_2	نوع اقلیم
۱۰-۰	صحرایی
۲۵-۱۰	خشک
۵۰-۲۵	نیمه‌خشک
۹۵-۵۰	نیمه‌مرطوب
بالاتر از ۹۵	مرطوب

فصل نهم

شکل زیستی یا تیپ بیولوژیک

مجموعه جانداران، بویژه حیوانات و گیاهانی که در وضعیت محیطی مشخص، مانند مناطق استوایی، حاره‌ای، معتدل، بیابانی و سردسیر زندگی می‌کنند، صرف نظر از جایگاهی که در نظام طبقه‌بندی احراز می‌کنند (جنس، فامیل یا رده و شاخه‌ای که به آن تعلق دارند) یک سری ویژگیهای مشابه که ثمره سازش و انطباق آنها با محیط است، بروز می‌دهند؛ برای مثال بدن بیشتر حیوانات خونگرم ساکن مناطق سردسیر از تارها و الیاف باریک پوشیده شده است که به حفاظت بدن در برابر سرما کمک می‌کند، در حالی که بدن بیشتر حیوانات ساکن مناطق بیابانی از صفحات یا پولکهای سخت و استخوانی پوشیده شده است که حفاظ بدن در برابر تغییرات شدید دما و نیز عامل مؤثری در کاهش تعریق بدن است. هر کدام از این گروه ویژگیها در واقع یک شکل زیستن (فرم‌زیستی) یا به عبارت بهتر یک نوع انطباق با محیط است. در زبان انگلیسی این معنا را شکل زیستی^۱ و در زبان فرانسه تیپ بیولوژیک^۲ می‌نامند. شکلهای زیستی حیوانات به دلیل تنوع زیاد آنها، بویژه کثرت حالت‌های حد واسط تا به حال طبقه‌بندی نشده است، ولی درباره گیاهان به دلیل سهولت نسبی طبقه‌بندی و مخصوصاً ثابت بودن گیاهان در سطح زمین و انطباق بیشتر شکلهای زیستی آنان با وضعیت محیط، تقسیم‌بندیهای مشخص و جامعی ارائه شده است.

از دیرباز گیاه‌شناسان به این نکته توجه داشته‌اند که در چهارچوب وضعیت

اقلیمی مشخص، شکل گیاهان و رشد آنها از نظر ارتفاع پوشش گیاهی، وجود طبقات مشخص با ارتفاعهای متفاوت (درخت، درختچه، بوته و پوشش علفی) و سهم هر کدام از این لایه‌ها در ترکیب پوشش گیاهی عمدتاً به عوامل اصلی اقلیم، مانند میزان بارندگی، نحوه توزیع آن در فصول، میزان دما و نوسان آن بستگی دارد.

اولین کوششها برای تشخیص و طبقه‌بندی شکلهای زیستی گیاهان به وسیله هومبولت (۱۸۰۶) و بعد از وی از طرف کرنر^۱ (۱۸۶۳) و گریس باخ (۱۸۷۲) صورت گرفته است (برون بلاتکه، ۱۹۳۲). آنان شکل زیستی را با اصطلاحات دیگری مانند شکل رشد^۲ و شکل رویشی^۳ بیان کردند.

در سال ۱۹۰۳ رونکیه - گیاه‌شناس دانمارکی - جامعترین شکل تقسیم‌بندی اشکال زیستی را بر مبنای معیارهایی بسیار ساده و در عین حال مهم و اساسی (کیفیت گذراندن فصل دشوار سال) پایه گذاری کرد. دقت و نبوغ رونکیه در این نکته نهفته است که محل قرارگرفتن یا به عبارت دقیق‌تر ارتفاع جوانه‌ها را - که شاخ و برگ و گلهای سال بعد، از رشد آنها حاصل می‌شود - در تقسیم‌بندی گیاهان به عنوان معیار اصلی انتخاب می‌کند و آنها را به پنج گروه تقسیم می‌نماید:

۱. فانروفیت‌ها^۴: گیاهانی که جوانه‌های زمستانی یا جوانه‌های احیا کننده آنها بالاتر از ارتفاع ۲۵ سانتی‌متری سطح خاک قرار می‌گیرد؛ مانند همه درختان و درختچه‌ها.

۲. کامفیت‌ها^۵: گیاهانی که جوانه‌های مولد شاخ و برگ سال بعد آنها بین ارتفاع ۲۵ سانتی‌متری و سطح خاک قرار می‌گیرد؛ مانند گیاهان بوته‌ای پاکوتاه.

۳. همی کریپتوфیت‌ها^۶: گیاهانی که جوانه‌های مولد شاخ و برگ سال بعد آنها در سطح زمین قرار می‌گیرد و در فصل نامساعد سال بقایای شاخ و برگ سال قبل یا لایه‌های نازک برف آنها را در برابر عوامل محیطی نامساعد حفظ می‌کند؛ مانند یونجه و مینای چمنی.

۴. کریپتوفت ها^۱. مجموعه گیاهانی که جوانه زمستانی آنها در زیر خاک (انواع پیازها و غدها) یا در داخل آب قرار می‌گیرد - به شرحی که در سطور آتی اشاره خواهد شد رونکیه این گروه را در تقسیم‌بندی‌های بعدی خود به سه زیرگروه مجزا تقسیم می‌کند.

۵. تروفیت ها^۲. مجموعه گیاهان یکساله‌ای که دوره رشد و تکمیل سیکل حیاتی آنها یکسال یا کمتر است. تفاوت اصلی این گروه با گروههای دیگر آن است که جوانه مولد نسل بعد، از بوته مادر جدا می‌شود و به صورت دانه در می‌آید و در فصل نامساعد سال تنها باقیمانده نسل قبل است؛ در حالی که در گیاهان گروههای دیگر علاوه بر تولید دانه برای ایجاد نسل بعد، در فصل نامساعد سال جوانه‌هایی برای ایجاد شاخ و برگ و گلهای سال بعد متصل به بوته مادر حفظ می‌شود؛ بدین ترتیب ملاک اصلی تشخیص چهار گروه اول در تقسیم‌بندی رونکیه، محل استقرار همین جوانه‌های احیاکننده است؛ به بیان ساده‌تر تروفیت‌ها اصولاً جوانه احیاکننده به مفهوم و تعریفی که جوانه‌های زمستانی در چهار گروه نخست طبقه‌بندی دارا هستند، ندارند و استمرار نسل آنها از سالی به سال بعد تنها از طریق دانه‌ها برقرار می‌شود.

رونکیه در سال ۱۹۰۵ تقسیم‌بندی خود را با تغییراتی کاملتر کرده است:

- تشخیص و ایجاد گروه جدیدی به نام اپی‌فیت‌ها^۳ که گیاهان پیچیده و بالا رونده را شامل می‌شود. این گیاهان ساقه قائم ندارند و با تکیه بر شاخه‌های گیاهان دیگر، ساقه‌ها و جوانه‌های زمستانی خود را به ارتفاعات بالاتر می‌رسانند. اهمیت این گروه در جنگلهای متراکم و انبوه استوایی و حاره‌ای بیشتر است. گیاهان دیگری که در خاک اندک موجود در لابلای تنه یا شاخه درختان و در ارتفاع بسیار زیاد از سطح خاک می‌رویند و طفیلی و انگل نیستند نیز در گروه اپی‌فیت‌ها قرار دارند.

- گروه کریپتوفت‌ها به سه زیرگروه به ترتیب زیر تقسیم می‌شوند:

الف) هلوفت‌ها^۴. گیاهان آبزی‌ای که جوانه‌های احیاکننده آنها درون آب

غوطه‌ور است، ولی ساقه‌های رویشی آنها بالاتر از سطح آب نیز قرار می‌گیرد؛ مانند لوثی و بارهنگ آبی.

ب) هیدروفیت‌ها^۱. گیاهان آبزی‌ای که اندامها و جوانه‌های زمستانی آنها به طور دائم درون آب غوطه‌ور است؛ مانند نیلوفر آبی و ظیدریلا.

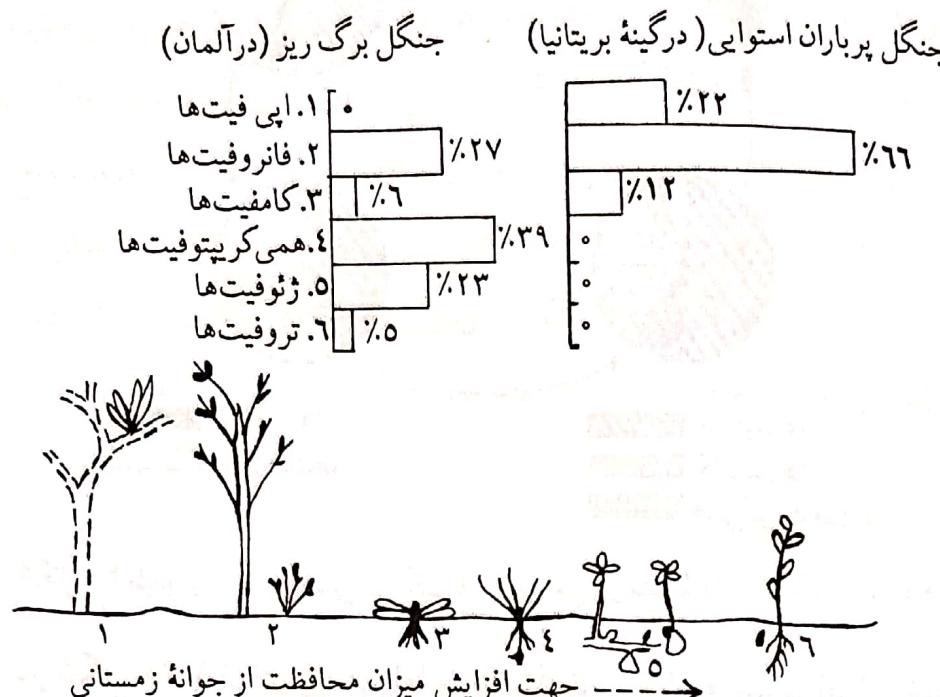
ج) ژئوفیت‌ها^۲. گیاهانی که جوانه زمستانی آنها درون پیاز یا غده و زیرخاک قرار دارد؛ مانند زنبق، لاله و ثعلب.

طیف زیستی^۳

مفهوم طیف زیستی و نحوه ترسیم و نمایش آن را با ذکر یک مثال بسهولت می‌توان بیان کرد. فرض کنید در یک منطقه جنگلی تعداد گونه‌های گیاهی موجود و تیپ بیولوژیک هر یک از گونه‌ها مشخص گردیده است و درنهايت معلوم می‌شود که در مجموع ۲۰۰ گونه گیاه با این توزیع از لحاظ شکل زیستی در منطقه وجود دارد: اپی فیت‌ها، ۲۲ گونه؛ فانروفیت‌ها، ۶۴ گونه؛ کامفیت‌ها، ۶ گونه؛ همی‌کریپتوفیت‌ها، ۲۸ گونه؛ ژئوفیت‌ها، ۲۰ گونه و تروفیت‌ها، ۶۰ گونه. اگر تعداد گونه‌های متعلق به شکلهای زیستی را به جای ارقام مطلق، به صورت درصد نسبت به مجموع نشان دهیم، این شکل نمایش سهم نسبی هر کدام از شکلهای زیستی، در اصطلاح طیف بیولوژیک یا طیف زیستی نامیده می‌شود. با این مقدمه طیف زیستی عبارت است از نمایش سهم نسبی هر یک از شکلهای زیستی به صورت درصد نسبت به مجموع.

در طبقه‌بندی رونکیه شکلهای زیستی، فقط گیاهان پیدازا را در بر می‌گیرد و گیاهان نهان زا، مانند سرخسها، قارچها و خزه‌ها در این تقسیم‌بندی وارد نمی‌شوند و در طیف زیستی به ترتیبی که رونکیه پیشنهاد و رایج کرده است ملاحظ نمی‌گردند. ترسیم و نمایش طیف زیستی روش مناسبی برای بیان ساختار و ترکیب پوشش گیاهی در مناطق اقلیمی مختلف و انواع زیستگاه‌هاست - که تعریف و شرح دقیق آنها در مبحث

بعد از آن می‌شود. معمولاً برای سهولت مقایسه، طیف زیستی را به صورت تصویری ارائه می‌کنند؛ برای مثال ترکیب طیف زیستی در جنگلهای پرباران استوایی و جنگلهای برگ ریز منطقه معتدل و مقایسه آنها با یکدیگر در شکل ۱۹ نشان داده شده است.

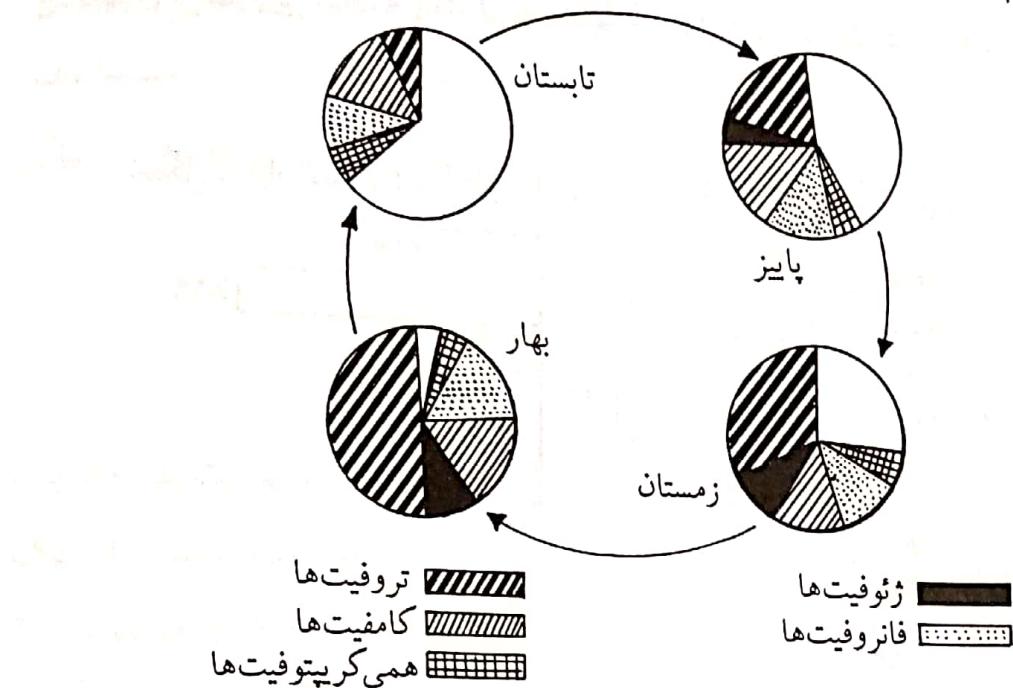


شکل ۱۹ مقایسه طیف زیستی جنگلهای استوایی و معتدل (اودوم، ۱۹۷۱؛ از برون بلانکه، ۱۹۳۲)

ارقام مندرج در شکل ۱۹ نشان می‌دهد که اپی فیت‌ها در طیف زیستی جنگلهای استوایی با داشتن ۲۲ درصد سهم در ترکیب پوشش گیاهی، از اهمیت خاصی برخوردارند؛ در حالی که در ترکیب طیف زیستی مناطق معتدل مطلقاً مشارکت ندارند. همچنین سهم فانروفیت‌ها در پوشش گیاهی جنگلهای استوایی ۶۶ درصد است؛ در حالی که در منطقه معتدل فقط ۲۷ درصد طیف زیستی را به خود اختصاص داده‌اند. گیاهان پاکوتا و یکساله (گروههای همی‌کریپتوفیت، ژئوفیت و تروفیت) نیز در منطقه معتدل در مجموع ۶۷ درصد طیف زیستی را تشکیل می‌دهند؛ در حالی که سهم آنها در جنگلهای استوایی به صفر رسیده است.

از کاربردهای دیگر طیف زیستی، نمایش و تشریح تحولات پوشش گیاهی در طول سال است. در بیشتر مناطق معتدل در فصلهای مختلف سال، ترکیب پوشش گیاهی

از نظر تعداد گونه‌ها و نوع فعالیت حیاتی تغییر می‌یابد. این قبیل تحولات را نیز می‌توان از طریق ترسیم وارائه طیف زیستی برای فصول مختلف سال، نشان داد (شکل ۲۰).



شکل ۲۰ طیفهای زیستی فصلی در یک ناحیه مرتعی در منطقه مدیرانه (او زندان، ۱۹۶۴)

در شکل ۲۰ طیفهای زیستی اواخر فصول ترسیم شده است. فضای خالی در این طیفها نشان دهنده سهم گیاهانی است که فعالیت حیاتی آنها متوقف گردیده است. افزایش محسوس سهم این گیاهان در فصل تابستان و بالا بودن سهم نسبی آنها در فصول پاییز و زمستان بخوبی تأثیر خشکی تابستان و کاهش دما در پاییز و زمستان را در طیفهای زیستی نشان می‌دهد. نوسان سهم گیاهان یکساله، بویژه افزایش محسوس سهم آنها در فصل بهار نیز در ترکیب فصلی طیفها نشان داده شده است.

استفاده از روش ترسیم طیف زیستی با وجود مزایای متعدد در برخی از شرایط ممکن است نتایج گمراه کننده‌ای داشته باشد. این قبیل پیامدها از ماهیت روش سرچشمه می‌گیرد. برای سهولت بیشتر در بیان مطلب از یک مثال استفاده می‌کنیم. دو منطقه الف و ب را در نظر بگیرید که در هر دو منطقه پوشش جنگلی متشكل از سه لایه درختی، درختچه‌ای و علفی است و سهم هر کدام از این سه لایه اصلی نیز در هر دو منطقه مساوی یا نزدیک به هم است؛ مثلاً پوشش درختی ۶۰ درصد مساحت زمین را

می پوشاند. اشاره کنیم که منظور از پوشش درختی، تصویر تاج درختان بر روی سطح زمین است. در هر دو منطقه مجموع تعداد گونه های گیاهی ۱۰۰ فرض می شود. پوشش درختی منطقه الف از لحاظ تعداد گونه های درختی فقیر تر است و در مجموع از ۳ گونه درخت تشکیل می یابد؛ در حالی که در منطقه ب تعداد گونه های درختی بیشتر است و پوشش درختی از ۲۰ گونه متمایز تشکیل می یابد. گروه فانروفت در منطقه الف ۳ درصد و در منطقه ب ۲۰ درصد طیف زیستی را در بر می گیرد^۱؛ در حالی که سهم پوشش درختی از لحاظ ساختار رویشی در دو منطقه مساوی (۶۰ درصد سطح زمین) است. از این لحاظ است که گفته می شود طیف زیستی رونکیه، طیف فلوریستیک^۲ منطقه را نشان می دهد و استفاده از آن برای مقایسه مناطق مختلفی که از نظر ترکیب فلور^۳ با یکدیگر تفاوت محسوس داشته باشند، عاری از خطا و گمراهی نیست.