

Edmundas Lekevičius



EKOLOGIJA:

NUO INDIVIDO IKI BIOSFEROS



Vadovėlio rengimą parėmė
2007–2013 m. Žmogiškųjų ištaklių plėtros veiksmų programos 2 prioriteto „Mokymasis visą gyvenimą“
VP1-2.2-ŠMM-09-V priemonė „Studijų programų plėtra Nacionalinėse kompleksinėse programose“

Edmundas Lekevičius

EKOLOGIJA: NUO INDIVIDO IKI BIOSFEROS

Vadovėlis

Vilnius, 2013

Apsvarstė ir rekomendavo išleisti Vilniaus universiteto Gamtos mokslų fakulteto taryba (2013 06 18, protokolas Nr. 5). Vilniaus universiteto vadovėlio statusą suteikė VU Senato komisija (2013 06 20, nutarimas Nr. SK-2013-8-14)

Recenzentai

prof. habil. dr. Sergej Olenin
(Klaipėdos universitetas)

doc. dr. Kęstutis Arbačiauskas
(Gamtos tyrimų centras)

Informacinių technologijų amžiuje nelengva aktualiai ir šiuolaikiškai parašyti bet kokios mokslo srities vadovėlių, nekalbant jau apie tokią sparčiąi besivystančią discipliną kaip ekologija. Moksliniai žurnalai, spausdinantys tūkstančius eksperimentinių ir apžvalginų straipsnių, aibė specializuotų ir apibendrinamujų ekologijos monografijų, rimtos tarptautinių gamtosaugos organizacijų ataskaitos, nuolat tobulejantys interneto šaltiniai – dėl visos šios informacijos lavinos eilinį ekologijos vadovėlių sunku pažeesti. Todėl vadovėlis, norintis pritraukti akademinės visuomenės bei studijuojančio jaunimo dėmesį ir siekiantis kurį laiką išlikti aktualus, turi būti neeilinis.

E. Lekevičiaus vadovėlis „Ekologija: nuo individu iki biosferos“ gali palikti pėdsaką lietuviškoje mokslo literatūroje, tapti atramos tašku vis didėjančiam ekologinės informacijos sraute. Autorius sugebėjo sukurti originalų tekstą, pasižymintį laisvu dėstymo stiliumi, apgalvota pateikiamos medžiagos atranka ir originaliu požiūriu į klasikines ekologijos koncepcijas.

Prof. habil. dr. Sergej Olenin

Ekologijos disciplinos svarba gamtos mokslų sistemoje akivaizdi ir nekelianti abejonių. Tad ne nuostabu, kad šiuo metu pasaulyje aukštųjų mokyklų studentams yra, sakyčiau, gerų šios disciplinos vis naujesnės redakcijos ir atnaujinto turinio vadovėlių. Visų pirma paminėtinis C. J. Krebs (šešta redakcija, 2009 m.) ir M. Begono, C. R. Townsendo ir J. L. Harperio (ketvirta redakcija, 2006 m.) vadovėliai. Šiuolaikinė studentija gana gerai moka anglų kalbą ir naudotis šiais vadovėliais jai ne problema (jei jų pakankamas kiekis būtų mūsų universitetų bibliotekose). Taigi galima paklausti, ar reikia lietuviško ekologijos vadovėlio studentams? Jei tai būtų šių vadovėlių kompliacija, atkartojimas, tai, sakyčiau, gal ir nelabai. Tačiau tokio vadovėlio, kokį paraše prof. E. Lekevičius, tikrai reikia.

Tai originalus ekologijos dalyko išdėstymas, pagrįstas autoriaus moksline ir dėstymo patirtimi, čia daugiau dėmesio skiriama dabar ekologijoje primirštiems, gal teisingiau būtų sakyti „nebemadingiem“, todėl mažiau dėmesio sulaukiantiems dalykams – ekosistemų ir biosferos ekologijai.

Doc. dr. Kęstutis Arbačiauskas

Viršelio nuotraukos autorė Diana Lekevičienė

Kalbos redaktorė Jolita Stankūnavičienė

ISBN 978-609-459-216-4

© E. Lekevičius, 2013
© Vilniaus universitetas, 2013

Turinys

Pratarmė / 7

1. EKOLOGIJOS TIKSLAI IR DISCIPLINOS. EKOLOGIJOS ISTORIJA / 9

- 1.1. Ekologijos tikslai, tyrimo objektai ir jos disciplinos / 9
- 1.2. Ekologijos istorija / 10
 - 1.2.1. Ištakos / 10
 - 1.2.2. Ekologinė bendrija – superorganizmas
ar atsitiktinė rūšių samplaika (XX amžiaus pirmoji pusė)? / 11
 - 1.2.3. Naujoji ekologija (XX amžiaus antroji pusė) / 12
 - 1.2.4. Pastarųjų metų tendencijos / 15

2. INDIVIDŪ EKOLOGIJA / 19

- 2.1. Pagrindiniai terminai ir sampratos / 19
- 2.2. Individualių reakcijų klasifikacija / 24
 - 2.2.1. Elgsenos reakcijos / 24
 - 2.2.2. Fiziologinės ir biocheminės reakcijos / 24
 - 2.2.3. Morfologinė adaptacija / 25
- 2.3. Ektotermai ir endotermai / 26
 - 2.3.1. Temperatūros poveikis ektotermams / 26
 - 2.3.2. Ektotermai: išoriniai ir vidiniai šilumos šaltiniai / 30
- 2.4. Paukščiai ir žinduoliai. Termoreguliacija ir jos kaina / 31
- 2.5. Apibendrinimas / 34

3. POPULACIJŲ EKOLOGIJA / 36

- 3.1. Pagrindiniai terminai ir sampratos / 36
- 3.2. Eksponentinis ir logistinis augimas / 39
- 3.3. Vidurūšiniai santykiai / 41
 - 3.3.1. Konkurencija / 41
 - 3.3.2. Vidurūšinės kooperacijos formos / 43
 - 3.3.3. Vidurūšinė genetinė įvairovė. Komplementacija / 47
- 3.4. Santykiai tarp rūsių / 49
 - 3.4.1. Ekologinė niša ir ekologinė bendrija / 49
 - 3.4.2. Tarprūšinė konkurencija (--) / 52
 - 3.4.3. Konkurentų ištūmimo principas / 55
 - 3.4.4. Gyvėystė (-+) / 58
 - 3.4.5. Mutualizmas, arba abipusė nauda (++) / 60
 - 3.4.6. Komensalizmas (+0) / 64
 - 3.4.7. Apibendrinimas: kokie santykiai gamtoje vyrauja – taikus sambūvis ar kova? / 64
- 3.5. Populiacijų dydžio reguliacija / 65
 - 3.5.1. Daugiaeiksnė hipotezė / 65
 - 3.5.2. Daugiamečiai ciklai / 68
 - 3.5.3. Eksplotatoriai palaiko eksplotuojamujų įvairovę / 69
 - 3.5.4. Reguliacijos sutrikimai / 71

4. EKOSISTEMOS / 76

- 4.1. Pagrindiniai terminai ir sampratos / 76
- 4.2. Vietiniai medžiagų ciklai / 81
 - 4.2.1. Pagrindiniai terminai ir teiginiai / 81
 - 4.2.2. Metabolizmo tipai / 84
 - 4.2.3. Miško ciklai / 88
 - 4.2.4. Medžiagų cirkuliacija ežeruose / 98
 - 4.2.5. Medžiagų ciklai vandenyne / 103
 - 4.2.6. Medžiagų ciklas upėse / 111
- 4.3. Ekosistemų energetika / 113
 - 4.3.1. Pagrindiniai terminai ir teiginiai / 113
 - 4.3.2. Universalė energijos srauto schema / 114
 - 4.3.3. Mitybos tinklai ir mitybos lygmenys / 119
 - 4.3.4. Ekosistemos energijos srautas / 124
- 4.4. Ekosistemų funkcinė konvergencija / 127

5. EKOLOGINĖ SUKCESIJA / 129

- 5.1. Pagrindiniai terminai ir sampratos / 129
- 5.2. Ežerų užželimas / 130
- 5.3. Kopų ir vulkaninės kilmės salų apaugimas / 133
- 5.4. Pažeistų gamtinių bendrijų atsistatymas (antrinė sukcesija) / 136
- 5.5. Skaidytojų ir gyvėdžių vaidmuo vykstant bendrijų kaitai / 141
- 5.6. Bendrijų kaitos mechanizmai / 143
- 5.7. Ekosistemos rodiklių kaitos tendencijos / 146
- 5.8. Monoklimakso ir poliklimakso sampratos. Gamtos ir žmogaus strategijos / 148
- 5.9. Ar galima numatyti bendrijų kaitos eigą? / 150
- 5.10. Klimato kaita ir sukcesija / 151
- 5.11. Mažoji sukcesija / 155
- 5.12. Kartais sukcesijai talkina evoliucija / 157

6. BIOSFERA / 165

- 6.1. Pagrindiniai terminai ir sampratos / 165
- 6.2. Biosferos sampratos atsiradimas / 165
- 6.3. Pasaulinis vandens apytakos ratas / 167
- 6.4. Anglies ir deguonies ciklas / 169
 - 6.4.1. Biologinis anglies ir deguonies ciklas / 169
 - 6.4.2. Sąveika su geologiniu anglies ciklu / 173
 - 6.4.3. Gėjos teorija / 175
- 6.5. Pasaulinis azoto ciklas / 177
- 6.6. Pasaulinis sieros ciklas / 182
- 6.7. Pasaulinis fosforo ciklas / 186
- 6.8. Metalų ciklai / 187
- 6.9. Apie sąveiką tarp vieno ciklo dalyvių ir tarp atskirų ciklų / 189
- 6.10. Pasaulio biomai / 190

7. EKOSISTEMŲ EVOLIUCIJA / 195

- 7.1. Pagrindiniai terminai ir sampratos / 195
- 7.2. Šiek tiek istorijos / 196
- 7.3. Medžiagų ciklų susiformavimas / 197
 - 7.3.1. Pirmujų ekosistemų atsiradimas / 197
 - 7.3.2. Fotoautotrofų atsiradimas. Didysis aplinkos oksidavimas / 199
 - 7.3.3. Medžiagų ciklų formavimasis / 204
- 7.4. Ekologinių piramidžių susidarymas / 206
- 7.5. Kurlink nukreipta bendrijų ir ekosistemų kaita? / 210

8. EKOLOGIJOS METODOLOGIJA / 213

- 8.1. Pagrindiniai terminai ir sampratos / 213
- 8.2. Mes gyvename pozityvizmo amžiuje / 213
 - 8.2.1. Ekologijos metodologijos tikslai / 213
 - 8.2.2. Pozityvizmo esmė / 214
 - 8.2.3. Pozityvizmas: *pro et contra* / 215
- 8.3. Specifinės ekologijos metodologijos paieškos / 217
 - 8.3.1. Kodėl G. E. Likenso ir F. H. Bormanno bandymai pavyko, o C. J. Krebs – ne? / 217
 - 8.3.2. Kuo gali būti naudinga priežastinė analizė? / 219
 - 8.3.3. Abstrahavimasis kaip vienas iš loginio supaprastinimo būdų / 221
- 8.4. Modeliavimas / 224
 - 8.4.1. Modelių įvairovė / 224
 - 8.4.2. Modeliavimo tikslai ir galimybės / 226
 - 8.4.3. Teoriniai metodai / 229
 - 8.4.4. Kodėl ekologams taip sunkiai sekasi atrasti dėsnius ir konstruoti teorijas? / 231
 - 8.4.5. Kuo naudinga gali būti dedukcija? / 233
 - 8.4.6. Ar „modernu“ reiškia ir „pažangu“? / 238
- Literatūra / 240
- Dalykinė rodyklė / 245

Pratarmė

Vadovėlyje „Ekologija: nuo individu iki biosferos“ aptariami santykiai tarp gyvujų organizmų ir jų ryšiai su negyvaja apsuptymi. Mokymosi knyga parengta paskaitų, kurias daugiau kaip du dešimtmečius autorius dėsto Vilniaus universiteto biologijos, biofizikos ir ekologijos specialybų studentams, pagrindu.

Autoriaus pozicija švietimo tikslų požiūriu nėra originali, nors kai kam ji gali pasirodyti ir keistoka. Jo supratimu, faktai, gauti stebėjimo ar bandymo būdu, yra būtini supratimui, tačiau jie tėra tik žaliava, todėl nėra pati svarbiausia informacija, kurios tik vienos ir reikėtų reikalauti iš mokinio ar studento per egzaminus ar tarpinius atskaitymus. Kur kas svarbesnis yra gebėjimas skirti tikrus faktus nuo tariamų, susieti faktus tarpusavyje, mokėti juos interpretuoti ir apibendrinti, skirti esminius dalykus nuo antraelių. Tai pasiekti padeda daugelis vadovėlio sąvoką ir pastraipą, parašytą pusjuodžiu šriftu, taip pat per šimtą konceptualiuų modelių, knygoje įgavusių schemas pavidalą.

Turbūt ne mažiau svarbus yra gebėjimas savarankiškai spręsti teorines ar praktines problemas, taigi – gebėjimas pasisavintas žinias pritaikyti. Vadovėlyje tėra vos kelios užduotys, skirtos savarankiškam darbui. Ši trūkumą autorius bandė kompensuoti nemažu skaičiumi pavyzdžių, kaip teorinio ar praktinio pobūdžio problemas bando spręsti mokslininkai, kaip jie atlieka stebėjimus ir bandymus, kodėl taip, o ne kitaip, kas jiems pavyko ir kas – ne. Gebėti argumentuotai abejoti viskuo ir visais – kur kas didesnis moksleivio ar studento pasiekimas nei pasisavintos dogmos.

Galų gale, aukščiausias bet kokio švietimo tikslas – tai vertybinių nuostatos, pasaulėžiūros ir pasaulėjautos formavimas. Ekologija – tai mokslas apie tai, kaip veikia gyvoji gamta, biosfera, kurios kūno syvais mintame ir mes. Suprasti gamtos ir žmonijos istoriją, gamtos dalį sąsajas bei žmogaus vietą gamtoje – ar tai nėra vieni iš svarbiausių tikslų, kurių siekia šiuolaikinis švietimas? Jeigu taip, tai kiekvienas geras ekologijos vadovėlis yra geras tik tiek, kiek jis atspindi realybę, t. y. sukuria įtaigų įspūdį, kad nors mums, žmonėms, likimo buvo leista įsiterpti į gamtos kūną, atliki tame gal ir žymų vaidmenį, tačiau mūsų galimybės išlikti nusiaubtoje gamtoje yra ribotos. Kaip dažnai tenka išgirsti, mes pašaukti valdyti gamtą. Bet tą daryti gamtos nepažinus sunku, tad pažinkime ją... kol dar yra ką pažinti. Bet ar apskritai čia vartotinas žodis „valdyti“? Juk gamta – tai tarpusavio priklausomybės ryšiais susaistytas pasaulinis organizmas; ne mes, žmonės, jি sukūrēme, ir vargu ar mes jि pajęgsime paminti po savo kojomis. Mums gal ir lemta ieškoti jo pritaikymo savo reikmėms, bet gal dar svarbiau yra neprarasti prisitaikymo prie jo, siekti sugyvenimo, simbiozės.

Šis vadovėlis yra ir panašus, ir nepanašus į kitus šio profilio tekstu. Pastaraisiais metais nusistovėjo tradicija, ypač pastebima Vakarų šalyse, ekologiją sieti su populiacijų ir ekologinių bendrijų funkcionavimu. Ekosistemų ekologijai – medžiagų ciklams ir energijos srautams – skiriama kiek mažiau dėmesio. Vadovėlis parengtas vadovaujantis nuostata, kad holistinis, arba sisteminis, požiūris ne tik nepaseno, bet ir nėra iki galo išsemtas ekologų. Tad greta naujausių sampratų apie populiacijų savireguliaciją ir ekologinių bendrijų funkcionavimą palyginti daug dėmesio skiriama ekosistemoms. Šiuo atžvilgiu vadovėlis gal panašenės į gerai žinomas E. P. Odumo ir G. W. Barreto (2005), T. M. Smith'o ir R. L. Smith'o (2009) mokomąsių knygų nei į populiacijų ekologiją akcentuojančius ir ne mažiau populiarius M. Begono, J. L. Harperio ir C. R. Townsendo (1996) tekstus.

Autoriaus nuomone, dabartinės ekologijos dar negalima laikyti nusistovėjusia disciplina, kurioje gausu visuotinai pripažintų tiesų. Deja, ji vis dar tebéra pernelyg gausi ad hoc (lot. *ad hoc* – šiuo atveju, šiam tikslui) hipotezių. Egzistuoja keletas ekologijos pakraipų ir daugybė mažai suderintų, nors ir gana autoritetingų nuomonų tuo ar kitu klausimu. Reikia pripažinti, kad netgi kai kurie principinės svarbos klausimai neturi aiškaus atsakymo, nors ekologai juos svarsto daugiau nei keliai dešimt metų. Suprantama, kad šio vadovėlio autorius, kaip ir dauguma kitų autorų, visų pirma išdėstys asmeninę poziciją daugelio sampratų atžvilgiu, nors dažniausiai ji ir nebūs originali.

Vadovėliui sunku išvengti kaltinimo kompliacija jau vien todėl, kad jo paskirtis – atspindėti žinomiausias ir naujausias idėjas iš tam tikros pažinimo srities. Šiuo atžvilgiu vadovėlio tekstas gali daugeliui pasirodyti pernelyg nekompliacinės: greta faktų ir sampratų, figūruojančių daugelyje kitų ekologijos va-

dovėlių, skaitytojas ras ir nemažai netradicinių pažiūrų, kurios, nors ir nepaskelbtos už įstatymo ribų, vadovėlių puslapiuose dažnai ignoruojamos. Pavyzdžiui, visi ekologai, net ir tie, kurie nelinkę kalbėti apie medžiagų ciklus ir energijos srautus, pripažįsta, kad gyvybė negalėtų egzistuoti be skaidytojų: jie skaido negyvas organines medžiagas, atpalaiduodami neorganinius komponentus, tad pastarieji vėl yra naudojami fotoautotrofų ar kitų organinių medžiagų sintezę vykdančių organizmų. Dažniausiai ekologijos vadovėliuose šiam akivaizdžiam ir nemenkos svarbos faktui aptarti skiriama palyginti nedaug vietas, kai kuriuose – vos keli sakiniai (Begon, Harper, Townsend, 1996), o šiame vadovelyje jam suteikiamas fundamentalaus dėsnio statusas ir jis nagrinėjamas keliuose knygos skyriuose. Tokį akibrokštą visuotinai priimtoms tiesoms ir tradicijoms autorius pateisina tuo, kad ir šiuo atveju kompiliuojama – beveik visos vadovėlyje aprašytos daugiau ar mažiau netradicinės sampratos, tarp jų ir sukurtos šių eilučių autoriaus, buvo aprobuotos mokslinės bendruomenės vienokiui ar kitokiu mastu ir paskelbtos mokslinėje spaudoje. Antra vertus, vadovėliai, autoriaus supratimu, neturėtų vengti hipotetinio pobūdžio sampratų, ypač jei jos neturi alternatyvių sprendimų ir be jų sunku paaiškinti ypatingos svarbos teorines ar praktines problemas.

Dabartiniai ekologijos vadovėliai, išskyrus retas išimtis, rašomi teoretikų, t. y. mokslininkų, kurie kuria sampratas ir modelius, skirtus apibendrinti ir dedukuoti. Autorius nėra išimtis iš šios taisyklos: nors per netrumpą mokslininko karjerą dirbo ir eksperimentinį darbą, dauguma jo publikacijų turi teorinį atspalvį. Tai jokiu būdu nereiškia, kad skaitytojas bus apkraunamas daugybė matematinių modelių ir įmantrių terminų. Antra vertus, be teorijos šiais laikais mokslas nejsivaizduojamas, tačiau tos teorijos nebūtinai turi įgauti matematinį pavidalą, ir autorius knygoje bando pateisinti, netgi reklamuoti konceptualųjį modeliavimą, kuris turėtų būti lengvai suprantamas kiekvienam skaitytojui, net ir neturinčiam universitetinio matematinio išsilavinimo.

Ekologijos vadovėlyje paprastai neišvengiamą temą, kurios yra ekologijos ir kitų mokslo disciplinų sandūroje. Šis vadovėlis irgi nėra išimtis iš bendros taisyklos. Čia skaitytojas atras skyrių, kuriuose nagrinėjama ekosistemų evoliucija ir individų, populiacijų bei ekosistemų prisitaikymas prie kintančių aplinkos sąlygų. Tiesa, šioms temoms vadovėlyje skiriama gal kiek daugiau vietas nei kitų autoriu mokomosiose knygose. Vadovėlio autorų galėtų pateisinti ta aplinkybė, kad per pastaruosius metus spaudoje pasirodė nepaprastai daug naujų faktų ir apibendrinimų, gerokai papildžiusių mūsų supratimą apie ekosistemų atsiradimą, jų evoliucinę raidą ir apie gyvybės gebėjimą prisitaikyti prie aplinkos pokyčių.

Dar vienas šio vadovėlio bruožas – gana daug dėmesio ekologijos metodologijai. Ši ypatumą paaiškina mažiausiai dvi priežastys. Pirma, autoriaus manymu, studentai mūsų universitetuose gauna nemažai žinių iš įvairių sričių, bet stokoja savarankiško mokslinio darbo įgūdžių. Viena iš tokią padėti lemiančių priežascių – gana menkas mūsų universitetų laboratorijų tinklas, ne visada naujausia jų technika, per mažas finansavimas ir dar daug kas, ko galima pageidauti, bet ko mes dažnai neturime. Tokiu atveju lieka vienas būdas, būtent, pademonstruoti per paskaitas, kaip, kokias metodais ekologines problemas sprendžia kiti, geriau aprūpinti kolektyvai, kartu pažymeti, kad visa tai daug geriau derėtų pardaryti patiemis per praktiką, laboratorinius darbus ir, aišku, savarankiškai atliekant mokslinius tyrimus. Antra, daugelio supratimu, metodas yra mokslo širdis, ir jei matomas kurios nors mokslo šakos sąstingis ar nepasitenkinimas rezultatais, tai, kaip rodo mokslo istorija, dažniausia priežastis – neadekvatūs metodai arba netinkami požiūriai į savo tyrimų objektą. Autoriaus nuomone, ekologija irgi neišvengė kai kurių povandeninių rifų, nes jai ne visada pavykdavo pasirinkti adekvačius požiūrius ir metodus. Tiesą sakant, negalima sakyti, kad ir šiandien, po tiek metų trukusių paieškų, pažymėtų ir viltimis, ir nusivylimais, mes, ekologai, tikrai esame aptikę būtent tinkamiausius požiūrius ir metodus.

Vadovėlio autorius nuoširdžiai dėkoja kolegom prof. habil. dr. Lilijai Kalėdienei, prof. habil. dr. Sauliui Armaliui, lekt. Giedriui Trakimui, taip pat recenzentams prof. habil. dr. Sergejui Oleninui, doc. dr. Kęstučiui Arbačiauskui, radusiemis laiko peržiūrėti kai kurias ypač sunkiai pasidavusias temas ir pateikė siūlymų, kaip pataisyti ar papildyti tekstą. Autorius dėkingas ir savo studentams – jiems aiškindamas ir sujais diskutuodamas turėjo progą atrasti pažinimo spragų ir tiksliau suformuluoti ne visai išrutuliotas minčis.

Edmundas Lekevičius

1. EKOLOGIJOS TIKSLAI IR DISCIPLINOS.

EKOLOGIJOS ISTORIJA

1.1. EKOLOGIJOS TIKSLAI, TYRIMO OBJEKTAI IR JOS DISCIPLINOS

Kaip jau minėta pratarmėje, ekologiją sunku pavadinti vientisu, visuotiniu konsensusu sutvirtintu mokslu. Iki šiol ekologijai priskiriamos bent kelios pakraipos ir daugybė sunkiai suderinamų nuomonių tuo ar kitu klausimu. Esama pliuralizmo netgi požiūryje į tikslus, kurių turėtų siekti ekologija. Holistinę, arba sisteminę, metodologiją taikantys ekologijos klasikai (Odum, 1971) pagrindiniu ekologijos tikslu laikė nei daugiau, nei mažiau – išsiaiškinti, kaip funkcionuoja gyvoji gamta. Be abejo, tai, jų nuomone, nereiškia, kad ekologai turi domėtis ir molekuliniai mechanizmai. Nors molekulinė biologija irgi siejasi su gyvosios gamtos funkcionavimu, tačiau ekologijos uždavinys kitas – pateikti bendrą vaizdą, neperkrautą biocheminių ar fiziologinių detalių. Taigi E. P. Odumas ekologijai kėlė gana ambicingus tikslus.

Gerokai kuklesnę užduotį ekologijai yra iškėlę, pavyzdžiui, M. Begonas, J. L. Harperis ir C. R. Townsendas (1996), C. J. Krebsas (2001). Jų supratimu, ekologija – visų pirma mokslas apie populiacijas, jų dydžiui turinčias poveikio jėgas. Tai analitinis požiūris, pagrindinį dėmesį skiriantis populiacijoms, ir jis gana plačiai paplitęs šiuo metu. Natūralu, kad šio požiūrio šalininkai, skirtingai nuo E. P. Odumo šalininkų, kiek ignoruoja ekosistemų ekologiją ir mokymą apie biosferą.

Tačiau visi ekologai, atrodo, sutaria, kad ekologija – mokslas apie organizmų tarpusavio ryšius ir jų ryšius su negyvaja apsuptymi. Žodis „ekologija“ kildinamas iš graikų *oikos* (namas, buveinė) ir *logos* (mokslas). Taigi pažodžiui ekologija reiškia mokslą apie visų gyvujų organizmų namus, gyvenamają aplinką.

Yra įprasta gyvojoje gamtoje ižvelgti tam tikrus organizacijos, arba struktūros, lygmenis: biosferą, lokalias ekosistemas, ekologines bendrijas, populiacijas, individus, organų sistemas, organus ir taip toliau iki atskirų molekulių. Ekologijos tyrimo objektas – biosfera, ekosistemos, bendrijos ir populiacijos, ekologija nelinkusi gilintis į fiziologinius ir biocheminius mechanizmus. Pagal tiriamuosius lygmenis ekologija skirstoma į **ekosistemų ekologiją**, arba ekosistemų biologiją, **bendrijų ekologiją**, **populiacijų ekologiją** ir **individų ekologiją**. Biosferos ekologija kaip disciplina nėra susiformavusi ir netgi toks sąvokė derinys nėra paplitęs: tradiciškai biosfera tiesiog laikoma globalia ekosistema, jos lygmens procesus paprastai aprašo ekosistemų ekologija. Tačiau kartais šiam ekologijos aspektui suteikiamas **globaliosios ekologijos** pavadinimas.

Išskyurus nedideles išimtis, vadovėlis apima vien biologinius aspektus, palikdamas nuošalyje ekonominius, socialinius, higieninius ir medicininius klausimus, susietus su žmogaus veikla ir jos poveikiu aplinkai. Todėl jo pavadinimas galėtų būti, tarkim, „Bioekologija“ ar „Bendroji ekologija“. Nors daug kas norėtų ekologijai priskirti ir taikomuosius aspektus, **žmogaus ekologija**, **aplinkos mokslai** (angl. *environmental sciences*), **aplinkosauga** ir kitos taikomosios šakos paprastai bioekologijai nepriskiriamos. Bioekologija žmogų traktuoją tik kaip vieną iš daugybės ekologų dėmesio vertų rūsių; jai dėmesio papras tai netrūksta, nes palyginti gerai ištirta.

Galimi ir kiti ekologijos skirstymo į disciplinas variantai. Pavyzdžiui, atsižvelgiant į taikomus metodus, skiriama aprašomoji, eksperimentinė ir teorinė ekologija; pagal tiriamasias organizmų grupes – augalų ekologija, gyvūnų ekologija, mikroorganizmų ekologija ir pan.; pagal tiriamų ekosistemų tipus – upių ekologija, jūrų ekologija, miško ekologija ir pan.

Atskirai reikėtų paminėti paribio disciplinas: **ekosistemų evoliuciją**, **ekologinę fiziologiją**, **ekologinę genetiką** ir **ekologinę metodologiją**. Šioms disciplinoms ekologijos vadovėliuose paprastai skiriama

daugiau ar mažiau dėmesio, tačiau tie tyrėjai, kurie dirba vienoje iš šių sričių, anaipolt ne visada vadina save ekologais. Pastaraisiais metais pradeda formuotis dar viena, gana netradicinė paribio disciplina – **bendroji adaptacijos teorija (BAT)**: daug dėmesio skiriama gyvybės adaptivumui, jos reakcijoms į aplinkos sąlygų pokyčius. Tai sintetinė disciplina, tikslais ir tematika aprėpianti ekologinę fiziologiją, ekologinę genetiką ir kartu įsiterpianti į ekosistemų ir bendrijų ekologiją, evoliucijos teoriją.

1.2. EKOLOGIJOS ISTORIJA

1.2.1. Ištakos

Prie ekologijos ištakų stovėjo du gerai žinomi mokslininkai: **A. Humboltas** (Alexander von Humboldt, 1769–1859) ir **Č. R. Darvinas** (Charles Robert Darwin, 1809–1882). Humboltas teisėtai laikomas vienu iš biogeografijos pradininkų, jis pagrindė mintį apie fizionomines augalų formas, susidariusias veikiant skirtingoms klimato sąlygomis, ir apie augalijos geografinį zoniškumą.

Darvinas savo garsiausioje knygoje „Rūsių atsiradimas natūraliosios atrankos būdu, arba Pranašeniu veislių išlikimas kovoje dėl būvio“, pasirodžiusioje 1859 metais, detaliai apraše santykį tarp organizmų ir jų santykį su negyvaja apsuptymi pobūdži. Darvino nuomone, kiekviena karta produkuoja palikuonių perteklių, visų jų gamta išmaitinti nepajęgi, nes ištekliai riboti. Todėl žuvimas yra neišvengiamas, tačiau jis pasirinktinis, silpnėsni „kovotojai už būvi“ eliminuojami, o stipresni išlieka. „Kovą už būvi“ Darvinas suprato kaip konkurenciją (vidurūsinę ir tarprūsinę), „kovą“ su plėšrūnais, parazitais ir nepalankiomis klimato sąlygomis. Šioje „kovoje“ išlieka labiausiai prisitaikę, t. y. atspariausi konkurentų, plėšrūnų ir parazitų spaudimui bei nepalankioms klimato sąlygomis. Čia reikėtų pabréžti, kad Darvinas, be „kovos“, gamtoje matė, be abejo, ir bendradarbiavimą, tarpusavio priklausomybę ir specializaciją, nors pozityvių santykų ir nelaikė pagrindine evoliuciją lemiančią jėga. Kita ekologinė atspalvė turinti išvada, padaryta Darvino, buvo tokia: dėl evoliucijos kiekviena rūsis yra gana gerai prisitaikiusi prie tų specifinių sąlygų, kurios būdingos jos gyvenamajai vietovei, bet ne prie sąlygų, su kuriomis ji niekada nebuvo susidurusi (prisitaikymo specifišumas, arba jo ribotumas).

Ekologijos savoką 1866 metais įvedė vokiečių biologas **E. Haeckelis** (Ernst Haeckel, 1834–1919). Jo supratimu, ekologija – mokslas apie ryšius tarp organizmų ir jų ryšius su negyvaja apsuptymi. E. Haeckelis buvo uolus Darvino šalininkas ir kvietė sutelkti dėmesį į santykius, kuriuos didysis evoliucijos teorijos kūrėjas vadino „kova už būvi“.

Prie ekologijos atsiradimo ypač daug prisidėjo vokietis K. A. Möbiusas (1825–1908), įvedęs biocenozės savoką. Tačiau ekologija kaip mokslo disciplina pradėjo formuotis tik XX amžiaus pradžioje. Pirmiausia atsirado augalų ekologija, po jos – ir gyvūnų ekologija. Anglijoje šių disciplinų pradininkais reikėtų laikyti botaniką **A. E. Tansley** ir zoologą **C. Eltoną**. Amerikoje šioms dvims disciplinoms atstovavo botanikas **F. Clementsas** ir zoologas **V. Shelfordas**.

Iš pradžių tarp botaninės ir zoologinės ekologijos atstovų būta aršių nesutarimų, ypač Amerikoje. Jie leido skirtinį pavadinimą žurnalus, kūrė atskiras draugijas, atskirai rengė konferencijas ir kongresus. Ir, aišku, vengė sėsti prie bendro stalo. Gyvūnų ekologai neneigė ryšių tarp augalų ir gyvūnų, o to meto augalų ekologai manė, kad gyvūnai neturi jokios įtakos augalam, taigi be zoologinių žinių galima lengvai apsieiti. Šiai „schizmai“ (susiskaldymui) galą pirmieji bandė padaryti minėti F. Clementsas ir V. Shelfordas, kurie 1939 metais išleido knygą „Bio-Ecology“, čia palyginti daug vienos skiriama būtent augalų ryšiams su gyvūnais. Taigi prielaidų sukurti bendrąjį ekologiją būta jau tada, tačiau negalima tvirtinti, kad šių dviejų disciplinų konceptualiai sintezė vyko lengvai. Galutinės sėkmės šiame bare prieikė laukti dar kelis dešimtmečius, iki XX amžiaus 7-ojo dešimtmečio pabaigos, kol atsirado **naujoji ekologija**.

Tačiau ši takoskyra tarp augalų ir gyvūnų ekologijos turėjo ir gilesnes šaknis. Botanikai-ekologai buvo linkę domėtis tik augalų bendrijomis ir mažai dėmesio skyrė populiacijų ekologijai, o gyvūnų ekologai, atvirkščiai, nuo pat savos disciplinos susiformavimo sutelkė pastangas atskiroms populiacijoms tirti. Jie netgi buvo linkę taikyti matematinio modeliavimo metodus, nors tada augalų ekologijoje vyravo

metodas, paremtas verbaliniu (žodiniu) aprašymu ir tokiomis pat teorijomis. Viena iš tokų teorijų buvo XX amžiaus 2-ajame dešimtmetyje F. Clementso sukurta samprata apie ekologinę bendriją kaip superorganizmą.

1.2.2. Ekologinė bendrija – superorganizmas ar atsitiktinė rūšių samplaika (XX amžiaus pirmoji pusė)?

F. Clementsas tvirtino, kad augalų bendrijos turi daug bendro su daugiausčiu organizmu: jos yra beveik tokios pat vientisos, jos gimsta, brėsta ir miršta panašiai kaip ir atskiras organizmas. Bendrijos jokiu būdu nėra atsitiktinumo suburtų rūšių samplaika, rūšis sieja ryšiai – beveik tokie pat stiprūs, kaip ir ryšiai tarp organizmo organų. Bendrijų kaita, sukelta įvairių kataklizmų, visada pereina tas pačias stadijas ir baigiasi brandžia, arba klimaksine, bendrija, ir jai būdingą rūšinę sudėtį, be abejų, galima numatyti iš anksto. Šis procesas yra ne mažiau dėsningas nei individualus vystymasis (ontogenezė).

Šias pažiūras netruko perimti ir kai kurie zoologai. Pavyzdžiu, **W. M. Wheeleris** rašė, kad skruzdžių ir termitų kolonijos taip pat yra savotiški puieliai organizuoti superorganizmai. W. M. Wheeleris žymus ir tuo, kad diegė holistinį, arba sisteminį, mąstymą, kuris tapo ypač populiarus vėliau, po Antrojo pasaulinio karo. Jis propagavo požiūrį, kad visi tos pačios bendrijos organizmai yra susieti į vientisą visumą, kad ekologai daro didelę klaidą šiuos saitus ignoruodami. Šios ir panašios idėjos buvo detaliai išrutuliotos ir išvystytos Čikagos ir Šiaurės Vakarų universitetuose susibūrusių zoologų: **W. C. Allee** (1.1 pav.), **T. Parko**, **A. Emersono**, **K. Schmidto** ir **O. Parko**. Šie ekologai 1949 metais išleistame vadovelyje „Gyvūnų ekologijos principai“ teigė, kad pagrindiniu ekologijos tyrimo objektu turi tapti mitybiniai ryšiai, energijos biudžetai ir populiacijų dinamika. Pagal juos, organizminė F. Clementso ir W. M. Wheelerio samprata buvo „viena iš vaisingiausių idėjų, kuriomis biologijos mokslas praturtino šiuolaikinę civilizaciją“.

Nors ekologinės bendrijos kaip superorganizmo suvokimas vyraovo ekologijoje iki pat XX amžiaus 7-ojo dešimtmečio, jį priėmė anaiptol ne visi. Dar 3-ajame dešimtmetyje amerikietis **H. A. Gleasonas** ir rusas **L. Ramenskis** tvirtino, jog augalų bendrijos nėra jokie superorganizmai, kad vienos bendrijos rūšis mažai kas sieja tarpusavyje, nebent tik panašus atsparumas klimato veiksniams. Bendrijos – atsitiktinumo suburtos rūšių samplaikos, todėl ekologinė bendrijų kaita nepasikartoja, ji produkuoja unikalius rūšių rinkinius ir galutinio rezultato prognozuoti jokiu būdu negalima.

H. A. Gleasono ir L. Ramenskio idėjos, kartais vadinamos individualistine samprata, nesulaukė didesnio dėmesio iki pat 6-ojo dešimtmečio, ir tik tada jos tapo populiacijų ekologijos bei bendrijų ekologijos nuosavynė, jų teoriniu branduoliu. Dar vėliau iš šios sampratos išsirutuliojo vadinamoji nepusiausviroji ekologija.

Ši priešprieša tarp superorganizmo ir individualistinės paradigmų štai jau beveik šimtmetį nesiruošia nueiti į užmarštį. Iki šios dienos ekologai nesutaria, kurie iš jų – F. Clementsas ar H. A. Gleasonas su L. Ramenskiu – buvo teisūs.

Tačiau ar tai nėra brovimas pro atvirus vartus? J. L. Richardsonas 1980 metais taip nusakė susiklosčiusią padėtį. Žemėje, kaip žinia, egzistuoja gana daug įvairių bendrijų ir ekosistemų. Vienoms iš jų labiau būdingi dėsningumai, aptiki F. Clementso, kitoms – H. A. Gleasono. Pirmasis visą gyvenimą turėjo reikalą su prerijomis, kurios yra gana stabilios laiko atžvilgiu, o antrasis tyre užliejamasi pievas – labai nestabilias bendrijas, kurių dinamikai atsitiktinumas turi didelę įtaką. Taigi teisūs jie abu, kiekvienas savaip. O gal dar teisingiau – nė vienas iš jų.

Šio vadovėlio autorius pridėtų, kad dauguma mokslininkų elgiasi panašiai: duomenis, gautus dirbant su tam tikrais organizmais ar bendrijomis, jie linkę pritaikyti daug platesniams objektų ratui. Tokiais atvejais jie taiko dalinės indukcijos metodą, kuris pats savaime nėra ydingas, reikia tik turėti omenyje su juo susietus pavoju. Autorius nesiima spresti, kurie – patys sampratų autorai ar jų pasekėjai – čia padarė



1.1 pav. W. C. Allee (Warder Clyde Allee, 1885–1955), vienas iš pirmųjų pagrindės mintjų, kad gyvūnų pasaulyje kooperacija yra ne mažiau paplitusi už konkurenciją (iš Vikipedijos).

lemtingą klaidą leisdamiesi į niekuo nepagrūstus apibendrinimus, tačiau pati teoretizavimo klaida, atrodo, nekelia jokių abejonių.

Prieš Antrajį pasaulinį karą būta ir kitų sampratų ta pačia tema. Pavyzdžiu, anglas **A. E. Tansley** ne tik įvedė į ekologiją **ekosistemos** terminą (1935), bet ir pasiūlė kompromisinį sprendimą: bendrija negali būti laikoma superorganizmu, tačiau ji nėra ir atsitiktinių rūsių samplaika. Ekologinės bendrijos kaip diskrečios struktūros apskritai vargu ar egzistuoja gamtoje. Visai kas kita ekosistema, kaip organizmų ir juos supančios negyvosios aplinkos vienetas: tarp negyvosios apsupties ir organizmų vyksta nuolatinė energijos bei medžiagų apytaka, kuri ir daro iš sąveikaujančių dalių beveik vientisą sistemą. A. E. Tansley taip pat nepritarė ir vienintelio klimakso idėjai. Jis gyveno Anglijoje, kurioje, kaip ir visoje Vakarų Europoje, klimaksinių bendrijų seniai niekas nematė ir kurioje žmogaus įtaka jautėsi visur, tad jam sunku buvo susitaikyti su mintimi, jog kažkur gali būti visai kitaip.

A. E. Tansley nebuvo pirmasis, prabilęs apie medžiagų ir energijos mainus. Dar 1926 metais **E. Transeau** nustatė energijos kiekį, kurį sukaupia kukurūzų laukas per vieną augimo sezoną. Jis apskaičiavo ne tik Saulės energijos kiekį, kuris pasiekia augalų lapus, bet ir asimiliacijos bei produkcijos efektyvumą, grynaą produkciją ir kvėpuojant sunaudotą energiją.

Kiek vėliau, 1940 metais, **Ch. Juday** apskaičiavo vieno ežero Viskonsino valstijoje metinę pirminę produkciją ir asimiliuotas energijos kiekį.

Tačiau mokslo istorikai labiausiai vertina ekologo **R. L. Lindemano** (1.2 pav.) 1942 metais paskelbtą darbą. Jis kartu su žmona kurį laiką tyrinėjo Seder Bogo ežerą Minesotos valstijoje ir parengė šios ekosistemos matematinį modelį. Jame atsirado vienos ne tik pirminei produkcijai, gamintojams, bet ir gyvėdžiamams bei skaidytojams. Žodžiu, R. L. Lindemanas pirmasis, būdamas vos 27 metų amžiaus, ne tik surinko duomenis apie ežero medžiagų ciklą ir energijos srautą, bet ir pateikė juos modeliu. Šis modelis pademonstravo, kad energijos srautas yra vienakryptis, energijai keliaujant nuo gamintojų link augalėdžių, plėšrūnų ir skaidytojų, ji prarandama šilumos pavidalu. Šiam srautui tinka įprasti termodynamikos dėsniai. R. L. Lindemanas apskaičiavo ir energijos perdavimo iš vieno mitybos lygmens į kitą efektyvumus. Jis taip pat pademonstravo, kad medžiagos, skirtingai nuo energijos, juda ratais, nuo gamintojų link gyvėdžių ir skaidytojų, o nuo jų – vėl link gamintojų. Ir nors duomenų trūko, o modelis išėjo grubokas, šis darbas turėjo tapti ir tapo vienu iš reikšmingiausių XX amžiaus biologijoje. Jis parodė, kad visus organizmus, gyvenančius vienoje vietovėje, į vieną sistemą jungia medžiagų ciklas ir jį lydintis energijos srautas.

Deja, pačiam R. L. Lindemanui neteko laimės išvysti savo straipsnio išspausdinto. Jis mirė 1942 metais nuo īgimtos hepatito formos, ir tik po kelių mėnesių žurnale „Ecology“ pasirodė jo revoliucinis straipsnis. Reikėtų pridurti, kad žurnalo redaktorių kolegija, recenzentų padedama, iš pradžių atmetė šį straipsnį motyvuodama, kad tame per mažai faktinių duomenų ir pernelyg daug nepagrūsto teoretizavimo, spekuliacijų. Ir tik įsikišus G. E. Hutchinsonui, tuometiniam R. L. Lindemano šefui, garsiam limnologui ir biogeochemikui (1.3 pav.), straipsnis 1941 metų pabaigoje buvo priimtas spausdinti, nors prieš tai autorui jį teko gerokai pakoreguoti.



1.2 pav. R. L. Lindemanas (Raymond Laurel Lindeman, 1915–1942), įvedės į ekologiją ekosistemos kaip lokalaus medžiagų ciklo ir jų lydinčio energijos srauto sampratą (http://www.eoearth.org/files/119801_119900/119803/200px-Lindeman.jpg).

1.2.3. Naujoji ekologija (XX amžiaus antroji pusė)

Tačiau kurį laiką ekologai nebuvo linkę gilintis į R. L. Lindemanų darbą. Galima netgi įtarti, kad jis buvo greitai pamirštas. Padėtis iš esmės pasikeitė tik 1953 metais, iš spaudos išėjus brolių E. P. ir H. T. Odumų vadovėliui „Ekologijos pagrindai“. Nuo šio laiko ekologijos pagrindiniu objektu tampa ekosistema, jos medžiagų ciklas ir jų lydintis energijos srautas. Skaitytojams buvo primintas ne tik R. L. Lindemanas, bet ir A. E. Tansley, E. Transeau, Ch. Juday. Be to, broliai Odumai šioje knygoje suformulavo kai kuriuos teiginius apie tai, ką bendra turi visos ekosistemos, jų energijos srautai ir medžiagų ciklai. Pirmą kartą ekologijoje prieglobstį rado ne tik augalai ir gyvūnai, bet ir mikroorganizmai, kaip pagrindiniai medžiagų ciklų veikėjai.

F. Clementsas ir V. Shelfordas 1939 metais sujungė augalų ekologiją su gyvūnų ekologija, o apie 1970 metus broliai Odumai, dar pridėjė mikroorganizmų ekologiją, sukūrė bendrąjį ekologiją ir sampratą apie energijos srautus bei medžiagų ciklus.

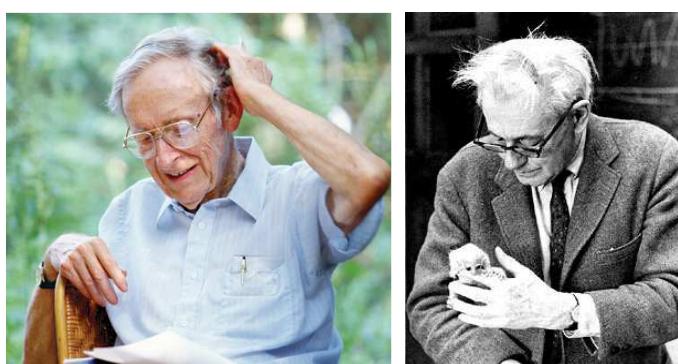
Dar viena aplinkybė, padėjusi empiriškai pagrįsti ekosistemos koncepciją, buvo 1961 metais prasidėjusi ir daugiau nei 10 metų trukusi Tarptautinė biologijos programa (TBP) – beprecedentis pagal apimtį projektas, į kurį buvo įtraukta tūkstančiai mokslininkų iš 54 šalių, taip pat ir iš Tarybų Sąjungos. Taikydami standartizuotas metodikas, jie matavo įvairius biologinius ir ekologinius rodiklius, kurie galėjo būti svarbūs apibūdinant ežero, miško, savanos ar pelkės pirminę produkciją, biomasę, negyvos organinės medžiagos ir skaidytojų vaidmenį medžiagų cikluose ir kt. Visi duomenys buvo siunčiami į vieną „smeigėnų trestą“ (pagrindinis jų buvo JAV, ir ekosistemos sampratos kūrėjai galėjo laisvai tais duomenimis operuoti), kuriame duomenys buvo lyginami ir bandoma ieškoti dėsningumų.

Naujajai ekosistemos koncepcijai susiformuoti padėjo ne tik R. L. Lindemano bioenergetinis, arba termodinaminis, požiūris, bet ir kibernetika bei sistemų teorija, atsiradusios apie 1948 metais. Sistemologai savo pagrindiniu uždaviniu laikė visų organizuotų ir neorganizuotų sistemų bendrų bruozų aptikimą ir formalizavimą. Ypatingo jų dėmesio sulaukė žmonių visuomenė ir ekosistemos. Broliai Odumai ir jų pasiekėjai ne tik perėmė sistemologų patyrimą, bet ir bandė jį pritaikyti gamtiniai ekosistemų tyrimams. Būtent sistemologai padėjo pagrįsti pasaulėžiūrą, pagal kurią gamta nėra padalyta į daugybę nesusietų tarpusavyje objektų. Visuotinis sąryšis ir individų bei rūsių tarpusavio priklausomybės faktas buvo iškelti į tokias metodologines aukštumas, kad tapo tarsi akiniais, per kuriuos buvo pradėta žiūrėti į gamtos reiškinius. Ir nors negalima teigti, kad ekosistema buvo prilyginta superorganizmui, vis dėlto brolių Odumų apibrėžtas gamtos paveikslas buvo artimesnis tam, kurį propagavo F. Clementsas nei H. A. Gleasonas ir L. Ramenskis.

Tačiau kurį laiką ekosistemos samprata nebuvo įgavusi vientisos formos. Galima teigti, kad ji galutinai susiformavo tik apie 1970 metus. Štai jos pagrindiniai kūrėjai: **broliai Odumai, G. E. Hutchinsonas, R. Margalefas ir B. C. Patennas**.

Mokslininkas, ieškantis apibendrinimų ir kuriantis teorijas, negali nesidžiaugti, jei aptinka visų tirtų objektų bendrų bruozų. Vadovėlio autoriaus manymu, E. P. Odumas (1.3 pav.) ir jo bendradarbiai su palengvėjimu atsiduso pastebėjė dėsningumą: kad ir kokią ekosistemą tirsi, visada atrasi tarp jų daug ką bendra. Taigi jie galėjo vienas kitam pasakyti (o gal ir pasakė): štai, žiūrėkite, mes turime vieną teoriją, tinkančią visoms ekosistemoms, mums nereikia kurti atskirų ekosistemų sampratų, tai būtų virtę tikru košmaru mums visiems. Daugelis mokslininkų iš tikrujų galėtų pavydėti šiemis tyrėjams juos aplankiusio atradimo džiaugsmo.

Ekosistemos sampratos teiginiai daugmaž tinka visoms be išimties vietinėms ekosistemoms. Kitaip tariant, šios sampratos kūrėjų nuomone, jie atspindi visų ekosistemų bendrus bruozus.



1.3 pav. E. P. Odumas (Eugene Pleasants Odum, 1913–2002 (kairėje) ir G. E. Hutchinson (George Evelyn Hutchinson, 1903–1991) – vieni iš ekosistemos koncepcijos kūrėjų (http://upload.wikimedia.org/wikipedia/en/6/67/Eugene_Odum_by_Jam_es_Stawser.jpg; <http://www.nationmaster.com/wikimir/images/upload.wikimedia.org/wikipedia/en/thumb/0/06/GEvelynHutchinson.jpg/180px-GEvelynHutchinson.jpg>).

Naujoji ekosistemos samprata susiformavo apie 1970 metus, o po metų, pasirodžius trečiajai „Ekologijos pagrindų“ (Odum, 1971) laidai, pergalė triumfavo. Pasipylė šio vadovėlio vertimų į kitas kalbas, atidaroma ekologijos katedrų universitetuose, įkurta ekologijos institutų. Be abejo, prie naujosios disciplinos populiarumo prisidėjo ir ta aplinkybė, kad tuo laiku per pasaulį nuvilnijo masiniai aplinkosaugos judėjimai.

Kaip dabar daugelis pripažista, ekosistemos koncepcijos pagrindiniai trūkumai – tai sąvokų ir sampratų neapibrėžumas bei aprašomieji metodai, kuriais dažnai būdavo paremtos tos sampratos. Ir vis dėlto negalima tvirtinti, kad šios koncepcijos kūrėjai netaikė eksperimentinio metodo. Dar 1962 metais **R. J. Beyersas** atliko pirmuosius bandymus su mikrokosmais (laboratorinėmis ekosistemomis). Vėliau, jau 8-ajame ir 9-ajame dešimtmečiuose mikrokosmų ir mezokosmų (uždarų lauko ekosistemų) metodas plačiai paplito ir davė daug vertingos medžiagos. Reikėtų paminėti taip pat klasikiniai tapusius **G. E. Likenso** ir **F. H. Bormanno** (1.4 pav.) eksperimentus su Hubbard Brooko miško ekosistema (JAV). Jie buvo pradėti dar 1963 metais, ir šie du mokslininkai, niekieno neverčiami, atsisakė pasinaudoti beveik tuo pačiu metu prasidejusios TBP pinigais. Motyvas buvo svarus: mes norime atlikti eksperimentus, aprašomieji darbai mūsų nedomina. Miško dalis buvo iškirsta, o žoliniai augalai išnaikinti herbicidais. Buvo matuojami hidrologiniai ir meteorologiniai parametrai, medžiagų patekimas į ekosistemą ir jų nuostoliai. Šiuo darbu siekta patikslinti kuriuos ekosistemos koncepcijos teiginius, ir tai tyrėjams puikiai pavyko. Netgi dar daugiau – jų tyrimai davė ir nemažai taikomojo pobūdžio informacijos.

Vos tik ekosistemos koncepcija įgavo sparnus ir pasklido po pasaulį, į ataką metėsi ir jos oponentai. Apie 1972 metus jie ėmė formuoti naują kryptį, taip pat priskiriamą **naujjajai ekologijai**. Tai teorinė (populiacijų, evoliucinė) ekologija. Skirtingai nuo E. P. Odumo ir jo bendradarbių propaguojamо požiūrio į ekosistemas, šios krypties atstovai (žinomiausias iš jų **R. MacArthuras**) manė, kad ekosistemos nėra organizuotos diskrečiosiosios struktūros ir šiuo atveju „visuma nėra didesnė už elementų sumą“. Todėl tyrimų strategija turi būti tokia: iš pradžių reikėtų ištirti dalis (populiacijas), paskui nebus jokių problemų iš šių fragmentų atkurti bendrą vaizdą, t. y. modeliuoti visumos, „ekosistemos“, vaizdą. Šių tyrėjų požiūriai į ekologijos ir evoliucijos ryšį taip pat buvo priešingi. E. P. Odumas ir jo šalininkai laikė, kad ekosistemos yra būdinga gana stabili laiko atžvilgiu organizacija, ir būtent ji diktuoja atskiroms rūšims, kuriomis kryptimis jos gali evoliucionuoti. Jų oponentai laikėsi nuomonės, kad evoliucionuodamos rūšys pačios pasirenka kryptį, ir būtent jų evoliucija lemia ekosistemos organizaciją, o ne atvirkščiai.

Teorinės ekologijos specialistai savo disciplinos pradininkais laiko **A. J. Lotkā** ir **V. Volterra**, kuriie dar XX amžiaus 3–4 dešimtmečiuose sukūrė matematinius tarprūšinės konkurencijos ir grobio–plėšrūno modelius. Siektinu etalonu eksperimentinių tyrimų srityje jie laiko **G. Gauze** bandymus su pirmuonimis ir **T. Parko** darbus su miltvabaliais (*Tribolium*).

R. MacArthuro šalininkai yra linkę kaltinti ekosistemos sampratos autorius polinkiu į painią ir negriežtą terminiją, pomėgiu kelti menkai pagrįstas, nors ir drąsias, apibendrinamojo pobūdžio hipotezes. Vadovėlio autoriaus manymu, šie kaltinimai yra bent iš dalies pagrįsti. Išvados, kurias gavo broliai Odumai, buvo pakoreguotos laikui bėgant jų pačių ar oponentų, tačiau dauguma jų išliko ir yra intensyviai eksplotuojamos iki šiol. Abejoti gal ir abejojama – skepticizmą mokslininkai laiko savo pagrindiniu bruožu, bet paneigiant nesigirdi net ir iš užkietėjusių oponentų lūpų. Pastariesiems greičiau netiko E. P. Odumo ir panašių į jį filosofija, jų taikoma metodologija, pasaulėvaizdis, o ne konkrečios idėjos. Tarkim, E. P. Odumas gamtoje matė harmoniją, visuotinį sąryšį ir dėsningumus, o jo oponentai yra linkę manyti, kad visa tai téra iliuzija, kad gamtoje viešpatauja atsitiktinumai, joje daug laikinumo ir chaoso elementų, todėl ją sunku pažinti.



1.4 pav. G. E. Likens (Gene Elden Likens (kairėje) ir F. H. Bormannas (Frederick Herbert Bormann), pirmieji atlikę platus masto eksperimentus su gamtinėmis ekosistemomis, šie eksperimentai tapo ekologinių tyrimų etalonu (https://encrypted-tbn3.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcQZYvcpYT7_bO0ziw_QhlXsaHsyPy_thNEXSmdBByLgYHlqSloqcQ).

Ekologijos padėtis, kuri susiklostė XX amžiaus pabaigoje, apibendrinta 1.1 lentelėje.

1.1 lentelė. Skirtumai tarp holistinės ir analitinės pakraipų ekologijoje (Lekevičius, 2006).

Požiūrio objektas	Holistai (Brolių Odumų šalininkai)	Analitikai (R. McArthuro šalininkai)
Gyvoji gamta apskritai	Joje vyrauja tarpusavio priklausomybė, tvarka, organizmų tarpusavio pusiausvyra ir pusiausvyra su negyvaja apsuptimi	Joje vyrauja konkurencija ir neapibrėžtumas, pusiausvyra tarp organizmų ir jų aplinkos būna retai
Ekosistemos	Tai realiai egzistuojančios struktūros, joms būdinga sąlyginai invariantinė organizacija	Tai efemerinės struktūros be stabilių organizacijos
Bendrijų kaita	Tai daugmaž kryptingas procesas, kurio pagrindines stadijas galima numatyti	Ją lemia daugybė atsitiktinio pobūdžio veiksnių, tad prognozės neįmanomos
Ekologinių tyrimų strategija	Pradėti reikėtų nuo ekosistemos kaip visumos funkcionavimo. Paskui – detalizavimas, populiaciniai tyrimai	Pradėti reikėtų nuo populiacijų. Paskui – apibendrinimas, visumos vaizdas
Vienos bendros ekologijos teorijos sukūrimo galimybė	Tokia teorija ir reikalinga, ir galima	Tokia teorija negalima ir vargu ar reikalinga
Ekosistemų evoliucija	Tai realus procesas. Ekosistemų evoliucija vyksta dėl sąlyginai invariantinių aprivojimų, kuriais visuma kreipia rūšių evoliuciją	Tokios evoliucijos nėra. Tai šalutinis rūšių evoliucijos rezultatas
Rūšių evoliucija	Ekologija paaškina rūšių evoliuciją	Rūšių evoliucija paaškina ekologiją

Yra gana pagrįstų nuomonų, kad ekosistemos sampratai meškos paslaugą padarė XX amžiaus 7-ajame dešimtmetyje išplitusi (netgi tarp ekologų) kraštutinė šios sampratos versija: biosferoje visuotinis sąryšis ir organizmų tarpusavio priklausomybė yra pasiekusi tokią stadiją, kad Žemė jau virtusi tikrų tikriausiu superorganizmu; jam būdinga tobula homeostazė bei organizacija, yra ideali pusiausvyra tarp jo ir aplinkos, nors pastarają ir pažeidžia žmogus.

Tuo laiku daug kam galėjo visai pagrįstai susidaryti įspūdis, jog F. Clementso šmékla, kad ir įgavusi kitą pavidalą, bando įsikurti prestižiniuose, ką tik pastatytuose naujosios ekologijos rūmuose. Brolių Odumų oponentai, suprantama, netruko šiai, nors ir nedideliai, nukrypimais nuo ekosistemos koncepcijos pasinaudoti burdami savo šalininkus. Šiuo metu jų yra tikrai daug: maždaug tiek, kiek prieš 30–40 metų turėjo broliai Odumai.

1.2.4. Pastarųjų metų tendencijos

Brolių Odumų ir jų kolegų sukurtą **naujosios ekologijos** versiją, kad ir gana negailestingai kritikuota jų oponentų, iki šios dienos neturi jokio analogiško pakaitalo, kuriuo būtų patenkinta dauguma. Todėl daugelis ekologų ją vienaip ar kitaip naudoja savo kasdienėje veikloje. Apskritai vargu ar reikia garbinti vieną iš šių dviejų naujosios ekologijos krypčių ir paniekinamai atsiliapti apie kitą. Jos greičiau papildo viena kitą, nei konkuruoja. Ekosistemų ekologija stokoja griežtumo ir eksperimentinio pagrindimo, o teorinė ekologija yra tiesiog užtvindytą gausybę griežtų, matematine kalba aprašytų „teorijų“, kurių ryšio su realia situacija gamtoje dažnai, deja, neieško netgi patys jų autorai. Ekosistemų specialistai dažnai pervertina aprašomuosius metodus (išskaitant ir matematinį ekosistemų modeliavimą), o su populiacijomis laboratorijoje eksperimentuojantys ekologai nėra įsitikinę, kad jų gauti duomenys gali būti pritaikyti ir gamtinėmis sąlygomis. Žodžiu, abi kryptys turi trūkumų, nors kiekviena iš jų gali teisėtai pasigirti, jog esama ir puikių pasiekimų.

Abi šios naujosios ekologijos kryptys plačiai taiko matematinį modeliavimą, taigi bent jau šis bruožas jas vienija. Ypač populiarus matematinis ekosistemų modeliavimas buvo XX amžiaus 8–9 dešimtmetyje, kai sisteminė ekologija vis dar buvo ant bangos. Vėliau atėjo nusivylimas, ir ne tiek matematika ar sistemų teorija, kiek jų panaudojimo ekologijoje galimybėmis. Buvo suvokta, kad mitybos tinklai ir medžiagų ciklai yra pernelyg sudėtingos struktūros, ir ne tiek todėl, kad jų neįmanoma sumodeliuoti, o greičiau todėl, kad sunku surinkti reikiamus duomenis apie tiriamąjį ekosistemą, norint korekтиškai modeliuoti. Iš pirmo žvilgsnio gali atrodyti, kad populiacijų ekologijos specialistams tokio pobūdžio sunukmai nebūdingi arba kad jie lengvai įveikiami, nes jų tyrimo objektais gerokai paprastesni. Tačiau patirtis

parodė, kad ir čia keblumų renkant empirinę medžiagą ir ją interpretuojant pakanka, ir matematika kartais niekuo padėti negali. Žodžiu, niekas iš ekologų turbūt neabejoja matematizavimo teikiama potencialia nauda, tačiau reali įvykių eiga rodo, jog šis procesas, toks natūralus ir apsieinantis be desperacijos, tarkim, biochemijoje, fizikoje ar chemijoje, ekologijoje vyksta nelauktai sunkiai.

Skaitant pastarųjų metų publikacijas, susidaro įtaigus įspūdis, jog analitinė paradigma, nors vyrauja ir šiandien, susiduria su nemažomis problemomis, kurios turėtų kvestionuoti jos metodus ir pagrindinius pasiekimus. Pagrindinis motyvas, kurį visi šie kritikai sutartinai pabrėžia, – tai, jų nuomone, neleistinai lėtas ekologijos progresas, ypač jos teorinės dalies. O lėtas jis todėl, kad ekologija niekaip nesuranda tinkamų savo tyrimų objektui metodų. Štai kokiais žodžiais J. Weineris, vienas iš kritikų, 1995 metais aprašė situaciją, susiklosčiusią XX amžiaus pabaigoje: „Mes iki šiol ginčijamės dėl to, dėl ko nesutarėme ir prieš keliasdešimt metų. Nors kai kuriose specifinėse srityse esama progreso, mes nematome žymesnių mūsų supratimo apie esminius ekologinius procesus poslinkių. Nusivylimas, kurį sukėlė ekologijos pažangos stoka, daugelį ekologų privertė suabejoti tais metodais, kuriuos jie taiko savo tyrimuose.“

Šio autoriaus nuomone, ekologijoje pradėjo vyrauti anarchistinė dvasia, neskatinanti tiesos paiešką ir vedanti link postmodernaus nihilistinio požiūrio, kuriame nebus vietos mokslinei tiesai, bet vyraus nuomonės, o kurios nors nuomonės pasirinkimas bus tik individualaus skonio (ir įtakos) klausimas.

J. H. Brownas, plačiai žinomas ekologas, 1997 metais pateikė ne ką švelnesnę kritiką: „Aš suskaičiau daugiau nei 20 teorinių ir empirinių 1955–1975 metais atlirktytų tyrimų, kurie iš esmės pakeitė mūsų discipliną. Tačiau vargu ar man pavyktų atrasti bent kelis tiek pat reikšmingus pasiekimus per pastaruoju sius du dešimtmečius.“

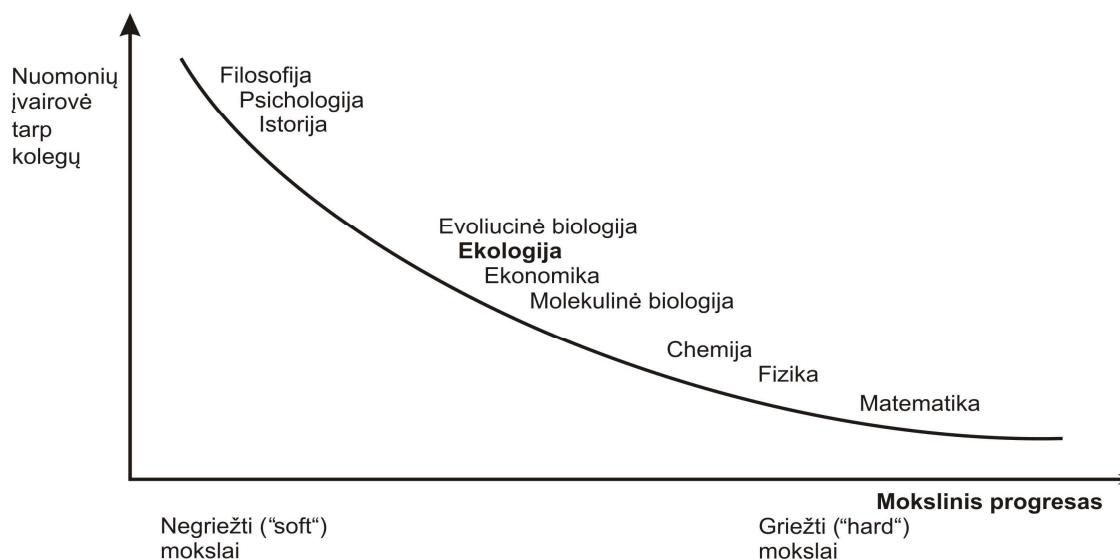
Panašios kritikos dosniai pažeria ir kai kurios pastarųjų metų publikacijos. Štai ką, pavyzdžiui, raše 2004 metais kitas žymus ekologas G. E. Belovsky ir 11 jo bendraautorių: „Aptariamos ekologijoje temos tai tampa madingos, tai išeina iš mados, tarsi jos būtų paskutinis *haute couture*, ir nepateikiama jokio mokslinio sprendimo.“

Sakoma, nėra namų be dūmų, taigi kažkiek tiesos šiuose kritikų žodžiuose, matyt, esama. Turbūt jie teisūs, kad ekologijos metodologija kol kas nėra nusistovėjusi, kad dar tebeieškoma veiksmingesnių požiūrių ir metodų, o toks pasimetimas tarp metodų negali neturėti įtakos ir tyrimų rezultatams.

Bene labiausiai šiuolaikinės padėties ekologijoje kritikams užkliūva tai, kad analitinė paradigma, nors ir daug prisidėjo prie mūsų supratimo apie vidurūšinius ir tarprūšinius santykius, deja, netapo vienijančia visus ekologus platforma. Greičiau atvirkščiai – šiandienos ekologai yra pasidaliję mažu mažiausiai į kelias stovyklas, kurių kiekviena turi savą supratimą apie tai, kokie turi būti ekologijos tikslai bei jos metodai, kurie jos pasiekimai gali būti laikomi vertingais, o kuriuos reikėtų išmesti į istorijos archyvą. Toks pluralizmas po daugiau nei šimtmetį trukusios raidos turbūt visai pagrįstai laikomas ne ekologijos stiprybės, o greičiau jos silpumo, nesubrendimo požymiu.

Šiuo metu ekologija neturi savo visiems daugmaž vienodai priimtino veido. Egzistuoja, greta funkcionuodamos, bent kelios mokyklos ar srovės, iš jų ekstremaliai viena nuo kitos nutolusios yra dvi: 1) dar iš brolių Odumų paveldėtas holistinis požiūris į ekologijos tikslus ir priemones, 2) šiek tiek vėliau atsiradęs analitinis požiūris, pagrindinj dėmesj skiriantis pupuliacijoms. Nors esama nemažai skepticizmo abiejų požiūrių atžvilgiu, prognozuoti, kuris iš jų ateityje pasirodys vaisingesnis, kol kas sunku.

Ekosistemos ir ekologinės bendrijos – nepaprastai sudėtingos struktūros, ir, visai galimas daiktas, mokslas neturi tinkamų priemonių tokiams objektams tirti. Tačiau vargu ar būtume teisūs *a priori* atmetę kaltinimą, kad mes gal buvome nepakankamai atkaklūs, išradingi ir vieningi kovoje su nežinios rūku, slėiančiu gamtos paslaptis. Kitaip tariant, gal tas tyrimo objekto sudėtingumas, apie kurį tiek daug šnekama norint pasiteisinti prieš kitas disciplinas, yra tariamas ir jis išnyktų, jei mes atrastume tinkamą tokiams objektams tirti metodologiją (plačiau žr. 8 skyrių).



1.5 pav. Ekologijos padėtis mokslinės pažangos atžvilgiu. Dabartinę ekologiją, deja, galima laikyti tik pretenduojančiu į griežtumą mokslu: nuomonių įvairovė bet kuriuo principinės reikšmės klausimu kol kas yra vis dar pernelyg didelė.

Apibendrinant galima teigti, kad šiuolaikinė ekologija kol kas negali būti laikoma griežtu ir vientisu mokslu (1.5 pav.). Matematiniai modeliai (o jų gausu netgi ekologijos vadovėliuose), nors ir sukuria griežtumo ir moksliškumo išpūdį, deja, dažniausiai nutolę nuo realaus gyvenimo, todėl jų euristinė vertė menka. Be to, jie paprastai atspindi tik vieną ar kitą stovyklą ar pakraipą poziciją tuo ar kitu klausimu ir nėra sulaukę visuotino pripažinimo. Šis bruožas – privačių nuomonių įvairovė – yra neleistina prabanga fizikoje ar chemijoje, su ja įpratę taikstytis tik filosofai ar istorikai. Ekologai taip pat siekia jos išvengti, nors tai jiems sunkiai sekasi. Nuomonių šiuo metu yra pernelyg daug, ir tenka apgailestauti, kad bėgant laikui daugelyje ekologijos sričių jų ne mažėja, o daugėja.

Pagrindiniai ekologijos raidos etapai parodyti 1.2 lentelėje.

1.2 lentelė. Pagrindiniai įvykiai ekologijos istorijoje. Pastaba: čia neatsispindi rusiškosios ekologijos raida ir jos ypatumai (žr. in-tarpą); be to, lentelėje nurodytos tik vyraujančios tuo ar kitu laiku srovės, be jų būta ir esama šiuo metu nemažai joms oponuojančių.

Metai	Autoriai	Pagrindiniai įvykiai ekologijos istorijoje
1859	Darvino „Rūšių atsiradimas“	Kovos už būvj samprata (iš Maltuso)
1866	E. Haeckelis	Ekologijos sąvoka
~1900 JAV		Augalų ekologija (<i>ecology</i>) ir gyvūnų ekologija (<i>oecology</i>). Botanikai nepripažino jokių ryšių tarp augalų ir gyvūnų
1920– 1940 JAV, Anglija	A. E. Tansley (Anglija), F. Clementsas (JAV)	Augalų bendrijų tyrimai, superorganizmo idėja
	C. Eltonas (Anglija), V. Shelfordas (JAV)	Gyvūnų populiacijų dinamika, savireguliacija, matematinis modeliavimas
1939	F. Clementsas ir V. Shelfordas	Kn. „Bio-Ecology“ (augalai ir gyvūnai glaudžiai bendradarbiauja)
~1960– ~1970	Broliai Odumai, G. E. Hutchinsonas, R. Margalefas, B. C. Pattenas	New Ecology mokykla, TBP Ekosistemos konsepcija
~1970	R. MacArthuras (zool.), J. L. Harperis (bot.)	Theoretical ecology mokykla. Matematika gali viską, jos žodis galutinis. Hipotezių svarbos iškėlimas
~1990– iki šiol	D. Tilmanas (JAV)	Mechanistinis požūris: eksperimentai – pirma (svariausia – mechanizmai), paskui – matematika

INTARPAS

Rusiškosios ekologijos ypatumai

Rusiškosios tradicijos ekologijoje ištakų reikėtų ieškoti pasaulinio garso mikrobiologo S. N. Vinogradskio (1856–1953) darbuose. Savo kalboje, pasakytoje 1896 metais Imperatoriškojo eksperimentinės medicinos instituto nariams, jis pagrindė mintį, kad ilgalaikis gyvybės egzistavimas neįmanomas be mikroorganizmų, atliekančių negyvos organinės medžiagos skaidymą. Nesant jų, organinės atliekos kauptuši ir organinę medžiagą gaminantiems augalams greitu laiku pritrūktų anglies, azoto, kitų medžiagų, ir jie žūtų, paskui žūtų ir visa, kas gyva. Gamtoje turi egzistuoti pusiausvyra tarp sintezės ir jai priešingo proceso – skaidymo. Be medžiagų ciklo gyvybė egzistuoti negali. Gyvoji medžiaga – tai „viena visuma, vienas milžiniškas organizmas“. S. N. Vinogradskis pamini ir analogiškas L. Pasteuro (1822–1895) mintis, išdėstyta dar anksčiau.

Sunku pasakyti, kokią įtaką rusiškajai paradigmai susiformuoti būtų turėjusios S. N. Vinogradskio idėjos, jei jis nebūtų emigravęs į Prancūziją, kur jis dirbo nuo 1922 metų iki pat mirties (1953) Pasteuro institute skyriaus vedėju. Kad ir kaip būtų, tos įtakos greičiausiai būta. Tačiau ne mažesnės reikšmės tolesnei įvykių eigai turėjo kito rusų mokslininko – biogeochemiko V. I. Vernadskio (1863–1945) veikla. Vakariečiams jis žinomas kaip sampratos apie biosferą kūrėjas. Jis pirmasis mokslo istorijoje pagrindė mintį, kad gyvybė yra nepaprastai galinga geologinė jėga, iš pagrindų pakeitusi atmosferą, hidrosferą ir litosferą. Jis toliau tėsė tą liniją, kurios laikėsi ir S. N. Vinogradskis: gyvybė negali egzistuoti kitokiu kaip tik biocenozės (ekologinės bendrijos) pavidalu, biocenozių atsirado kartu su gyvybe. V. Vernadskis, atrodo, buvo neblogai susipažinęs su didžiųjų holistų – G. L. de Buffono (1707–1788) ir Humbolto – idėjomis. Panašu, kad jis vadovavosi Humbolto credo: „Į nieką negalima žiūrėti izoliuotai.“

Praslinkus keliems dešimtmečiams po V. Vernadskio mirties 1945 metais, Tarybų Sąjungoje jis virto vos ne kultine figūra. Tapo įprasta minėti ir cituoti jį, kur reikia ir kur gal nereikėtų. Mintis, jog ilgą laiką gyvybė gali egzistuoti tik medžiagų ciklo pavidalu, buvo detaliai aptarinėjama ir po V. Vernadskio mirties, ir šiai minčiai iš esmės buvo pritarta. Šios nuostatos, panašu, rusų ekologai laikosi ir šiandien. Logiška šiame kontekste daugeliui jų atrodo ir mintis, kad medžiagų ciklai turėjo atsirasti Žemėje vos ne kartu su pačia gyvybe.

Taigi ekologijos vystymasis Rusijoje ir Tarybų Sąjungoje pasižymėjo kiek kitomis tendencijomis nei Vakaruose. Vakarų šalyse ekologijos teorinių branduolių formavo beveik išimtinai vien buvę zoologai ir botanikai, o čia, Rytuose, ne mažesnę įtaką savo šalies ekologijos tradicijoms turėjo mikrobiologai ir geochemikai. Reikėtų turėti omenyje ir tai, kad ilgą laiką Tarybų Sajunga buvo viena iš lyderių ekologinės mikrobiologijos ir geochemijos srityse. Vos atsiradusi, ekosistemos koncepcija rado platų atgarsį šioje šalyje: buvo verčiamama iš anglų kalbos E. P. Odumo ir kitų autorių ekologijos vadovėlių, įkurta ekologinės pakraipos katedrų. Daugeliui rusų ekologų atrodė, jog vakariečiai nepelnytai ignoruoja rusų nuopelnus šioje srityje, jog būtent rusų mokslininkai turi neginčijamą prioritetą moksle apie ekosistemas. Be abejo, čia būta nemažai tiesos.

Tačiau prieš maždaug tris dešimtmečius, kai Vakarų šalyse ekosistemos koncepcija tapo antrąjį plane veikėja ekologijos mokslo scenoje, priekaištai dėl prioritetų aptilo. Atsirado kur kas svarbesnė intriga. Mat Rusijoje ekosistemos ir toliau yra laikomos pagrindiniu ekologijos objektu, ir šiandien čia stebėtinai gajus holistinis požiūris į gamtą, paveldėtas iš S. N. Vinogradskio ir V. Vernadskio. Tad visai suprantama, kodėl akademikas (beje, taip pat mikrobiologas pagal bazinį išsilavinimą) G. A. Zavarzinas (1995) išskyrė rusiškąją paradigmą ekologijoje ir evoliucinėje biologijoje kaip priešpriešą dabar vyraujančiai Vakaruose analitinei, arba, kaip jis vadina, redukcjonistinei, paradigmų. Jo žodžiais tariant, redukcionizmas nėra produktyvus, jis nepagrįstai akcentuoja konkurenciją bei augalų ir gyvūnų svarbą gyvosios gamtos funkcionavimui, o sisteminė biologija mato ne tik konkurenciją, bet ir bendradarbiavimą, ypač globaliu mastu, ji taip pat pabrėžia mikroorganizmų vaidmenį, o šis yra gyvybiškai svarbus visai biosferai (daugiau apie rusiškosios ekologijos ypatumus žr. Lekevičius, 2006).

2. INDIVIDU EKOLOGIJA

2.1. PAGRINDINIAI TERMINAI IR SAMPRATOS

Organizmai gyvena ir funkcionuoja aplinkoje, prie kurios jie paprastai yra puikiai prisitaikę. Lydekos prisitaikiusios gyventi vandenye, varnos – skraidyti, o sliekai geriausiai jaučiasi būdami dirvoje. Vienos žuvys ištveria sūrų jūros vandenį gerai, kitos – blogai, vienos mėgsta šaltą, kitos – šiltesnį vandenį. Pavyzdžiu, antarktinė *Trematomus* genties žuvis geriausiai jaučiasi įprastoje jai minusinėje ($-1,8^{\circ}\text{C}$) temperatūroje (sūrus vanduo tokioje temperatūroje nesušala į ledą), bet žūsta, kai vandens temperatūra pakyla iki $+5^{\circ}\text{C}$. Tačiau atogrąžų (tropikų) žuvys, atvirkščiai, žūsta temperatūrai nukritus iki $10\text{--}15^{\circ}\text{C}$. Taigi kiekviena biologinė rūšis yra gerai prisitaikusi prie aplinkos, tačiau tik prie tos, kurioje ji gyvena nuo seno. Todėl pakliuvę į jiems neįprasto klimato zoną, organizmai paprastai jaučiasi blogai arba netgi žūsta. Organizmų savybę gyventi ir daugintis tik tam tikromis, palyginti ribotomis aplinkos sąlygomis, ekologai vadina **prisitaikymo ribotumu**, jo specifiškumu. Ši specifiškumą organizmai įgijo dėl prisitaikymo, o tiksliau – dėl evoliucijos.

Tačiau organizmai geba migruoti ir susiduria su vis kitomis aplinkos sąlygomis. Gyvūnai migruoja naudodamiesi judėjimo organais, o augalai plinta į naujas teritorijas per sėklas ar sporas. Netgi šalia esantys dirvos ploteliai gali skirtis savybėmis, ir dygstanti sėkla ar spora kaskart reaguoja skirtingai. Paprastai tokiais ir panašiais atvejais organizme vyksta biocheminiai bei fiziologiniai persitvarkymai, pagerinantys jo prisitaikymą prie tai ar kitai vietai būdingų aplinkos sąlygų.

Kad pajustume, kaip dirba mūsų organizmo prisitaikymo mechanizmai, pakanka nuvykti į kalnus ir įkopti į 3–4 tūkstančių metrų aukštį. Pirmomis dienomis mūsų savijauta būtų labai prasta: trūktų oro, tankiai muštų širdis, smarkiai padidėtų prakaitavimas, atsirastų vangumas ir apatija, sutrikta mąstymas ir kalba. Žodžius koštume pro dantis tarsi per prievertą. Tačiau po 2–3 savaičių organizmas prisitaikytų. Padidėtų hemoglobino kiekis kraujyje, nustotų daužytis širdis, kvėpavimasaptų retesnis ir gilesnis, o kalba – rišlesnė. Nusileidus nuo kalnų, vėl tektų prisitaikyti, tik ši kartą – prie įprastų nuo vaikystės sąlygų. Hemoglobino kiekis ir kiti fiziologiniai rodikliai po kelių dienų sugrižtų į įprastą, normalią padėtį.

Aplinkos sąlygos nėra pastovios nei laiko, nei erdvės poziūriu. Todėl netgi nemigruojantys organizmai paprastai patiria dažnus ir kartais neprognazuojamus aplinkos sąlygų pokyčius, prie kurių jie bando prisiderinti: pertvarko savo fenotipą neperžengdamis reakcijos normos. Kadangi dažnose buveinėse aplinka keičiasi nuolat, šis prisiderinimas retai kada baigiasi.

Gali atrodyti, kad tuo atveju, kai organizmai niekur nekeliauja, nepalieka įprastų gyvenimo vietų, jiems prisitaikyti nereikia, tarp jų ir aplinkos yra savotiška pusiausvyra. Tačiau taip nėra. Mat aplinka kintra ne tik keliaujant iš vienos vietovės į kitą, ji keičiasi ir bėgant lakui. Egzistuoja trys pagrindiniai **aplinkos kintamumo** bėgant laikui **tipai**: periodiniai, arba lengvai prognozuojami, atsitiktiniai, arba sunkiai prognozuojami, ir kryptinga aplinkos kaita. Žinomiausiai periodiniai svyravimai – temperatūros ir šviesos intensyvumo pokyčiai per parą ir šių parametru sezoniniai svyravimai. Tačiau ši kaita, kaip žinome, niekada nebūna griežtai periodinė, nes visada gausu netikėtų atsitiktinio pobūdžio fluktuacijų. Pavyzdžiu, birželio mėnesį kartais pasitaiko šalnų, o sausio – retsykiai temperatūra pakyla iki $+5$ ir net $+10^{\circ}\text{C}$. Kryptingų pokyčių pavyzdys – žmogaus sukeltas anglies dioksidio koncentracijos atmosferoje didėjimas ir šiuo metu vykstanti klimato kaita.

Iš tiesų, gyvojoje gamtoje gausu stebėtino organizmų plastiškumo pavyzdžių. Štai G. P. Harris 1973 metais aptiko, jog praėjus vos 1–2 val. po to, kai debesys uždengia Saulę, keičiasi titnagdumblių biocheminės savybės: iš šviesamėgių virsta į ūksminius. Tai leidžia jiems prisiderinti vos ne prie kiekvienos valandos debesuotumo ir kartu išsaugoti gana intensyvią fotosintezę netgi apniukusiomis dienomis. O. Buchneris ir G. Neuneris 2001 metais nustatė, kad kalnų augalo *Silene acaulis* prisitaikymas prie oro įsilimo (paprastai kiekvieną vidudienį), trunka maždaug 3 val. Taip organizmai bando priderinti savo fiziologinį optimumą prie pasikeitusio režimo.

Galima netgi teigti, jog organizmų, ypač gyvenančių dažnai kintančiomis sąlygomis, prisitaikymas (prisiderinimas prie aplinkos) niekada nesibaigia. Natūrali tokį organizmų būsena yra ne fiziologinis optimumas, ne komfortas, o greičiau nuolatinis šios būsenos siekimas, suboptimalioji būsena. Nespėjama prisitaikyti prie vieno pokyčio, kai įvyksta naujas, ir taip – iki gyvenimo pabaigos.

Gyvajame pasaulyje nesunku rasti daugybę panašių pavyzdžių, ir jie gerai žinomi specialistams. Taigi gyvieji organizmai gali prie aplinkos prisitaikyti ne tik evoliucionuodami, bet ir dėl nepaveldimų fenotipo pokyčių. Kadangi jie nėra paveldimi, tai jie grįztami – aplinkai eilinių kartų pasikeitus, pasikeičia ir fenotipas. Faktai liudija, kad organizmai geba reaguoti netgi ir į nedidelius ir įprastus aplinkos sąlygų pokyčius. Prisiderinimas prie konkrečioje vietoje ar konkrečiu laiku egzistuojančių aplinkos sąlygų labai praverčia kovojant dėl būvio. Tuo ir paaškinamas individualių adaptacijos mechanizmų egzistavimas.

Organizmai prie aplinkos gali prisitaikyti ne tik dėl evoliucijos, bet ir dėl gebėjimo keisti savo fenotipą nekeičiant genotipo.

Fenotipinius atsakus tiria kelios biologinės disciplinos: ekologinė biochemija, ekologinė fiziologija ir etologija, arba elgsenos biologija. Šią mokslo sritį galima laikyti tarpdisciplinine.

Taigi individai gali keisti savo fenotipą neperžengdamai paveldėtos **reakcijos normos**, ir jie šia savybe naudojasi, kad pagerintų prisitaikymą (reakcijos norma – kokio nors fenotipinio požymio galimos kaitos diapazonas). Jei reakcijos normų nebūtų, organizmai žūtų pirmąkart žymiau pakitus aplinkai.

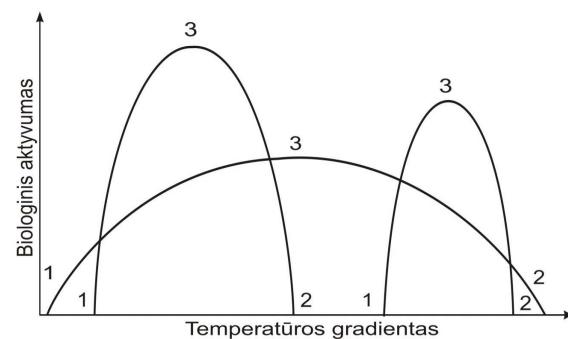
Dažnai vietoj individualių adaptacijos mechanizmų sąvokos vartoja kiti (sinonimiški ar ne visai) terminai: **fenotipinis plastiškumas**, fiziologinė ir biocheminė adaptacija. Po fenotipinio plastiškumo sąvoka slepiasi supratimas, kad individu genotipas per gyvenimą nesikeičia, bet jis gali produkuoti daug skirtingų fenotipų, priklausomai nuo aplinkos sąlygų kiekvienu konkrečiu momentu. Mat fenotipą lemia ne vien genotipas, tai greičiau genotipo sąveikos su išorine aplinka rezultatas. Vaizdžiai tariant, iš viso galimo (turimo genotipo pagrindu) fenotipų rinkinio individus bando pasirinkti tą, kuris tuo momentu yra tinkamiausias.

Kaip aiškėja iš reakcijos normos sampratos, to paties genotipo pagrindu gali būti generuota daugybė fenotipų – adaptyviųjų atsakų į aplinkos pokyčius.

Genotipuose (dėl gamtinės atrankos) yra sukaupta informacija apie tikėtinus aplinkos pokyčius gyvenamojoje vietovėje. Į kiekvieną pokytį – atsakas. Atsako nėra – blogėja prisitaikymas.

Adaptacijos, arba **prisitaikymo**, sąvoka – viena iš dažniausiai vartojamų biologijoje ir kartu viena iš fundamentaliausių. Tokia ji tapo nuo Darvino laikų. Šiuo terminu biologai nusako ne tik patį procesą, bet ir jo galutinį rezultatą, naują struktūrą ar funkciją. Pavyzdžiui, teisinga sakyti, kad kiškio žieminis kailis yra prisitaikymas prie žiemos šalčių. Bet lygiai taip pat teisinga tvirtinti, jog ir vasarinio kailio virsmais į žieminį artinantį šalčiam yra prisitaikymas. Kai kalbama apie žemės ūkio kenkėjų prisitaikymą prie pesticidų, tai turimas galvoje arba prisitaikymo prie šių chemikalų procesas, arba jo galutinis rezultatas, tai yra atsparumas pesticidams, arba ir tas, ir kitkas vienu metu. Taigi šis terminas vartojamas ir statiniams, ir dinaminiam aspektui apibūdinti.

Aplinkos poveikis organizmams dažname vadovėlyje vaizduojamas panašiomis į varpą kreivėmis (2.1 pav.). Šiose kreivėse svarbiausi yra 3 taškai: 1 – žemutinis kritinis taškas (žemutinis **pesimumas**); 2 – viršutinis kritinis taškas (viršutinis **pesimumas**) ir 3 – **optimumo** taškas, t. y. palankiausios sąlygos. Tiksliau pasakius, optimumo taškas – tai jo projekcija į horizontaliąją ašį. Optimumo taške prisitaikymas (biologinis aktyvumas) yra maksimalus. Iš to, kas pabrėžta anksčiau, darosi aišku, kad kiekvienai biologinei rūšiai būdingi savi optimumų ir pesimumų taškai daugiamatėje aplinkos sąlygų erdvėje.



2.1 pav. Aplinkos veiksnio gradiento – biologinio aktyvumo kreivės, priklausančios trimis hipotetinėms biologinėms rūsimis, kurių reakcija į aplinkos temperatūrą skiriasi (Lekevičius, 2007).

Toks aplinkos poveikio organizmams grafinis vaizdavimas turi privalumą, tačiau jis gali ir klaidinti. Mat gali susidaryti įspūdis, kad kiekvienos rūšies ar individu krevė yra nejudanti, griežtai fiksuota aplinkos veiksnijų gradienčio atžvilgiu. Toli gražu taip nėra – krevė slankioja, ir tam visai nebūtina evoliucija: pakanka fenotipinio plastiškumo, o jis, panašu, būdingas visiems organizmams.

Krevių slankojimas gali būti pavaizduotas taip (2.2 pav.). Paprastumo dėlei parodyta tokia hipotetinė situacija: organizmas gyvena optimaliomis sąlygomis (taškas O); įvyksta staigus aplinkos sąlygų pokytis Δ (rodyklė apie įvykį), kurio tiesioginių poveikijų rodo biologinio aktyvumo kritimas (1); i tai organizmas atsako adaptyvaus pobūdžio reakcija (2), dėl kurios biologinis aktyvumas, arba prisitaikymo laipsnis, iš dalies atsistato.

Atkreipkite dėmesį į du svarbius dalykus. Kaip rodo grafikas, nereikėtų suplakti į krūvą tiesioginio poveikio ir organizmo reakcijos. Tik pastarajį procesą galima vadinti adaptaciją. Kai ultravioletiniai spinduliai prasiskverbia į mūsų audinius ir pažeidžia gyvūnų ląsteles, šis pasikeitimai – ne adaptacija, o tiesioginis aplinkos poveikis. Tačiau kai odoje padaugėja melanino ir ji įdega kartu blokuodama ultravioleto patekimą į gilesnius audinius – tai jau reakcija, kurią tik ir galima vadinti adaptacija. Antra svarbi išvada: biologinio aktyvumo atstatymas, dalinis ar visiškas, yra neįšvengiamai susietas su krevės poslinkiu, šiuo atveju – į kairę. Suprantama, jog aplinkai pasikeitus priešinga linkme, krevė prisitaikymo atveju paslinktu į dešinę. Kartu su visa krevė paprastai slankioja abu pesimumo taškai ir optimumo taškas. Taigi į prisitaikymą galima žiūrėti kaip į optimumų priderinimo prie aplinkos procesą.

Individu prisitaikymo prie aplinkos procesą galima traktuoti kaip jo pastangas priderinti savo būseną (optimumą) prie kintančios aplinkos.

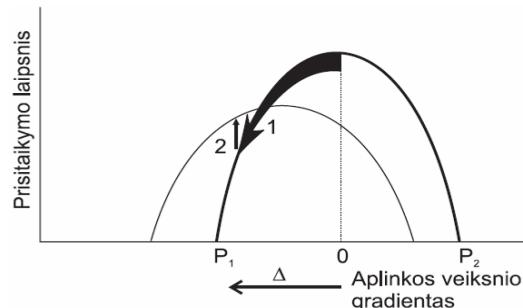
Dar viena svarbi savoka – **preadaptacija**, arba išankstinis prisitaikymas. Griežtai formuluojant, kiškio žieminis kailis nėra reakcija į žiemos šalčius paprasčiausiai todėl, kad jis pradeda formuotis dar prieš prasidedant šalčiams. Tokios preadaptacijos paaiškinimas nesudėtingas. Kažkada, prieš milijonus metų, kai kiškiai tik pasirodė evoliucijos arenijoje, šiltesnis kailis buvo reakcija į neįprastai žemą temperatūrą, tačiau per ilgą kartų seką bėgant daugeliui tūkstantmečių ši reakcija užsifiksavo genotipe ir įgavo automatiškumą. Ji tapo endogeninė, tai yra nepavaldi išoriniam stimului (sezoniniams temperatūros pokyčiams). Antra vertus, šiam stimului būdingas gana griežtas kasmetinis periodiškumas, tad nuolatinis stimuliavimas nebuvo ir būtinės.

Augalų audiniai šalčiams užėjus išvengia suledėjimo, nes sumažina vandens ir padidina cukraus bei riebalinių medžiagų kiekį. Ši procesą botanikai vadina augalų užsigrūdinimu. Tai irgi preadaptacija, nes šie persitvarkymai prasidėda dar gerokai prieš ateinant šalčiams.

Organizmai yra neblogai preadaptuoti ne tik prie sezominio periodiškumo, bet ir paros, arba **cirkadinių**, reiškinį – šviesos ir tamsos kaitaliojimosi (fotoperiodizmo) ir su juo susietų aplinkos temperatūros pokyčių. M. W. Youngas, cirkadinų ritmų specialistas, 2002 metais raše: „Gyvūnų elgesys yra ciklinis: aktyvumo ir ramybės fazės eina viena po kitos kartu su aplinkos sąlygų cirkadine kaita. Su šiais elgsenos ritmais susiję patikimi fiziologiniai fermentų aktyvumo, hormonų sintezės ir jų išskyrimo, kūno temperatūros (žinduolių) ir genų aktyvumo svyravimai. <...> „Cirkadiniai“ ritmai būdingi ne tik gyvūnams. Kai kurie pirmieji įrodymai, jog endogeniniai cirkadiniai laikrodžiai tikrai egzistuoja, buvo gauti dirbant su augalais ir grybais. Pastarųjų metų darbai su fotosintetinančiomis bakterijomis parodė, kad daugelis genų įsijungia ir išsijungia kas 24 val. veikiami cirkadinio laikrodžio.“

Visi šie kasdieniniai cikliški persitvarkymai, kaip teigia šis autorius, yra adaptyvaus pobūdžio.

Preadaptacija yra prisitaikymas, įvykstantis anksčiau nei aplinkos pokytis, prie kurio prisitaikoma. Dažniausiai tokia situacija susiklosto esant periodiškiems, taigi lengvai prognozuojamiems, aplinkos pokyčiams.



2.2 pav. Schema, iliustruojanti supratimą apie adaptaciją kaip optimumų priderinimo prie aplinkos sąlygų procesą (Lekevičius, Loreau, 2012).

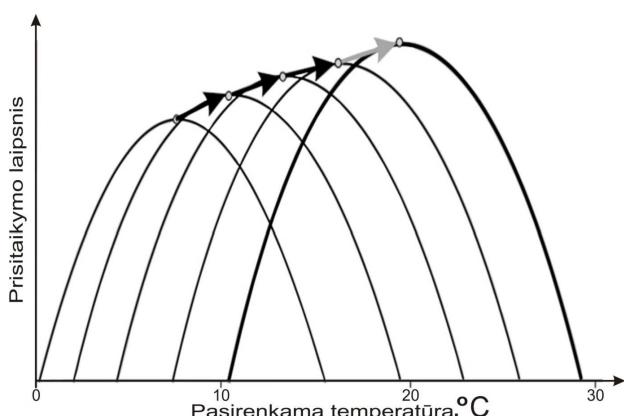
Apie preadaptaciją kalbama ir tada, kai populiacijoje atsiranda vienas kitas mutantas ar rekombinantinas, atsparus kokiam nors neįprastam poveikiui, pavyzdžiu, naujam antibiotikui ar pesticidui. Taigi šiuo atveju populiaciją gelbsti atsitiktinumas.

Vieni organizmai yra labai plastiški ir sugeba greitai prisitaikyti prie įvairiausių sąlygų, o kiti yra konservatyvūs, neplastiški. Dar kiti užima tarpinę padėtį tarp šių dviejų kraštutinumų. Tokiais atvejais sako, kad organizmai skiriasi **plastiškumu**, arba adaptyvumu (angl. *plasticity, adaptability*). Galima skirti du plastiškumo komponentus: **prisitaikymo greitį** ir **plastiškumo ribas**, kuo šie du rodikliai didesni, tuo plastiškesnis organizmas (Lekevičius, 1986). Plastiškumo ribos – tai diapazonas išorinių sąlygų, kurioms esant prisitaikymas yra įmanomas. Kartais jos dar vadinamos ekologiniu valentingumu. Reikėtų skirti plastiškumo ribų sąvokos prasmę nuo supratimo apie reakcijos normą. Reakcijos norma – tarsi plastiškumo ribų veidrodinis atspindys fenotipe.

Individu plastiškumą nusako du rodikliai: kaip greitai jis geba reaguoti į aplinkos pokytį (adaptacijos greitis) ir kokį atsako repertuarą jis turi (plastiškumo ribos). Biocheminio ir fiziologinio atsako paskirtis – prisitaikyti prie greitų, bet neišeinančių už įprastų ribų aplinkos pokyčių.

Pagal plastiškumą organizmai skirstomi į **euribiontus** ir **stenobiontus**, tai yra į tokius, kurie lengvai pakelia smarkiai kintančias sąlygas, ir tokius, kurie gali gyventi tik tam tikroje, mažai kintančioje aplinkoje. Atskirais atvejais kalbama apie euriterminius ir stenoterminius organizmus, eurifagus, stenofagus ir pan.

Yra įvairių būdų įvertinti adaptyvumą. Vienas iš jų – **termogradientinis metodas**. Tam naudojamas termogradientinės įrenginys, kurio pagrindinė dalis yra pailgas indas su vandeniu. Šio lovio vienos galas yra kaitinamas, o kitas – šaldomas, todėl per lovio ilgį ilgainiui susidaro temperatūros gradientas nuo, tarkim, 0 °C viename gale iki +35 °C – kitame. Paskui į termogradientinį įrenginį įleidžiama eksperimentinių gyvūnų, pavyzdžiu, žuvų ar vėžiagyvių. Metodo esmė yra ta, kad organizmai gali visiškai laisvai pasirinkti jiems palankiausią, arba optimalią, temperatūrą iš pasiūlytųjų. Ši temperatūra vadinama **tinkamiausia temperatūra**. Vyrauja nuomonė, kad jie pasirenka tą temperatūrą, kuri tuo momentu geriausiai atitinka jų fiziologinę būseną. Tad tyréjas, fiksuodamas organizmų padėtį termogradientiniam įrenginyje, kartu nustato optimumo tašką slankiojimą vykstant adaptacijos procesui. Suprantama, jog šių taškų slinkimo greitis gali būti traktuotinas kaip adaptacijos greitis (2.3 pav.).



2.3 pav. Jleisti į termogradientinį įrenginį, organizmai paprastai susirenka vienoje šio įrenginio vietoje, o paskui lėtai juda tinkamiausios temperatūros link. Šis slinkimas, manoma, rodo optimumo taškų slankiojimą (rodyklės, jungiančios kreivių viršunes) ir atspindi fiziologinės adaptacijos procesus, vykstančius organizmuose (Lekevičius, 2007).

Vieno iš tokių bandymų duomenys pateikti 2.1 lentelėje. Tinkamiausią temperatūrą (29 °C) kanalinio šamo jaunikliai pasirenka per mažiau nei 10 val. tuo atveju, jei dar prieš bandymą jie buvo preadaptuoti prie artimų šiai temperatūrų, ir per 10–24 val., jei tokios preadaptacijos nebuvo.

2.1 lentelė. Kanalinio šamo (*Ictalurus nebulosus*) jauniklių elgsena termogradientiniame įrenginyje. Prieš įleidžiant organizmų į šį įrenginį, jie kurį laiką buvo adaptuojami prie skirtinės temperatūros (pagal Crawshaw, 1975).

Prieistorė (preadaptacinė temperatūra, °C)	Pasirenkamos temperatūros, °C		
	pradžioje	po 10 val.	po 24 val.
7	16	25	29
15	21	25	29
24	26	29	29
32	31	30	29

Kaip matome, tinkamiausios temperatūros (optimumai) nėra lygiavertės. Vienos iš jų yra laikinos, o kitos (29°C) yra galutinės. Pastarosios nepriklauso nuo prieistorės: kad ir iš kokių sąlygų būtų pamti gyvūnėliai, anksčiau ar vėliau jie susirenka drauge, pasirinkdami būtent šią temperatūros zoną. Matyt, tai yra tinkamiausia temperatūra iš visų. Panašūs dėsningumai būdingi daugumai kitų gyvūnų, kurių elgsena buvo tirta termogradientiniame įrenginyje. Aišku, atskirų rūsių galutinė tinkamiausia temperatūra ir adaptacijos greitis skiriasi.

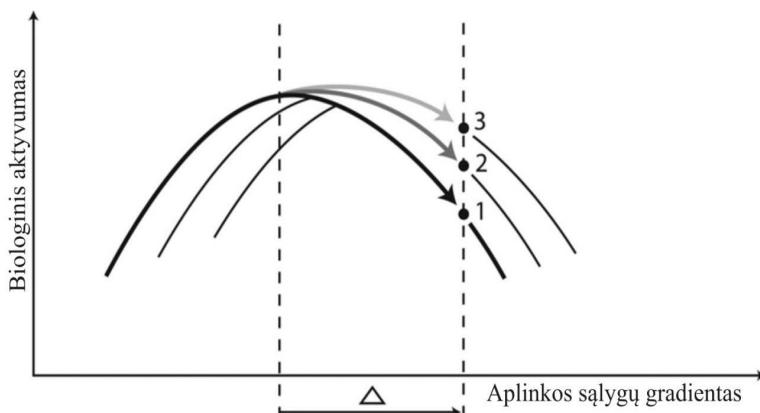
Apskritai galima kalbėti apie **pagalbinius optimumus**, kurių skaičius nėra ribotas, ir vieną **pagrindinį optimumą**, kartais vadinamą optimumų optimumu, t. y. tokią aplinką, kurioje individuo biologinis aktyvumas turimo genotipo pagrindu yra pats didžiausias (žr. 2.3 pav.).

Plastiškumo ribas galima išmatuoti ir kitaip: aplinkos sąlygas vienaip ar kitaip reikia keisti taip lėtai, kad organizmai spėtų prie šių pokyčių prisitaikyti. Aišku, anksčiau ar vėliau ateitų momentas, kai vienos galimybės prisitaikyti būtų išsemtos. Žuvimo faktas tokiu atveju liudytų apie žemutinį ar viršutinį kritinius taškus, arba pesimumus, o atstumas tarp jų rodytų plastiškumo ribas. Reikalavimas pamažu keisti aplinkos sąlygas lengvai paaškinamas: norint prisitaikyti paprastai reikia laiko, prisitaikymas negali įvykti tuoju pat (2.4 pav.). Tuo atveju, kai aplinka keičiamā stagių, pavyzdžiui, organizmai stagių perkeliami iš įprastos jiems temperatūros į neįprastai žemą ar aukštą, atstumai tarp pesimumų paprastai geros kai sumažėja, nes organizmams nesuteikiama galimybės atitinkamai reaguoti (realizuoti savo reakcijos normą). Tokiu atveju vietoj plastiškumo ribų gauname tai, ką eksperimentatoriai vadina **tolerancijos**, arba pakantumo, **ribomis**. Suprantama, kad individui būdinga tik viena plastiškumo kreivė, ji aplinkos gradiento ašimi neslankioja, o tolerancijos kreivių skaičius yra begalinis, šios kreivės padėti aplinkos gradiento atžvilgiu lemia prieistorę, t. y. sąlygos, kuriomis individus gyveno prieš eksperimentui prasidėdant.

Individui būdinga tik viena plastiškumo kreivė, ji gali judėti, tik keičiantis genotipui. Panaudojant tą patį individą, galima gauti begalinį skaičių tolerancijos kreivių (kaip ir fenotipų).

Su fenotipinio plastiškumo idėja susijusi dar viena, **homeostazės**, samprata. Ją kūrė du tyrėjai: XIX amžiuje dirbęs prancūzų fiziologas C. Bernardas ir XX amžiaus pirmojoje pusėje gyvenęs JAV fiziologas W. B. Cannonas. Jos esmė – supratimas, jog organizmai sugeba kai kuriuos svarbius vidinius parametrus palaikti pastovius, juos stabilizuoti, nepaisydam iškintančių aplinkos sąlygų. Pavyzdžiui, daugumos žinduolių ir paukščių kūno temperatūra esant tam tikroms aplinkos temperatūros riboms yra pastovi, ir nuo normos žymiai nukrypsta tik jiems susirgus. Tai vienas iš labiausiai žinomų homeostazės pavyzdžių. Ne veltui šie organizmai ilgą laiką buvo vadinami homotermais, taip pabrėžiant jų gebėjimą stabilizuoti kūno temperatūrą.

Nusistovėjo nuomonė, kad homeostazė aptinkama tik tada, kai aplinkos kaita neperžengia įprastų organizmams ribų. O kai aplinkos pokyčiai yra nelaukti ir labai žymūs, homeostazei būdingo vidinių parametru stabilumo laukti sunku. Kai žmogus, ilgus metus mažai judėjęs, dirbęs sėdimą darbą, staiga sugalvoja bėgti maratoną, jam tai gali liūdnai baigtis, jei nebus preadaptacijos, t. y. gerai apgalvotų treniruočių, per kurias apkrovimas organizmui turi būti didinamas palaipsniui. Tik tokiu būdu bus įmanoma (ir tai vargu) stabilizuoti gyvybiškai svarbius organizmo rodiklius. Panašūs dėsningumai būdingi ir kopiant į kalnus: jei į 3–4 tūkstančių metrų aukštį kopiam greitai, laipsniškai nepriprant prie aukščio, homeostazės tikėtis nereikėtų.



2.4 pav. Staigus (1) aplinkos pokytis (Δ) visada turi didesnių neigiamų pasekių nei lėtesnis (2) ar dar lėtesnis (3). Paprastai tai aiškinama tuo, jog prisitaikymas reikalauja laiko (Lekevičius, Ozolinčius, Samas, 2011).

Aklimatizacija ir aklimacija – su prisitaikymo savoka susiję terminai. Aklimatizacija apibūdina kaip organizmų prisitaikymas prie jiems neįprastų klimatinių ir biotinių veiksnių. Šis terminas papras tai vartoamas kalbant apie organizmų introdukciją į jiems naują geografinį regioną, o aklimacija – prisitaikymas tik prie vieno kurio nors fizinio veiksnio. Kadangi pastarajį atvejį galima stebėti nebent laboratorijoje, tai aklimacijos savoką dažniausiai vartoja eksperimentatoriai, o aklimatizacijos – gamtoje dirbantys ekologai.

2.2. INDIVIDUALIŲ REAKCIJŲ KLASIFIKACIJA

2.2.1. Elgsenos reakcijos

Šiuo atveju organizmas pasišalina iš nepalankios jam vietas, pakeičia savo elgseną arba pačią apsuptį sau naudinga linkme nekeisdamas buvimo vietas. Šio tipo reakcijos gali būti gana subtilios. Kad tuo įsitikintume, pakanka pastudijuoti, pavyzdžiui, katės elgesį prie židinio: kai ugnis didelė, katė atsitraukia ir šildosi per pagarbų atstumą, o kai ugnis gėsta, ji prieina arčiau, nes išskiriančios šilumos jau nebepakanka sušilti. Pačios tokio tipo reakcijos nėra paveldimos, tačiau jos negali susiformuoti be atitinkamų genų. Tai rodo mažo kačiuko elgsena. Jis arba šyla, nulindės į kambario kampą, arba, smalsumo vedamas, lenda tiesiai į ugnį, rizikuodamas nudegti. Daugelis laukinių gyvūnų karštą vasaros dieną slepiasi nuo saulės medžio šešelyje ar slėptuvėje, o šaltesniu oru šildosi saulės atokaitoje. Gyvojoje gamtoje, ypač tarp mikroorganizmų, labai paplitę įvairūs **taksiai** (foto-, termo- ir kt.), kuriuos taip pat reikėtų laikyti elgsenos adaptacijos atvejais. Tai bene pačios primityviausios reakcijos. Lizardų ir slėptuvinių statyba, jų priežiūra ir apsauga – daug sudėtingesnis prisitaikymo prie aplinkos būdas. Elgsenos adaptacijos formą žmogus yra išvystęs iki stebėtino, likusiai gyvajai gamtai nepasiekiamo tobolumo. Tačiau jo padėtį biosferoje sukompplikavo tai, jog savo gyvenamają aplinką jis keitė taip neracionaliai, kad, be teigiamų poslinkių, buvo sukelta daugybė neigiamų ir dažniausiai nenumatyti pasekmių.

Elgsenos reakcijos padeda gyvūnams prisitaikyti prie staigiai kintančios aplinkos.

Elgsenos reakcijos – vienos iš sparčiausių. Jos gali tapti kelias sekundes, minutes, valandas ar keilių paras. Pavyzdžiui, žuvis vos per kelias sekundes gali pasprukti iš užterštos zonos. Todėl gamtoje elgsenos reakcijos ypač gelbsti tada, kai aplinka keičiasi nelauktai, staigiai ir dažnai. I tokius pokyčius kiti – fiziologiniai ir morfologiniai – prisitaikymo mechanizmai reaguoti nespėja, jie per daug lėti.

2.2.2. Fiziologinės ir biocheminės reakcijos

Dažnai atsitinka, kad organizmai nesugeba arba dėl kokių nors priežasčių nebegali pasišalinti iš nepalankios aplinkos arba padaryti ją palankesnę. Tada jie priversti persitvarkyti patys. Vienas iš persitvarkymo būdų yra biocheminės ir fiziologinės reakcijos į išorinius poveikius. P. W. Hochachka ir G. N. Somero (2002) nurodo tokius atsako tipus:

1. Pasikeičia fermentų, jau buvusių prieš aplinkos pokytį, koncentracija ląstelėse (kiekybinė strategija).
2. Pradedama sintetinti naujų fermentų, kurių iki tol ląstelėse nebuvo. Jie geriau tenkina organizmo poreikius naujomis sąlygomis (kokybinė strategija). Kalbama ne apie mutacijas ir naujos genetinės informacijos pasirodymą, bet apie esamos panaudojimą – transkripciją ir translacią.
3. Pakeičiama fermentų mikroapsuptis. Pavyzdžiui, tiesioginis aplinkos poveikis dažnai pasireiškia ląstelėje esančių ištirpusių mažo molekulinio svorio junginių ir jonų sudėties ir koncentracijos pokyčiu. O tai savo ruožtu (dažnai adaptyvia linkme) keičia makromolekulių erdinę struktūrą ir funkcijas. Nors šis prisitaikymo mechanizmas mažai ištirtas, gamtoje jis nėra retas ar nesvarbus.

4. Atsakoma viso metabolizmo pasikeitimu, įsijungia alternatyvūs medžiagų apykaitos procesai. Šiuo atveju persitvarkymai yra esminiai, i juos įtraukiamos visos arba dauguma organų sistemų. Juos gali sukelti tiek dideli aplinkos pokyčiai (pavyzdžiui, ankstyvi šalčiai), tiek įvairūs vidinės kilmės fiziologiniai signalai, suteikiantys organizmui galimybę preadaptuotis (pavyzdžiui, vienos individualaus vystymosi fazės perėjimas į kitą, įvairūs endogeniniai ritmai). Šie išoriniai ar vidiniai signalai gali intensyvinti arba lėtinti visą metabolismą, vienus medžiagų apykaitos procesus pakeisti kitais. Toks iš esmės organizmo veiklą keičiantis atsakas dažniausiai vyksta dalyvaujant organizmo reguliacinėms sistemoms – nervų sistemai ir (ar) hormonams.

Biocheminiams ir fiziologiniams persitvarkymams gali prireikti kelių valandų ar net parų, todėl jie dažniausiai vyksta, siekiant prisitaikyti prie šiek tiek lėtesnių aplinkos pokyčių nei tuo atveju, kai prisitaikyti naudojami elgsenos mechanizmai.

Tarp šių keturių atsako tipų nėra griežtos ribos. Be to, reikia turėti omenyje, kad dažnai į vieną atsaką yra įtraukiami iš karto keli mechanizmai.

Fiziologinis ir biocheminis atsakas į aplinkos pokyčius dar vadinamas atitinkamai fiziologine ir biochemine adaptacija, ją suprantant ir kaip prisitaikymo procesą, ir kaip jo galutinį rezultatą – tam tikrus metabolismo ypatumus, darančius naują aplinką palankesnę.

2.2.3. Morfologinė adaptacija

Apie šį atsako tipą paprastai kalbama tada, kai pasikeičia organizmo ar jo atskirų organų forma, skaičius ir kita išorinė bei vidinė struktūra. Si prisitaikymo forma ypač paplitusi augalų pasaulyje. Priklasomai nuo konkrečių sąlygų augavietėje ar klimato pokyčių, gali pasikeisti lapų forma, augalo dydis, ląstelių ir jų organoidų skaičius ir pan. Netgi vienas ir tas pats genotipas gali duoti visą puokštę morfologinių formų, pritaikytų gyventi konkrečiomis sąlygomis. Tuo nesunku įsitikinti ištyrus nelytinį būdu besidauginančios rūšies morfologiją. Pavyzdys gali būti visiems gerai žinomas apomiktinis augalas – kiaulpienė (*Taraxacum officinale*). Kiaulpienės reakcijos norma yra tokia plati, kad to paties klonų atstovus, augančius miške ir dirbamajame lauke, nepatyręs botanikas gali priskirti skirtingiemis ekotipams ar net porūšiams; šiuo atveju tie skirtumai netgi nėra paveldimi, jie grįztami. Nuo mokyklos suolo mums gerai žinomas ir papliauškos (*Sagittaria*) lapų formos plastišumas: panirę vandenyeje lapai yra vienokie, plūduriuojantys – kitokie, o iškilę virš vandens – dar kitokie. Tai irgi skirtinges atsakas į aplinką, ir jis adaptivus, t. y. naudingas organizmui. Medžių lapų numetimas – taip pat iš dalies morfologinis prisitaikymas prie nepalankaus metų laiko.

Adaptvieji morfologiniai pokyčiai (kaip atsakas į aplinkos sąlygų ypatumus konkretioje vietovėje) ypač būdingi augalamams.

Visi šie elgsenos, fiziologiniai, biocheminiai ir morfologiniai pokyčiai (atsakas) yra grįztamieji: aplinkai keičiantis, keičiasi ir organizmo elgsena, metabolismas, morfologiniai požymiai. Taigi vyksta operatyvus optimumų priderinimas prie aplinkos, kurios parametrai svyruoja apie tam tikras vidutines reikšmes. Tačiau skirtingose geografinėse vietovėse skiriasi vidurkiai. Tokiu atveju skirtumai tarp organizmų dažnai yra genotipiniai. Skirtumai išlieka ir tada, kai šie organizmai pakliūva į tą pačią aplinką. Taigi jie nėra grįztamieji. Gerai žinomas ekologams tokios adaptacijos pavyzdys – **Aleno taisykla**. Ji teigia, kad žinduolių, gyvenančių šaltuose rajonuose, ausys, uodegos ir kitos atskišusios kūno dalys yra ne tokios stambios kaip giminingų šioms rūšims šiltų sričių atstovų. Šis morfologinis ypatumas aiškinamas tuo, kad šalto klimato sąlygomis išlikdavo tie individai, kurie aplinkai atiduodavo kuo mažiau šilumos ir kuo rečiau nušaldavo periferines kūno dalis. Ši taisykla yra kito biogeografinio dėsninumo, vadinamojo **Bergmano taisykles**, pasekmė. Bergmano taisykla teigia, kad arčiau ašigalių gyvenantys šiltakraujai gyvūnai (žinduoliai ir paukščiai) yra stambesni už artimus jiems šiltesnių sričių atstovus. Iš tikrujų, abi taisykles nebilogai pasityvirtina. Tiesa, to ir reikėjo laukti, nes jos buvo gautos indukcijos būdu, t. y. apibendrinant stebėtus faktus. Manoma, kad stambesni individai šaltyje įgauna pirmenybę, nes jų kūno ploto ir tūrio santykis yra mažesnis nei smulkesnių. Todėl jie atiduoda aplinkai santykinai mažiau šilumos, paliginti su smulkesniais giminaičiais.

2.3. EKTOTERMAI IR ENDOTERMAI

Organizmai reaguoja į bet kokius savos aplinkos pasikeitimus – temperatūros, šviesos, slėgio, pH, deguonies koncentracijos, drėgmės ar kitus abiotinius pokyčius. Apie tai liudija faktai, apibendrinti ekologinės fiziologijos vadovėliuose (Willmer et al., 2000; Pigliucci, 2001). Geriausiai ištirtos yra reakcijos į aplinkos temperatūros kaitą, šio veiksnio poveikį smulkiau aptarsime ir mes. Be to, klimato kaita šiuo metu ypač aktuali tema, todėl temperatūros ir kritulių poveikio organizmams klausimas yra įgavęs ir svarbų taikomajį aspektą.

Žinduoliai ir paukščiai priskiriami **endotermams**, tai yra organizmams, kurių kūnas sušyla nuo viduje gaminamos šilumos. Jiems būdinga daugmaž pastovi kūno temperatūra (žinduolių – maždaug 36–38 °C, paukščių – 38–43 °C), nepriklausomai nuo aplinkos temperatūros. Taigi žinduoliams ir paukščiams būdinga **termoreguliacija**.

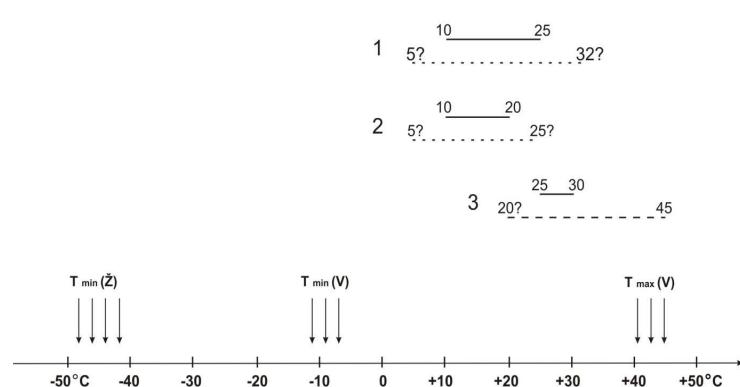
Kiti gyvieji organizmai – ropliai, varliagyviai, žuvys, bestuburiai, augalai, grybai, bakterijos – vadinami **ektotermais** (pastaraisiais metais vartojama ir identiška sąvoka „egzotermas“). Jų kūno temperatūra atkartoja aplinkos temperatūros svyravimus, termoreguliacija jiems nebūdinga. O sušilti jie gali tik tuo atveju, jei būtų išorinis šilumos šaltinis.

Kaip toliau paaiškės, ši klasifikacija nėra tobula ir turi daug išimčių, bet tobulesnės, deja, nėra.

2.3.1. Temperatūros poveikis ektotermams

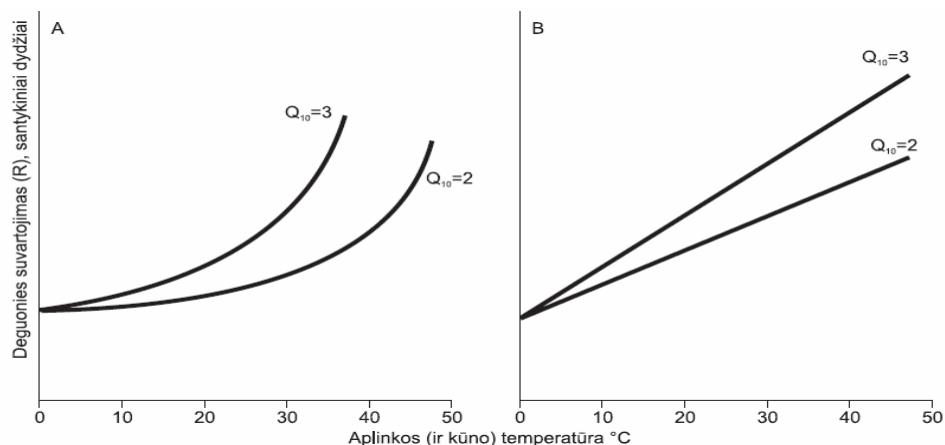
Kiekviena ektotermų rūšis pasižymi temperatūros optimumais ir pesimumais. Vidutinio klimato organizmams būdingi žemesni optimumai ir pesimumai nei atogrąžų ektotermams. Tundroje gyvenančių ektotermų temperatūros optimumai ir pesimumai yra dar žemesni. Toks yra biogeografinis dėsningumas, ir jį lėmė evoliucija, prisitaikymo specifišumas.

Tačiau, kaip buvo rašyta, aplinkos poveikio kreivės nėra nejudančios, jos slankioja reaguodamos į aplinkos kaitą gyvenamojoje vietovėje. Taigi kartu slankioja ir optimumo bei pesimumo taškai. 2.5 pav. parodyti kai kurių vidutinio klimato ektotermų optimumai, pesimumai ir jų slankiojimo diapazonai. Kaip matome, pagrindiniai, arba genetiniai, miško medžių optimumai yra 10–25 °C. Optimumų slankiojimo ribos yra platesnės (5–32 °C, tiksliai duomenų stokojama). Ūksmę mėgstančių augalų (paparčių, asiūklių ir pataisų) temperatūros optimumai šiek tiek žemesni už būdingus medžiams, o dirvos mikroorganizmų – aukštesni (prisitaikant gali pasislinkti net iki 45 °C). Prisitaikymo prie sezonių pokyčių metu slankioja ne tik optimumo, bet ir pesimumo taškai. Pavyzdžiui, daugelis miško augalų žiemą ištveria iki –48 °C šaltį, o vasarą – ne daugiau kaip –12 °C.



2.5 pav. Temperatūros poveikis vidutinio klimato miško augalamams ir dirvos mikroorganizmams. $T_{\min}(\tilde{Z})$ – žemutinis pesimumas miško augalamams žiemą; $T_{\min}(V)$ – žemutinis pesimumas miško augalamams ir dirvos mikroorganizmams vasarą; $T_{\max}(V)$ – viršutinis pesimumas miško augalamams ir dirvos mikroorganizmams vasarą. Ištisinės linijos žymi pagrindinius, arba genetinius, optimumus, punktyrinės linijos – optimumų slankiojimo ribas: 1 – medžių; 2 – sporinių augalų; 3 – dirvos mikroorganizmų (Lekevičius, Ozolinčius, Samas, 2011).

Miško augalams ir dirvos mikroorganizmams prisiderinant prie nuolatos kintančios aplinkos, temperatūros optimumai ir pesimumai keičiasi gana plačiu diapazonu.



2.6 pav. Ektotermų kūno temperatūrai kylant, jų medžiagų apykaitos intensyvumas didėja eksponentiškai. A – kvėpavimo greitis (R) pagal aritmetinę, B – pagal logaritmę skale.

Chemikai ir biochemikai žino, kad visos cheminės reakcijos pagreitėja temperatūrai kylant. Jai paklus 10°C , reakcijos pagreitėja 2–3 kartus. Šis koeficientas žymimas simboliu Q_{10} ($Q_{10} \approx 2,5$). Tai **van't Hofo taisykla** (2.6 pav.). Jai, be abejo, turi paklusti ir gyvieji organizmai.

Iš pirmo žvilgsnio gali atrodyti, kad van't Hofo taisykla neturi išlygų. Šaltomis pavasario ar rudens dienomis vikrūjį driežą gana lengvai galima pagauti rankomis, o karštą vasaros dieną – daug sunkiau, nes gyvūnas tampa nepaprastai vikrus. Kitas driežas, varanas, esant 35°C temperatūrai bėga taip, kad ir mašina nelabai galima pavyti, o atšalus iki 15°C – vos velkasi. Toks nejudrumas yra lėtos medžiagų apykaitos žemose temperatūrose rezultatas. Todėl žiemą vidutinio klimato zonos ektotermai, tarp jų ir augalai, apmirsta, tai yra pereina į mažai aktyvią būseną.

Ektotermų, vadinamų konformistais, kūno temperatūrai atkartojant aplinkos temperatūrą, jų metabolizmo intensyvumas kinta pagal van't Hofo taisykla. O nuo metabolizmo intensyvumo priklauso jų lokomotorinis aktyvumas, augimo ir vystymosi greitis.

Lokomotorinis aktyvumas nėra pats tiksliausias būdas nusakyti metabolizmo intensyvumą. Tobulesnis ir beveik tiesioginis būdas gyvūnų atveju – širdies ir plaučių veiklos ritmo nustatymas. Kuo dažniau plaka širdis, įkvepiama ir iškvepiama, tuo spartesnis metabolizmas. Vis dėlto pačiu tinkamiausiu rodikliu laikomas deguonies suvartojimo (kvėpavimo) greitis. Jis naudotinas dirbant su visais aerobiniais organizmais.

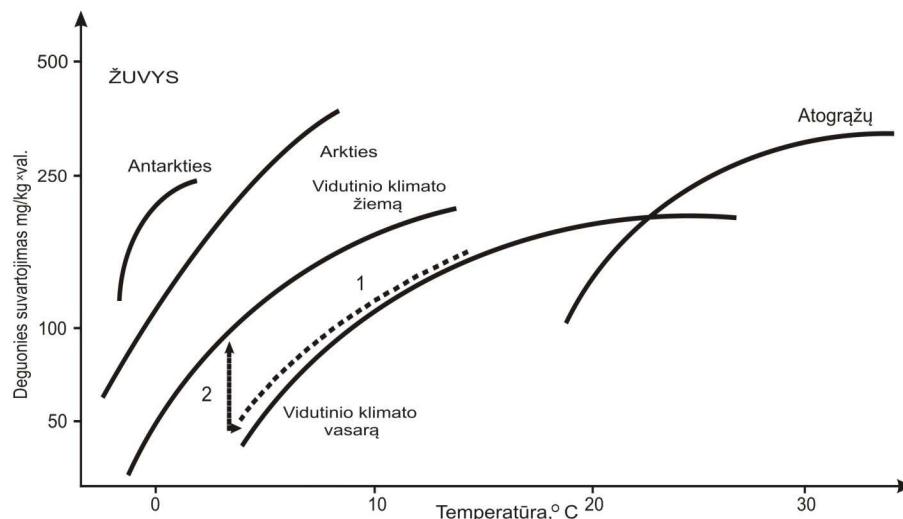
Panašiai, paklusdamas van't Hofo taisyklei, į temperatūros pokyčius reaguoja ir ektotermų vystymosi bei augimo greitis. Pavyzdžiu, silkės ikru vystymosi trukmė esant $0,5^{\circ}\text{C}$, yra 40–50 parų, o 16°C temperatūroje – tik 7 paros. Menkės ikrai 1°C temperatūroje vystosi 42 paras, 6°C – 15 parų, o 14°C – tik 6 paras.

Ir vis dėlto tokią temperatūros įtaką ektotermams vargu ar galima vadinti adaptyviaja reakcija, tai greičiau tiesioginis temperatūros poveikis jiems. Vangumo ir lėto vystymosi nelaikome adaptyviaisiais požymiais. Pagal temperatūros poveikį visus ektotermus galima suskirstyti į dvi grupes: vieni jų visiškai paklūsta van't Hofo taisyklei, jiems nebūdingos reakcijos, kurios galėtų kompensuoti biocheminių procesų sulėtėjimą žemose temperatūrose, o kitiems tokios reakcijos yra būdingos. Pirmieji vadinami **konformistais**, o antrieji – **regulatoriai**.

Ektotermai, vadinami regulatoriais, geba paspartinti savo metabolizmą kūno temperatūrai nukritus. Taip jie neleidžia sumažėti lokomotoriniams aktyvumui, augimo ir vystymosi greičiui.

Visi, kurie mėgsta poledinę žūklę, gali patvirtinti, kad daugelis mūsų žuvų žiemą yra beveik tokios pat greitos ir vikrios kaip ir vasarą. Kadangi žiemą jų kūno temperatūra yra maždaug 20°C žemesnė nei vasarą, reikėtų manyti, kad žiemą jų judrumas turėtų būti mažesnis 4 ($Q_{10} = 2$) arba netgi 9 kartus ($Q_{10} = 3$). Kai kurių žuvų aktyvumas iš tikrųjų maždaug tiek kartų sumažėja, tačiau ne visų. Taigi vienos žuvys yra konformistai, kitos – regulatoriai. Panašų vaizdą matome palyginę poliarinių žuvų judrumą su

vidutinio klimato ir šiltu sričių žuvims būdingu judrumu: šaltesnių zonų žuvys beveik tokios pat vikrios kaip ir šiltesnių. Kodėl? Daug ką paaiškina duomenys apie šių ektotermų medžiagų apykaitos intensyvumo priklausomybę nuo temperatūros (2.7 pav.).



2.7 pav. Žuvų iš skirtingų klimato zonų metabolizmo intensyvumo priklausomybė nuo eksperimentinės temperatūros. Metabolizmas matuotas netrukus po to, kai žuvys buvo perkeltos į eksperimentines temperatūras, taigi prie jų adaptuotis neleista (pagal Brett, Groves, 1979).

Kreivių pasvirimo kampai rodo, kad žuvys iš esmės paklūsta van't Hofo taisyklei. Bet atkreipkite dėmesį į tai, kaip gautos šios kreivės: metabolizmo matavimai buvo atliekami netrukus po to, kai organizmai pateko į eksperimentines temperatūras, jiems nebuvo duota galimybės prie jų prisitaikyti. O kaip pasikeistų šis vaizdas, jei tokia galimybė būtų suteikta?

Atsakymą galima gauti palyginus dviejų vidutinio klimato žuvų kreives (2.7 pav.). Viena jų buvo gauta atliekant bandymus su tą pačią rūšių žuvimis vasarą, kita – žiemą. Punktyrinės 1 ir 2 rodyklės rodo atitinkamai tiesioginį atšalimo poveikį ir organizmu reakciją į atšalimą. Mintyse galite nubrėžti dar dvi rodykles, kurių viena rodys tiesioginį aukštų eksperimentinių temperatūrų poveikį žiemą paimtoms žuvims ir metabolizmo reakciją į jas. Pastaroji bus nukreipta ne aukštyn, o žemyn. Apibendrinant galima teigti, kad tos žuvys, kurias fiziologai priskiria reguliatoriams, prisitaiko prie žemos temperatūros paspartindamas savo metabolismą, o prie aukštost – jų sulėtindamas. Skirtingai nuo likusių 2.7 pav. kreivių, šių dviejų kreivių palyginimas leidžia spręsti apie grįžtamuosius, neevoliucinius, adaptacijos procesus. Lengva išsitikinti, kad sezonianiai fenotipo persitvarkymai yra palyginti greiti, tačiau dėl jų kreivių slankiojimo diapazonas yra daug siauresnis, nei tai įmanoma dėl ilgai trunkančios evoliucijos.

Daugelio ektotermų tolerancijos temperatūrai kreivės slankioja dėl fenotipinio plastiškumo: atšalus jos slenka žemesnių temperatūrų link, o atsilus keliauja priešinga kryptimi. Tokiu būdu ektotermai reguliuoja savo metabolizmo intensyvumą, palaikydami ji kiek galima artimesnį optimaliam.

Visa tai rodo visų ektotermų reguliatorių bendrą dėsningumą: jie reguliuoja ne kūno temperatūrą, kaip paukščiai ir žinduoliai, o metabolizmo intensyvumą, kuris neturi būti nei pernelyg mažas, nei pernelyg didelis. Didelis metabolizmo intensyvumas yra susietas su didelėmis sąnaudomis, būtinybe dažniau maitintis ir nesugebėjimu ilgai badauti, o tai nesuderinama su daugumos ektotermų gyvenimo būdu ir mietybos ypatumais.

O dabar mintyse nubrėžkime vertikalias linijas nuo įprastos toms ar kitoms žuvims temperatūros iki susikirtimo su joms būdinga kreive. Atrasime, kad, pavyzdžiui, Antarkties žuvys 0 °C temperatūroje deguonies suvartoja 2–3 kartus mažiau nei atogrąžų žuvys 30 °C temperatūroje, nors van't Hofo taisyklė prognozuoja kur kas didesnį kritimą (8–27 kartus). Taigi čia vėl matome nukrypimą nuo taisyklės, nors ši kartą ji lemia evoliucija, trukusi milijonus metų.

Kai $Q_{10} = 1$, matomas tipinis homeostatinis plato; jei neperžengiamos jo ribos, metabolizmas neprieklauso nuo temperatūros. Tada kalbama apie **visišką temperatūrinę kompensaciją**. Atliekant

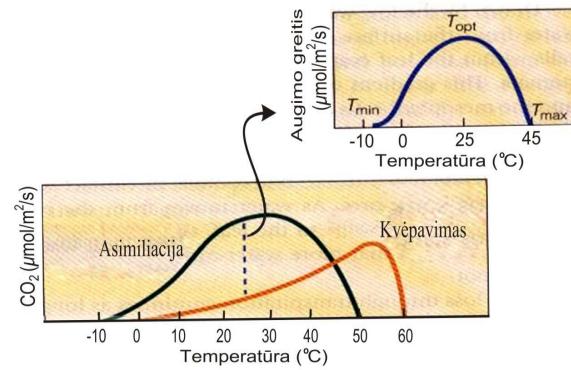
eksperimentą ji matoma tik tada, kai temperatūros ir metabolismo intensyvumo kreivė pasislenka į kairę ar dešinę lygiai tiek, koks yra skirtumas tarp aklimacijos temperatūrų. Štai keletas visiškos temperatūrinės kompensacijos pavyzdžių (Schmidt-Nielsen, 1997): jūrinis pilvakojis moliuskas (*Littorina littorea*), gyvenantis litoralės zonoje, išlaiko vienodai intensyvią medžiagų apykaitą visu 0–30 °C diapazonu; jeigu vieni driežai (*Lacerta oxycephala*) yra aklimuojami 3–4 savaites prie 13,5–16 °C, o kiti – prie 24–28 °C, tai aklimacijos pabaigoje jų metabolismo intensyvumas bus vienodas, tačiau jeigu šių driežų medžiagų apykaita vertinama iškart, pakitus kūno temperatūrai, tai gaunama iprasta eksponentinė kreivė, kurios $Q_{10} \approx 2,5$; panašūs dėsningumai būdingi taip pat daugeliui žuvų, ypač gyvenančioms vandenye, kurių temperatūra stipriai keičiasi.

Botanikai, tiriantys augalų reakcijas į temperatūrą, dažniausiai pasirenka ne metabolismo (kvėpavimo), o grynosios (angl. *net*) fotosintezės intensyvumą, t. y. asimiliacijos ir kvėpavimo greičio skirtumą, kuris atspindi augimo tempą (2.8 pav.). Pavyzdžiu, oleandrą (*Nerium oleander*) aklimavę prie vidutinės ir prie aukštos temperatūrų, o paskui, panašiai kaip per bandymus su gyvūnais, išmatavę fotosintezės intensyvumą įvairiose temperatūrose, gauname nesutampančias kreives (2.9 pav.). Atkreipkite dėmesį, kad dėl kreivių slankiojimo, kuris rodo esant adaptyviųjų reakcijų, fotosintezės priklausomybė nuo aplinkos (ir kūno) temperatūros gerokai sumažėja. Ir nors šiuo konkrečiu atveju temperatūrinė kompensacija nėra visiška, kompensacijos faktas nekelia abejonių.

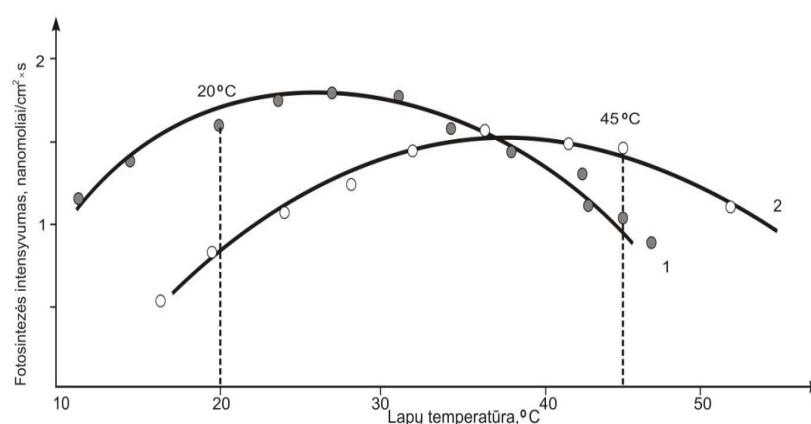
Fotosintezės intensyvumas ir augalo augimo greitis keičiasi kur kas mažiau, nei numato van't Hoff'o taisyklė. Mat augalai geba priderinti savo metabolismą prie kintančios aplinkos temperatūros.

Analogiškų faktų, bylojančių apie augalų gebėjimą priderinti fotosintezės intensyvumą prie aplinkos pokyčių, botanikai yra sukaupę ir daugiau. W. Larcheris (2003), apibendrindamas turimą medžiagą, daro išvadą, kad metabolismo intensyvumo kreivių slankiojimas dėl fenotipinio plastiškumo augalų pašalyje yra toks pat išprastas kaip ir gyvūnų. Dėl šio slankiojimo kai kurių euriterminių augalų Q_{10} taip pat gali nukristi vos ne iki 1.

Kokiu būdu šaltuoju metų laiku arba šaltuojuose kraštuoose gyvenantiems ektotermams pavyksta neprarasti biologinio aktyvumo? Biocheminiai tyrimai rodo (Hochachka ir Someiro, 2002; Larcher, 2003), kad šaltujų geografinių rajonų ektotermai turi efektyvesnių fermentų, palyginti su tą pačią funkciją vykdančiais (analogiškais) fermentais, išskirtais iš ektotermų, gyvenančių šiltesniuose rajonuose. O analogiškų fermentų, išskirtų iš endotermų, katalitinis efektyvumas dar mažesnis. Šiuos ypatumus lemia fermentų pirminės struktūros – aminorūgščių sekos – skirtumai.



2.8 pav. Kylant oro temperatūrai, augalų kvėpavimas paprastai spartėja lečiau nei asimiliacija. Tai teisiasi iki optimálios augti temperatūros, kuri lygi 20–30 °C (Lietuvoje – 15–25 °C).



2.9 pav. Paprastojo oleandro (*Nerium oleander*) lapų temperatūros įtaka fotosintezės intensyvumui. 1 – augalai, prieš bandymą auginti 20 °C temperatūroje dieną ir 15 °C naktį; 2 – augalai, prieš bandymą auginti 45 °C temperatūroje dieną ir 32 °C naktį. Fotosintezės intensyvumas matuotas netrukus po to, kai augalas buvo perkeltas į eksperimentines temperatūras, taigi prie jų adaptuotis neleista (Bjorkman et al., 1980).

Aplinkos ir kūno temperatūrai nukritus, daugelis ektotermų pradeda sintetinti naujus fermentus arba didina tą pačių fermentų koncentraciją ląstelėse. Ir atvirkščiai, užėjus karščiams, inicijujama sintezė fermentų, pasižyminčių aukštesniais temperatūros optimumais, arba mažinama anksčiau sintetintų fermentų koncentracija. Taip apeinama van't Hofo taisykla ir stabilizuojamas metabolismas.

Sezoninės adaptacijos ir aklimacijos metu dažniausiai matomas jau minėtos kokybinė ir kokybinė strategijos: į atšalimą organizmas reaguoja didindamas fermentų koncentraciją ląstelėse arba pradēdamos sintetinti naujas to paties (analogiško) fermento formas, pasižyminčias didesniu aktyvumu žemosse temperatūrose. Pastaruoju atveju realizuojama jau esama genetinė informacija. Pavyzdžiui, baltyminiai antifrizai, neleidžiantys žuti artimoje 0 °C temperatūroje, daugeliui žuvų reikalingi tik žiemą. Vasarą jų kūnuose šių baltymų neaptinkama. Tai tipinis kokybinės strategijos atvejis.

Kol kas sunku daryti išvadą, kuri iš šių dviejų strategijų yra labiau paplitusi tarp ektotermų, tačiau pats jų egzistavimas abejonių nekelia.

2.3.2. Ektotermai: išoriniai ir vidiniai šilumos šaltiniai

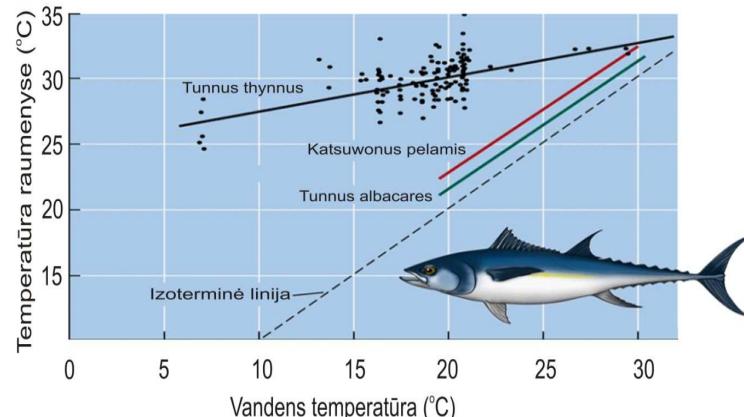
Neteisinga būtų teigti, kad ektotermai visiškai nesugeba reguliuoti savo kūno temperatūros. Kaip sako jų pavadinimas, ektotermai kūnui išildyti gali panaudoti išorinius šilumos šaltinius: daugelis gyvūnų orams atšalus mėgsta kaitintis saulėje, o per didelius karčius slepiasi šešelyje ar slėptuvėje. Anksčiau aprašytas gyvūnų gebėjimas termogradientiniame įrenginyje susirasti zoną, kurioje yra tinkamiausia temperatūra, taip pat yra vienas iš būdų reguliuoti savo kūno temperatūrą – kuo ilgiau būti optimalioje aplinkoje. Taigi termoreguliacija, nors ir primityvi, būdinga ir daugeliui ektotermų.

Pavyzdžiui, dykumų driežai dėl elgsenos reakcijų palaiko savo kūno temperatūrą tarp 28 ir 38 °C, nors oro temperatūra jų aplinkoje svyruoja nuo maždaug 10 iki 50 °C. Tokia kūno temperatūra automatiškai garantuoja gana aukštą metabolismą, kaip reikalauja van't Hofo taisykla.

Daugelis ektotermių gyvūnų geba sumažinti metabolizmo intensyvumo svyravimus, kuriuos numato van't Hofo taisykla, netiesioginiu būdu – mažindami kūno temperatūros svyravimus. Jiems padeda elgsenos reakcijos ir raumenų susitraukinėjimas temperatūrai nukritus.

Kai sakoma, jog ektotermai neturi vidinio šilumos šaltinio, tai nėra visiška tiesa. Visi organizmai kvėpuoja dieną naktį, taigi jie visi gamina **metabolinę šilumą**. Tik tos šilumos dauguma ektotermų pagamina nedaug, ir kūno temperatūra paprastai viršija aplinkos temperatūrą vos 1–2 °C. Tačiau yra nemažai išimčių, ypač tarp gyvūnų. Mat gyvūnai juda, taigi metabolinės šilumos pagamina daugiau nei augalai. Kai kurie tunai taip intensyviai plaukioja, kad aplinkos (vandens) temperatūrą jų kūno temperatūra viršija 15 °C ir daugiau (2.10 pav.). Panašios savybės būdingos ir kai kuriems rykliaiems.

Daugelis vabzdžių, ypač naktiniai drugiai, prieš pakildami, turi savo kūną išildyti iki gana aukštos temperatūros – 37–43 °C (2.11 pav.). Tai jie daro intensyviai virpindami sparnelius. O skrendant kūno temperatūra jau nekrinta, nes raumenims susitraukinėjant šilumos pasigamina užtektiniai.

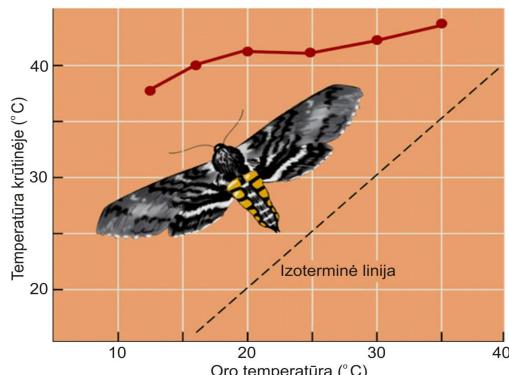


2.10 pav. Kai kurių tunų kūno temperatūra svyruoja siauresniu diapazonu nei aplinkos temperatūra, taigi jiems būdinga dalinė termoreguliacija (<http://www.harding.edu/plummer/animphys/images/HFig840.jpg>).

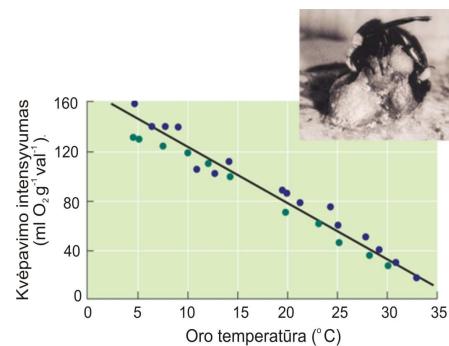
Kai kuriems vabzdžiams (bitėms, drugiams, vabalams, laumžirgiams) būdinga kuo tikriausia endotermija, o dar tiksliau – homotermija. Šaltyje jie ne tik gali šildytis saulės atokaitoje ar virpinti sparneliais, kad sušiltų; jie gali ir be raumenų veiklos tiesiog suintensyvinti metabolinės šilumos gamybą ir pakelti kūno temperatūrą iki reikiamas. Tuo jie panašūs į paukščius ir žinduolius (2.12 pav.). Šių vabzdžių kūnas, šildomas tokiu būdu iš vidaus, šyla maždaug 2–4 °C per minutę, kol pakyla iki 30–45 °C (priklasomai nuo rūšies). Dar daugiau: kai kurios bičių rūšys aukštoje temperatūroje (virš 45 °C) geba netgi „prakaituoti“, išskirdamos iš savo kūno vandenį.

Kai kurie augalai ir gyvūnai, tradiciškai priskiriami ektotermams, pasižymi visomis endotermų savybėmis: šaltyje jie stimuliuoja metabolinės šilumos gamybą, nors jų raumenys nesusitraukinėja.

Augalai kvėpuodami pakelia savo vidinę temperatūrą ne daugiau kaip 1 °C, o dažniausiai netgi dar mažiau. Nors yra išimčių. Pavyzdžiu, filodendro (*Philodendron*) žieduose pasigamina tiek metabolinės šilumos, kad jų viduje nepriklasomai nuo orų visada šilta. Šiaurės Amerikoje augantis dvokusis lipšnis (*Symplocarpus foetidus*) pasižymi dar unikalesnėmis savybėmis, ne veltui jis vadinas endotermiu augalu. Dygdamas jis pagamina tiek šilumos, kad nuo jos ištirpsta virš ir šalia daigo esantis sniego sluoksnis.



2.11 pav. Kai kuriems drugiams būdinga termoreguliacija labai panaši į tą, kuria pasižymi ir tunai (<http://www.harding.edu/plummer/animphys/images/HFig842.jpg>).

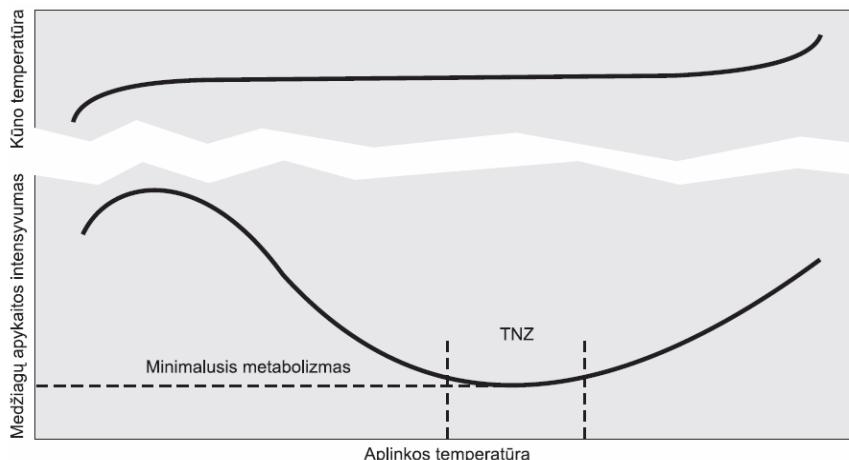


2.12 pav. Bitės ir kai kurie kiti vabzdžiai žemoje temperatūroje kvėpuoja ypač intensyviai. Taip jie palaiko maždaug 30–45 °C kūno temperatūrą ir aukštyn kojomis apverčia van't Hoff'o taisykę, kaip tai būdinga tipiškiems endotermams (<http://www.harding.edu/plummer/animphys/images/HFig843.jpg>).

2.4. PAUKŠČIAI IR ŽINDUOLIAI. TERMOREGULIACIJA IR JOS KAINA

Normali žinduolių kūno temperatūra – 36–37 °C, o paukščių 38–43 °C (priklasomai nuo rūšies). Kad ir kaip keistusi aplinka, jų kūno temperatūra keičiasi mažai. Todėl šie gyvūnai dar vadina homotermiais, t. y. pastovios temperatūros organizmai. Suprantama, kad orams atšalus, endotermo organizmas atiduoda aplinkai daugiau šilumos nei iki tol, ir tuo didesnis šaltis, tuo didesnis šilumos praradimas dėl išspinduliavimo, konvekcijos ir kontakto. Ir atvirkščiai, per didelius karščius organizmas neišvengiamai kaista, jo vidinė temperatūra kyla.

Adaptyviųjų reakcijų vaidmuo – išlaikyti normalią kūno temperatūrą. Tai reiškia, jog organizmas šaltyje turi dirbtį tarsi kaitintuvas, teisingiau – kaip termostatas, palaikantis aukštesnę temperatūrą, o karštyje – kaip šaldytuvas (2.13 pav.). Kaip matome, endotermų metabolizmas paspartėja ne tik dideliu karščiu metu (tai įprasta ir ektotermams), bet ir aplinkos temperatūrai nukritus žemiau tam tikro taško, vadinamo **neutralios temperatūros zonas** (TNZ) žemutiniu tašku. Tai zona, kurioje organizmui nereikia nei savęs vésinti, nei šildyti, todėl metabolizmas minimalus. Kitaip tariant, TNZ – tai temperatūros optimumo, arba komforto, zona: organizmui nei per šalta, nei per karšta. Šios zonas projekcija į ordinačių ašę vadinama **minimaliuoju**, arba pagrindiniu, **metabolizmu**. Tai medžiagų apykaitos intensyvumas, kurio pakanka, kad būtų palaikytas ramybės (nejudrumo) ir temperatūrinio komforto būsenos organizmo gyvybingumas.



2.13 pav. Endotermai reguliuoja kūno temperatūrą – jiems būdinga temperatūrinė homeostazė, arba termoreguliacija. Jai reikia energijos sąnaudų: šaltyje organizmas dirba kaip kaitintuvas, o karštyje – kaip šaldytuvas. TNZ – neutralios temperatūros zona.

Aplinkos temperatūrai nukritus žemiau TNZ, įsijungia **aktyviosios termoreguliacijos** mechanizmai, dėl biologinės oksidacijos, arba ląstelinio kvėpavimo, kompensuojantys paspartėjusį šilumos atidavimą. Kuo žemesnė temperatūra, tuo didesni šilumos nuostoliai ir tuo daugiau energijos sąnaudų reikia jiems kompensiuti. Todėl van't Hofo taisykla tarsi apvirsta aukštyn kojomis.

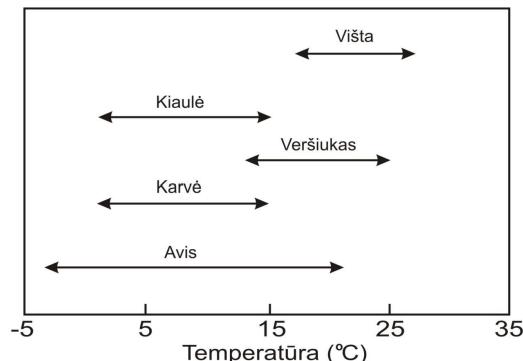
Endotermų metabolizmo intensyvumas auga abiem atvejais: ne tik karštyje, kaip tai būdinga ir ektotermams, bet ir šaltyje. Tik tokiu būdu stabilizuojama kūno temperatūra.

I TNZ niekada nejeina kūno temperatūrai prilygstanti aplinkos temperatūra. Nuogam žmogui išsilęs iki 36–37 °C oras ar vanduo yra per karštas. Jo komfortinė temperatūra yra 26–28 °C žiemą ir 28–30 °C vasarą. Esant šiam diapazonui, medžiagų apykaita, pulsas ir kvėpavimo dažnis mažiaus. Paaiškinimas yra toks: kai aplinkos temperatūra yra 36–37 °C, nuolat gaminama metabolinė šiluma tampa perteiklinė ir ji negali būti pašalinta pasyviuoju būdu. Todėl organizmas priverstas prakaituoti, lekuoti ar kaip kitaip atsikratyti perteiklinės šilumos. O geriausiai jaučiamasi toje aplinkoje, kurioje metabolinės šilumos atidavimą aplinkai tiksliai atsveria nenutrūkstama jos gamyba.

Optimali endotermams aplinkos temperatūra visada yra žemesnė nei jų kūno temperatūra.

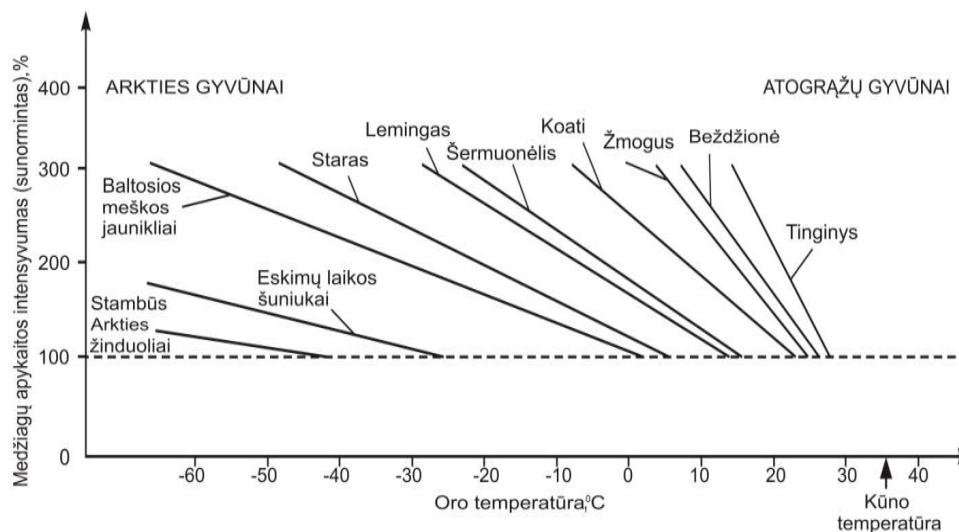
Daugumos paukščių ir žinduolių TNZ yra dar labiau pasiskirkusi į žemų temperatūrų sričių nei žmogaus (2.14 pav.).

Artėjant ašigalių link, atrandame organizmų, kurių TNZ žemutiniai taškai vis žemesni (2.15 pav.). Šiuos skirtumus lemia **pasyviosios termoreguliacijos** ypatumai – atšiauraus klimato sąlygomis gyvenančių endotermų kūno danga pasižymi geresne termozoliacija. Jiems būdingas tankesnis kailis ar plunksnų danga, storoinis poodinis riebalų sluoksnis. Arktikos žinduolių kailis vidutiniškai 10 kartų geriau sulaike kūno šilumą, palyginti su atogrąžų žinduolių kailiais. Dalį arba visą savo gyvenimą praleidžiantys šaltame vandenye gyvūnai – banginiai, ruoniai, pingvinai, baltieji lokiai – yra ypač riebūs, nes kailis ir plunksnos vandenye duoda mažiau naudos nei ore.



2.14 pav. Kai kurių naminių gyvūnų TNZ (pagal Parry, 1990).

Esama biogeografinių skirtumų tarp endotermų reakcijos į aplinkos temperatūrą: šalto klimato gyvūnams būdingos aplinkos temperatūros poveikio metabolizmo intensyvumui kreivės, taip pat TNZ yra pasiskirkusios į žemų temperatūrų sričių. Šį pasiskirkimą lemia genetiskai fiksuoti pasyviosios termoreguliacijos ypatumai: kūno danga ir riebalų sluoksnis.

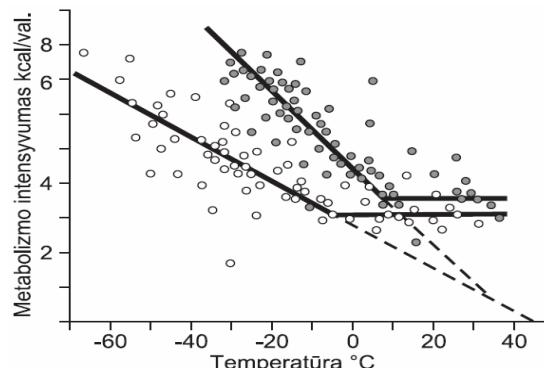


2.15 pav. Įvairių žinduolių reakcija į eksperimentines oro temperatūras. Šimtui procentų priygintas metabolismas esant ramybės būsenai, gyvūnui būnant TNZ (Scholander et al., 1950).

Iš 2.15 pav. nesunku padaryti išvadą, kad šaltų kraštų gyvūnų metabolismas jiems būnant iprastoje aplinkoje yra nedaug spartesnis už tą, kuris būdingas šiltesnių vietovių organizmams. Kad tuo įsitikintume, pakanka mintyse nubrėžti vertikalią liniją nuo iprastos tam ar kitam žinduoliui oro temperatūros iki susikirtimo su jo kreive. Tuo negalima nesistebeti, ypač turint omenyje, kad skirtumas tarp vidinės poliarinių gyvūnų temperatūros ir jų aplinkos temperatūros siekia 80–100 °C!

I žemų temperatūrų sričių dažniausiai yra pasislinkęs ne tik žemutinis, bet ir viršutinis TNZ taškas (2.15 pav. neparodyta). Todėl karštyje šaltų kraštų endotermai jaučiasi blogiau nei vidutinio klimato zonos ar šiltų kraštų endotermai. Ir vėsinti savo organizmą, t. y. prakaituoti ar lekuoti, jie pradeda žemesnėse temperatūrose. Žodžiu, evoliucinio prisitaikymo prie Žemės klimato ypatumų metu slankiojo, matyt, visa aplinkos temperatūros poveikio metabolismo intensyvumui kreivė.

Kaip ir dauguma ektotermų, žinduoliai ir paukščiai taip pat reaguoja į sezonię aplinkos temperatūros kaitą (2.16 pav.). Baltieji tetervinai gyvena Arkties zonoje. Vasara jie yra šviesiai rudi, o žiemą tampa balti kaip sniegas. Žieminė kūno danga tankesnė už vasarinę, tad ir jos izoliacinės savybės geresnės. Tai ir lemia TNZ žemutinio taško pasislinkimą į žemesnių temperatūrų sričių. Tačiau greta organizme vyksta ir kitų persitvarkymų, dėl kurių žiemą sumažėja kreivės pasvirimo kampus, tai turi nemažos reikšmės taupant energiją šiuo sunkiu metų laiku. Šiuo atveju slankioja visa kreivė, ne tik TNZ žemutinis taškas (2.16 pav. neparodyta).



2.16 pav. Baltojo tetervino (*Lagopus lagopus*) medžiagų apykaitos reakcija į eksperimentines temperatūras skirtingu metų laiku. Balti rutuliukai – individai, prieš bandymą aklimuoti prie žiemos sąlygų, pilki rutuliukai žymi aklimuotosius prie vasaros sąlygų. Metabolizmo intensyvumas matuotas netrukus po to, kai individai buvo perkelti į eksperimentines temperatūras, taigi prie jų adaptuotis neleista (West, 1972).

Endotermams būdingos aplinkos temperatūros poveikio metabolismo intensyvumui kreivės artėjant žiemai slenka į kairę, o jai pasibaigus – į dešinę. Taip temperatūros optimumas priderinamas prie sezonių sąlygų.

Taigi ne pirmą kartą mes matome tą patį dėsningumą: į temperatūros pokyčius organizmai reaguoja taip, kad jų optimumo taškas (šiuo atveju – TNZ) pasisenka į tą sričių, kurios link pasikeitė aplinka. Kartu slenka visa medžiagų apykaitos intensyvumo kreivė, todėl metabolismas darosi ekonomiškesnis, labiau atitinkantis organizmo poreikius konkrečioje aplinkoje ir konkrečiu laiku.

Kokie yra aktyviosios termoreguliacijos mechanizmai? Jų įvairovė labai didelė. Atšalus orams, žinduoliams būdingos tokios reakcijos:

- 1) daugiau gaminama metabolinės šilumos – tiek gryna cheminiu būdu, tiek retsykiais nevalingai susitraukinėjant raumenims (drebulys);
- 2) susiaurėja odos arteriolės (mažosios arterijos) ir sulėtėja odos kraujotaka;
- 3) organizmas nustoja prakaituoti ar lekuoti;
- 4) pasišiaušia plaukai, taip pagerindami kūno dangos termoizoliacines savybes;
- 5) organizmas mažina kūno ploto ir tūrio santykį, susiriesdamas į kamuoli.

Karštymečiu tokią reakciją nebūna arba būna priešingą. Toks prisitaikymas netrunka ilgiau kaip kelias valandas, todėl jis gerai tinka priserinti ne tik prie sezoninės orų kaitos, bet ir prie paros temperatūros kaitos. Makromolekulių lygmeniu endotermams nebūdingos specifinės reakcijos į temperatūrą: jų fermentų aktyvumo optimumas maždaug lygus kūno temperatūrai. Tai juos gerokai skiria nuo ektotermių organizmų, kurie dažnai sintetina du ar daugiau tai pačiai funkcijai skirtų fermentų, pasižyminčių skirtingais temperatūros optimumais.

Endotermai neturi fermentų – analogų, kurių temperatūros optimumai žymiai skirtūsi, ir tai juos skiria nuo daugumos ektotermų.

Šilumos atidavimas vyksta per kūno paviršių, tad kuo didesnis kūno ploto ir tūrio santykis, tuo daugiau šilumos endotermo masės vienetas atiduoda aplinkai. Štai kodėl smulkių endotermų biomasės vienetas yra priverstas išskirti dešimtis kartų daugiau šilumos nei stambių endotermų. Kitaip tariant, tiek kartų yra didesnis jų metabolizmo intensyvumas, todėl smulkieji negali ilgai badauti, jie turi gausiai mai-tintis, dažnai per parą suėsdami daugiau maisto, nei sveria patys. Tai nesukelia ypatingų problemų, jei aplinkos temperatūra yra gana aukšta ar maisto yra užtektinai. Tačiau, tarkim, šaltomis naktimis šilumos į aplinką atiduodama daug daugiau, o susirasti maisto tokiu metu dažnai būna sunku. Todėl kai kurie smulkūs paukščiai apmiršta (**naktinis sąstingis**), jų kūno temperatūra kartais nukrinta net iki 10 °C, tada kvė-pavimas tampa lėtesnis, mažiau atiduodama šilumos, kartu su taupoma nemažai sukauptos energijos. Tokia elgsena, pavyzdžiu, būdinga daugeliui kolibrių ir nektarinukų, gyvenančių kalnuose, kur naktys būna ypač vėsios, taip pat čiurliams.

Kai kuriems endotermams yra būdingi energijos taupymo būdai, panašūs į tuos, kuriais pasižymi beveik visi ektotermai, – naktinis sąstingis ir žiemos įmigis.

Netgi stambūs žinduoliai, susiduriantys su aršiais žiemos šalčiais ir žiemą dažnu maisto trūkumu, yra priversti panašiu būdu taupyti energiją. Tokiai atvejais jie migruoja paskui maisto šaltinius ar įminga (**žiemos įmigis**). Įmigis gali būti dviejų tipų:

- 1) negilusis: kūno temperatūra nukrinta iki 30–32 °C, sutrikdyti greitai pabunda; taip įminga kai kurie lokiai, opšrus (barsukas), mangutas; įmigę, neėda ir negeria (vanduo – iš riebalų), nesišlapina (šlapalas vėl panaudojamas aminorūgščių sintezės procese), nesituština;
- 2) gilusis: kūno temperatūra nukrinta iki 3–5 °C, nepabunda net ir sutrikdyti; būdinga ežiui, šiksnosparniui, miegapelei; šiuo atveju gyvūnų kūno temperatūra visiškai priartėja prie aplinkos temperatūros (tai būdinga ir daugumai žiemojančių ektotermų).

2.5. APIBENDRINIMAS

Mes ipratinti galvoti, jog paukščiai ir žinduoliai yra evoliucijos viršunė, jos tobuliausias produktas. Todėl viską, kas jiems būdinga, vos ne automatiškai laikome esant tobuliu už analogiškus kitų organizmų pozymius. Ar tokią logiką patvirtina endotermija? Vienas endotermijos privalumas nekelia abejonių, nes būtent dėl jo organizmai yra mažiau priklausomi nuo aplinkos sąlygų: dauguma žinduolių ir paukščių vienodai aktyvūs dieną ir naktį, vasarą ir žiemą, atogrąžose ir poliarinėse srityse. Ektotermų vangumas šaltame ore ar šaltame vandenye daro juos lengvai prieinamus endotermiams plėšrūnams. Antra vertus, endotermija ir su ja susieta homotermija jų savininkams atsieina nepigiai. Endoterminių organizmų meta-

bolizmas vidutiniškai 10 kartų intensyvesnis už tą, kuriuo pasižymi tokio pat dydžio ektotermai! Mat ne taip dažnai endotermai atsiduria temperatūroje, jeinančioje į TNZ, dažniausiai jiems reikia ijjungti aktyviają termoreguliaciją, o atogrąžų sričių ektotermai – bestuburai, žuvys, augalai ir kiti – be jokių pastangų palaiko didelį biologinį aktyvumą, nes jų kūnų sušildo pati aplinka. Taigi endotermijos pranašumas išryškėja tik vidutiniame ir šaltame klimate.

Endotermijos pranašumai ryškiausi esant žemai aplinkos temperatūrai, tačiau tik tuo atveju, jei organizmai turi pakankamai maisto.

Apibendrinant visą 2 skyrių, galima padaryti tokias išvadas:

- Organizmai paveldi ne tiek nekintamus požymius, kiek reakcijos normą: to paties genotipo pagrindu aplinka gali sukurti daugybę fenotipų – atsakų į aplinkos pokyčius. Šis atsakas paprastai yra grįžamojo pobūdžio ir adaptyvus, taigi didina organizmo tikimybę išgyventi, daugintis ir funkcionuoti kiek galima palankesniu režimu.
- Individualūs adaptacijos mechanizmai veikia gana sparčiai, palyginti, pavyzdžiui, su evoliuciniais mechanizmais: reakcija paprastai užtrunka nuo kelių sekundžių iki kelių savaičių. Tačiau plastiškumo ribos šiuo atveju yra siauros, jas lemia paveldēta reakcijos norma.
- Nėra abejonių, kad reakcijos normas pagal kiekvieną fenotipinį požymį yra suformavusi gamtinė atranka. Tad visai tikėtina, kad individuo genotipe yra užkoduota informacija ne tik apie labiausiai tiketiną aplinkos sąlygų įvairovę artimiausioje geografinėje aplinkoje, kurioje tam individui lemta gyventi, bet ir apie labiausiai tiketiną jos kintamumą bėgant laikui; be abejo, čia kalbama apie genetinę informaciją, surinktą atrankai veikiant ankstesnes kartas.

3. POPULIACIJŲ EKOLOGIJA

3.1. PAGRINDINIAI TERMINAI IR SAMPRATOS

Populiacija yra gentainių grupė, gyvenanti toje pačioje vietovėje. Ekologai tai pačiai populiacijai papras-tai priskiria tik tuos gentainius, tarp kurių yra kokių nors kontaktų ir jie veikia vienas kitą. Jei, pavyzdžiu, Kybartų žvirbliai nedaro jokio poveikio Kauno žvirbliams, su jais nekontaktuojant – nei konkuruoja, nei bendradarbiauja, galima laikyti, kad tai dvi atskiro populiacijos. Skirtingai nuo populiacijos, **rūsis** gali būti užėmusi milžinišką teritoriją. Pavyzdžiu, paprastoji pušis auga vos ne visoje Eurazijoje, o naminis žvirblis yra išplitęs dar plačiau. Rūšies užimamą teritoriją įprasta vadinti jos **arealu**. Areale galima suskaičiuoti ne vieną, o daug vietinių populiacijų, ryšiai tarp kurių yra arba labai silpni, arba jų visai nesama.

Tiesa, yra rūsių, teturinčių vos vieną populiaciją. Tokiu atveju sakoma: ši rūsis yra **endeminė**, t. y. aptinkama tik labai nedidelėje teritorijoje ir daugiau niekur. Daugiausia tokų rūsių – salose, esančiose toli nuo bet kurio žemyno.

Prieš kelis dešimtmečius R. Levinsas įvedė **metapopuliacijos** sąvoką, kuria norėjo pabrėžti, kad dažnai populiacijos išnyksta ir vėl jų atsiranda dėl imigracijos. Kelios pasipildančios viena iš kitos populiacijos gali būti pavadintos metapopuliacija. Šiuo metu ši sąvoka vartojama gana plačiai. Tačiau imigracijos, kaip ir emigracijos, faktas rodo esant ryšį tarp „populiacijų“, taigi pagal apibrėžtį jos negali būti laikomos atskiromis populiacijomis. Žodžiu, iš metapopuliacijos sąvokos naudos sulaukta mažai, šiame vadovelyje mes jos iš viso nevartosime.

Vienai populiacijai mes paprastai priskiriame tik tuos gentainius, kurie gyvena vienoje teritorijoje ir tarp kurių esama kokios nors sąveikos. Jei jokios sąveikos nėra, turime dvi ar daugiau atskirų populiacijų.

Bet kuri populiacija laikui bėgant gali mažėti, didėti ar išlikti sąlyginai pastovi. Kalbama apie individų skaičių (gausumą) populiacijoje, arba **populiacijos dydį**. Jis žymimas raide N . Šia raide žymimas ir **populiacijos tankis**, t. y. individų skaičius tūrio (ml , m^3 , km^3) ar ploto vienete (m^2 , ha , km^2).

Populiacijų dydžiai niekada nebūna pastovūs: dalis populiacijos krinta, dalis migruoja, atsiranda naujagimių ir panašiai. Visų populiacijos individų per tam tikrą laiką produkuojamą palikuonių skaičius – tai populiacijai būdingas **absoliutusis gimstamumas**, žymimas raide b (angl. *birth* – gimimas):

$$b_{\text{abs}} = \Delta N_b / \Delta t,$$

čia Δ (*delta*) – pokytis, ΔN_b – naujagimių skaičiaus prieaugis populiacijoje per laiką Δt .

Kartais naudojamas ir **santykinis gimstamumas**, t. y. per tam tikrą laiką produkuotas naujagimių skaičius, tenkantis vienam subrendusiam individui:

$$b_{\text{sant}} = \Delta N_b / \Delta t N_o.$$

Reikėtų skirti gimstamumą nuo **vislumo**, arba vaisingumo, nors šios sąvokos artimos: skirtumas tik toks, kad pirmoji apibūdina visą populiaciją, o vislumo ar vaisingumo sąvokas galima taikyti ir kalbant apie atskirą individą. Antra vertus, vidutinis populiacijai būdingas vislumas yra sinonimiškas santykiniam gimstamumu. Pavyzdžiu, menkės patelė per savo gyvenimą produkuoja apie 100 milijonų ikrų. Dažnas medis per savo gyvenimą paskleidžia panašų skaičių sėklų. Taigi jie irgi labai vislūs. Čia kalbama apie **bendrajį**, arba suminį, **vislumą** – naujagimių, sėklų ar sporų skaičių, kurį paleido į pasaulį vienas individas per visą savo gyvenimą. Suprantama, galima kalbėti ir apie metinį vislumą, ir panašiai. Per vieną kartą (gimdymą ar détį) atvestus palikuonis zoologai vadina **vada**. Kai kurie smulkūs gyvūnai (pelės, žvirbliai ir kiti) atveda kelias vadas per vienus metus.

Žmogus yra pati nevisliausia žemėje rūšis (mažiausias santykinis gimstamumas, ilga generacijos trukmė). Vis dėlto mūsų rūšies populiacijos, palyginti su kitomis rūšimis, šiuo metu auga sparčiausiai.

Antra vertus, yra organizmų, kurių kiekvienas po savęs palieka labai nedidelį skaičių palikuonių – vos keliai dešimt ar kelis. Nedaug palikuonių, vos po keliai dešimt, per savo gyvenimą produkuoja stambių žinduolių ir stambių paukščių patelės. Žmogus yra pati nevisliausia rūšis: vadinamosiose išsvyčiavimo šalyse moterys per savo gyvenimą pagimdo vidutiniškai po 1,5–2 vaikus. Kitose šalyse šis rodiklis yra didesnis ir siekia 5 ir net daugiau, bet tai vis tiek, palyginti su kitaip žinduoliais, labai nedaug.

Absoliutasis mirtingumas yra matuojamas mirusiuju per tam tikrą laikotarpį skaičiumi ir žymimas raide ***d*** (angl. *death* – mirtis). Taigi,

$$d_{\text{abs}} = \Delta N_d / \Delta t,$$

čia N_d yra mirusiuju skaičius populiacijoje.

Kartais prireikia ir **santykinio mirtingumo** rodiklio, t. y. mirusiuju skaičiaus, tenkančio vienam populiacijos nariui:

$$d_{\text{sant}} = \Delta N_d / \Delta t N_o.$$

Populiacijos dydį N daugiausia lemia balansas tarp gimstamumo b ir mirtingumo d . Kai iš gimusiu per, tarkim, vienus metus atimame visus mirusius per šį laiko tarpą individus, gauname populiacijos dydžio pokytį. Populiacija auga, kai daugiau individų gimsta, nei miršta, ir mažėja, kai mažiau gimsta, nei miršta. Populiacijos dydžio pokytis, arba **populiacijos augimo greitis**, žymimas raide ***r*** (angl. *reproduction* – dauginimasis) ir matuojamas individų skaičiaus prieaugiu per laiko vienetą. Taigi gauname:

$$r_{\text{abs}} = \Delta N / \Delta t = b_{\text{abs}} - d_{\text{abs}},$$

čia ΔN – populiacijos prieaugis.

Kai $b = d$, $r_{\text{abs}} = 0$, populiacijos dydis (N) nesikeičia, ji yra **stacionariosios būsenos**.

Kai $b > d$, $r_{\text{abs}} > 0$, N auga; kai $b < d$, $r < 0$, N mažėja.

Tokius pat rezultatus duoda ir analogiškos manipuliacijos su santykiniu populiacijos augimo greičiu (r_{sant}), b_{sant} ir d_{sant} .

Nors, kaip minėta, rūšių vislumo ribos labai plačios, augalų ir žuvų populiacijos gamtoje neauga sparčiau negu paukščių ar žinduolių. Taip yra todėl, kad didelį vislumą dažniausiai atsveria didelis tų organizmų mirtingumas, o mažą vislumą bei tokį pat gimstamumą paprastai lydi ir mažas mirtingumas. Ne-specialistui tai gali atrodyti gana netikėta – susidaro įspūdis, tarsi organizmai geba prognozuoti būsimą savo palikuonį mirtingumą ir todėl iš anksto apsirūpina atitinkančiu jį gimstamumu. Tačiau čia jokios mistikos nėra, nes kiekvienos rūšies populiacijoje, atrodo, praeityje būta (ir yra šiuo metu) genų, lemančių vislumą, įvairovęs. Gamtinė atranka šalina tiek pernelyg vislius fenotipus, tiek ir pernelyg nevislius, tad ilgainiui ir nusistovi balansas. Aišku, aplinkos sąlygomis tam tikroje vietovėje esmingai pasikeitus, mirtingumas gali keistis taip pat, ir atranka pradės skatinti kitus genotipus, lemančius kitą vidutinį vislumą.

Organizmai, kuriems būdingas didelis vislumas ir gimstamumas (pavyzdžiui, augalai, bestuburiai, žuvys, varliagyviai), pasižymi ir dideliu mirtingumu, o mažu palikuoniu mirtingumu pasižymintieji (žinduoliai ir paukščiai, ypač stambūs, taip pat žmogus) geba palaikyti savo populiacijas, produkuodami mažą palikuoniu skaičių. Tai vienas iš svarbiausių ekologinių dėsningumų.

Kitas svarbus, nors retai taikomas rodiklis – **dauginimosi efektyvumas**, E_r . Bene pirmą kartą jis buvo panaudotas šio vadovėlio autorius (Lekevičius, 1986). Tai procentas palikuonių, sulaukiančių brandos. Jis yra atvirkščiai proporcingas vislumui ir gimstamumui: jei populiacijai reikia labai didelio vislumo ir gimstamumo, kad ji išliktų stabili, tai ji dauginasi neefektyviai, turėdama didelių sąnaudų, maitindama savo palikuonimis kitas rūšis. Ir atvirkščiai, jei tam pačiam populiacijos dydžiui palaikyti pakanka nedidelio vislumo ir gimstamumo, tokia populiacija ar rūšis dauginasi, turėdama mažų sąnaudų. Taigi, kai

$r = 0$, $E_r = 1/b_{\text{sant}} = 1/d_{\text{sant}}$. Dažnai jis skaičiuojamas labai paprastai: $2/\text{bendras patelės vislumas} \times 100$. Čia dvejeto prasmė yra tokia: populiacija išliks stabili, jei patiną ir patelę jiems žuvus pakeis du naujos kartos individai. Suprantama, jog esant partenogenezei ar apomiksei skaitiklis sumažėja iki 1.

Žmogui būdingas ne tik mažiausias iš visų Žemės organizmų vislumas, bet ir mažiausias mirtingumas. Šiuo metu išsivysčiusiose šalyse 20 metų amžiaus sulaukia maždaug 95–98 % naujagimių, ekonomiškai atsilikusiose šalyse – 50–80 %. Toks ir yra žmonių dauginimosi efektyvumas šiuo metu. Taigi, kad populiacija išliktų stabili (nei augtų, nei mažėtų), išsivysčiusių šalių moterims pakanka po savęs palikti vidutiniškai 2,1 vaiko. Ši viena dešimtoji ir yra pervažis, kurį pasiima mirtis, likę 2 – tai palikuonys, pakeisiantys tėvą ir motiną.

Stambių paukščių ir stambių žinduolių E_r siekia ne daugiau kaip 5–10 %, roplių – ne daugiau kaip 1 %, varliagyvių – 0,01 %, o žuvų paprastai nesiekia 0,0001 %. Menkių E_r yra $\approx 2/10^8 \times 100 = 0,00002\%$.

Šie skaičiai rodo tam tikrą dėsningumą, būtent – vykstant evoliucijai, vėliau atsiradę organizmai dauginasi efektyviau. Kitaip tariant, šių organizmų mirtingumas palyginti mažas, jie geriau prisitaikę prie klimato, konkurentų, parazitų ir plėšrūnų, pastariesiems atiduodami menką duoklę. Tačiau tai tik tendencija, esama ir išimčių. Tos žuvys ir tie varliagyviai, kurie prižiūri savo ikrus ir jauniklius, pavyzdžiui, trispylė dygė, jūrų arkliukas, diskžuvė, jūrų rupūžė, cichlidinės žuvys, rupūžės – bobutė ir pipa, yra mažai vislūs, per savo gyvenimą šių rūsių patelės paprastai padeda viso labo po kelis šimtus ar kelis tūkstančius ikrų.

Šie skaičiai rodo tam tikrą dėsningumą, būtent – vykstant evoliucijai, vėliau atsiradę organizmai dauginasi efektyviau. Kitaip tariant, šių organizmų mirtingumas palyginti mažas, jie geriau prisitaikę prie klimato, konkurentų, parazitų ir plėšrūnų, pastariesiems atiduodami menką duoklę. Tačiau tai tik tendencija, esama ir išimčių. Tos žuvys ir tie varliagyviai, kurie prižiūri savo ikrus ir jauniklius, pavyzdžiui, trispylė dygė, jūrų arkliukas, diskžuvė, jūrų rupūžė, cichlidinės žuvys, rupūžės – bobutė ir pipa, yra mažai vislūs, per savo gyvenimą šių rūsių patelės paprastai padeda viso labo po kelis šimtus ar kelis tūkstančius ikrų.

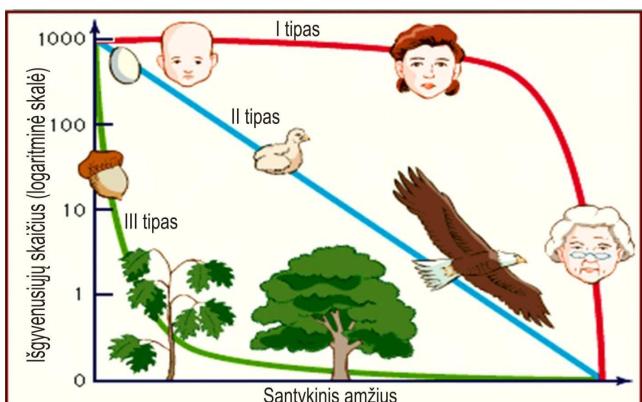
Be mirtingumo sąvokos, vartojamas ir **išgyvenamumo** (angl. *survivorship*) terminas. Juo dažniausiai nusakomas procentas palikuonių, išgyvenusių iki tam tikro amžiaus. Jis gali būti traktuojamas ir kaip tikimybė sulaukti tam tikro amžiaus. Tokiu atveju jo priešingybė yra mirtingumas sulaukus tam tikro amžiaus. Išgyvenamumo kreivės paprastai sudaromos remiantis **gyvenimo lentelėmis** (angl. *life tables*), kuriose fiksuojamas vienos **kohortos** – visų individų, gimusių tam tikrais metais, mirties datos.

Visi gyvieji organizmai (gana dirbtinai) dažnai skirstomi į tris grupes (3.1 pav.):

- tuos, kurių mirtingumas didžiausias (išgyvenamumas mažiausias) sulaukus senatvės (iš esmės tokiomis savybėmis pasižymi tik *Homo sapiens*);
- tuos, kurių dauguma miršta būdami jauni;
- tuos, kurių mirtingumas su amžiumi mažai keičiasi.

Pirmoji grupė – organizmai, pasižymintys didžiausiu, o antroji – mažiausiu dauginimosi efektyvumu. Organizmai, kurių mirtingumas su amžiumi keičiasi mažai, – tai beveik visi žinduoliai ir paukščiai. Vis dėlto 3.1 pav. parodytas vaizdas nėra vienintelis, jis gerokai supaprastina situaciją. Mat netgi žinduolių ir paukščių mirtingumas didžiausias yra ankstyvose gyvenimo stadijose.

Augalai savo evoliucijai pasirinko kitą kelią: daugindamiesi jie patiria daug nuostolių, daugiausia žuvusių sporų ir sėklų pavidalų. Tačiau nepanašu, kad jų populiacijos dėl to labai nukentėjo. Augalai turi kitų privalumų, nebūdingų daugeliui gyvūnų: jiems netenka prižiūrėti palikuonių, taip suaujoma energijos. Efektyviau už augalus besidauginantys gyvūnai nedaug išlošia energijos požiūriu: kiaušinių bei palikuonių globa reikalauja ne mažai laiko ir energijos sąnaudų. Išlošiama vienu atžvilgiu, pralošiama – kitu.



3.1 pav. Skirtingų organizmų išgyvenamumas tam tikrais amžiaus tarpsniais (Encyclopedia Britannica, 1996).

3.2. EKSPONENTINIS IR LOGISTINIS AUGIMAS

Nepriklausomai nuo vislumo, bet kuri rūšis, jei jai niekas iš šalies nekliudytų, per tam tikrą laiką (metus, kelerius metus ar kelis šimtmečius) savo palikuonimis galėtų užtvindinti mūsų Žemę. Dar Darwinas savo laiku suskaičiavo, kad iš vienos dramblių poros, jeigu jai niekas netrukdytų, per maždaug 700 metų atsirastų maždaug 19 milionų dramblių. O juk tai palyginti mažai visli, létai besidauginanti rūšis! Paprastai laikoma, kad idealiomis sąlygomis, taigi – jei niekas netrukdo, organizmai **dauginasi** geometrine progresija, **eksponentiškai** (3.2 pav.).

Eksponentinis augimas – tokia situacija, kai esama pastovaus daugiklio, kuriuo šiuo atveju tampa rūšies vislumas, o tiksliau – gimstamumas, pasireiškiantis idealiomis sąlygomis. Šio augimo analitinė išraiška yra tokia:

$$dN/dt = r_{\max} N,$$

čia r_{\max} – maksimalus augimo greitis, **biotinis potencialas**.

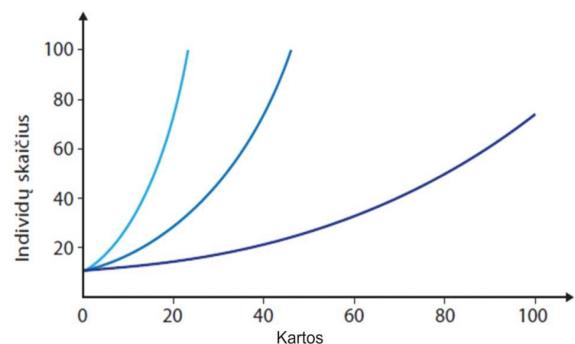
Biotiniu potencialu vadinamas maksimalus tos ar kitos rūšies dauginimosi, arba populiacijos augimo, greitis. Jį lemia genotipas, taigi jis susiformavo vykstant rūšies evoliucijai. Kadangi r formulėje figūruoja ir laikas (t), tad suprantama, kad biotinis potencialas, kaip ir vislumas, atspindi ne tik atsivedamų palikuonių skaičių, bet ir **generacijos trukmę**. Tai laiko tarpas nuo gimimo iki brandos, t. y. momento, kada organizmas pradeda daugintis pats. Kuo generacijos trukmė mažesnė, tuo didesnis biotinis potencialas ir vislumas esant kitoms sąlygoms vienodomis.

Medžiai pradeda brandinti sėklas sulaukę kelių dešimčių metų, menkės turi būti 2–3 metų amžiaus, kad galėtų daugintis. Žmonių generacijos trukmė – apie 20 metų, dramblių – apie 15 metų. Tai vis labai daug. Tačiau daugelis bakterijų idealiomis sąlygomis gali dalytis kas 20–40 minučių, o realiai gamtoje – kas kelias valandas. Taigi per vasarą jos gali pasidauginti šimtus kartų, viena vienintelė bakterija gali produkuoti iki 2^{100} palikuonių. Atrodytų, bakterijų vislumas neturėtų būti didelis – bakterijai pasidalijus per pusę, atsiranda vos 1 naujas individuas. Bet tai apgaulingas įspūdis, jų biotinis potencialas yra milžiniškas, nes generacijos trukmė labai maža.

Populiacijos augimo greitį lemia ne tik gimstamumo ir mirtingumo balansas, bet ir generacijos trukmė. Greitai dauginasi tie, kurie ir vislūs, ir greitai subrėsta, kad vėl daugintuosi. Stambių organizmų generacija trunka ilgiau.

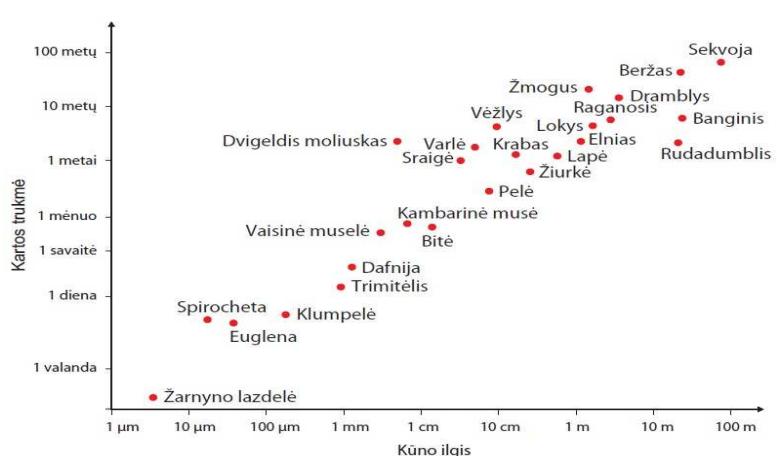
Užfiksotas toks dėsningumas: kuo stambesnis organizmas, tuo didesnė generacijos trukmė (3.3 pav.).

Populiacijų eksponentinį augimą galima stebeti nebent laboratorijoje, tarkim, kolbą su maitinančiąja terpe užsėjus kokia nors bakterijų ar mielių kultūra. Net ir tokiomis sąlygomis, deja, augimas negali testis be galo, anksčiau ar vėliau mikroorganizmai pritrūksta maisto, užteršia terpę savo metabolizmo atliekomis ir panašiai. Dar rečiau eksponentinį augimą pastebime gamtoje, kur



3.2 pav. Trių hipotetinių populiacijų, kurios skiriasi vislumu (visliausia – kairėje), augimo modelis. Jei niekas netrukdo, populiacijos auga eksponentiškai, t. y. vis greičiau ir greičiau.

3.3 pav. Kuo stambesni organizmai, tuo ilgiau trunka jų generacija, arba karta.



3.3 pav. Kuo stambesni organizmai, tuo ilgiau trunka jų generacija, arba karta.

sąlygos niekada nebūna idealios. Bet kurios rūšies populiacijos susiduria su nepalankiais augimui veiksniais, **aplinkos pasipriešinimu**: maisto trūkumu, konkurentais, plėšrūnais ir parazitais, nepalankiomis klimato sąlygomis. Šie veiksniai sąlygoja organizmų žūtį, taigi būtent jie neleidžia populiacijoms augti eksponentiškai. Mirtis dėl senatvės – reta prabanga pasaulyje, kuriame pilna pavoju.

Darvinas aplinkos pasipriešinimą vadino „kova už būvį“, suprastamas ją kaip organizmų „kovą“ su visais nepalankiais aplinkos veiksniais, tiek klimatiniais, tiek ir gyvaisiais. Jo nuomone, šie veiksniai žudo pasirinktinai, taigi vykdo gamtinę atranką.

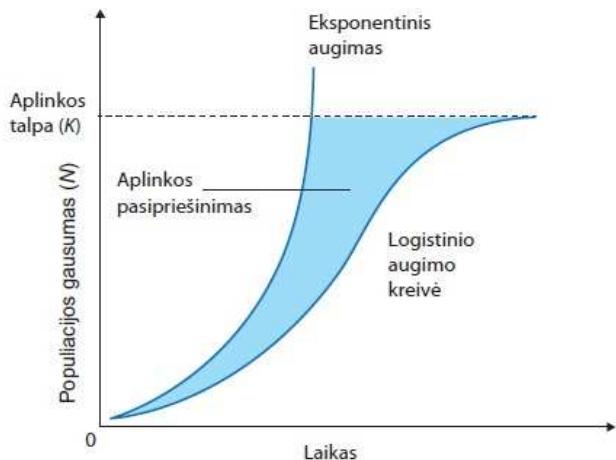
Esant aplinkos pasipriešinimui, gaunama **logistinė**, arba sigmoidinė, **populiacijos augimo kreivė** (3.4 pav.). Matematine prasme aplinkos pasipriešinimas yra skirtumas tarp biotinio potencijalo (r_{\max}) ir augimo realaus greičio. Jei augimas logistinis, šio skirtumo (pasipriešinimo) nėra, tik kai $N = 0$.

Kitaip tariant, populiacijos auga eksponentiškai tik nuliniamate taške, t. y. kai jų nėra. Toks teiginys prieštarauja buitinei, bet ne matematinei logikai.

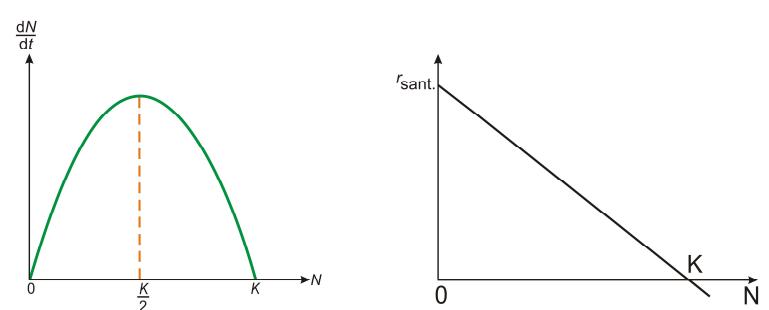
Minėtas atsilikimas tampa maksimalus, kai populiacijos dydis N išauga iki tam tikros ribos ir nusistovi, taigi populiacijos augimo greitis r tampa lygus 0, o gimstamumas – mirtingumui (3.4 ir 3.5 pav.). Šis maksimaliai „leistinas“ esamomis sąlygomis populiacijos dydis vadinamas **aplinkos talpa** ir žymimas K raide. Taigi, kai $N = K$, $r = 0$, $b = d$.

Aplinkos talpą reikia suprasti, visų pirma, kaip tokį populiacijos dydį, kurį dar gali iš bėdos palaiatyti aplinkos ištakliai: maisto ir vandens kiekis, slėptuviai ar tinkamų lizdaviečių skaičius ir panašiai. Pavyzdžiui, kalbama, kad mūsų planetos talpa nėra didesnė kaip 10 milijardų gyventojų. Didesniams žmonių skaičiui, esą, neužteks ištaklių. Kai sakoma, kad tam tikrame miško masyve gali gyventi, tarkim, ne daugiau kaip 10 vilkų, paprastai norima pasakyti, kad daugiau vilkų šiame masyve tiesiog neprasimaitins, nes neužteks grobio.

Ekologai kartais skirsto organizmus į **r** ir **K strategus**. Pirmieji – smulkūs, greitai subrėstantys, visilūs ir nesirūpinantys savo palikuonimis organizmai. Antriejiems būdinga didelė kūno masė, ilga generacijos trukmė, menkas vislumas, rūpinimasis palikuonimis. **r** strategai greitai plinta ir taip pat dauginasi, užpildydami teritorijas, kuriose dėl kokių nors priežascių rūšių rinkiniai nėra iki galio sukoplektuoti. Jų pavyzdys gali būti vienmetės piktžolės. Ir atvirščiai, ekologinėms bendrijoms nusistovėjus, pirmenybe naudojasi **K strategai**, jie yra stipresni konkurentai. Dėl šių ypatumų **r** strategus dar vadina oportunistais, o **K strategus** – pusiausvirosiomis rūšimis (šio vadovėlio autorius pavadintu jas stacionariomis). Antra vertus, daugelis pripažįsta, kad toks skirstymas pernelyg paviršutiniškas, nes yra gausybė rūšių, pasižymintių tarpinėmis savybėmis, dar kitos yra stambios (pavyzdžiui, medžiai, daugelis žuvų ir stambių bestuburių), bet labai vislios. Kitas tokio skirstymo trūkumas – ignoravimas rūšių, kurios būdingos brandžioms, nusistovėjusioms bendrijoms, bet savybėmis jos labiau atitinka



3.4 pav. Modelis, iliustruojantis mintj, jog gamtoje populiacijos neauga eksponentiškai, nes jos susiduria su aplinkos pasipriešinimu – mirtingumą sukeliančiais veiksniais.



3.5 pav. Esant logistiniam augimui, absoliuutus populiacijos augimo greitis ($r_{\text{abs}} = dN/dt$) didėja, kol pasiekiamas $N = K/2$. Tuo tarpu santykinis populiacijos augimo greitis ($r_{\text{sant.}}$) nuolat mažėja. Čia parodyta situacija, kai, N viršijus aplinkos talpą K , populiacija pradedá mažeti ($r < 0$). Dažnai talpa viršijama, kai naujagimiai iš inercijos dar produkuojami, tačiau jie masiškai žūsta dėl ištaklių trūkumo.

r negu K kriterijus (pavyzdžiui, smulkūs dirvos organizmai). Žodžiu, toks skirstymas į neva stiprius ir silpnus konkurentus neišlaiko rimtos kritikos.

Analitinė logistinio augimo išraiška yra tokia:

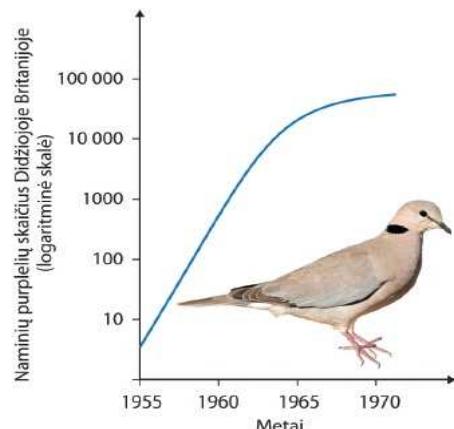
$$dN/dt = r_{\max} N(K - N/K).$$

Kaip matote, ši lygtis, palyginti su eksponentinio augimo lygtimi, turi papildomą narij ($K - N/K$). Jis nusako nepanaudojamą aplinkos talpos dalį, taigi yra atvirkščiai proporcingas aplinkos pasipriešinimui. Kai $N \rightarrow 0$, $(K - N/K) \rightarrow 1$; kai $N \rightarrow K$, $(K - N/K)$ bei $dN/dt \rightarrow 0$.

Logistinis augimas gamtoje kartais pasitaiko. Ypač kai rūšis randa gana daug niekieno nenaudojamų išteklių. Tada jos populiacija auga tol, kol užtenka išteklių (3.6 pav.).

Populiacijos negali augti neribotai visų pirma todėl, kad anksčiau ar vėliau pritrūksta išteklių. Gamta negali išmaitinti visų palikuonių, kurių susilaukia kiekvienos kartos organizmai. Tiesa, palikuonių perteklius krinta ne tik dėl maisto trūkumo, juos eksploatuoja ir naikina parazitai ir plėšrūnai, dalis jų žūsta dėl nepalankių klimato sąlygų.

Vis dėlto gamtinėmis sąlygomis populiacijos dažniausiai nesumažėja iki nulio ir neauga taip gražiai, kaip bando mums įteigti eksponentinės ir logistinės kreivės. Kur kas dažniau populiacijų dydis svyruoja (kartais labai plačiu diapazonu) apie tam tikrą vidurijkį, kuris dažniausiai būna mažesnis už K . Tuo „pasirūpina“ rūšys konkurentės, taip pat plėšrūnai ir parazitai. Taigi tipišką logistinį augimą mes paprastai stebime ne gamtoje, o laboratorijoje, kai vieninteliu aplinkos pasipriešinimo komponentu tampa vidurūšinė konkurencija, dažniausiai dėl maisto.



3.6 pav. Praėjus vos 25 metams po pirmojo pasirodymo Didžiojoje Britanijoje 1955 metais, pietinio purplelio populiacija šioje šalyje išaugo daugiau nei 1000 kartų. Kreivės užlinkimas viršuje rodo, kad 8-ajame dešimtmetyje populiacijos dydis nusistovėjo, pasiekęs aplinkos talpą ($N = K \approx 50 000$).

3.3. VIDURŪŠINIAI SANTYKIAI

3.3.1. Konkurencija

Išteklių kiekis visada yra baigtinis, ribotas. Tai viena iš priežasčių, dėl kurių populiacijos negali augti neribotai. Populiacijos tankiui augant, išteklių kiekis, tenkantis vienam individui, nuolat mažėja, kol pasiekia tokia riba, kai jų pradeda trūkti. Prasideda tai, ką ekologai vadina **vidurūšine konkurencija**. Kad konkurencija vyktų, būtinos dvi sąlygos:

- sąveikaujančių individų poreikiai turi sutapti;
- išteklių turi trūkti.

Jeigu yra tik viena sąlyga, konkurencija neturėtų pasireikšti. Laikoma, jog tos pačios populiacijos narių poreikiai labai panašūs: paprastai jiems reikia to paties maisto, vandens, slėptuvėlių, lizdaviečių ir panašiai. Todėl konkurencija tarp gentainių dažnai būna labai intensyvi, ypač kai populiacija yra tanki. Atkreipkite dėmesį – šiuo atveju mes vartojame populiacijos tankio, o ne dydžio sąvoką. Tai darome apgalvotai, nes populiacija juk gali augti dviečių būdais. Vienas iš jų yra ekstensyvus: kai populiacija didėja, ji užima vis didesnę teritoriją, o individų skaičius ploto vienete lieka, koks buvęs. Jei augimas intensyvus, užimama teritorija nedidėja arba ji padidėja nedaug, todėl populiacijai augant didėja jos tankis. Išteklių paprastai pritrūksta, kai populiacija auga intensyviai.

Vidurūšinę konkurenciją mes matome tik tais atvejais, kai gentainių poreikiai bent iš dalies sutampa, o išteklių trūksta. Laikoma, jog gamtoje nėra rūšių, kurioms nebūtų būdinga gentainių tarpusavio konkurencija (dėl maisto, lytinių partnerių, slėptuvėlių ir kitko). Tankioje populiacijoje ji ypač intensyvi.

Kaip rodo lauko eksperimentai, jei trūksta išteklių, sulėtėja augimas, mažėja vislumas ir gimstamumas (3.7 pav.), padidėja mirtingumas. Taip reaguoja visi be išimties organizmai.

Išorinis konkurencijos požymis yra tokis: kiekvienas naujas papildomas individus sumažina santykinį populiacijos augimo greitį. Ir atvirkščiai – kuo mažesnis populiacijos tankis, tuo ji sparčiau dauginasi.

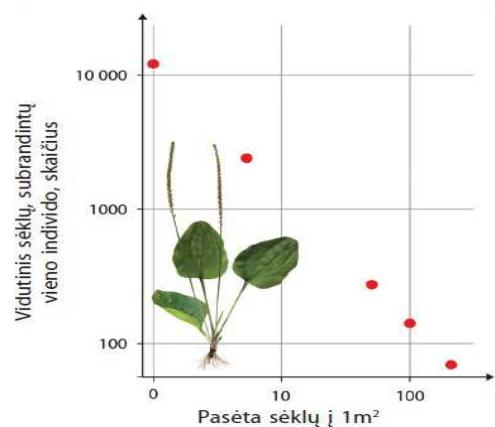
Laikoma, jog bene stipriausiai konkuruoja tarpusavyje tos pačios rūšies augalai. Mat visiems jiems reikia tų pačių neorganinių maisto medžiagų ir švesos, o sėklų ir palikuonių jie produkuoja ypač daug, šimtus kartų daugiau, nei gamta gali išmaitinti. Tad išteklių jiems visada trūksta. Čia yra daug tiesos. Tokių atvejų, kad to paties augalo palikuonys ar tos pačios augalų populiacijos nariai kooperuotų, arba bendradarbiautų, nėra žinoma. Atvirkščiai, visi faktai byloja, kad augalai savo gentainius „myli“ tik per atstumą. Kartais tokiais atvejais sakoma: augalamas yra būdingos **biotinio atostūmio** jėgos – jei gebėtų, jie atsistumtų vienas nuo kito kuo toliau. Metaforiškai kalbant, jei susodintume keturias pušis kambario viduryje, kiekviena jų neabejotinai rodytų pastangas pasistūmėti kurio nors kambario kampo link.

Tačiau potencialiai konkuruouti turėtų visi organizmai, ne tik augalai, nes palikuonį visada produkuojama per daug. Ši „per daug“ reikėtų suprasti taip: pernelyg daug, kad gamta visus išmaitintų, bet visai ne per daug, o maždaug tiek, kiek reikia populiacijai atsigaminti, turint omenyje visas galimas netektis.

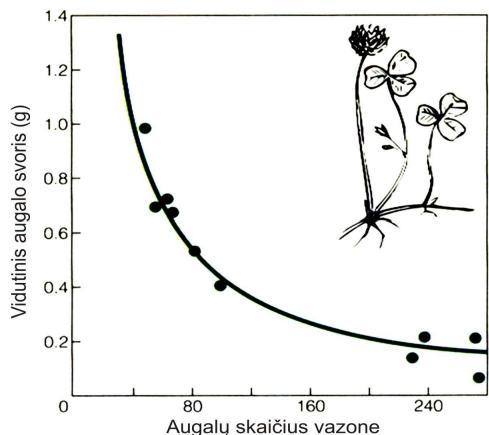
Laikoma, jog ypač tankiose gyvūnų populiacijose individus ištinka stresas: pasikeičia hormonų kiekis organizme, sulėtėja augimas, padaugėja tarpusavio agresijos atvejų, nusilpsta imuninė sistema, padidėja savaiminių abortų (išsimetimų) skaičius. Šie faktai buvo gauti eksperimentuojant su peliniais graužikais, tačiau neaišku, ar kažkas panašaus atsitinka organizmams, gyvenantiems laisvėje.

Yra duomenų, kad netgi augalų pasaulyje tos pačios populiacijos individai nėra genetiškai identiški vieni kitiems, skiriasi ir jų fenotipai (reakcijos normos); išimtį sudaro nebent vegetatyviškai besidauginančios grupės. Todėl gentainių poreikiai gali iš dalies ir nesutapti, o tai turėtų mažinti konkurencijos intensyvumą ir galbūt vesti link stabilaus koegzistavimo (žr. toliau).

Daugelis gyvūnų elgiasi panašiai kaip ir augalai, jie irgi linkę „mylēti“ gentainius per atstumą. Nors ir būdami judrūs, daugelis gyvūnų turi savo pamėgtas slėptuvės, lizdavietes, mitybos vietas ir šias teritorijas gina nuo varžovų. Tokią **elgseną** ekologai vadina **teritorine**. Ji būdinga daugeliui paukščių ir žinduolių, ypač plėšriųjų, kai kuriems ropliams, daliai žuvų ir netgi bestuburiams (pavyzdžiui, upiniam vėžiui). Šie gyvūnai konkuruoja, dažnai ir kovoja dėl tam tikros teritorijos, kurioje yra maisto, slėptuvė, lizdavietė ir kitų išteklių. Taip elgiasi, pavyzdžiui, paukščiai giesmininkai. Pirmas rūpestis patinėlio, parskrudusio pavasarį į gimtajį mišką, yra ne lizdo statyba, ne lytinė partnerė, net ne maisto paieškos, o teritorija. Kai ji bus pasirinkta ir apginta, maistas ir partnerė bus gauti vos ne automatiškai. Ta jo giesmė ir reiškia: „čia vietas laisvos nėra, čia šeimininkas aš“. Kai giesmės nepakanka, tenka ir susikauti. Kartais gyvūnų kovos dėl teritorijos būna gana aršios. Pavyzdžiui, upinai vėžiai dažnai po tokios kovos lieka be vienos žnyplės.



3.7 pav. Kuo didesnis gysločių tankis, tuo mažesnis jų vislumas, arba vaisingumas.



3.8 pav. Dobiliukai auga prasčiau didėjant populiacijos tankiui (Smith, Smith, 2009).



3.9 pav. Vilkas, ženklintantis savo teritoriją (http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/3c/Lobo_marcando_su_teritorio-2.jpg).

Individai, pralaimėję kovą ir likę be tinkamos teritorijos, dažnai susiburia į viengungių grupes ir valkatauja, daugiausia dėl išteklių stokos jų mirtingumas ypač didelis.

Kai kurie organizmai, pavyzdžiu, vilkai, ženklina savo teritorijos ribas šlapimu (3.9 pav.). Nors ir pasitaiko aršių kovų tarp gaujų, dėl tokio savos teritorijos ženklinimo jų būna mažiau. Grupinis vilkų staugimas atlieka panašų vaidmenį kaip ir paukščio giesmė – atseit, čia jų gaujos teritorija, jų valdos, į jas brautis niekam nevalia.

Vidurūšinė konkurencija ypač stipri augalų pasaulyje, nors kovos dėl išteklių dažnos ir tarp tos pačios rūšies gyvūnų (teritorinė elgsena).

3.3.2. Vidurūšinės kooperacijos formos

Kai tos pačios populiacijos individai vien tik konkuruoja, t. y. kai veikia vien tik atostūmio jėgos, individai erdvėje **pasiskirsto** daugmaž **tolygiai** (3.10 pav.): atstumai tarp individų yra daugmaž vienodi, žinant vieno individu padėtį, galima lengvai prognozuoti, kur aptiksime kitą. Taip, pavyzdžiu, išsidėsto pušys pušyne. Tačiau šis pasiskirstymas reikalauja dar vienos sąlygos: visame plote turi būti vienodai tinkamos aplinkos sąlygos. Manoma, kad **atsitiktinis pasiskirstymas** turėtų būti aptinkamas tada, kai santykiai tarp gentainių yra indiferentiški, gentainiai nei konkuruoja, nei bendradarbiauja. Be to, ir šiuo atveju visame plote turi būti homogeniška aplinka. Atsitiktinis pasiskirstymas reiškia, kad, žinant vieno individu padėtį, sunku numatyti, kur galima aptikti kitą gentainių. Manoma, kad toks pasiskirstymas būdingas daugeliui primityvių organizmų (bakterijoms, vienalaščiams protistams, fitoplanktonui ir zooplanktonui). Iš dalies tokį jų pasiskirstymą greičiausiai lemia ir išorinės atsitiktinio pobūdžio jėgos, pavyzdžiu, vandens srovės, bangavimas, ypač kai patys organizmai yra mažai judrūs. Tačiau tokiu atveju sunku nustatyti, kiek tokį atsitiktinį pasiskirstymą lemia santykų indiferentiškumas, ir kiek – išorinės jėgos. Apskritai teiginių, kad santykiai tarp gentainių gali būti indiferentiški, kelia tyrėjams, taip pat ir šio vadovėlio autorui, nemaža abejonių. Matyt, dažniausiai po indiferentiškumo kauke slepiasi konkurenciniai santykiai, veikiami atsitiktinių išorinių veiksniių.

Labiausiai paplitęs gamtoje yra **grupinis**, arba agreguotasis, gentainių **pasiskirstymas** (3.10 pav.). Jis rodo:

- arba tai, kad turimame plote sąlygos funkcionuoti yra nevienodos, erdvė yra heterogeniška (pavyzdžiu, netgi tos pačios rūšies augalai paprastai auga grupėmis, t. y. tik ten, kur sąlygos jiems tinkta);
- arba šiuo atveju veikia biotinė trauka, kurią ekologai vadina **kooperacija**, arba bendradarbiavimu.



3.10 pav. Pagrindinės individų pasiskirstymo erdvėje formos (iš kairės į dešinę): atsitiktinis, tolygusis ir grupinis (Smith, Smith, 2009).

Pastaroji santykų forma yra ypač paplitusi tarp gyvūnų. Daugeliui gyvūnų taikytina tokia metafora: padėk keturis kokios nors rūšies individus į keturis kambario kampus, ir jie būtinai anksčiau ar vėliau susiburs į krūvą. Gyvūnams, skirtingai nei augalamams, būdingas ne tik biotinis atostūmis, bet dar ir biotinė trauka.

Gamtinėmis sąlygomis organizmai erdvėje dažniausiai pasiskirsto netolygiai ir ne atsitiktinai, o grupėmis. Tokį pasiskirstymą lemia aplinkos heterogeniškumas (augalai) arba grupinis gyvenimo būdas, priklausomas nuo poreikio kooperuotis.

Taigi, nors vidurūšinė konkurencija yra visuotinis reiškinys, kurį lemia visų pirmą palikuonių gausa ir išteklių trūkumas, gyvūnų pasaulyje kooperacija paplitusi ne ką mažiau – greičiausiai todėl, kad daugelio gyvūnų rūsių (kitaip nei augalų) atskiras individus nėra savarankiškas nei dauginimosi, nei išgyvenimo požiūriu. Atskirtas nuo gentainių, jis dažnai ne tik nesidaugina, bet ir sunkiai išgyvena. Kitaip tariant, gyvūnamams būdinga didesnė vidurūšinė specializacija: ne tik lytys, bet ir kastos, rangai, vaidmenų pasiskirstymas medžiojant grobį, ginantis ir panašiai. Kooperaciniai santykiai yra būdingi netgi daugumai bestuburių. Tuo teko įsitikinti ir šių eilučių autorui. Eksperimentuojant su dafnijomis jam teko stebeti tokį reiškinį: partenogenetiskai besidauginančios dafnijų patelės produkuoja daugiau palikuonių (kai kitos sąlygos yra vienodos) tada, kai jos tam tikroje talpoje gyvena drauge su savo gentainėmis, palyginti su tuo atveju, kai kiekviena iš jų gyvena izoliuotai.

Kai santykiai tarp gentainių yra dvejopo pobūdžio – ir konkurenciniai, ir kooperaciniai, populiacijos augimo kreivė negali būti logistinė jau vien todėl, kad esant nedideliam tankiui N vyrauja kooperacinių santykiai, ir su kiekvienu nauju populiacijos nariu r_{sant} ne mažėja, o didėja (3.11 pav., plg. su 3.5 pav.). Šis gyvūnamams būdingas dėsningumas kažkada buvo pavadintas **Olio principu** (išskyriuje minėto ekologo W. C. Allee garbei, nes jis bene daugiausia nusipelnė tirdamas kooperacijos reiškinį). Tiesa, tai tėsiasi tol, kol pasiekiamas N , vadinamas optimaliu (U), toliau pradeda trūkti išteklių. Nuo šio momento populiacijoje pradeda vyrauti konkurencija – su kiekvienu papildomu individu r_{sant} tik mažėja, nors populiacija vis dar auga ($r > 0$). Galu gale viršijama aplinkos talpa (K_2), ir populiacija pradeda mažėti ($r < 0$).

Dažnų rūsių gyvūnų, net ir laikomų primityviais, gentainiai linkę grupuotis net ir tuo atveju, kai arealo aplinkos sąlygos yra daugmaž vienodos. Tokią „socializaciją“ ekologai vadina kooperacija. Kai yra kooperacija, su kiekvienu papildomu individu santykinis populiacijos augimo greitis didėja (esant konkurenciniams santykiams – priešingai).

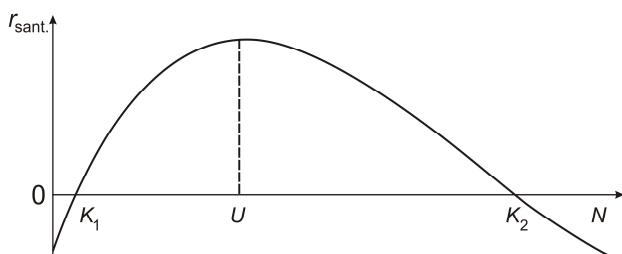
W. C. Allee manė, kad bent jau gyvūnų pasaulyje kooperacija atlieka ne menkesnį vaidmenį nei konkurencija. Ir jis, atrodo, buvo teius. Tenka tik apgailestauti, kad praėjus daugiau nei pusšimčiui metų nuo šio tyrėjo mirties, organizmų bendradarbiavimui dabar skiriama palyginti nedaug dėmesio.

3.11 pav. pavaizduota dinamika gali būti matematiškai aprašyta įvairiais būdais. Vienas iš jų yra tokis (Berryman, 1981; žr. taip pat Berryman, Kindlmann, 2008):

$$r_{\text{sant}} = r_0 + s_p N - s_m N^2,$$

čia r_0 – momentinis populiacijos augimo greitis, kai N yra artimas 0; s_p – koeficientas, nusakantis kooperacijos intensyvumą; s_m – koeficientas, nusakantis konkurencijos intensyvumą.

Kaip minėta, kooperacijos buvimas kartu reiškia ir atskiro individu nesavarankiškumą. Kitaip tariant, atskirtas nuo kitų, jis negali vykdyti populiacijai būdingų funkcijų: dauginimosi ir išgyvenimo. Štai kodėl kreivėje (3.11 pav.) mes aptinkame dar vieną kritinę tašką (K_1). Tai **minimalus kritinis tankis**. Esant dar mažesniams tankiui, populiacija išnyksta, nes patinai neaptinka patelių, populiacijai trūksta kokios nors kastos, rango, genotipo, žodžiu – kokio nors „specialisto“, neigiamos įtakos turi artimų giminių poravimasis ir panašiai. Ši faktą gerai žino ne tik teoretikai, bet ir gamtosaugos darbuotojai. Pavyzdžiu, argumentas, kad būtina naudoti kuo gausesnes imties, norint sėkmingai įveisti (išplatinti) kokių nors gyvūnų laukinėje gamtoje, paremtas būtent supratimu apie minimalų kritinį tankį.



3.11 pav. Olio principio schema: santykinio augimo greičio priklausomybė nuo populiacijos tankio tais atvejais, kai santykiai tarp gentainių yra dvejopi – konkurenciniai ir kooperaciniai (pagal Berryman, 1981).

Daugeliui gyvūnų yra būdingas savanoriškas būrimasis į kompaktiškas grupes, populiacijos sustankėjimas. Nors tokiose grupėse dažnai padidėja konkurencija, ši trūkumą su kaupu kompensuoja galimybę iš glaudaus bendradarbiavimo gauti naudos. Dažnai likęs vienės gyvūnas pasmerkiamas greitai mirčiai; rečiau tai atsitinka kitoms organizmų grupėms.

Pati primityviausia bendradarbiavimo forma – **protokooperacija**. Jos pavyzdys – individu susibūrimai, kai sukuriamas palankus mikroklimatas. Tarkim, žalčiai žiemai buriasi į kelių ar keliolikos individu grupes, kurios susitelkia medžio drevėje, savo kūnais sudarydamos kompaktiškus kamuolius. Taip sumažinamas ploto ir tūrio santykis, tad kūnai praranda mažiau šilumos. Sutaupoma energijos, taip lengviau sulaukti pavasario. Per šaltmetį ar pūgą tokiais pat tikslais į krūvą susiburia ir kai kurie kiti gyvūnai, pavyzdžiu, avijaučiai, pingvinai.

Daugelio rūsių žuvų mailius susiburia į krūvą, į „žuvų mokyklas“ ir, anot ichtiologų, taip kiekviena žuvelė sumažina rizikąapti plėšrūno grobiu. Mat kai akių daug, tai ir plėšrūnų pastebėti lengviau. Be to, plėšrūnui puolant, mailiaus tuntas dažnai tiesiog susprogsta, taip dezorientuodamas ir gal išgąsdindamas grobiką. Beje, panašiai elgiasi varnėnų ir kai kurių kitų paukščių pulkai.

Migruodamos gervės ir žąsys susiburia į trikampius, kurių smaigalyje esantys individai keičia vienas kitą, nes būtent jie patiria didžiausią oro pasipriešinimą ir būtent ant jų pečių gula vedlio pareigos. Tai vėl protokooperacijos pavyzdys. Tiesa, čia mes susiduriame dar ir su **darbo pasidalijimu**, arba specializacija, kuri yra tipiškas kooperacijos palydovas.

Bene ryškiausias biotinės traukos pasireiškimo pavyzdys – **lytiniai partneriai**, individu specializacija dauginimosi požiūriu. Nei patinas, nei patelė negali atliki dauginimosi funkcijos be kito partnerio, tam būtina jų sąveika, kontaktas. Ir, kaip žinia, jo siekia abu partneriai. Tai tipiškas darbo pasidalijimo ir bendradarbiavimo atvejis, paplitęs ne tik tarp gyvūnų, bet ir tarp augalų (dvinamiai augalai), tik mažesniu mastu. Bet tai jokiu būdu nereiškia, jog patinas negali konkuruoti su savo išrinktaja. Badmečiu ar pasibaigus dauginimosi sezonui dažnai taip ir atsitinka.

Šeimą, t. y. tėvus, gyvenančius kartu su jų nesubrendusiais vaikais, reikia laikyti dar viena grupinio gyvenimo forma, labai plačiai paplitusia gamtoje. Kokie santykiai – konkurenciniai ar kooperaciniai – vyrauja šeimose? Atsakymas gali būti toks: ir vieni, ir kiti. Tėvai, prižiūrintys savo atžalas, bendradarbiauja vienas su kitu ir elgiasi altruistiskai savo palikuoniui atžvilgiu, o vaikai dažnai yra besalygiškai priklausomi nuo tėvų globos. Kitokie santykiai vyrauja tarp tos pačios vados narių, brolių ir seserų, čia neabejotinai kiekvienas yra ryškus egoistas, kartais nerodantis jokių gailestingumo požymių artimiesiems. Tarp stambų plėšriųjų paukščių neretai pasitaiko, kad pirmasis dienos šviesą išvydės jauniklis be ceremonijų išmeta iš lizdo likusius kiaušinius arba tiesiog negyvai užniurko jaunesniuosius. Sunku surasti „kovai už būvį“ geresnę iliustraciją.

Skirtingų lyčių individai yra specializuoti dauginimosi atžvilgiu, todėl priversti artimai bendradarbiauti. Tėvai, o dažnai – viena motina, kartu su savo nesubrendusiais palikuonimis sudaro dar kitą tipo grupes. Jose greta tėvų altruizmo dažnai matome gana žiaurią kovą tarp vienos vados palikuonų.

Kitas kooperacijos pasireiškimo atvejis – tai **kolonijos**, gyvuojančios tik dauginimosi sezono metu. Jas sudaro, pavyzdžiu, kovai, kirai, kormoranai, garnai ir kai kurie kiti paukščiai (3.12 pav.). Nors kolonijoje lizdų ir populiacijos tankis yra nepaprastai didelis, ir dėl to, be jokios abejonės, aštrėja konkurencija, ypač badmečiu ištikus, šiuos trūkumus su kaupu kompensuoja privalumai. Jie susiję visų pirma su kiaušinių ir jauniklių apsauga nuo plėšrūnų. Netgi lapei tampa nелengva nepastebimai prisiartinti prie ant žemės perincią kirų kolonijos – tuo pat sukeliamas didžiulis triukšmas, tėvai kolektyviai puola gintis nuo užpuoliko. Aišku, bene daugiausia išlošia tie tėvai, kurie tuo metu yra toli nuo lizdo su kiaušiniais ar jaunikliais.



3.12 pav. Kormoranų kolonija Juodkrantėje (http://www.msat.lt/img/gallery/740_foto2.jpg).

Tokiose kolonijose nėra rangų, hierarchijos, taigi visi yra daugmaž lygūs. Tačiau tik daugmaž: vyresni ir labiau patyrę individai paprastai įsikuria arti kolonijos centro, kur tikimybė būti užpultam plėšrūnu yra daug mažesnė nei periferijoje. Ši atitenka jaunesniems ir silpniesniems. Nepaisant to, kolonijos – daugmaž anonimiškų individų grupė, kurios nariai arba nepažįsta vienas kito „iš veido“, arba individuams skirtumams nesuteikiama daug reikšmės, tad jų ir įsiminti neverta.

Gyvenimo glaudžiomis grupėmis nauda daugiausia susijusi su geresniu mikroklimatu, sėkmingesniu gynimusi nuo plėšrūnų ir (ar) maisto paieška.

Kiek kitaip yra grupėse, kuriose esama rangų, arba hierarchijos. Jos kartais taip ir vadinamos – **rangus turinčios grupės**. Jos paprastai būna kur kas pastovesnės už kolonijas, išlieka ir po dauginimosi sezono. Tai įvairios bandos, gaujos ir būriai (pavyzdžiui, beždžionių, vilkų, liūtų, valkataujančių šunų). Šiuo atveju individai, dažniausiai patinai, kovoja vienas su kitu dėl kuo aukštesnio rango, padėties grupėje. Laimėjusieji paprastai naudojasi privilegija poruotis ir maitintis, net jei maisto aptinkta ar pagauta ne jie. Aršios kovos vyksta, kol nusistovi santykiai, vėliau jas pakeičia ritualinis paklusnumo ar pavaldumo elgesys.

Pavyzdžiui, vilkų gaujų dažniausiai sudaro vilkų pora, jų jaunikliai ir vilkai iš ankstesnių vadų. Kiekvienoje gaujoje būna vadas ir jo pora, dominuojanti vilkė. Pastarosios ranga tik šiek tiek žemesnis nei vado. Tik jie gali susilaukti jauniklių. Kiekvienas vilkas žino savo dominavimo lygmenį ir stengiasi ji išlaikyti. Žemesnieji vilkų gaujos nariai parodo savo pavaldumą guldamiesi ant nugaros ar glausdamiesi prie žemės. Tačiau lyderiui pasenus ar susižeidus, kovos atsinaujina, kol santykiai vėl nusistovi. Nepaklusnus, aikštingas vilkas gali būti vado išvytas iš gaujos. Vienišas vilkas – tai paprastai jaunas patinas, palikęs gaujų ar iš jos išvytas ir ieškantis atskiro teritorijos.

Išskirtinis šių grupių bruožas yra tas, kad jų nariai puikiai atpažįsta vienas kitą „iš veido“, žino, kas vertas paklusnumo ir pagarbos, o kas – nelabai. Be to, šiose grupėse esama kur kas daugiau darbo pasidalijimo nei kolonijose.

Vyraujantis patinas kai kuriose grupėse, pavyzdžiui, liūtų, nesivargina medžiodamas, jis atlieka daugiausia dauginimosi ir apsaugos nuo įsibrovėlių patinų funkcijas. Medžioja kiti, o ir tarp jų esama ir linkusių atliliki žvalgų vaidmenį, ir linkusių užvyti grobį ar tykančių pasaloje, taigi stiprių ir šoklių individų. Šitaip kooperuodama liūtų ar vilkų gauja medžioja daug efektyviau, nei tą galėtų atliliki pavienis individas. Dar kiti gaujos nariai, patys tiesiogiai nedalyvaudami dauginantis, atlieka daugiau auklių, tetų ar dėdžių vaidmenį. Tiesa, ši specializacija yra gana sąlygiška ir nebūdinga visą gyvenimą, taigi to paties individu vaidmuo laikui bėgant gali pasikeisti.

Rangus turinčioms grupėms būdingi kai kurie išskirtiniai bruožai. Tai gerai išreikštasis individų gebėjimas įsiminti „veidus“ ir sudėtingas elgesys, skirtas ne tik hierarchijai grupėje palaikyti, bet ir, progai pasitaikius, ją pažeisti ir išsikovoti aukštesnę padėtį. Šios grupės – tai gana gerai subalansuotas konkurencijos ir bendradarbiavimo derinys.



3.13 pav. Kiekvienas bitės, atliekančios žvalgės pareigas, judesys ją apsupusioms draugėms yra informatyvus ir suprantamas (http://www.creationtips.com/Pix/bee_and_ce.jpg).

Dar viena grupinio gyvenimo forma – **tikrosios bendruomenės**. Be tų bruožų, kurių atrandame anksčiau minėtose grupėse, tikrojioms bendruomenėms būdinga dar ir kooperacija statant, prižiūrint bendrą būstą ir kur kas geriau išvystytas gebėjimas **bendrauti** (komuniuoti), perduoti vienas kitam informaciją. Taip gyvena kai kurie vabzdžiai: skruzdėlės, bitės, vapsvos, termitai. Kai kuriems iš jų dar būdingos ir kastos, t. y. individai, kurių vaidmuo bendruomenėje yra nulemtas genų, taigi skirtas visam gyvenimui (pavyzdžiui, bičių trana). Kiti vaidmenys keičiasi, priklausomai nuo individu amžiaus ar gebėjimų. Pavyzdžiui, bitė darbininkė per savo gyvenimą papras tai bent kelis kartus pakeičia savo „profesiją“, užsiimdamas tai avilio priežiūra, tai auklės darbu, tai būsto apsauga, tai nektaro bei žiedadulkių rinkimu, tai žvalgo darbu. Eidama žvalgo pareigas, ji geba savotišku šokiu perduoti savo draugėms informaciją apie jos atrastą naują maisto šaltinį – atstumą iki jo bei kryptį, tai pat gausą (3.13 pav.).

Gyvenimą tikrosiose bendruomenėse praktikuojama taip pat placentiniai žinduoliai: plikieji smėlrausiai, surikatos, preriniai šuniukai, visos žmogbeždžionės (gorilos, gibbonai, orangutanai, šimpanzės) ir žmogus. Vis dėlto žmogus iš visų šių organizmų išsiskiria tuo, kad greta bendruomeninio gyvenimo jam dar būdingas ir neprilygstamas protas, kurį jis daugiausia naudoja savo aplinkai pertvarkyti.

Tikrosiose bendruomenėse konkuruojama mažiau nei bendradarbiaujama. Tačiau ir čia be „kovos“ neapsieinama: pavyzdžiu, trai konkuruoja dėl motinėlės apvaisinimo; pirmoji išsiritusi motinėlė nužudo kitas, dar negimusias, motinėles. Be to, bendruomenei plečiantis, jos nariams pradeda trūkti maisto, tad savykai paastrėja, kol dalis palikuonių atskirkiria ir kolonizuoja naujają teritoriją. Gretimų bendruomenių nariai, priklausantys tai pačiai rūšiai, neretai pešasi tarpusavyje.

Tikrosiose bendruomenėse darbo pasidalijimas ir jos narių bendravimo priemonės ypač subtiliос, ir tai leidžia šioms grupėms atliki gana sudėtingas užduotis, tarkim, pastatyti sudėtingos konstrukcijos būstus. Šiosse grupėse daugiau bendradarbiaujama, nei konkuruojama.

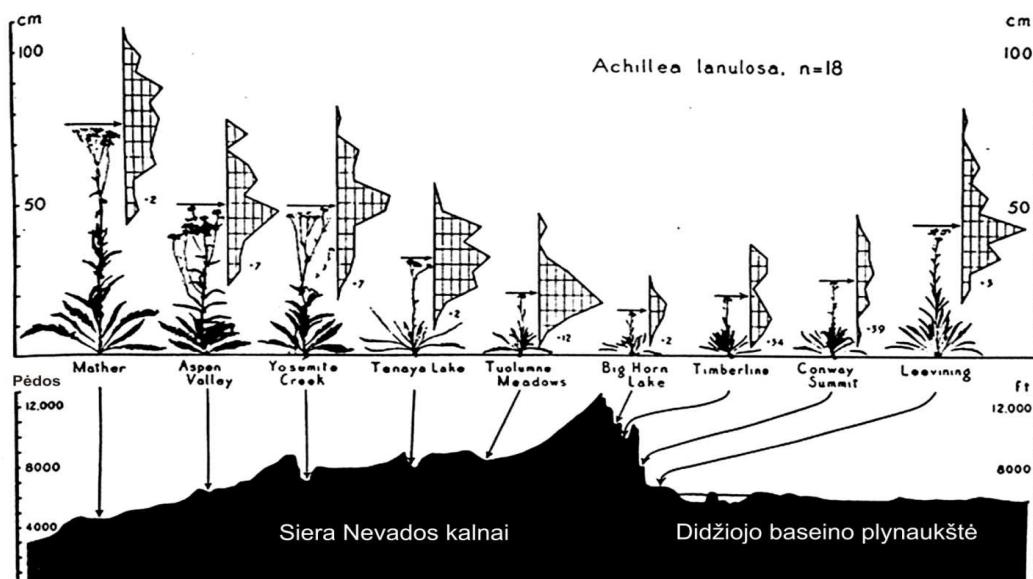
Įdomu tai, kad vabzdžių bendruomenėse, atrodo, nesama jokio valdymo centro, analogiško diktatoriu, parlamentui ar vyriausybei. Tuo jos gerokai skiriasi nuo rangus turinčių grupių. Tokiu atveju sakoma, kad valdymas yra difuzinis, arba išskydes. Tad tuo labiau nesuprantama, kaip yra suderinama veikla gausybės individų, kartu statančių ir remontuojančių gana sudėtingos konstrukcijos būstus, besirūpinančių motinėlės ir palikuonių priežiūra bei apsauga. Daug ko mes dar nežinome apie šių bendruomenių gyvenimą, ypač kaip keičiamasi informacija (3.14 pav.).



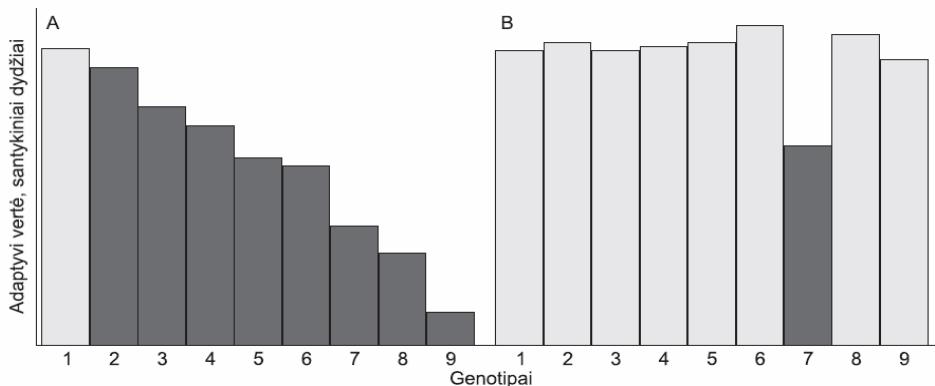
3.14 pav. Skruzdėlės viena su kita susižino naudodamos feromonus – tam tikras chemines medžiagas, sklindančias oru. Neseniai atrasta, kad kai kurios skruzdėlės bendrauja dar ir skleisdamos garsus, taip instruktuodamos viena kitą. Tačiau analiptol ne visi šių vabzdžių gyvenimo ypatumai mums yra žinomi (http://askabiologist.asu.edu/sites/de_fault/files/ants_talking2.jpg).

3.3.3. Vidurūšinė genetinė įvairovė. Komplementacija

Rūšys, kurių arealas yra didelis, paprastai nėra vienalytės genetiniu požiūriu: skirtingoose arealo dalyse sąlygos gali labai skirtis, tad skiriasi ir genotipai. Ekologai dažniausiai skiria ekologines rases, arba **ekotipus**, t. y. tai pačiai rūšiai priklausančias formas, ryškiai išsiskiriančias morfologija ar fiziologija ir prisitaikiusias prie specifinių tai vietovei klimato ar dirvos sąlygų (3.15 pav.).



3.15 pav. Kraujažolės ekotipai Kalifornijoje: apačioje – pjūvis (transekta) vakarų–rytu kryptimi per centrinės Kalifornijos kalnyną, rodyklės žymi vietas, iš kurių paimtos kraujažolių imties; ant ordinatės – aukštis virš jūros lygio, pėdos; viršuje – kraujažolių, išaugintų vienodomis sąlygomis Stanforde, eksperimentiniame sklype, išvaizda (auginant vienodomis sąlygomis, išryškėja genotipo indėlis, aplinkos poveikis ekotipams suvienodinamas); ant ordinatės – vidutinis augalo aukštis imtyje, cm (Clausen et al., 1948).



3.16 pav. Tradicinis (A) ir naujasis (B) požiūriai į genetinę įvairovę gamtinėse populiacijose. Šviesūs stulpeliai – laukiniai, pastovių populiacijoje egzistuojantys, genotipai; tamsūs – nepilnaverčiai, laikiniai egzistuojantys, genotipai (Lekevičius, 2007).

Sistematiškai jas vadina įvairiai: porūšiais, rasėmis, formomis. Būtina pabrėžti, kad tai pačiai rūšiai priklausantys ekotipai gali lengvai kryžmintis tarpusavyje, tačiau gamtoje jie nesikryžmina arba kryžminasi retai, nes yra atskirti geografinių barjerų. Genetikai tokiai atvejais sako: šių ekotipų populiacijos neapsikeičia genais. Taigi ekotipai dažniausiai atstovauja skirtingoms populiacijoms.

Dar subtilesnę diferenciaciją mes aptinkame atskirose gamtinėse populiacijose. Genotipų įvairovė populiacijoje vadinama **genetiniu polimorfizmu**, ir ji gamtoje yra plačiai paplitusi (Lewontin, 1974). Tuo įsitikinta po vizualių stebėjimų, dirbtinės atrankos eksperimentų ir tyrimų baltymų elektroforezės metodui (alofermentų ir izofermentų įvairovė). Gauti duomenys buvo gana netikėti daugeliui, nes tradiciškai buvo galvojama, kad gamtinė atranka iš populiacijos šalina visus genotipus, išskyrus tinkamiausią, laukinį (angl. *wild*).

Mokslo disciplina, tirianti vidurūšinės genetinės įvairovės palaikymo mechanizmus ir jos adaptyvųjį vaidmenį, vadinama **ekologine genetika**. Jai jau daugiau nei pusšimtis metų, jos pradininku paprastai laikomas E. B. Fordas (1964).

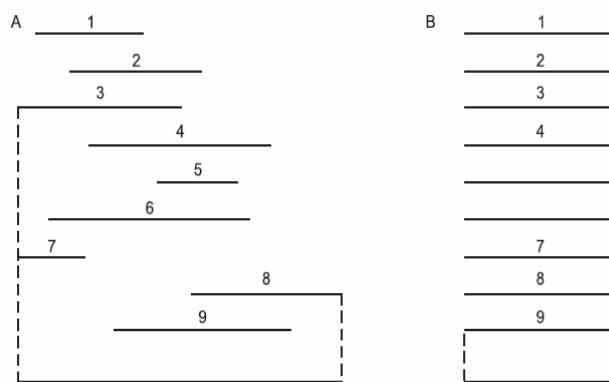
Dabartiniu metu dauguma specialistų pripažįsta, kad gamtinėse augalų ir gyvūnų populiacijose, ypač besidauginančiose lytiniu būdu, vos ne kiekvienas genotipas yra unikalus, kad šių genotipų savininkai, individai, yra specializuoti negyvosios ir gyvosios apsuptyties atžvilgiu, kitaip sakant, jų ekologinės nišos nesutampa. Tiesa, ši specializacija gana subtili, bet jos pakanka, kad skirtinti genotipai netrikdomai koegzistuotų. Manoma, kad aplinkos parametrams svyruojant apie tam tikras vidutines reikšmes, pranšumą dauginimosi atžvilgiu įgauna vis kiti genotipai, ir nė vieno jų sėkmė nėra ilgalaičė. Tai vyksta ir esant erdviniams aplinkos mozaikiškumui: vienoje vietoje sėkmingiau gyvuoja vienas genotipas, kita – kitas. Taigi manoma, kad genetinę įvairovę gamtinėse populiacijose palaiko aplinkos sąlygų įvairovė. Toks požiūris iš esmės keičia ankstesnį, kai buvo galvojama, kad gamtinėse populiacijose vyrauja vienos pats geriausias genotipas, vadinamas laukiniu, o kiti genotipai yra mutantiniai, neadaptyvūs, taigi pasmerkti išnykti (3.16 pav.). Ekologinės genetikos specialistai tvirtina, kad žymi genetinės įvairovės dalis yra adaptyvi ir anaiptol ne laikina. O tas nelaikinumas aiškintinas adaptyvių verčių suvienodėjimu aplinkai kintant erdvės ir laiko atžvilgiu. Tai greičiausiai yra pagrindinė skirtinė genotipų ilgalaikio koegzistavimo sąlyga.

Turbūt dauguma augalų ir gyvūnų populiacijų pasižymi nemaža genotipų įvairove, palaikoma aplinkos sąlygų kintamumo ir perduodama iš kartos į kartą. Ekologinės genetikos specialistai įsitikinę, kad ši įvairovė mažina vidurūšinės konkurencijos intensyvumą (komplementacijos reiškinys) ir su teikia populiacijoms daugiau plastiškumo.

Tokiu atveju, kai populiacijos narių genotipai skiriasi tarpusavyje, santykiai tarp gentainių skiriasi, palyginti su situacija, kai populiacija yra monomorfinė (vyrauja vienas – laukinis – genotipas). Ekologai santykius tarp skirtinės genotipų linkę apibrėžti kaip **vidurūšinės komplementacijos**, arba papildymo, reiškinį. Tai tokie santykiai, kai gentainių poreikiai skiriasi nežymiai, bet to pa-

kanka, kad konkurencija susilpnėtų. Ši santykį tipą galima traktuoti ir kaip primityvią kooperaciją (protokooperaciją), tačiau racionaliau būtų ji priskirti atskirai santykų rūšiai.

Polimorfizmo adaptyvusis vaidmuo grindžiamas požiūriu, kad jis didina populiacijos išgyvenimo tikimybę (3.17 pav.). Kaip žinoma, reakcijos normos sąvoka nusako ribas – kiek, aplinkai kintant, gali keistis organizmo fenotipiniai požymiai. Kadangi šis organizmo kintamumas dažniausiai yra adaptyvus, tai reakcijos normos dydis nusako ir organizmo adaptyvumą, arba plastiškumą. Kaip matome iš schemas, polimorfinės populiacijos adaptyvumas neišvengiamai turi būti didesnis už monomorfinės. Paprasčiau tariant, egzistuoja gana didelė tikimybė, jog genetiskai nevienalytėje populiacijoje, kad ir kaip pasikeistų jos aplinka, atsiras individų, kuriems naujoji aplinka bus tinkama. Jie ims daugintis ir neleis populiacijai išnykti. Monomorfinėje populiacijoje nepalanki aplinka yra nepalanki visiems (daugiau žr. Lekevičius, 2007).



3.17 pav. Polimorfinės (A) ir monomorfinės (B) populiacijų suminės reakcijos normos (apačioje). Skaičiais pažymėta po 9 genotipus iš 2 hipotetinių populiacijų (Lekevičius, 2007).

Paprasčiau tariant, egzistuoja gana didelė tikimybė, jog genetiskai nevienalytėje populiacijoje, kad ir kaip pasikeistų jos aplinka, atsiras individų, kuriems naujoji aplinka bus tinkama. Jie ims daugintis ir neleis populiacijai išnykti. Monomorfinėje populiacijoje nepalanki aplinka yra nepalanki visiems (daugiau žr. Lekevičius, 2007).

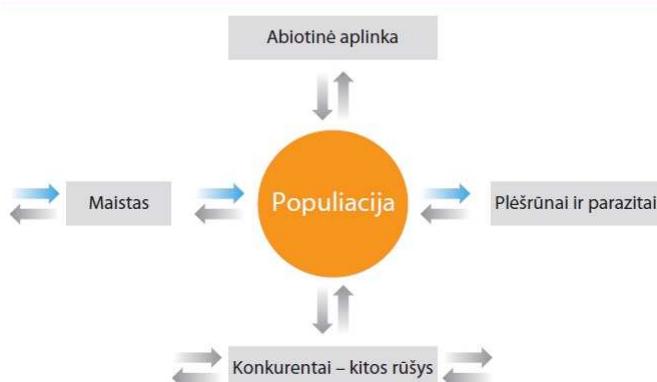
3.4. SANTYKIAI TARP RŪŠIU

3.4.1. Ekologinė niša ir ekologinė bendrija

Ekologinės nišos samprata yra viena iš centrinių ekologijoje. Kalbama apie tai, ką populiacija veikia ir kas ją veikia, kokius išteklius vartoja, su kokiomis kitomis rūšimis konkuruoja, kas ją pačią vartoja kaip išteklių. Taigi populiacijos ekologinė niša yra visuma aplinkos veiksnių, kurie betarpiskai sąveikauja su populiacija ir veikia gimstamumą, mirtingumą bei kitus rodiklius (3.18 pav.). Kaip žinia, populiacijos aplinka yra ir gyvoji, arba biotinė, ir negyvoji, arba abiotinė, tad ekologinė niša susideda iš **biotinės** ir **abiotinės nišų** (kartais jos dar vadinamos biotine ir abiotine nišos dalimis). Biotinė niša susideda iš šių dalių:

- vartojamo maisto;
- konkurentų;
- mutualistų, t. y. rūsių, kurios susietos su esama rūšimi kooperaciniais ryšiais;
- plėšrūnų ir parazitų, ekspluatuojančių esamą populiaciją.

3.18 pav. tinkta ir augalų nišoms aprašyti, nors jų maistas yra ne gyvi kieno nors audiniai ar ląstelės, ir netgi ne dirvoje esančios organinės medžiagos, o šviesa ir neorganiniai junginiai: CO_2 , H_2O , NH_4^+ , NO_3^- ir dar keliolika kitų.



3.18 pav. Ekologinės nišos modelis, tinkantis bet kokios rūšies populiacijai. Nukreiptos į populiaciją rodyklės simbolizuoją aplinkos poveikį jai, o nukreiptos nuo jos – populiacijos poveikį atitinkamies aplinkos elementams. Iš kairės į dešinę nukreiptos rodyklės ypatingos dar ir tuo, kad žymi medžiagų ir energijos pernešimo kryptį.

Betarpškai saveikaujančių su populiacija aplinkos veiksnių visuma vadinama jos ekologine niša. Ją sudaro negyvoji, arba abiotinė, niša, ir gyvoji, arba biotinė, niša. Galima sakyti ir taip: populacijos ekologinė niša – tai jos poreikiai ir aplinkos poveikiai jai.

Galima kalbėti ir apie atskiro **individuo nišą**. Jis irgi maitinasi, su kažkuo konkuruoja dėl išteklių, yra eksploatuojamas ir vienaip ar kitaip reaguoja į negyvosios aplinkos veiksnius. Individuo niša visada yra sudėtingesnė už populiacijos kaip nedalomo vieneto nišą, nes apima dar ir savykius tarp gentainių: konkurenciją, komplementaciją ir (ar) bendradarbiavimą. Tad individuo niša yra sudaryta ne iš 4, kaip parodyta 3.18 pav., o iš 5 dalių.

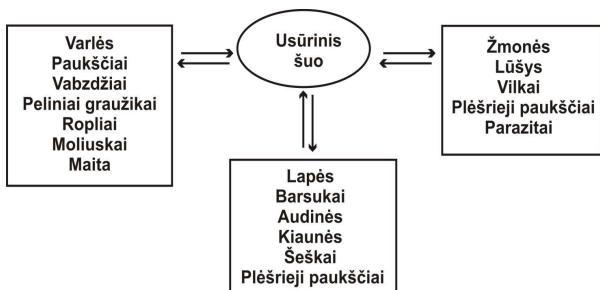
3.18 pav. nurodyti plėšrūnai ir parazitai gali būti eksploatuojami savų plėšrūnų ir parazitų, o tarp konkuruojančių rūsių tikriausiai yra tokiai, kurios konkuruoja ne tik su paveikslėliu centre figūruojančia populiacija. „Maistas“, jeigu jis gyvas, pats kažkuo minta, ir tikriausiai yra įtrauktas į tarprūsinę konkurenciją. Žodžiu, visi vienoje vietovėje gyvenantys organizmai yra susieti daugybe mitybinių ryšių ir panašiu atsparumu klimatiniams veiksniams. Šią koegzistuojančių organizmų visumą ekologai vadina **ekologine bendrija**, arba biocenoze. Šia savyka norima pasakyti, kad koegzistuojantys organizmai nėra atsitiktinė rūsių samplaika, ją sudarančias rūsis ir gildijas į vieną visumą yra sujungę įvairūs tarpusavio priklausomybės ryšiai. Aišku, dėl konkurencinio ir eksploatacinio pobūdžio ryšių bendrija negali būti laikoma ir superorganizmu. Jos dalys (rūsys ir gildijos) nėra taip stipriai susietos tarpusavyje kaip organizmo dalys.

Ekologinė bendrija – visuma organizmų, gyvenančių tam tikroje vietovėje ir saveikaujančių tarpusavyje.

3.18 pav. galima vadinti **koncepcionaliuoju** nišos **modeliu**: čia parodytas apibendrintas, idealizuotas vaizdas, tinkantis ne vienai kuriai nors, o bet kuriai rūšiai. Kitaip tariant, aprašant bet kokios populiacijos nišą, visada turi būti vietas nurodytoms 4 aplinkos dalims. Gero modelio pranašumas, palyginti su žodiniu aprašymu, – jo griežumas, vienareikšmiškumas, tai mokslininkų labai vertinama. Be to, geru laikomas modelis, kuriame esama kuo mažiau detalių, kuris išryškina tik esminius reiškinio ar proceso bruožus. Toks yra ir šis modelis. Paprastumo sumetimais Jame neparodyta dar viena galima nišos dalis – mutualistai, t. y. rūsis ar rūsys, su kuriomis mūsų populiacija galbūt bendradarbiauja.

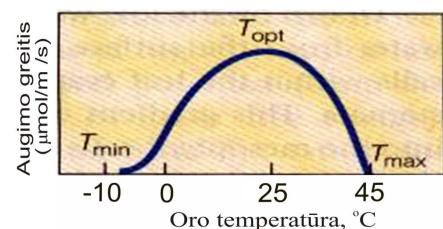
Šalia pateikiamas usūrinio šuns biotinės nišos modelio pavyzdys (3.19 pav.). Čia vaizduojamos 3 šios nišos dalys: mitybinė niša, konkurentai ir usūrinio šuns vartotojai. Žmonės usūrinius šunis šaudo, nors ir nevaroja maistui, ko nepasakysi apie usūrinis šunis parazituojančius organizmus ir stambius plėšrūnus, medžiojančius juos. Be to, šis modelis pernelyg supaprastintas jau vien todėl, kad ir lūšys, ir vilkai, progai pasitaikius, ne tik galabija usūrinius šunis, bet vartoja dar ir tinkantį pastariesiems maistą, taigi yra ir jų konkurentai (kaip ir plėšrieji paukščiai).

Rūšies (populiacijos) biotinė niša – tai jos vartojamas maistas, jos konkurentai ir ją eksploatuojantys organizmai.



3.19 pav. Usūrinio šuns biotinė niša: kairėje – pagrindiniai maisto šaltiniai, arba mitybinė niša; centre apačioje – konkurentai, naudojantys tuos pačius maisto ar kitus išteklius (pavyzdžiu, urvus); dešinėje – eksploatatoriai, vartojantys usūrinius šunis kaip grobį ar šeimininką.

3.20 pav. Vakarų Europos šviesamėgių augalų temperatūros niša. Šviesamėgių Lietuvos augalų temperatūros optimumai yra šiek tiek žemesni ($20\text{--}25^{\circ}\text{C}$). Paňios kreivės paprastai naudojamos ne tik temperatūros, bet ir drėgmės ar kitoms abiotinės nišos dalims nusakyti.



I abiotinę nišą patenka aplinkos temperatūra, drėgmė, vėjas, slėgis, rūgštingumas, anglies dioksidas, deguonis bei kiti klimatiniai ir cheminiai veiksnių. Nėra klaida sakyti: temperatūros niša, t. y. šilumos poreikis ir temperatūros poveikis, drėgmės niša, t. y. drėgmės poreikis ir jos poveikis, ir panašiai. Aprašyti bet kokių organizmų abiotinę nišą yra nelengva. Pavyzdžiu, tik bandymu galima nustatyti, kokia oro temperatūra usūriniam šuniui yra optimali (komfortiška) ir kokia temperatūra yra kritinė, mirtinė. Tai sunku padaryti jau vien todėl, kad mūsų žinduolių paprastai iš sezono į sezoną keičia kailį. Pavyzdžiu, žiemai atėjus kailis tankėja, optimali tampa kur kas žemesnė temperatūra nei vasarą. Panašus dėsnis yra būdingas ir paukščiams.

Kol kas mes aptarėme tik konceptualiuosius modelius, įgavusius schemos ar grafiko pavidalą. Tačiau ekologai paprastai siekia gauti kuo tikslesnį ir išsamesnį tiriamų reiškinijų aprašymą. Jie nori kiek įmanoma priartėti prie idealo – **matematiniu**, arba kompiuterinio, **modelio**. Tarkim, norint iš konceptualiojo modelio (pavyzdžiu, tokio kaip 3.18 ir 3.19 pav.) padaryti matematinį, reikėtų turėti tikslesnę, skaičiais įvertintą informaciją apie nišos sudedamąsias dalis. Reikėtų žinoti, kiek ir kada reikia to ar kito maisto, kokio intensyvumo yra konkurentų spaudimas tuo ar kitu laiku, kokią populiacijos dalį išnaikina plėšrūnai, kokią – parazitai, kokia temperatūra ar drėgmė yra optimali ir panašiai. Tokie detalūs ir matematiškai tikslūs nišos aprašymai nelengvai rengiami, tačiau jų vertė neabejotina (3.20 pav.).

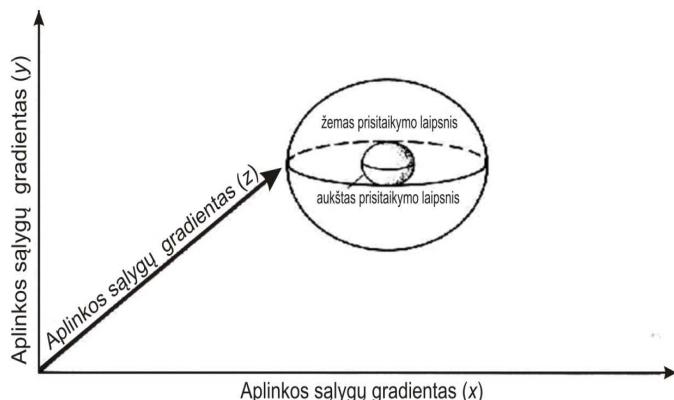
Aprašyti rūšies abiotinę nišą – reiškia nurodyti, kokios klimatinės (fizikinės) ir cheminės aplinkos sąlygos rūšiai yra palankiausios ir kokios yra kritinės, sukeliančios žuvimą.

Siekdamas sugriežtinti ekologinės nišos sampratą, G. E. Hutchinsonas 1957 metais įvedė **daugidimensės nišos** sąvoką. Šiuo atveju populiacijos poreikiai ir poveikiai yra demonstruojami ne vieno kurio nors aplinkos veiksnio (3.20 pav.), o dviem, kelių ar daugiau veiksniių atžvilgiu (3.21 pav.). Vizualiai tokius modelius suvokti gal kiek sunkiau, tačiau matematika daugidimensiais modeliais leidžia operuoti palyginti lengvai.

Beveik visos schemas, diagramos ar grafikai, pateikiami šiame vadovelyje, gali būti pavadinti konceptualaisiais modeliais. Pavyzdžiu, ekologinę nišą (3.18 ir 3.19 pav.) aprašėme bendrais bruožais, nedetalizuodami. Tokie konceptualieji modeliai vertinami dėl didelės jų talpos, aišku, jeigu jie gerai atspindi objekto ar reiškinio esmę. Norėdami gauti detalų, arba kiekybinį, vaizdą, ekologai dažniausiai priversti aukoti talpą ir susikoncentruoti ties vienu objekto ar reiškinio aspektu. Geriausia išeitis turbūt yra turėti ir konceptualiųjų, ir matematinijų to paties objekto ar reiškinio modelių.

Kai kurių kultūrinių augalų nišos yra gerai ištirtos, taigi mes žinome jų poreikius neorganinėms maisto medžiagoms, dirvai ir klimatui. Tokios išsamios žinios žemdirbiams leido sukurti matematinius šių augalų nišų modelius. Jie reikalingi, kad kompiuteriais galima būtų valdyti augalų priežiūrą. Kompiuteris, tarkim, gauna informaciją apie oro pokyčius. Remdamasis šia informacija ir turimu modeliu, jis savo ruožu teikia komandas, ką daryti vien ar kitu atveju, ir šios komandas automatizuotai vykdomos. Taip surtaupoma daug darbo jėgos, auginančių kultūrų priežiūra tampa beveik ideali, o derlius geras.

Be abejo, žmogaus kaip rūšies niša taip pat gana gerai žinoma: mes beveik matematiškai tiksliai galime pasakyti, kiek ir kokio maisto ar vitaminų reikia vartoti kiek-vienam iš mūsų, kokie parazitai mus eksplatuoją ir kiek jie mums pavojingi, kokia oro temperatūra ir drėgmė mums palanki ir panašiai. Netgi mūsų konkurentai (besikėsinantys į mūsų maistą šernai, kiškiai, žiurkės, vilkai, vabzdžiai – kenkėjai, kultūrinių augalų ir naminių gyvulių parazitai) yra nebilogai žinomi ir sulaukia ypatingo dėmesio.



3.21 pav. Schema, iliustruojanti sampratą apie daugidimensę populiacijos nišą (<http://www.geo babble.org/~hnw/esri99/P30804.GIF>).

Dar viena svarbi sąvoka – **nišos plotis**, dar vadinamas ekologiniu valentingumu. Dažnai rūšys skirtomos į euribiontines ir stenobiontines, t. y. turinčias plačią ir siaurą nišas. Pavyzdžiui, skiriami euri-terminiai ir stenoterminiai individai (turintys plačią ir siaurą temperatūros nišą), eurifagai ir stenofagai (mintantys įvairiu ir neįvairiu maistu).

Štai jau kuris laikas populiarūs ir **laisvosios nišos** sąvoka. Ja nusakoma situacija, kai išteklius neturi vartotojo. Laisvąja niša gali būti pavadinta organinė atlieka, kuriai skaityti organizmai dar neturi fermento, Saulės šviesos pluoštas, krintantis ant plikos žemės, ir netgi gyvieji organizmai, jei jų niekas nevartoja (pastaroji situacija ypač domina evoliucionistus). Dabartinė žmonių populiacija yra virtusi apylaisve niša, nes dauguma jos vartotojų (parazitų ir plėšrūnų) yra išnaikinti. Laikoma, kad laisvosios nišos tokios ilgai būti negali, jos užimamos dėl imigracijos ar evoliucijos (žr. Lekevičius, 2009).

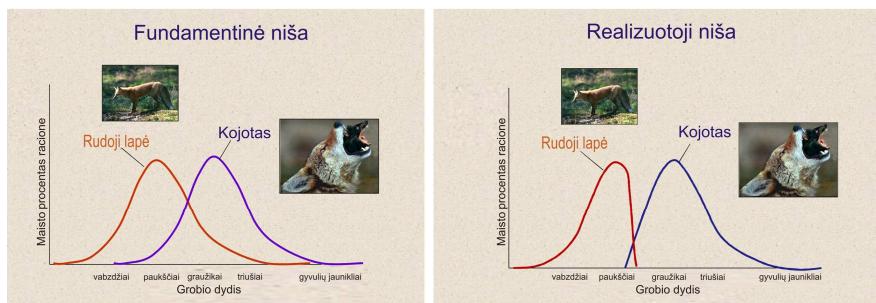
3.4.2. Tarprūšinė konkurencija (- -)

Kaip jau minėta, vidurūšinei konkurencijai vykti būtinės dvi sąlygos: 1) organizmų poreikiai ištekliams turi bent iš dalies sutapti; 2) tų išteklių turi trūkti. Tokių pat sąlygų reikia ir **tarprūšinei konkurencijai**. Konkuruoja tik rūšys, mintančios panašiu maistu ar naudojančios kitus bendrojo vartojimo išteklius: vandenį, slėptuvės, lizdavietes ir pan. Tokios rūšių, dažnai giminingų (nors nebūtinai), grupės, turinčios panašių poreikį, vadinamos **gildijomis**. Galima kalbėti apie miško medžių, miško augalėdžių, stambių miško plėšrūnų ir pan. gildijas. Ežere galima skirti priekrantės augalų, dugno augalų, fotosintezę vykdančių smulkių organizmų (fitoplanktono) gildijas, taip pat smulkių vėžiagyvių (zooplanktono), jais mintančių žuvų, augalėdžių žuvų, stambių plėšriųjų žuvų ir žuvimis mintančių paukščių gildijas.

Kaip jau buvo rašyta, esant vidurūšinei konkurencijai, kiekvienas papildomas individas nėra pageidautinas, nes sumažina kitų populiacijos narių galimybes išgyventi ir daugintis. Panašiai ir su tarprūšine konkurencija: papildoma rūšis dažniausiai sumažina kitų, su ja konkurojančių, rūšių populiacijas ir jų arealus. Ir atvirkščiai, vienai iš konkurojančių rūsių pasitraukus ar išnykus, kitos tik laimi. Todėl tarprūšinei konkurencijai nusakyti ir vartojami du minusai, kurių kiekvienas simbolizuoja neigiamą poveikį vienam iš partnerių.

Pavyzdžiui, išiveisus koksioje nors vietovėje vilkams, paprastai sumažėja vietinės lapių, usūriinių šunų, kojotų ar lūšių populiacijos. Vilkams pasitraukus arba juos išnaikinus, šios populiacijos vėl atsigauja. Mat visų šių rūsių maisto poreikiai panašūs ir maisto dažnai pritrūksta gausioms populiacijoms palainyti. Be to, vilkai yra stiprūs ir agresyvūs konkurentai, galintys dalį savo varžovų tiesiog išpjauti.

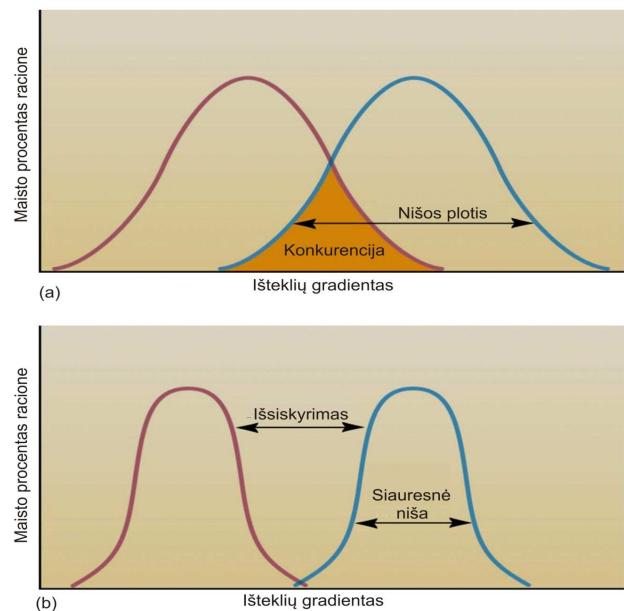
3.22 ir 3.23 pav. parodyta, kas atsitinka, kai koksioje nors vietovėje gyvenusios rudosios lapės susiduria su atvykėliais – kojotais. Abi rūšys minta panašiu ir gana įvairiu maistu, tačiau jei jos gyvena kartu, priverčiamos susiaurinti savo mitybinės nišas. Toks kreivių išsiskyrimas vadinamas **išteklių pasidalijimu** ir yra plačiai paplitęs reiškinys. Remdamiesi šiais ir gausiais analogiškais faktais, ekologai skiria **fundamentinę ir realizuotą nišas**. Fundamentinė niša yra platesnė, nes užimama nesant konkurentų, o realizuotoji – dėl konkurentų įtakos susiaurėjusi niša. Panašiai yra ir su populiacijų dydžiu bei rūšies arealu: abu jie auga konkurentams išnykus.



3.22 pav. Dvių konkurojančių rūsių – rudosų lapės ir kojotų – mitybinės nišos: fundamentinė ir realizuotoji; kreivių išsiskyrimas rodo išteklių pasidalijimą (žr. taip pat 3.23 pav.; www.susan-schwinning.net/Ecology.../14_Niche.ppt).

Visos jos minta panašiu maistu: įvairiais vabzdžiais ir smulkiomis augalų sėklomis. Taigi jų mitybos poreikiai yra panašūs, jos galėtų konkuruoti tarpusavyje dėl maisto, o gal ir dėl lizdaviečių ar slėptuvii. Tačiau jei tokios konkurencijos ir esama, ji vargu ar intensyvesnė už tą, kuri vyksta kiekvienos rūšies viduje. Tam yra kelios priežastys. Pirmiausia, taip tik atrodo, kad jų maisto poreikiai yra identiški: vienos žilių rūšys pirmenybę teikia vieniems vabzdžiams bei sėkloms, kitos – kitiems, vienos mėgsta lankytis ir maitintis vienose vietose, kitos – kitose. Tokiu atveju sakoma: čia esama mitybinės specializacijos, iš esmės tai yra išteklių pasidalijimas. Be to, jų maisto – sėklų ir vabzdžių – bent jau vasarą ir rudenį būna apstu. Panašūs santykiai (silpna konkurencija) yra nusistovėję ir tarp kitų tai pačiai genčiai priklausančių ir vienoje teritorijoje gyvenančių rūsių: genių, startų, strazdų ir kitų (3.24 ir 3.25 pav.). Tokius santykius tarp rūsių daugelis ekologų vadina **tarprūšine komplementaciją**.

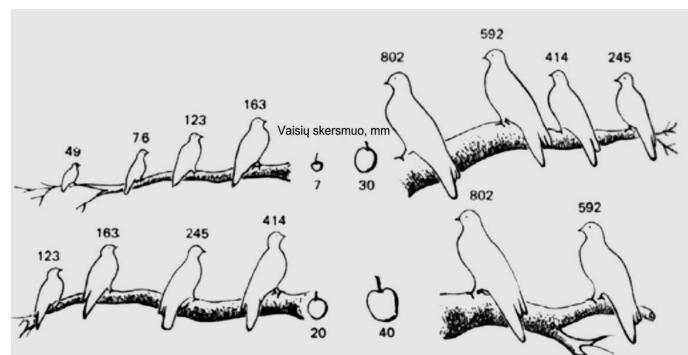
Tarprūšinė konkurencija – reiškinys, paprastai vykstantis tik tarp rūsių, priklausančių vienai gildijai arba labai artimoms gildijoms. Gildija ekologai vadina grupę rūsių, mintančią panašiu maistu. Nusistovėjusioje gildijoje santykiai paprastai turi komplementarumo, arba papildymo, atspalvi, taigi konkurencija tarp gildijos rūsių nėra labai intensyvi. Konkuruoja, bet išstumti viena kitos negali.



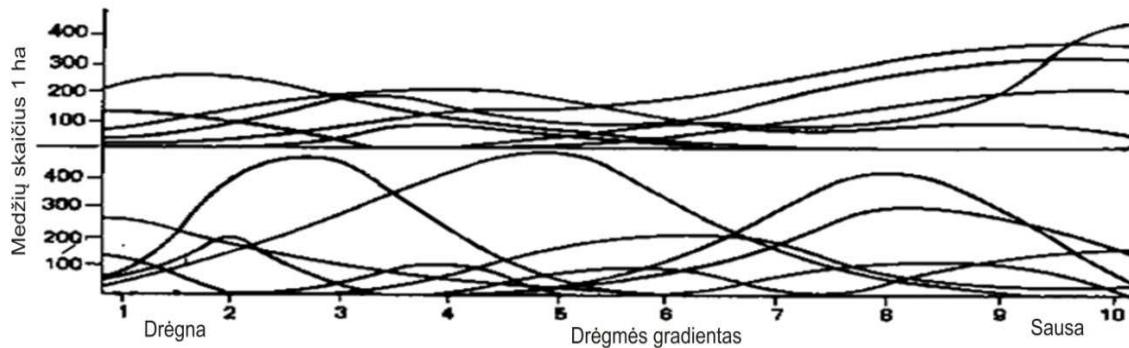
3.23 pav. Situacijos, pavaizduotos 3.22 pav., teorinė interpretacija. Konkurencija yra tik abiejų kreivių sanklotos zonoje (a) (http://zoology.muohio.edu/oris/cunn06/graphics/cunningham_06es_s/ch04/others/fig4_07.jpg).



3.24 pav. Kartu gyvenančios Šiaurės Amerikos devynbalsių ir pečialindų rūšys mina labai panašiu maistu ir dažnai netgi tuo pačiu metu, bet kiekviena turi savo mitybos vietą medžio lajoje. Todėl jos beveik nekontaktuojasi ir daugmaž taikiai pasidilia išteklius, o tai silpnina tarprūšinę konkurenciją (http://t1.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcRJ0ckxoijy8xzo22ctCHlyRphYa31AO Kw_JujMBYTvCJ6TSq9Z).



3.25 pav. Naujosios Gvinėjos atogrąžų miške kartu gyvena 8 rūšys balandžių, kurie skiriasi išvaizda ir dydžiu (skaičiai virš galvų – vidutinė balandžio masė gramai). Visi balandžiai minta medžių vaisiais, bet konkurencija tarp jų nėra stipri. Pavyzdžiu, dvi smulkiausios rūšys, kurių vidutinė kūno masė viso labo 49 ir 76 g, minta tik 7 mm skersmens vaisiais. Stambesni balandžiai minta stambesniais vaisiais, pavyzdžiu, 414 g sveriantys balandžiai lesa 30–40 mm skersmens vaisius. Tokia mitybinė specializacija gerokai silpnina konkurenciją šioje gildijoje (Whittaker, 1975).



3.26 pav. Oregono (viršuje) ir Arizonos (apačioje) valstijų kalnuose augančių miško medžių drėgmės nišos. Registruota 10–11 rūšių iš kiekvienos vietovės padėtis natūralaus drėgmės gradienčio atžvilgiu; kiekviena medžių rūšis turi vieną optimalios drėgmės teritoriją (kreivės viršūnė) (Whittaker, 1975).

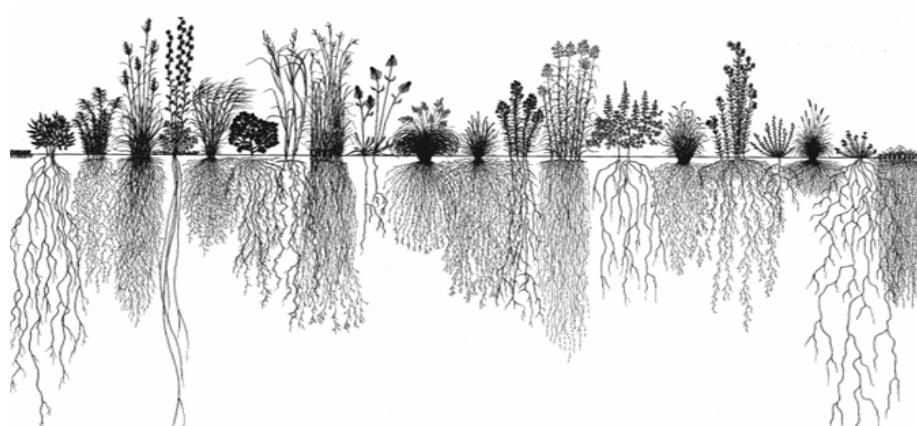
To paties miško medžiai išvengia intensyvios konkurencijos todėl, kad vieni gali augti tik palyginti derlingoje dirvoje, kiti pasitenkina ir skurdesne, vienos rūšys mėgsta drėgnas buveines, kitos jų nepakenčia (3.26 pav.) ir panašiai.

Dar silpniau konkuruoja rūšys, priklausantys skirtingoms, nors ir artimoms, gildijoms. Pavyzdžiu, miško medžiai ir krūmai, atrodytų, turi konkuruoti su to paties miško žoliniais augalais, nes visiems jiems juk reikia šviesos ir tą pačią neorganinių maisto medžiagą. Tačiau kai kurie žoliniai augalai – žibuoja, dažnai vadinamos žibutėmis, rūteniai, geltonžiedės ir baltažiedės plukės (3.27 pav.) – praeista ir spėja sukaupti medžiagą atsargų iki sulapojant medžiams ir krūmams. Dar kitos žolinės rūšys, vadinamos ūksminėmis, kur kas geriau jaučiasi ir auga medžių ir krūmų pavėsyje nei atviroje vietoje. Ūksminių augalų gausu mūsų miškuose. Tokia specializacija gerokai susilpnina konkurenciją. Galų gale, vandenį ir neorganines maisto medžiagas kartu augantys augalai dažnai siurbia iš skirtinės dirvos horizontų (3.28 pav.), ir tai leidžia rūsiams sugyventi.

Yra ir kita tokio ištaklių pasidalijimo (kreivių išsiskyrimo) tarp gausaus būrio koegzistuojančių rūsių ypatybė. Laikoma, kad taip panaudojama daugiau ištaklių nei tuo teoriškai galimu atveju, kai visą teritoriją apgyvendina viena kuri rūšis iš šio gausaus būrio. Dėl šios priežasties gildija gali sukaupti didesnę biomasę nei pavienė jos rūšis. Iš faktą atkreipė dėmesį dar Darvinas.



3.27 pav. Baltažiedės plukės išvengia konkurencijos su kitais augalais pradėdamos augti ir praeystas anksti pavasarį (http://galerija.voratinklis.lt/albums/Pavasaris/plukes_IMG_P8111.jpg).



3.28 pav. Augalai siurbia vandenį ir neorganines maisto medžiagas iš skirtinės dirvos. Tokia specializacija, arba ištaklių pasidalijimas, mažina konkurenciją, santykius tarp rūsių padarydama komplementarius (http://www.nrcs.usda.gov/technical/plants/npg/images/NPGp5_roots.gif).

Vis dėlto ištekliais dalijamasi ne visada taikiai. Gerai žinoma, kas vyksta, kai, pavyzdžiu, dirbamiosios žemės plotas nustojamas eksplotuoti. Čia per pirmuosius kelerius metus paprastai išskuria nemazai vienmečių šviesamęgių augalų, prasideda antrinė sukcesija. Stebėjimai rodo, kad augalų išskūrimą (prigijimą) vegetacijos pradžioje daugiausia lemia oro temperatūra bei kritulių kiekis: vienos rūšys labiau mėgsta šilumą (šilumamęgės) ar drėgmę nei kitos. Todėl tarprūšinę konkurenciją laimi vienais metais vienos, kitais metais – kitos rūšys. Pralaimėjusių šią kovą rūšių sėklas arba neišdygsta visai, arba jų daigus nustelbia kiti geriau prisitaikę prie to pavasario sąlygų augalai. Taigi šiuo atveju konkurencija tarp rūsių yra arši, išteklių pasidalijimas vyksta turint nuostolių, ir arbitro vaidmenį atlieka klimato sąlygos. Dar po kiek metų dalį vienmečių šviesamęgių augalų iš šio lauko išstumia daugiaumečiai žoliniai augalai ir šviesamęgiai krūmai bei medžiai, kol galų gale dar po keliasdešimties metų pradeda vyrauti ilgai savo dienos laukę ūksminiai krūmai ir tokie pat medžiai. Šios brandžiam miškui būdingos rūšys pasidalija išteklius taikiai, o jų santykiai su ankstesnių stadijų augalais – ne tokie taikūs.

Kuri konkurencija yra intensyvesnė – vidurūšinė ar tarprūšinė? Šis klausimas aktualus taip pat nuo Darvino laikų. Jo atsakymas buvo toks: vidurūšinė. Šiuolaikinė ekologija pateikia iš esmės tokį pat atsakymą, nors Jame yra išlygų. Pavyzdžiu, šitoks atsakymas korektiškas tik lyginant koegzistuojančias vienoje vietovėje rūšis, kurių kiekvienos kooperacijos laipsnis yra menkas ar ji joms nėra būdinga iš viso. Augalai geriau pakenčia svetimos rūšies individus nei savus, bet to negalima pasakyti apie daugelių gyvūnų.

Vidurūšinė konkurencija dažniausiai yra intensyvesnė už tarprūšinę. Ši išvada leido paaiškinti, kodėl vienoje nedidelėje atogrąžų miško teritorijoje gali sugyventi šimtai tos pačios gildijos rūsių, bet ne šimtai gentainių.

Tai labai svarbi išvada, ji paaiškina, tarkim, kodėl viename atogrąžų miško hektare galima aptikti vos 1–2 tos pačios rūšies medžius, nors medžių rūsių skaičius šiame plote gali būti 100 ir daugiau. Šiuo atveju biotinis atostumas sukuria rūšies viduje išties galingą išcentrinę jėgą. Šiame kontekste darosi aiškesnis ir tas faktas, kad daugelis augalų naudojasi labai efektyviomis sėklų platinimo priemonėmis, leidžiančiomis jas kuo plačiau skleisti erdvėje.

Galimas ir kitoks šio faktu aiškinimas: tos pačios rūšies augalų susibūrimus sunaikina siaurai specializuoti kenkėjai ir patogenai, mat nuo tėvinio augalo jie labai lengvai persimeta ant čia pat išdygusių palikuonių.

3.4.3. Konkurentų išstūmimo principas

Mes tik ką aptarėme klausimą, kas leidžia tos pačios gildijos rūšims palyginti taikiai sugyventi, netrikdomai koegzistuoti nepaisant konkurencijos. Priėjome tokį atsakymą: gildijos narių mitybinės nišos paprastai sutampa tik iš dalies, jos ne tiek konkuruoja, kiek tarp jų vyksta komplementacija. Ši išvada, pasirodo, tinka tik nuo seno vienoje vietovėje gyvenančioms rūšims. Jei ją pakliūva svetimžemė rūšis, jos ekologinė niša gali ir sutapti su kokios nors vietinės rūšies niša, tada taikaus išteklių pasidalijimo tikėtis sunku.

Konkurentų išstūmimo principas teigia, jog toje pačioje geografinėje vietovėje negali ilgai sugyventi rūšys, kurių nišos yra vienodos – viena kuri turėtų išstumti kitą. Kita jo formuliuotė yra tokia: jei rūšys nuo neatmenamų laikų gyvena kartu ir sugyvena, neišstumdamos viena kitos, galime būti tikri, kad jų nišos nesutampa.

Tai pačiai gildijai priskirtinos rūšys gali taikiai sugyventi tik tokiu atveju, jei jų poreikiai (nišos) nevisiškai sutampa. Nėra ilgai gyvenančių toje pačioje geografinėje vietovėje ir dažnai kontaktuojančių tarpusavyje dviejų rūsių, kurių nišos būtų visiškai vienodos.

1934 metais rusų ekologas G. F. Gause aprašė tokį savo bandymą su dviem artimomis klumpelių (*Paramecium*) rūsimis. Jos abi vartoja panašų maistą, taigi jo trūkstant gali konkuruoti. Taip ir atsitiko:

auginamos viename indelyje, jos kurį laiką, esant nedideliam tankiui, dar pakėsdavo viena kitą, tačiau vėliau viena iš jų (*P. aurelia*) visada išstumdavo kitą (3.29 pav.).

Rūšių skaičius ežero fitoplanktono gali siekti 30–50. Ilgą laiką nebuvo aišku, kas šią įvairovę palaiko. Mat buvo galvojama, kad šių rūsių nišos turėtų būti beveik identiškos. Šis prieštaravimas tarp teorijos (konkurentų išstūmimo principo) ir realybės buvo pavadinamas **planktono paradoksu**. Vėliau išaiškėjo, kad rūsių nišos (šviesos ir neorganinių maisto medžiagų poreikiai, temperatūros poveikis) vis dėlto skiriasi, ir kai kuriais atvejais žymiai. Šie skirtumai ir garantuoja konkuruojančių rūsių koegzistavimą. Kai U. Sommeris 1984 metais, panaudodamas chemostatą, dirbtinai sumažino aplinkos sąlygų kintamumą, būdingą gamtinėms sąlygom, iš maždaug 30 Konstancos ežero fitoplanktono rūsių po kurio laiko liko vos kelios, kitos buvo išstumtos konkurentų. Liko tos, kurioms tos sąlygos chemostate buvo tinkamos. Taip gana įtikinamai buvo parodyta, kad rūsių įvairovę gamtoje gali palaikyti aplinkos sąlygų kaita. Taigi buvo įsitikinta, jog jokio paradokso čia nėra.

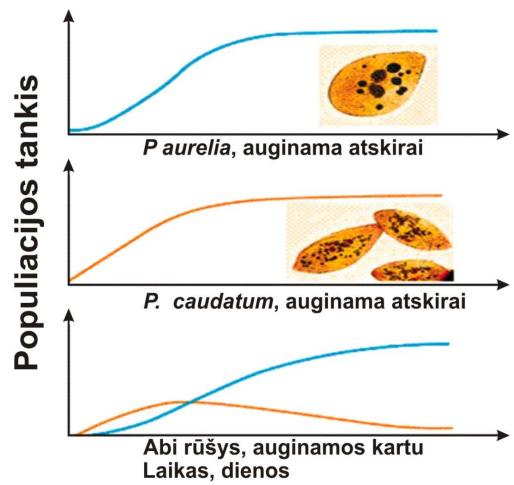
Tarp kartu ilgą laiką tam tikroje vietovėje gyvenančių rūsių nėra geriau ir blogiau prisitaikiusių, geresnių ir blogesnių „kovotojų už būvį“. Todėl nėra ir tendencijos būti išstumtomos konkurentų. Kiekviena rūsis naudojasi pirmenybe prieš kitas, bet tik savo nišejo.

Ar konkurentai išstumiami gamtoje dažnai? 3.4.2 skyrelyje buvo rašyta, kad vykstant sukcesijai augalai išstūminėja vieni kitus, kol nusistovi brandus miškas. Kaip tai vyksta, detaliau bus aptarta 5 skyriuje, tačiau jau dabar reikėtų pabrėžti, kad visi augalai, kurie įsikūrė tam tikrame plačiame geografiniame regione, negali sugyventi vienoje nedidelėje teritorijoje, kur sąlygos daugmaž vienodos iš metų į metus ir erdvės požiūriu. Vienos rūsys įsikuria pirmiau ir auga greičiau už kitas, tačiau anksčiau ar vėliau kitos, ūksminės, rūsys išstumia savo šviesamėgius konkurentus iš jų nišų, nes kiek daugiau skiriasi tik jų šviesos nišos, o kitos nišos dalys beveik sutampa ir neleidžia koegzistuoti visoms atvykėlėms. Tačiau nišos rūsių, sudarančių brandaus miško bendriją, skiriasi daug labiau.

Kiti konkurentai išstūmimo atvejai nėra dažni ir jie dažniausiai yra išprovokuojami žmonių. Vienas iš tokių atvejų susijęs ir su Lietuva. Kažkada į Europą buvo atvežta kanadinė audinė (3.30 pav.). Netrukus pradėjo mažėti vietinės, europinės, audinės populiacija, kol ji visai išnyko. Ekologai linkę manyti, kad šiuo atveju veikė konkurentų išstūmimo principas. Dar pora analogiškų atvejų: kažkieno atgabentas į Šiaurės Ameriką mūsų varnėnas baigia nukonkuruoti kelias vietines rūsies, perinčias uoksuose; Galapagų ir Havajų salynuose žmogaus atvežtos sulaukėjusios ožkos ir kiaulės baigia išstumti ar gal ir išstūmė kai kuriuos augalėdžius, nes pasisavino jų mitybos ištaklius.



3.30 pav. Kanadinė (kairėje) ir europinė audinės. Atvykėlė iš Kanados yra stambesnė ir agresyvesnė už europinę audinę, nors jų mitybinės nišos beveik nesiskiria (<http://www.zuvintas.lt/UserFiles/Image/Kanadine%20audine.jpg>; http://www.raudonojiknyga.lt/we_b_images/europine_audine.jpg).



3.29 pav. Auginant kartu, viena iš konkuruojančių klumpelių rūsių išstumia kitą (<http://www.sdsu.edu/classes/bio100/Lectures/Lect21/Image294.gif>).

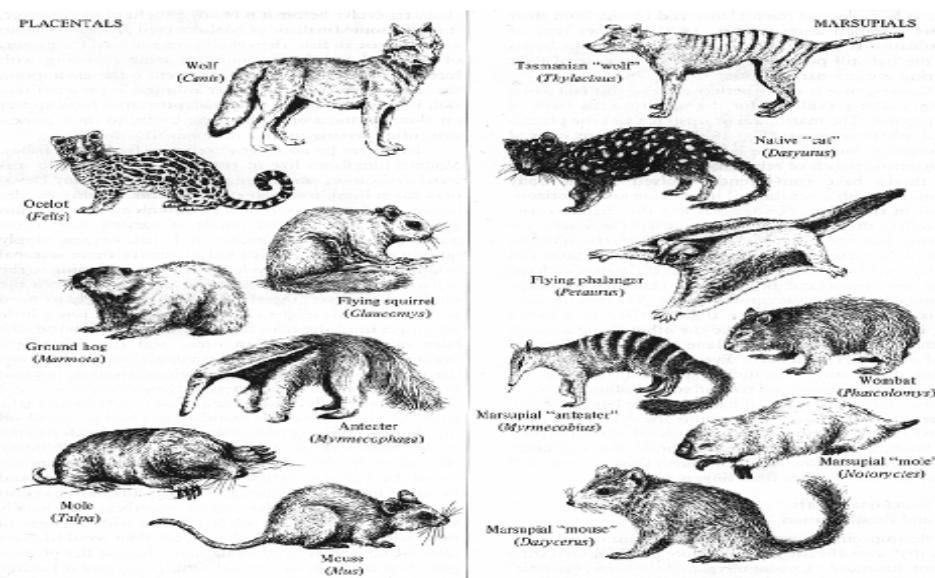
Literatūroje galima aptikti dar bent keliausdešimt panašių atvejų, tačiau tai beveik ir viskas. Netgi tais atvejais, kai svetimžemė rūšis tampa **invazinė**, t. y. sėkmingai išplinta naujoje teritorijoje, anaipolt ne visada ji ką nors išstumia. Su tuo susijęs tyčinės ar netyčinės rūsių **introdukcijos** (įvežimo) klausimas, dabar plačiai aptariamas ekologų ir gamtosaugininkų. Vyrauja nuomonė, kad introdukcija nėra pageidautina, jis tinkama nebent tais atvejais, kai svetimžemė rūšis įkurdinama laisvoje ar apylaisvėje nišeje. Pavyzdžiu, kai kuriose okeaninėse salose visai nėra gélavandeniu žuvų, nors maisto joms yra užtekinai. Atlirkus tyčinę žuvų introdukciją, jokių neigiamų pasekmių nesulaukta.

Deja, ekologijos mokslas kol kas nepajėgus patikimai prognozuoti daugelio panašių eksperimentų padarinių. Todėl mums dažnai nėra aiškūs ir pavojai, kylantys dėl to, jog žmonės tyčia ar netyčia atveža svetimų kraštų organizmų. Priimta galvoti, kad panaikinus gamtinius barjerus, rūsių įvairovė pasaulio mastu tik sumažėtų. Ivyktų milžiniško masto **biotinė homogenizacija**. Mat daugelis pasaulio rūsių turi savus **ekologinius ekvivalentus**, t. y. svetimžemes rūšis, kurių nišos yra jei ne identiškos, tai bent labai artimos. Pavyzdžiu, daugelyje geografinių sričių galima aptikti paukščių, kurių mitybinės nišos labai panašios į mūsų genių nišas, tačiau dažnai jas yra okupavusios net negiminingos geniams rūšys. Nėra abejoniškė, kad, tarkim, mūsų geniai, pasitaikius progai, išstumtų kur kas mažiau specializuotus „genius“ iš Galapagų ar Havajų salynų.

Panaikinus geografinius barjerus, rūsių įvairovė pasaulio mastu greičiausiai stipriai sumažėtų, nes šiame kontekste negalioja taisyklė, tvirtinanti, kad visi organizmai yra vienodai gerai prisitaikę prie aplinkos.

Amerikos kolibriai yra Afrikos, Pietryčių Azijos ir Šiaurės Australijos nektarinukų (*Nectariniidae*) ekvivalentai – abiems paukščių grupėms būdingi panašūs išoriniai bruožai ir mityba, nors jos nėra artimai giminingos. Amerikos kaktusai yra Afrikos karpažolių (*Euphorbiaceae*) ekvivalentai. Pietryčių Azijos ir Brazilijos atogrąžų miškuose sunkiai rasite nors vieną medžių ar krūmų rūšį, kuri augtų abiejuose regionuose, tačiau ekologinių ekvivalentų atrasite tūkstančius. Visa tai daugmaž aišku, tačiau joks atsakingai mąstantis ekologas nesiimtų numatyti, kurie iš šių ekvivalentų yra pranašesni, ar galėtų jie sugyventi esant introdukcijai. Greičiausiai ne, tad geriau kol kas gribtis karantino, daugelis šalių taip ir daro.

Šiuo atžvilgiu labai jautri ir Australijos biologinė įvairovė, ne veltui šio žemyno gyventojai taip būjo svetimžemiu rūšių. Australijoje, kaip žinia, gyvena daug sterblinių žinduolių (3.31 pav.). Pagal analogiją su placentiniais žinduoliais jie dažnai vadinami taip pat – vilkais, voverėmis, kurmiais, skruzdėdomis, nors ir pridedant žodelį „sterblinis“. Kadangi jų nišos panašios, jų išvaizda nedaug skiriasi nuo placentinių analogų, o klasifikacijos (ir kilmės) požiūriu jie pastariesiems nėra artimi giminės. Laikoma, jog placentiniai žinduoliai daugeliu atžvilgių pranašesni už sterblinius, todėl australai deda daug pastangų, kad šių aršių konkurentų nepakliūtų į jų žemyną. Deja, kai kurių vienaip ar kitaip čionai pateko ir nukonkuruvo, t. y. išstumė, nemažai vietinių rūsių – ekologinių ekvivalentų.



3.31 pav. Kai kurių Australijos sterblinių ekologiniai ekvivalentai (<http://www.nwcreation.net/images/marsupials.gif>).

Čia reikėtų pateikti mažą pastabą. Konkurentų išstūmimo principas logikos prasme nėra nepriekaištingas: jei A rūšis, gyvendama su B rūšimi, pastarają nukonkuuoja, ir niekada neįvyksta atvirkščiai (3.29 pav.), tai šių rūsių nišos negali būti identiškos. Jei jos tokios būtų, kartais išliktų A, kartais – B rūšis, padarinius lemtų išties menki, per eksperimentą nekontroliuojami skirtumai. Realūs faktai tam prieštarauja – dvi rūšys gali užimti skirtingose ekosistemose išties panašią nišą, bet joms susidūrus viena iš jų gali pasirodyti esanti pranašesnė už kitą. Taigi dviejų visiškai identiškų nišų biosferoje apskritai gal nėra.

3.4.4. Gyvėdystė (- +)

Augalėdžius, plėšrūnus ir parazitus ekologai vadina **gyvėdžiais**, arba biofagais. Taip jie vadinami todėl, kad maitinasi gyvomis ląstelėmis ar gyvais audiniais. Kartais vietoj šios sąvokos vartotojo, arba konsumento, terminas; tai nėra korektiška, nes, be gyvėdžių, vartotojams priskirtini dar ir organizmai, mintantys negyvaja organine medžiaga. Gausiausi iš **augalėdžių** yra vabzdžiai, ypač jų lervos, tačiau mes daugiau turbūt girdime apie kitus augalais ir jų sėklomis mintančius gyvūnus: įvairius žinduolius bei paukščius. Panašiai mes dažnai linkę įsivaizduoti ir **plėšrūną** – kaip gana stambų žvérį ar paukštį, édantį už save mažesniuosius. Visa tai tiesa, tačiau ekologai plėšrūnais vadina visus, kurie žudo ir éda gyvūnus bei kitus organizmus, nepriskirtinus augalams, dumbliams ar kitiems vykdantiems fotosintezę ar chemosintezę. Todėl plėšrūnų kategorijai priskirtini ir palyginti smulkūs organizmai (pavyzdžiu, gandrai, ežiai, varlės, voragyviai, daugelis vabzdžių, vėžiagyvių ir netgi pirmuonių, tarkim, klumpelė).

Parazitais vadinami bet kokie organizmai – gyvūnai, grybai, bakterijos, pirmuony, kurie gauna jiems reikalingas medžiagas ir energiją iš kito organizmo, vadinamo šeimininku, jam nuolat kenkdami, nors dažniausiai ir nenužudydamis tiesiogiai. **Parazitoidais** vadinami organizmai, kurie savo šeimininką nužudo, nors pavadinti plėšrūnais jų irgi negalima. Pavyzdžiu, parazitoidinis vabzdys vytis deda kiaušinius kitų vabzdžių kūnuose, o išsiritusios lervos šeimininką tiesiog suvalgo iš vidaus. Vartojama ir kita sąvoka – **patogenai** (ligos sukélėjai), kuriais laikomi tik smulkūs parazitai, t. y. kai kurios bakterijos, virusai, grybai, pirmuony.

Turbūt nedaug Žemėje yra organizmų, tarp jų ir augalų, neturinčių parazitų. Pasitaiko ir parazituojančių augalų, pavyzdžiu, amalas. Parazitų turi ir patys parazitai, pavyzdžiu, bakterijas parazituoja virusai, vadinami fagais. Skirtingai nuo plėšrūnų, kurie paprastai būna stambesni už grobį, dauguma parazitų yra smulkesni už savo šeimininką.

Visi gyviai, mintantys kitais gyvaisiais organizmais, vadinami gyvėdžiais. Jie skirstomi į augalėdžius, plėšrūnus ir parazitus.

Santykius tarp augalo ir augalėdžio, grobio ir plėšrūno, šeimininko ir parazito priimta laikyti naudingais tik vienai pusei, iš čia ir (– +) žymėjimas. Eksploatatorius, arba išnaudotojas, gauna naudos, o tas, kuris yra išnaudojamas ar net pražudomas, nukenčia. Iš tikrujų, sunku kalbėti apie kokią nors naudą, kurią gauna, tarkim, apėstas augalas, gyvatės praryta pelė ar parazitų apniktas šernas. Tokio požiūrio labui byloja ir tas faktas, kad dažnas augalas turi spyglių ar dilginamujų plaukelių, dar kiti sintetina nuodingas daugeliui augalėdžių medžiagas, vadinamas antriniais metabolitais. Savo ruožtu kai kurie gyvūnai turi apsiginti nuo plėšrūnų skirtus ragus, dar kiti tam tikslui naudojasi kanopomis, žnyplėmis, kiautais, spylgiais. Kiti išsisukimo nuo plėšrūnų būdai – slepiamoji kūno spalva, slėptuvės, urvai, savo jégomis pastatyti būstai. Kaip ir kai kurie augalai, dalis gyvūnų taip pat turi efektyviai veikiančių plėšrūnus nuodų. Apsigynimo nuo parazitų būdų irgi yra daug, pavyzdžiu, įvairios atbaidomosios išskyros, nepralaidūs parazitams kūno dangalai, imuninė sistema bei higiena – „maudymasis“ smėlyje ar vandenye, kailio ar plunksnų apieškojimas (labai populiarus tarp beždžionių).

Tas faktas, kad dauguma organizmų turi priemonių, skirtų apsaugoti nuo juos eksploatuojančių kitų organizmų, byloja apie tai, kad augalai visokiai būdais bando išvengti augalėdžių, šie – plėšrūnų, ir visi jie – parazitų poveikio. Eksploatatoriai negali išgyventi be eksploatuojamujų, o pastarieji nuo juos vartojančiu tik nukenčia.

Pats faktas, kad niekieno neišnaudojamų, t. y. kuriais kiti nemistū, organizmų pasaulyje nėra ar beveik nėra, greičiausiai byloja, jog kiekviena apsauga gali būti įveikta. Nėra ir negali būti apsaugos priešmonių, kurios garantuočia visišką saugumą. Todėl kiekviena augalų rūšis turi savus augalėdžius, visi augalėdžiai ir dauguma plėšrūnų – savus plėšrūnus. Na, o parazitų taip pat neišvengia niekas ar beveik niekas.

Ir vis dėlto laikoma, kad tas minusas šalia pluso negali būti traktuotinas be išlygų, gyvėdystė turi ir pozityvių bruožų. Dėl **koevoliucijos** gyvujų ištaklių eksplotacija, kurią vykdo augalėdžiai, plėšrūnai ir parazitai, ilgainiui tapo saikinga. Tai reiškia, kad šie partneriai – augalas ir augalėdis, grobis ir plėšrūnas, šeimininkas ir parazitas – tampa **koadaptuoti**. Koevoliucija vadinamas tarpusavio prisiderinimo vykstant evoliucijai procesas, o koadaptacija – jo rezultatas. Augalų pasaulyje koevolucionuojama taip. Kai koks nors augalas, įvykus mutacijai, pradeda sintetinti naują nuodingą junginį (antrinį metabolitą), efektyviai apginantį jį nuo augalėdžio, pastarojo populiacija patiria didžiulių nuostolių. Ir atvirkščiai, tokiu būdu apsisaugojęs nuo vartotojų, augalas klesti, jis susilaukia gausybės panašių į jį atsparių palikuonių. Tačiau anksčiau ar vėliau iš tų pačių ar kitų augalėdžių dėl genetinio kintamumo atsiranda tokiai individai, kuriems šie nuodai nė motais. Ilgainiui dėl šių individų palikuonių augalėdžių populiacija atsigauna, o augalų, laikinai „pabėgusių“ nuo vartotojų, plėtimas sustabdomas. Eksplotavimas tampa saikings. Iki kito karto.

Be to, augalėdžiai retai kada apėda augalą taip, kad jis negalėtų atsigauti ir atauginti prarastą audinių, t. y. regeneruoti. Netgi atvirkščiai, daugelis augalų yra taip prisitaikę prie nuolatinio apskabymo, apėdimo ir apgraužimo, kad, jų nesant, blogiau auga. Tai irgi koadaptacija, koevoliucijos padarinys. Tai-gi, skirtingai nuo plėšrūnų poveikio savo grobiui, augalėdžiai augalus daug rečiau nužudo, nepalikdami galimybės atsigauti, ir šiuo atžvilgiu jų poveikis panašesnis į parazitų nei į plėšrūnų.

Plėšrūno ir grobio populiacijos koevolucionuoja taip pat. Šiuos partnerius koevoliucija taip pride-rino vieną prie kito, kad vieno iš jų gebėjimas nepastebimam prisėlanti ir, puolant grobį, greitai plaukti, skristi ar bėgti maždaug prilygsta kito budrumui ir gebėjimui greitai sprukti. Todėl plėšrūnų poveikis grobio populiacijoms paprastai irgi būna saikings.

Kai dėl genetinio kintamumo ir gamtinės atrankos plėšrūnai tampa greitesni, nei buvo iki tol, jie pradeda naikinti anksčiau buvusius nepavejamus, kiek lėčiau bėgiojančius individus grobio populiacijoje. Taip jie vykdo kryptingą grobio atranką. Todėl auga procentas individų, budresnių ir greičiau sprunkančių nuo plėšrūno. O kai dar prisideda ir genetinis kintamumas bei atranka, ilgainiui tarp plėšrūno ir grobio vėl nusistovi pusiausvyra: nukenčia palyginti nedidelė grobio populiacijos dalis – tie, kurie dėl įvairių priežasčių mažiau budrūs ir ne tokie greiti kaip kiti jų gentiniai. Manoma, kad dauguma grobio ir plėšrūno populiacijų panašiu būdu prisiderino viena prie kitos, taigi tapo koadaptuotos.

Dėl koevoliucijos gyvujų ištaklių eksplotacija, kurią vykdo augalėdžiai, plėšrūnai ir parazitai, ilgainiui tapo saikinga. Tokius, prisiderinusius vienas prie kito, eksplotuojamus ir eksplotuojančius partnerius ekologai vadina koadaptuotais.

Panašūs santykiai yra nusistovėję tarp šeimininkų ir parazitų. Parazitai minta tik gyvais audiniais arba tik gyvų ląstelių turiniu. Daugelis parazitų net ir daugintis geba tik gyvame šeimininko kūne. Lavonu pavirtęs šeimininkas visiems parazitams bevertis, nes netinka maistui. Todėl pernelyg agresyvius parazitus atranka negailestingai šalina, o saikingus – palaiko. Taip dauguma šeimininkų ir jų parazitų tapo ko-adaptuoti. Tokia koadaptacija paranki ir parazitams. Kai šeimininko populiacija tanki, ligų sukélėjams plisti joje lengviau nei retoje. Taigi, kad ir kaip paradoksaliai skambėtų, parazitai, kaip beje ir kiti eksplotatoriai, yra „suinteresuoti“ ne išnaikinti, o greičiau padidinti eksplotuojamujų populiacijas.

Na, o kad išvengtų antropomorfiškų teiginių, ekologai linkę sakyti maždaug taip: tarp eksplotuojamujų ir eksplotuojančių yra nusistovėjės neigiamas grįztamasis ryšys: kuo eksplotuojantysis yra agresyvesnis, tuo mažiau jis gauna. Aišku, atranka neskatina ir per didelio gailestingumo.

Parazitai dažniausiai nužudo savo šeimininką netiesiogiai, tarpininkaujant plėšrūnams.

Tyrimais įrodyta, kad plėšrūnai daro grobio atranką, sunaikindami daug parazitais užkrėstų, ligotų individų. Taip, netiesiogiai, parazitai dažnai pražudo savo šeimininką. Todėl sakoma, kad plėšrūnai gro-

bio atžvilgiu atlieka sanitarų vaidmenį, jie neleidžia parazitams išplisti. Deja, to negalima pasakyti apie plėšrūnų vaidmenį prisiimančius medžiotojus, dažnai jie laiko sėkme nušauti kuo sveikiausius egzempliorius.

Plėšrūnų ir parazitų saikingumas nėra būdingas rūšims, neperėjusioms koevoliacijos. Pavyzdžiu, kai žmonės pradėjo apgyvendinti toli vandenyne iškilusias vulkaninės kilmės salas (Šv. Elenos salą, Galapagų ir Havajų salynus, kitas salas), kartu su savimi jie dažnai atsigabendavo ir gyvūnų: kačių, šunų, ožkų, kiaulų. Šie padarai įniko lankytis laukuose ir miškuose, o dalis jų ilgainiui sulaukėjo. Sulaukėjusios katės ir šunys čia atrado savo „pažadėtają žemę“ (3.32 pav.). Mat šiose salose jie aptiko stebetinai patiklių laukinių paukščių ir kitų gyvūnų, kurie niekada prieš tai nebuvvo susidūrę su stambiais plėšrūnais – juų iki žmogaus pasirodymo čia niekada nebūta. Kaip ir galima buvo tikėtis, naujieji plėšrūnai be gailesčio išnaikino ne vieną vietinę paukščių ir roplių rūšį, o sulaukėjusios kiaulės ir ožkos galutinai nualino kai kurias endemines (būdingas tik šioms saloms) augalų rūšis, neprisitaikiusias prie šių augalėdžių. Taip buvo sunaikinta vietinių augalėdžių (pavyzdžiu, vėžlių) mitybinė bazė, tad nukentėjo ir jie.



3.32. pav. Sulaukėjusi katė pasičiupo jauną iguaną, Galapagų salynas (<http://www.humanespot.org/images/catandiguana.jpg>).

Tačiau dar daugiau nelaimių, atrodo, atnešė parazitų išplitimas, kurį skatino žmogaus veikla. Svetimžemis parazitas dažniausiai neįveikia vietinių augalų ar gyvūnų, artimų toms rūšims, kurias jis paraziavo savo tėvynėje. Tačiau pasitaiko ir priešingų atvejų, kai jis naujojoje tėvynėje randa visiškai nepasiruošusį antpuoliui (nekoadaptuotą) šeimininką (Woolhouse et al., 2001). Tokiu atveju kyla epidemija – masinis parazitų išplitimas šeimininko populiacijoje, dažnai sukeliantis staigū pastarojo populiacijos sumažėjimą.

Saikingo eksplotavimo taisykla galioja tik ilgai koevolucionavusiems partneriams. Jei tokios koevoliacijos nebuvvo, eksplotatorius (augalėdis, plėšrūnas ar parazitas) gali sunaikinti išnaudojančias populiacijas. Dėl šios priežasties nekoadaptuotų organizmų kontaktai kelia nerimą daugeliui ekologų.



3.33 pav. Kažkada vyrauės rytinės JAV dalių miškuose, amerikinis kaštainis buvo išnaikintas grybelio, atvežto iš už Atlanto (http://t1.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcRs2txOAEIhr4GsvSIksrLiep8nbFjTo0YeF9ZT2tLO7Ca_LgJ&t=1).

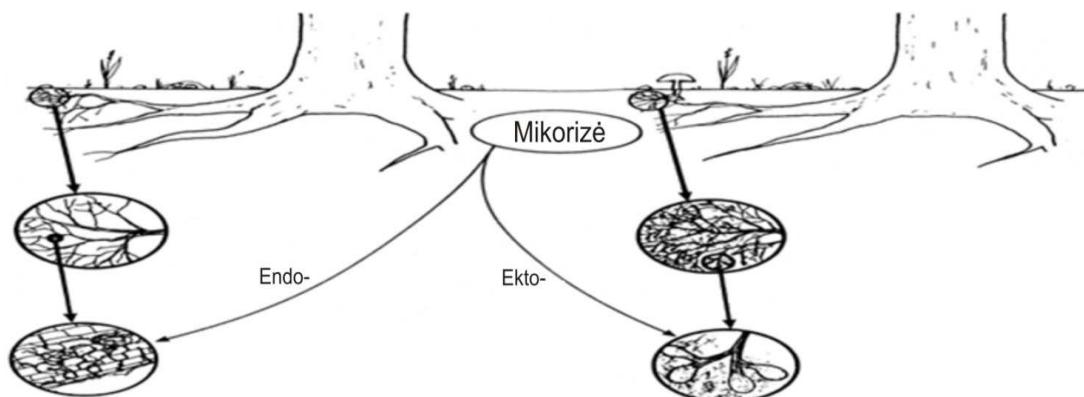
Prieš daugiau nei 100 metų iš Europos į JAV rytinę pakrantę kažkokiu būdu, tikriausiai kartu su japoninio ar kininio kaštainio mediena, netycia pakliuvo ir grybelis (*Cryphonectria parasitica*). Čia jis surado kitą šeimininką – amerikinį kaštainį, plačiai paplitusį rytinės pakrantės miškuose (3.33 pav.). Skirtingai nuo Azijos kaštaiņių, šis pasirodė neturintis jokių priemonių apsiginti nuo šio parazito, tad per keletą metų beveik visos vietinių kaštaiņų populiacijos, užimančios milžinišką arealą, buvo sunaikintos.

XIX amžiaus pabaigoje panaši katastrofa ištiko afrikinį buivolą ir dryžuotą gnu Rytų Afrikoje po to, kai į šį regioną netycia buvo atvežtas naminių galvijų maro virusas. Panašiai atsitiko ir su kai kuriomis Havajų endeminių paukščių rūšimis, jos buvo išnaikintos paukščių malarijos, kurių išplatino žmogaus atvežti į šias salas moskitai (atogrąžų ir paatogrąžių uodai).

3.4.5. Mutualizmas, arba abipusė nauda (+ +)

Kaip jau minėta, parazitams nėra naudinga šeimininko žūtis, jie netgi suinteresuoti, kad pastarojo populiacijos būtų kuo didesnės. Nuo tokų santykijų iki abipusės naudos, arba **mutualizmo**, – tik vienas žingsnis, ir jis, atrodo, daugelio parazitų kažkada buvo žengtas. Yra žinoma, pavyzdžiu, kad ant daugelio

medžių šaknų gyvena grybai, sudarydami sajungą, vadinamą **mikorize** (3.34 pav.). Grybas iš medžio gauna organinių medžiagų, o augalas iš grybo – jo susiurbtų neorganinių medžiagų, ypač taip trūkstamų medžiui fosfatų ir nitratų. Tačiau ten, kur fosfatų ir nitratų dirvoje pakanka, tas pats grybas yra virtės parazitu, imančiu iš šeimininko organines medžiagas ir niekuo už tai neatsilyginančiu.



3.34 pav.
Dažnai mi-
korizę su-
formuoja
medžiai.

Skiriami du mikorizės tipai:

- **Endomikorizė** (3.34 pav., kairėje) – kai grybas per šakniaplaukius įsiskverbia į žiedinio augalo šaknies pirminės žievės lastelių vidų ir čia išsiraizgo. Būdinga orchidinių ir erikinių šeimos augalų, taip pat klevų šaknims. Kai kurių orchidėjų daigai be mikorizės visai negali augti, netgi nedygsta sėklas. Grybai aprūpina jų sėklų gemalus fiziologiskai aktyviomis medžiagomis (B grupės vitaminais).
- **Ektomikorizė** (3.34 pav., dešinėje) – kai grybai tankiu rezginiu apipina augalų šaknis, įsiterpia į tarpuląsčius, bet į lastelių vidų neįsiskverbia. Ši mikorizė būdinga daugumos mūsų medžių šaknims: ąžuolių, beržų, pušų, eglių, maumedžių, drebulių.

Mikorizė yra virtusi visuotiniu reiškiniu, būdingu visiems ar beveik visiems augalamams. Pavyzdžiui, daugelis miško medžių ir grybų, kurių mes aptinkame grybaudami, susieti mutualistiniai ryšiai. Vargu ar tai reiškia, kad be grybų medžiai ir kiti augalai neišgyventų, tačiau neabejojama, kad jie augtų gerokai prasčiau. Antra vertus, orchidėjų šeimos augalai su savo grybais yra susieti obligatiniais santykiais, t. y. privalomu ryšiu, be savų grybų orchidėjos neišgyvena.

Gerai žinoma ir augalų sajunga su oro **azotą fiksuojančiomis bakterijomis**. Labiausiai išgarsėjo ankštiniai augalai, pavyzdžiui, žirniai, pupelės, lubinai, kurių šaknų gumbeliuose ir gyvena šios bakterijos (*Rhizobium* gentis). Tačiau neseniai tapo aišku, kad naudos iš azotą fiksuojančių bakterijų gauna dauguma augalų. Kai kurios iš jų gyvena laisvai, ant augalų lapų, dar kitos formuoja gumbelius, bet nepriklauso *Rhizobium* genties bakterijoms. Mūsų miškuose, kaip ir kitur vidutinio klimato juosteje, daugiausia oro azoto fiksuoja *Frankia* genties bakterijos. Jos formuoja gumbelius ant daugelio žiedinių augalų, daugiausia krūmų ir medžių, šaknų (3.35 pav.) ir daro juos nepriklausomus nuo dirvoje esančio azoto kiekio, kurio retai būna pakankamai. Nauda visais šiais atvejais abipusė: augalai iš bakterijų gauna amoniojonus, o bakterijoms tiekiama fiksacijos reakcijai reikalinga energija iš anglavandeniu.

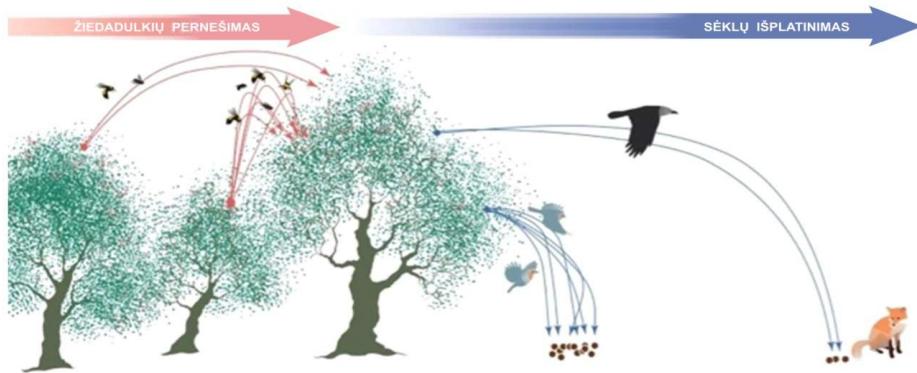
Bene labiausiai žinoma sajunga tarp rūšių – žiedinių augalų ryšiai su **apdulkintojais**, daugiausia su vabzdžiais, paukščiais ir žinduoliais. Šis apdulkinimo būdas kažkuriame evoliucijos etape pakeitė senesnijį, kai žiedadulkes pernešdavo vėjas. Tiesa, kai kuriie augalai (pavyzdžiui, pušys) iki šiol ši primityvų būdą tebenauja. Jis geras tada, kai individai yra arti vienas kito, auga masyvais. Tuo atveju, kai individai išsibarstę didelėje teritorijoje, tokis būdas netinka. Gamta rado, kaip išspręsti šią problemą, sukurst



3.35 pav. Gumbeliai su gumbelinėmis bakterijomis ant alksnio šaknų (<http://img1.photographersdirect.com/img/21394/wm/pd1276385.jpg>).

dama augalėdžių gyvūnų, pernešančių žiedadulkes nuo vieno augalo ant kito „tikslingai“ ir beveik be nuostolių. Augalas už ši triūsą visada atsilygina pačiomis žiedadulkėmis (gausu baltymų), nektaru (gausu cukraus) ar aliejais. Nesunku suvokti, kas atsitiktų, jei sajunga tarp žiedinių augalų ir apdulkintojų vieną dieną išsirtų. Nuo Žemės paviršiaus būtų nušluota šimtai tūkstančių augalų rūšių, tarsi jų ir nebuko. Mat jie nepajęgūs apsidulkinti patys, vėjas jiems padėti taip pat negali. Tiesa, nesant žiedinių augalų, toks pat likimas ištiktų ir apdulkintojus.

Dar viena gausi mutualistų grupė – augalų sėklų **platintojai**. Tai visų pirma paukščiai ir žinduoliai, mintantys sultingais vaisiais (3.36 pav.).

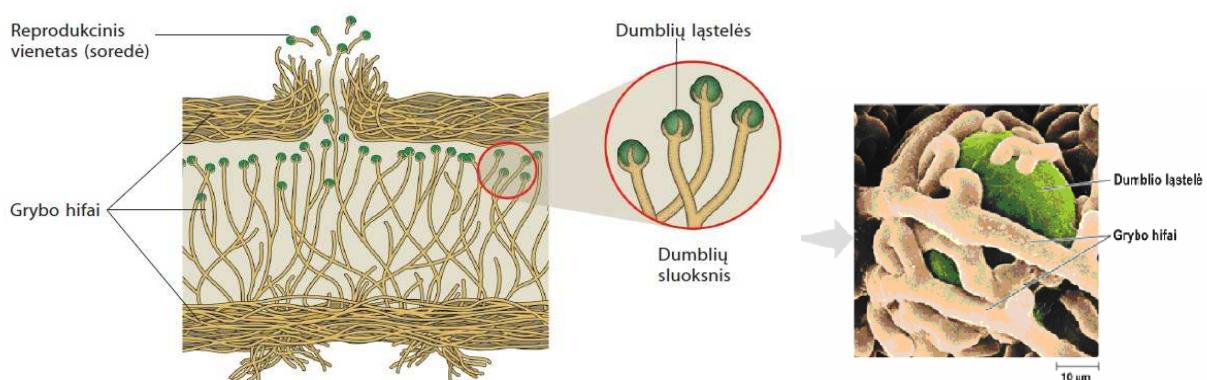


3.36 pav. Dažnai paukščiai iš augalo augalui perneša nusėdusias ant kūno žedadulkes, o vaisiams subrendus platina sėklas. Lietuvoje sėklas platina, pavyzdžiu, kékštas, genys, riešutinė, visi uogomis mintantys paukščiai (http://ebd10.ebd.csic.es/Dispersal_and_gene_flow_files/shapeimage_2.jpg).

Šie gyvūnai sėklų nevirškina, perėjusias per virškinamajį traktą numeta jas bet kur. Augalamas toks platinimas yra naudingas, nes jie gamina gausybę sėklų, kurių tik maža dalis gali sudygti ir suformuoti gyvybingus palikuonis čia pat, šalia motininio augalo. Tad šie augalai ir negaili pastangų privilioti augalėdžius: kai sėkla subrėsta, vaisiai pradeda skleisti viliojantį kvapą, juose padidėja cukraus ir aliejaus kiekis, jie nusidažo ryškiomis spalvomis. Atseit, štai, pastebėkite, ateikite ir ragaukite, bičiuliai. Dar kiti paukščiai ir žinduoliai, taip pat skruzdės, sėklomis minta ir platina jas sandėliuodamos, kaupdamos atsargas ar tiesiog pamesdamos pakely.

Augalai yra prisijaukinę ir pavertę savo pagalbininkais mikorizę sudarančius grybus, azotą fiksuojančias bakterijas, taip pat gyvūnus, pernešančius žiedadulkes ar sėklas.

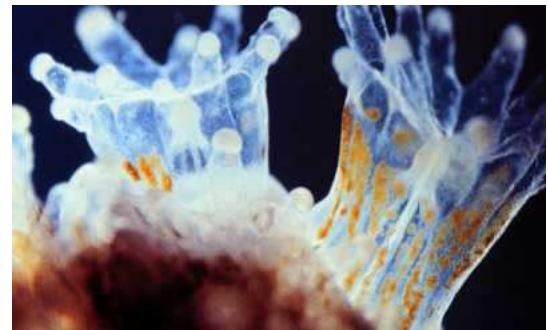
Kerpė – tai glaudi grybo ir dumblilio (rečiau – melsvabakterės) sajunga (3.37 pav.). Vykdantysis fotosintezę tiekia grybui organinių medžiagų, o šis savo kūnu apsaugo partnerį nuo pernelyg intensyvios šviesos, gamina medžiagas, stimuliuojančias fotosintezę, siurbia ir sulaiko vandenį bei mineralines maisto medžiagas, reikalingas abiem. Be to, melsvabakterės, esančios kai kuriose kerpėse, daro jas nepriklausomas nuo amonio ir nitratų atsargų aplinkoje, nes jos geba fiksuoти oro azotą, t. y. verčia ore esančias azotodujas į amonio jonus. Taip azotas tampa prieinamas ir grybui.



3.37 pav. Vidinė kerpės sandara (<http://science.kennesaw.edu/~jdirnber/Bio2108/Lecture/LecBiodiversity/31-17-LichenAnatomy-CL.jpg>).

Kerpė – vienu organizmu virtusi grybo ir dumblio (ar melsvabakterės) sajunga.

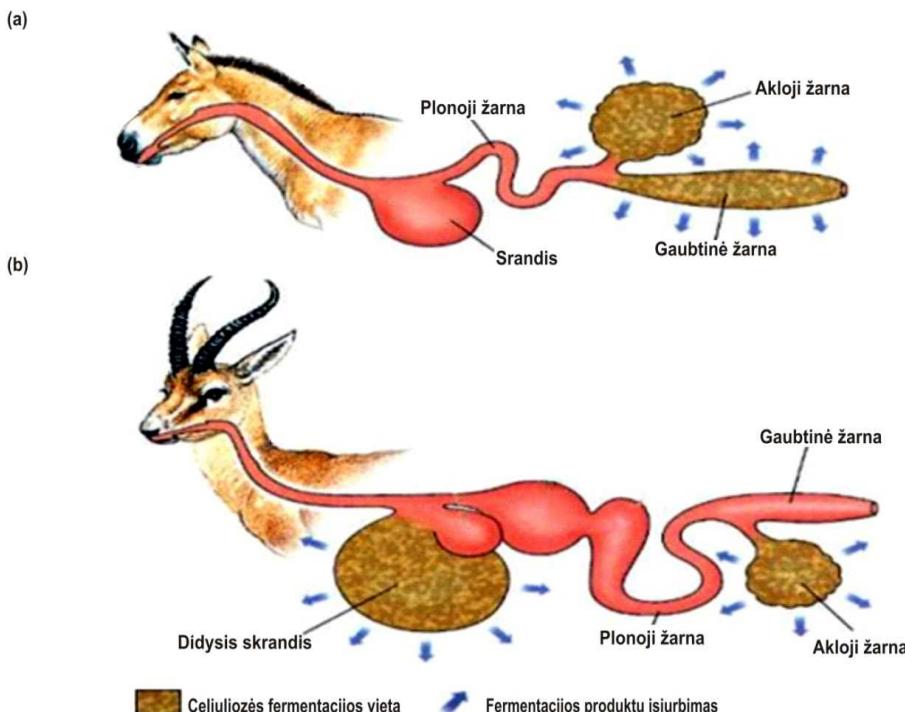
Turbūt nedaug suklūsime teigdami, kad visa nuostabiai įvairi koralinių rifų gyvybė priklauso nuo vienaląščių šarvadumblių, turinčių su koralais mutualistinių ryšių (3.38 pav.). Šie dumbliai, vadinami zoosantelėmis, aprūpina šeimininką anglavandeniais, aminorūgštimis ir O_2 , o jis teikia dumbliams apsaugą, CO_2 , amonij ir kitas metabolizmo atliekas, reikalingas fotosintezei. Tik 10 % reikalingos energijos polipas gauna savarankiškai, gaudydamas vandenyeje plūdu-riuojantį zooplanktoną.



3.38 pav. Zooksantelėmis (aukso spalvos dėmės) va- dinami šarvadumbliai, gyvenantys kaip mutualistai kor- raluose (<http://www.emc.maricopa.edu/faculty/fara/biobk/01-zooxanthellae.jpg>).

Augalėdžiai vargai apsieitę be virškinant dalyvaujančių simbiontų (sugyventinių), nes augalėdžių maiste esama labai daug organinio polimero – **celiu- liozės**. Tačiau retas kuris augalėdis pats sintetina fermentus, galinčius suskaidyti šį atsparą irimui cheminį junginį. Tai gali padaryti tik kai kurie tarakonai, termitai, sliekai, taip pat vienas kitas moliuskas. Užtat daugelio augalėdžių virškinamajame trakte gyvena simbiontai, kurie tokius fermentus sintetina (3.39 pav.). Tai kai kurios bakterijos ir pirmuonys. Šie sugyventiniai skaido celiuliozę iki medžiagų (daugiausia riebalų rūgščių), kurias jau gali pasiimti šeimininkas. Jis taip pat suvirškina ir dalį pačių simbiontų, pate- kusių į žarnyną. Naudos turi ir simbiontai – jie aprūpinami maistu ir prieglobsciu.

Simbiontų padedami ypač efektyviai celiuliozę pasisavina atrajojantys gyvūnai – karvės, avys, ožkos, buivolai, elniai. Žmonių žarnyne taip pat esama daug naudingų simbiontų. Tiesa, celiuliozės jie ne- skaido. Nors jie minta žarnyno turiniu, šeimininkui tiekia kai kurių aminorūgščių bei vitaminų, suteikia imunitetą daugelio ligų sukėlėjams, skaido vėžį sukeliančius junginius. Štai kodėl žarnyno mikrofloros išnaikinimas antibiotikais, alkoholiu ar kitais būdais sutrikdo virškinimą ir mes tampame jautresni ligoms.



3.39 pav. Arkliai, kaip ir dauguma kitų augalė- džių, su maistu suvarto- ja gausybę celiuliozės, tačiau jie patys jos ne- virškina, tą už juos daro aklojoje ir gaubtinėje žarnose įsikūrusi mikro- organizmų bendrija, mi- kroflora (a). Šie naudin- gūsimbiontai gyvena taip pat atrajojančių gyvūnų (pavyzdžiu, ožkų, kar- vių, elnių, briedžių, anti- lopių) didžiajame skran- dyje ir aklojoje žarnoje (b) (http://openlarn.open.ac.uk/file.php/3813/via/oucontent/course/4575182_4_003i.jpg).

Augalėdžiai neišgyventų be jų virškinamajame trakte įsikūrusių simbiontų – bakterijų, pirmuonių ir grybų, skaidančių celiuliozę ir ligniną. Netgi mišriu maistu mintantys organizmai, pavyzdžiui, žmogus, gauna nemažai naudos iš žarnyno mikrofloros.

Ligniną, dar vieną organinį polimerą ir pagrindinį medienos komponentą, skaidyti geba tik kai kurie pirmuonys ir grybai. Jie gyvena arba laisvai, arba kaip simbiontai kai kurių medieną mintančių organizmų virškinamajame trakte. Toks mutualizmas yra paplitęs tarp termitų ir, įtariama, kitų medienos vartotojų. Kai kurios termitų rūšys lignino pasisavinimo problemą sprendžia dar kitaip: jos sėja grybų sporas ir augina juos specialiai tam skirtuose „daržuose“, maitindamos medieną. Na, o vėliau po truputį apėda pačius grybus, ne medieną. Panašiai elgiasi ir kai kurios kinivarpos: negyvame arba mirštančiamės kamiene graužia tunelius, kuriuose pasėja grybų, skaidančių ligniną, sporą. Čia pat padedama ir kiaušinėlių. Išsiritusios lertos minta grybais, kai šie suveši. Nauda ir grybams – jie efektyviai platinami, jiems nereikia ieškoti maisto. Mat šie grybai auga tik kamieno viduje.

3.4.6. Komensalizmas (+ 0)

Tai dar viena tarprūšinių santykių forma. Pliusas reiškia naudą vienam iš partnerių, o nulis – neutralumą kito partnerio atžvilgiu, santykio bereikšmišku mą. Kai kas abejoja, ar tokio tipo sąveikų gamtoje yra iš viso.

Jų oponentai kaip įtikinamą komensalizmo atvejį dažniausiai pateikia atogrąžų **epifitus**, jų ryšį su šeimininkais – medžiais ir krūmais (3.40 pav.). Atseit, augalas epifitas naudoja augalą šeimininką tik kaip atramą, substratą, jam nekenkdamas, o jis pats iš tokio sugyvenimo naudos turi. Kerpės ir samanos, augančios ant medžių kamienų ir šakų, – taip pat epifitai. Santykius tarp negyvas atliekas skaidančių organizmų kai kas taip pat vadina komensalizmu. Tarkim, nukritusiais lapais mintantys sliekai ar vandens asiliukai ne tiek suvirškina lapą, kiek ji savo virškinimo aparatu susmulkina ir palengvina kitų skaidytojų – grybų, protistų ir bakterijų – veiklą. Atseit, pastarieji sliekams ir vandens asiliukams nei padeda, nei trukdo. Panašiai žiūrima ir į santykius tarp augalų ir augalines atliekas skaidančiųjų. Atseit, augalamas skaidytojai nereikalingi, bet jie ir nekenkia. Ne su visais šiais teiginiais galima be išlygų sutikti, kai kurie iš jų yra menkai pagrįsti (žr. toliau).



3.40 pav. Atogrąžų miškuose epifitų ypač gausu (http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/d/de/DirkvdM_epiphytes.jpg/800px-DirkvdM_epiphytes.jpg).

3.4.7. Apibendrinimas: kokie santykiai gamtoje vyrauja – taikus sambūvis ar kova?

Šis klausimas ekologų dienotvarkėje figūruoja nuo pat šios disciplinos atsiradimo, tačiau aiškaus atsakymo nėra po šiai dienai. Vienu metu, viso labo prieš maždaug 40 metų, vyravo požiūris, kad bendradarbiavimo gamtoje yra daugiau. Vėliau buvo laikomasi nuomonės, kad vyrauja santykiai su minuso ženklu – konkurencija ir gyvédystė. Pastaraisiais metais lyg ir ryškėja tendencija priimti tarpinį atsakymą.

Gali būti, kad ir pats klausimas nėra apgalvotas. „Arba“ gali pasirodyti labiausiai nevykės klausimo žodis. Atrodo, ne vieną kartą mes, biologai, turėjome įsitikinti, kad „arba..., arba...“ logika dažniausiai nepasiteisina, ji veda į aklavietę, kad kur kas racionaliau taikyti „ir..., ir...“ logiką. Tada gali pasirodyti,

kad visi gyvieji organizmai ir kovoja, ir bendradarbiauja vienu metu, kad dėl galybės gerai veikiančiu neigiamu grįžtamujų ryšiu tarp biotinės traukos ir tokio pat atostūmio yra nusistovėjusi dinaminė pusiausvyra, ir mes nepastebime jos tik todėl, kad linkę daugiau žavėtis ypatumais ir detalėmis, nei pastebėti bendrumus ir visuotinį ryšį.

Panašu, kad mes niekada neturėsime vienareikšnio atsakymo į klausimą, ko gamtoje daugiau – biotinio atostūmio ar biotinės traukos. Panašiai kaip laisvojoje prekių, paslaugų ir darbo jėgos rinkoje visi su visais vienu metu ir konkuruoja, ir bendradarbiauja, taip greičiausiai organizmai elgiasi ir mus supančioje gamtoje. Šios sistemos, gamtinės ir sukurtos žmogaus, matyt, nesubyla tik todėl, kad jas gana efektyviai stabilizuoją gausybę neigiamu grįžtamujų ryšiu.

Pavyzdžiui, kai mes apsiribojame tik betarpiskais ryšiais tarp dviejų rūsių, anksčiau išdėstyta tarprūšinių santykų klasifikacija su jos pliusų, minusų bei nulių sistema, atrodo, yra nepriekaištinga. Bet pažvelgus plačiau, ji tokia neatrodo. Pavyzdžiui, galime savęs paklausti, kaip vadinti ir žymeti santykius tarp augalų ir augalėdžių eksplotuojančių plėšrūnų arba santykius tarp augalėdžių ir plėšrūnus eksplotuojančių parazitų. Juk mūsų priešų priešai virsta mūsų draugais, taigi gauname (++) žymėjimą. Vilkai yra geriausi augalų draugai – tą žino kiekvienas. Tokius organizmų santykius su jų priešų priešais kai kurie ekologai vadina **netiesioginiu mutualizmu**.

Kadangi gyvojoje gamtoje nėra eksplotatorių, kurie savo ruožtu neturėtų savų eksplotatorių, gali taip nutikti, kad visa žemėskoji gyvybė artimiausioje ateityje mūsų vaizduotėje virs ne kuo kitu kaip milžinišku tinklu, supintu iš daugybės abipusės naudos (++) ryšiu. Kad ir ką kalbėtume apie santykius tarp augalų ir dirvoje gyvenančių nuokritų skaidytojų, jie tikrai negali būti laikomi komensališkais (0). Mat niekas neabejoja, kad be skaidytojų veiklos medžiagos (anglis, fosforas, azotas, siera ir kitos) negrįžtų atgal į ciklą, ir gyvybę ištiktų katastrofa. Taigi ir čia turbūt esama daugiau netiesioginio mutualizmo nei komensalizmo. Prie šios temos mes dar ne kartą grįšime.

3.5. POPULIACIJŲ DYDŽIO REGULIACIJA

3.5.1. Daugiaveiksnė hipotezė

Kaip jau buvo pabrėžta, kokios nors rūšies didelį vislumą ir tokį pat gimstamumą paprastai atsveria didelis mirtingumas. Ir atvirkščiai, mažai vislios rūšys pasižymi ir mažu mirtingumu. Todėl mes retai matome neribotą individų skaičiaus augimą ar visišką rūšies išnykimą. Aišku, jei neįsikiša žmogus.

Matyt, esama ne tik aplinkos pasipriešinimo, neleidžiančio populiacijoms neribotai augti, bet ir aplinkybių, neleidžiančių joms išnykti. Tokiais atvejais sakoma: populiacijų dydžiai yra kažkaip reguliuojami.

Hipotezių, aiškinančių, kaip tai vyksta, šiuo metu suskaičiuojama bent dvidešimt. Paminėsime populiausias. Vienu metu turbūt visai pagrįstai buvo galvojama, kad augalų populiacijų nereguliuoja augalėdžiai. Mat buvo gerai žinoma, kad augalėdžiai paprastai sunaudoja tik nedidelę dalį augalinės produkcijos, tokiomis sąlygomis reguliacija negali būti efektyvi. Buvo galvojama, kad augalų populiacijų augimą riboja tik ištekliai. Panašiai ir su stambiais plėšrūnais – jų populiacijų dydis, esą, taip pat priklauso tik nuo išteklių, t. y. grobio, gausos. Ši hipotezė vadinama **reguliacija iš apačios** (angl. *bottom-up control*). Tačiau augalėdžių populiacijų dydį dažniausiai riboja ne ištekliai, o plėšrūnai, taigi jos reguliuojamos **iš viršaus** (angl. *top-down control*).

Nors toks požiūris patraukia skaitytoją savo paprastumu, specialistai laiko jį teisingu tik su didelėmis išlygomis. Akivaizdu, kad populiacijoms augti neleidžia tie patys veiksniai, kurie yra organizmų mirties priežastys. O jų gali būti ištisas kompleksas. Tad pravartu būtų aptarti kokios nors rūšies (**iš**)**gyvenimo lentelę**, t. y. detalius duomenis apie mirtingumo įvairiuose amžiaus tarpsniuose mastus ir priežastis. Tokią lentelių nėra sudaryta daug, nes tai gana daug pastangų reikalaujantys tyrimai. Vieną iš tokų lentelių vis dėlto pateiksime (4.1 lentelė).

4.1 lentelė. Mažųjų žiemsprindžių (*Operophtera brumata*) gyvenimo lentelė (Varley, Gradwell, 1973; taip pat žr. Mader, 1998).

		Žuvvo individų/m ²	Liko gyvų/m ²
Suaugėliai	Patelės, déjusios kiaušinius pirmais metais	–	4,39
Atidėta kiaušinių			658,0
Vikšro stadija	Užaugę vikšrai	551,6 (žiemos aukos)	96,4
	Žuvę nuo parazitų	13,4	83,0
Léliukės stadija	Žuvusios nuo plėšrūnų	54,6	28,4
	Žuvusios nuo parazitų	13,4	15,0
Suaugėliai	Patelės, déjusios kiaušinius antrais metais	–	7,5

Lengva pastebeti, kad tирtoji populiacija yra arti stacionarios būsenos, suaugelių skaičius iš metų į metus padidėjo nedaug. Pagrindinės mirties priežastys šiuo atveju yra klimatas (žiemos šalčiai), parazitai ir plėšrūnai (šiuo atveju – kirstukai, plēšrieji vabalai). Kaip matome, iš bado nežuvo nė vienas individas (šeje drugiai minta ažuolo lapais). Tirdami kitas rūšis, aptiktume kitų mirtingumo veiksnių ir kitų proporcijų, tačiau išvada liktų iš esmės ta pati: gamtinėmis sąlygomis reguliacijoje paprastai dalyvauja bent kelios veiksnių grupės. Be to, pastaruoju metu stiprėja įsitikinimas, kad gamtinė populiacijų dydį lemia ne tik veiksniai, sukeliančių mirtį, bet ir veikiantys diferencinį dauginimą. Pavyzdžiu, aptariant planktono paradoksą (3.4.3 skyrelis), buvo pažymėta, kad tarprūšinės konkurencijos rezultatus lemia sezoniškai temperatūros bei kitų abiotinių veiksnių kaita. Nė viena iš fitoplanktoną sudarančių rūsių neišnyksta, tiesiog vienos rūsys intensyviai dauginasi (yra vislesnės) šaltiesniu metų laiku, kitos – šiltiesniu. Panašiai, iš metų į metus keičiantis klimatinėms sąlygomis, gali selektyviai mažėti ar didėti tų ar kitų kartu egzistuojančių sausumos augalų galimybę didinti savo populiaciją. Šiuo atveju klimato pokyčiai taip pat pirmenybę daugintis suteikia tai vienai, tai kitai gildijos rūšiai, nesuteikdami ilgalaikio pranašumo nė vienai iš jų.

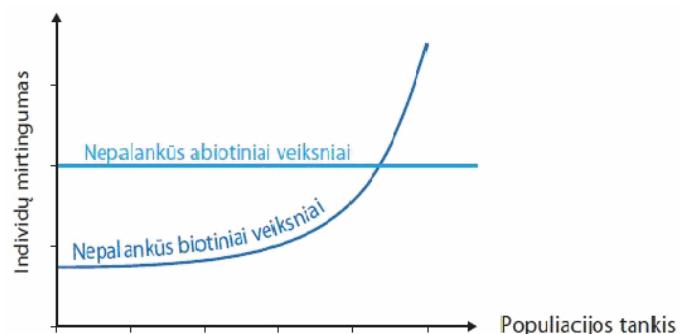
Dėl šių ir kitų aplinkybių pastaruoju metu ekologai, sprendžiantys populiacijų reguliacijos problemą, linksta prie kiek sudėtingesnės teorinės schemas, nei anksčiau paminėta. Ją vadina **daugiaveiksne hipoteze**. Šią hipotezę kūrė ir tikrino W. Z. Lidickeris, R. Hillbornas, L. Hanssonas, C. J. Krebsas ir kiti. Čia pateiksime pagrindinius jos bruožus.

Aplinkos pasipriešinimą sukelia nepalankūs veiksniai, tarp kurių svarbiausi yra šie:

- maisto ar kitų ištaklių trūkumas;
- vidurūšinė konkurencija;
- tarprūšinė konkurencija;
- eksplotatorių, t. y. populiaciją varotojančių organizmų, poveikis;
- nepalankių klimato (fizinių) ar cheminių veiksnių poveikis.

Todėl reguliacijoje vienokiu ar kitokiu laipsniu dalyvauja visos penkios individuų ekologinės nišos dalys (žr. 3.18 pav. ir jo komentarus). Nors tos ar kitos dalies įnašas į mirtingumą, kartu ir reguliaciją, gali smarkiai skirtis priklausomai nuo rūšies biologinių ir ekologinių ypatumų, nėra jokio pagrindo ignoruoti kokią nors nišos dalį kaip visiškai nereikšmingą.

Vis dėlto abiotiniai veiksniai (teisiniuose – jų tiesioginis poveikis) nelaikomi efektyviais regulatoriais, nes jų sukeliamas mirtingumas nepriklauso nuo populiacijos tankio (3.41 pav.). Tarkim, neįprasti ir stiprūs šalčiai, potvynis ar miško gaisras gali sunaikinti visą tos ar kitos rūšies populiaciją, ar ji būtų tanki, ar reta. Tiesa, klimatas gali veikti ne tik mirtingumą, bet ir vislumą, taip pat, nors ir netiesiogiai, konkurencinės kovos rezultatus, ir apie tai tik ką buvo rašyta.



3.41 pav. Biotinės ir abiotinės aplinkos poveikio mirtingumui priklausomybė nuo tankio. Nepalankūs abiotiniai veiksniai kartais prasidėja arba ir visą populiaciją, tačiau jų poveikis nepriklauso nuo to, tanki ar išretinta yra populiacija. Biotinė aplinka neproporcionaliai daug aukų pradeda reikalauti tik tada, kai populiacija padidėja ir jos tankis smarkiai išauga. Jai išretėjus, neigiamo biotinių veiksnių įtaka neproporcionaliai sumažėja.

3.41 pav. Biotinės ir abiotinės aplinkos poveikio mirtingumui priklausomybė nuo tankio. Nepalankūs abiotiniai veiksniai kartais prasidėja arba ir visą populiaciją, tačiau jų poveikis nepriklauso nuo to, tanki ar išretinta yra populiacija. Biotinė aplinka neproporcionaliai daug aukų pradeda reikalauti tik tada, kai populiacija padidėja ir jos tankis smarkiai išauga. Jai išretėjus, neigiamo biotinių veiksnių įtaka neproporcionaliai sumažėja.

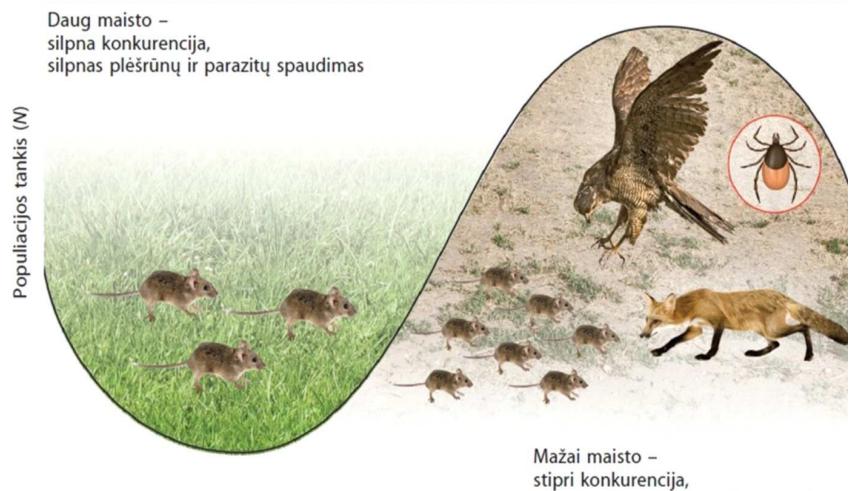
Kiek kitaip veikia biotiniai aplinkos veiksnių: kuo didesnė populiacija, tuo stipriau jie ją veikia, tuo daugiau mirčių jie sukelia. Ir atvirkščiai, kokiai nors populiacijai praretėjus, mirtingumas nuo biotinių veiksnių joje smarkiai krinta. Mat išretintai populiacijai paprastai pakanka maisto bei kitų išteklių, taigi ji mažiau nukenčia nuo bado ir konkurentų. Be to, ją santykinėje ramybėje palieka eksplotatoriai: plėšrūnai pereina prie gausesnio grobio, o parazitai išretėjusioje populiacijoje plisti galimybę beveik neturi (3.42 pav.). Tuo ir paaiškinamas tas faktas, kad gamtinės populiacijos yra retai be liekanos išnaikinamos išprastų joms konkurentų, plėšrūnų ar parazitų. Apibendrinant galima sakyti, kad gamtinės populiacijos yra reguliuojamos neigiamo grįztamojo ryšio principu: jų augimas anksčiau ar vėliau sukelia jų mažėjimą ir atvirkščiai (buferio analogija).

Bet kurios populiacijos dydį gamtoje paprastai reguliuoja visos jos nišos dalys, tiek abiotiniai, tiek ir biotiniai veiksnių. Tačiau tik pastarieji pasižymi efektyvaus reglatoriaus savybėmis, nes jų sukeliamas mirtingumas didėja sparčiau nei reguliuojamos populiacijos tankis. Kitaip tariant, kuo labiau didėja populiacija, tuo labiau priešinasi jos gyvoji apsuptys. Ir atvirkščiai, populiacijai vis labiau retėjant, biotinė aplinka tampa jai vis palankesnė, kol aplinka tampa populiacijai visais atžvilgiais palanki.

Turbūt tik pasitelkiant daugiaveiksnę hipotezę įmanoma įminti seniai ekologams ramybės nedavusių mišlę, būtent, kodėl kai kurie organizmai, rodos, visai neturėdami prieš (pavyzdžiui, spygliuotieji ir nuodingieji augalai, tokie pat gyvūnai), neigauna jokio ypatingo pranašumo kovoje už būvį, jie ne ką labiau išplitę, jų populiacijos ne ką gausesnės nei intensyviai eksplotuojamą rūsių. Peršasi toks atsakymas: greičiausiai todėl, kad šių organizmų gausą reguliuoja kažkokie kiti veiksnių iš to penketo, kuris buvo nurodytas anksčiau. Be to, pasipriešinimas iš tų, kitų, veiksnių pusės (jų sukeliamas mirtingumas) šiuo atveju turbūt turėtų būti didesnis nei išprasta kitoms, eilinėms, rūšims. Antraip būtų sunku suprasti, kodėl jos neplinta. Juk nepasižymi tendencija plisti ir stambūs plėšrūnai, nors jų taip pat niekas negali įveikti, išskyrus jiem kenkiančius parazitus.

Kiekviena rūšis stabilioje (koadaptuotoje) bendrijoje patiria lygai tokį aplinkos pasipriešinimą, kokį ji gali kompensuoti jai būdingu vislumu. Tačiau vieno ar kito aplinkos veiksnių sukeliamas mirtingumas skirtingose rūšyse yra labai nevienodas, jis priklauso tiek nuo rūšies savybių, tiek nuo ją supančios aplinkos ypatumų.

Ir atvirkščiai, jei kurios nors rūšies gausumas labai nukenčia nuo ją eksplotuojančių rūsių, greičiausiai ji yra stipri konkurentė. Aišku, kalbame apie nusistovėjusias (koadaptuotas) bendrijas. Žodžiu, silpną kovotojų už būvį gamtoje nėra, silpnos vienu atžvilgiu rūšys yra stiprios kitu požiūriu; kiekvienai rūšiai gamta yra sukūrusi tokį aplinkos pasipriešinimą (mirtingumą), kokį ji gali kompensuoti vislumu. O kuriam iš aplinkos veiksnių reguliacijoje tenka pagrindinis vaidmuo ir kuriam – šalutinis, priklauso nuo rūšies ir aplinkos ypatumų.



3.42 pav. Biotinės apsuptyties vaidmens reguliuojant populiacijų tankį konceptualusis modelis.

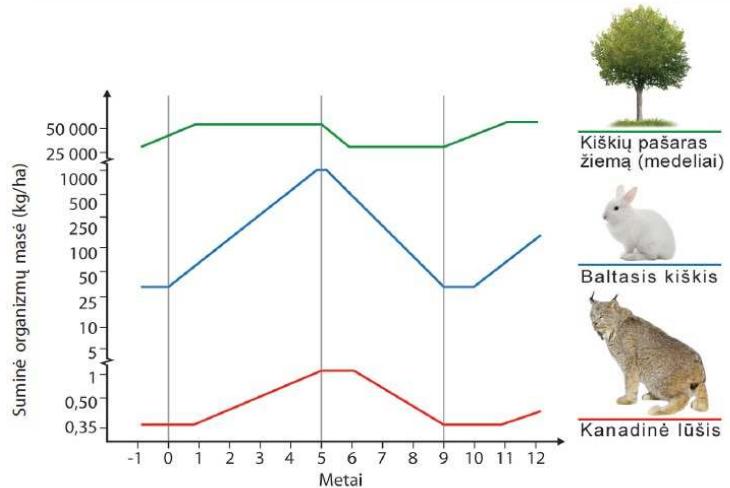
3.5.2. Daugiamėčiai ciklai

Baltojo kiškio populiacija Kanadoje vasarą maisto turi pakankamai, tačiau ilgais žiemos mėnesiais yra priversta misti spygliuočių pumpurais ir lapuočių šakelėmis (3.43 pav.). Kai kiškių populiacija smarkiai išauga, medeliai taip nuniokojami, kad didelė jų dalis žūsta, jų populiacijos nespėja atsigauti taip greitai, kad patenkintų augančius kiškių poreikius. Tada prasideda badmetis, kiškių imunitetas susilpnėja, atsiranda streso požymiu, juos apninka parazitai, dėl to mažėja kiškių gimstamumas, o mirtingumas smarkiai išauga ne tik iš bado, bet ir todėl, kad jie tampa lengviau prieinami plėšrūnams. Sumažėjus kiškių populiacijai, po kurio laiko pradeda mažėti ir beveik vien jais mintančių plėšrūnų (kanadinės lūšies) populiacija. Visa tai leidžia medelių populiacijoms po kelerių metų pertraukos vėl atsigauti, ir visas ciklas prasideda iš naujo.

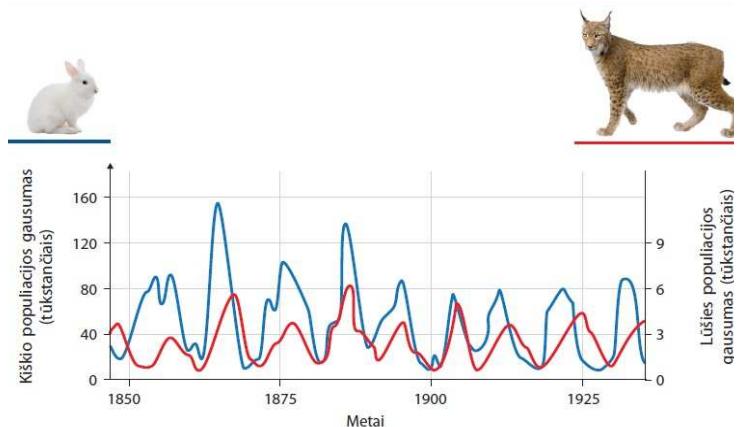
Tokius periodinius, turinčius plačią amplitudę, populiacijų dydžio svyrapimus ekologai vadina **plėšrūno ir grobio ciklais** (3.44 pav.). Šiuo konkrečiu atveju svyrapimų periodas yra 10 metų, o svyrapimų amplitudė – maždaug 10–160 tūkstančių kiškių ir maždaug 5–80 tūkstančių lūšių. Atkreipkite dėmesį, kad kreivės tarpusavyje nėra sinchroniškos (3.43 ir 3.44 pav.). Medeliai atsigaunant, kiškių pradeda gausėti po metų ar dvejų, o lūšių populiacija į tai sureaguoja dar po maždaug vienų metų. Ir atvirkščiai, kiškių gausai staigiai mažėjant, lūšys vis dar intensyviai dauginasi, nors šiuo laikotarpiu pasirodė lūšių jaunikliai priversti baudauti, jų mirtingumas išauga. Jei lūšys subrėstų ne per dvejus metus, kaip yra realybėje, o per du mėnesius, vėlavimo beveik nebeliktų, sumažėtų ir abiejų rūšių gausos svyrapimo amplitudė.

Čia mes susiduriame su abiem anksčiau minėtais reguliacijos tipais – iš apačios ir iš viršaus: augalai yra reguliuojami kiškių, o šių gausa priklauso ir nuo medelių („apačios“), ir nuo lūšių vienu metu (3.43 pav.). Atkreipkite dėmesį, kad čia esama ir netiesioginės sąveikos tarp augalų ir lūšių: pastarųjų gausėjimas leidžia augalam atsigauti (netiesioginis mutualizmas). Taigi, aiškinantis populiacijų dinamiką, niekada nereikia apsiriboti vien betarpiskos apsuptyes (nišos komponentų) poveikiu, antraip mes galime gauti iškreiptą tikrovės vaizdą.

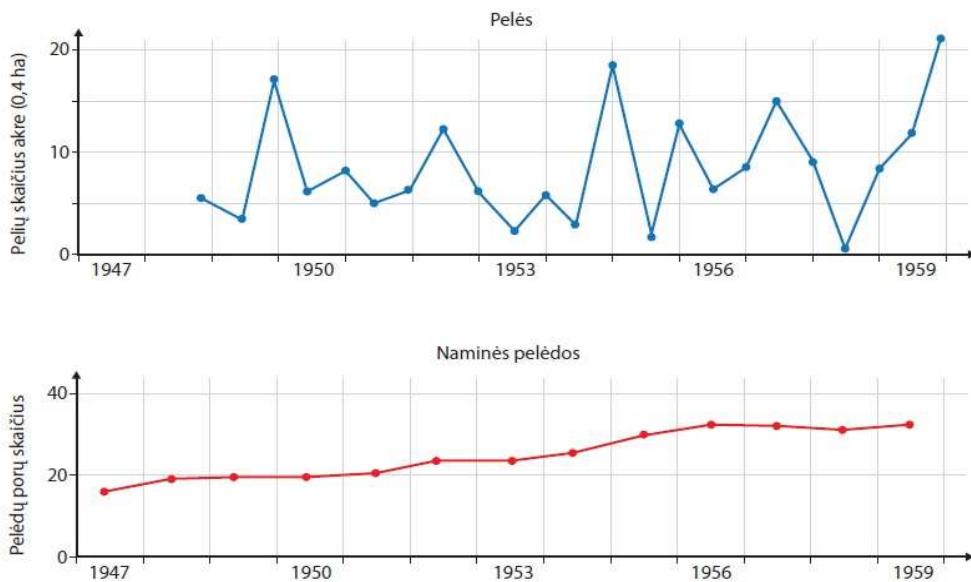
Pasakyti, kuri iš šių trijų mityba susietų grandžių iniciuoją daugiamėčius ciklus, kol kas nedrįstama. Iš pateikto paveiksllo susidaro išpūdis, kad augalai pradeda, paskui reaguoja kiškių ir, galu gale, lūšies populiacija. Bet gal čia pateikta ne visa priežastinė grandinė? Oponentai sako: kur dėjos galybė potencialiai galėjusių paveikti, bet tyrejų netirtų poveikių? Pavyzdžiui, gali būti ir taip, kad augalus veikia Saulės spinduliuotės intensyvumo svyrapimai, o kiškių gausą – dar ir fiziologinės, genetinės ar kitos prigimties veiksniai. Žodžiu, veiksnį, turinčių įtakos daugiamėčiams ciklams, gali būti daug.



3.43 pav. Baltojo kiškio populiacijos dydži, be parazitų, reguliuoja dar mažiausiai dvi grupės veiksnių: maisto kiekis ir plėšrūnai. Atkreipkite dėmesį į vėlavimus (laiko tarpus, skiriančius vienos kreivės pakilimus ir kritimus nuo kitos kreivės pakilimų ir kritimų) (Smith, Smith, 2009; pirminis šaltinis



3.44 pav. Daugiamėčiai baltojo kiškio ir kanadinės lūšies ciklai (http://mycozynook.com/36_06HareLynxPopCycles-L.jpg).



3.45 pav. Naminės pelėdos populiacija Didžiojoje Britanijoje beveik nereaguoja į žymius miško pelių populiacijų pokyčius (viršuje), nes jų gausumui sumažėjus, pelėdos pereina prie mitybos kitu grobiu, kurio šiuose kraštose netrūksta (<http://www.life.umd.edu/classroom/biol106h/L31/owl.jpg>).

Šiuo metu tyrėjai, nagrinėjantys daugiametį ciklų problemą, atrodo, yra atsidūrė tam tikroje aklavietėje, išeitis iš kurios, tikriausiai, bus ne tiek nauji metodai, kiek naujas mąstymo stilis, metodologija (Krebs, 1988, 2009; Lindstrom et al., 2001). Per vos ne šimtą pastarųjų metų šiam, vienam iš fundamentaliausių ekologijoje, uždavinui spręsti buvo išbandytí visi po ranka buvę metodai: stebėjimo, laboratoriniai, netgi lauko eksperimentai ir matematinis modeliavimas. Kaip rašo šie autorai, rezultatai kol kas, deja, daugiau negu kuklūs (daugiau žr. 8 skyriuje).

Daugiametiniai plėšrūno ir grobio ciklai dažniausiai vyksta tundroje, rečiau – vidutinio klimato juostoje. Be baltųjų kiškių ir lūšių ciklo, plačiai išgarsėjė yra lemingų, pelėnų ir jų plėšrūnų (lapių ir pelėdų) ciklai, nors šiaisiai atvejais svyravimų periodas yra ne 10, o 4 metai.

Manoma, kad tokie ciklai, pasižymintys tokiais dideliais individų gausos svyravimais, egzistuoja tik ten, kur rūšių įvairovė menka, todėl plėšrūnų ar augalėdžių racione vyrauja viena grobio ar augalo rūšis. Pavyzdžiu, baltieji kiškiai sudaro apie 80 % viso kanadinių lūšių maisto kiekio. Todėl lūšys ir reaguoja taip jautriai į kiškių populiacijos pokyčius. Lietuvos lūšių populiacija daug stabilesnė tikriausiai todėl, kad mūsų lūšys minta įvairesniu maistu: be kiškių, dar ir stirnomis, elniais, šernais, peliniais graužikais, paukščiais ir jų kiaušiniais. Sumažėjus vienos kurios nors rūšies maisto, mūsų lūšys gali pereiti prie kito grobio. Panašiai, atrodo, elgiasi ir naminės pelėdos (3.45 pav.), daugelis kitų plėšrūnų.

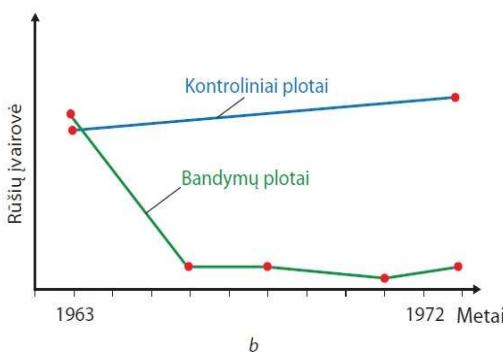
Tundroje, kur rūšių įvairovė maža ir mitybinės augalėdžių bei plėšrūnų nišos gana siauros, susidaro galimybė atsirasti daugiametiams plėšrūno ir grobio ciklams. Jų visai nepastebima ten, kur rūšių įvairovė didelė, o augalėdžių ir plėšrūnų nišos platesnės.

3.5.3. Eksploatatoriai palaiko eksploatuojamųjų įvairovę

Kaip minėta, esant gausiam pasirinkimui, plėšrūnai mieliau renkasi tą grobį, kurio populiacija didesnė ir tankesnė. Taigi jie pirmiausia renkasi stipriausias gildijoje konkurentes, taip palengvindami gyvenimą silpnnesnėms rūšims. Šitokiu būdu plėšrūnai neleidžia vienoms rūšims, kurios yra jų grobis, nukonkuruoti kitų, taigi jie prisideda prie rūšių įvairovės palaikymo. Tai dar viena priežastis, dėl kurios plėšrūnai, net ir smulkūs, turi gerą vardą tarp ekologų ir gamtosaugininkų.



a



3.46 pav. Jūros žvaigždes pašalinus, smarkiai sumažėjo jų grobio įvairovė (b); jūros žvaigždė éda midiją (a).

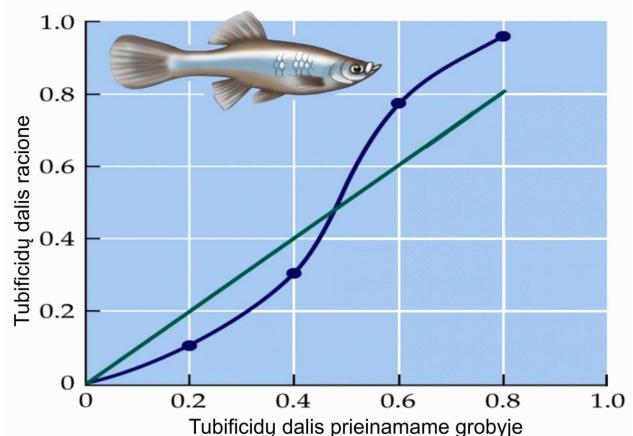
Prie šios išvados daugiausia prisidėjo lauko eksperimentai, iš kurių reikėtų paminėti klasikinį R. T. Paine darbą, paskelbtą 1974 metais (3.46 pav.). Jis atitvérė nedidelius vandenyno priekrantės laukelius potvynių ir atoslūgių zonoje ir išgaudė juose visas jūros žvaigždes (*Pisaster ochraceus*); šios plėšrūnės minta beveik vien tik midjomis (moliuskai) ir jūrų gilémis, kurių visada yra gana gausu. Tyrėjo veiksmai turėjo didžiulį poveikį: po kurio laiko buvo pastebėta, kad bandymų laukeliuose labai sumažėjo stambių bestuburių rūšių įvairovė, prisidaugino daug midijų ir jūrų gilių, kitos filtruojančių vandenį bestuburių rūsys arba buvo išstumtos visiškai, arba jų gausa stipriai sumažėjo. R. T. Paine padarė išvadą, kad, nesant pagrindinio plėšrūno, midijos tiesiog nukonkuravo savo silpnnesnes varžoves. Kontroliniuose, neapgaudytuose, laukeliuose įvairovė nesumažėjo, juose jūros žvaigždės, naikindamos midijas ir jūrų giles, talkino jų silpniesniems konkurentams. R. T. Paine pavadino jūros žvaigždes šios ekologinės bendrijos **kertine rūšimi**, t. y. tokia, kurios vaidmuo bendrijoje yra ypač didelis. Ši sąvoka plačiai vartojama ekologijoje po šiai dienai.

Manoma, kad plėšrūnai, o gal net ir visi gyvédžiai, teigiamai veikia ekspluatuojamų rūsių įvairovę, nes link vartoti ne negausias (silpnų konkurentų), o gausiausias (stiprių konkurentų) populiacijas.

Panašūs rezultatai buvo gauti ir stebint kitų plėšrūnų elgseną (3.47 pav.). Atrastas dėsningumas, matyt, tinka ir kitiems gyvédžiams, ne tik plėšrūnamams. Pastebėta, kad daugelis stambių augalėdžių pereina nuo mitybos vienų rūsių augalais prie kitų rūsių, kai pirmujų biomasė jų pastangomis sumažėja. Su tuo, beje, yra susietos ir tolimos sezoniinės paukščių bei žinduolių migracijos.

Kaip teigia Woolhouse su bendraautoriais (2001), daugelis parazitų néra siaurai specializuoti, kai kurie iš jų ekspluatuoja keliausdešimt rūsių. Taigi tokie parazitai gali lengvai persimessti nuo vieno, išretėjusio, šeimininko ant kitos, gausesnės, rūšies. Jei taip, tai jie gali palaikyti šeimininkų įvairovę tokiu pat būdu, kaip tai daro ir kiti gyvédžiai. Parazitologai įsitikinę, kad ši aplinkybė gali turėti neigiamų padarinių ir žmonijai, nes mūsų populiacija nepaliaujamai auga, tad kasmet atsiranda vis naujų ligų sukélėjų, perėjusių nuo laukinių gyvūnų prie žmogaus (ten pat; dar žr. Valkiūnas ir kt., 2007).

Šie ir čia nepaminėti kiti analogiški tyrimai leido padaryti išvadą, kad taikų konkurentų koegzistavimą gildijose lemia ne tik jau minėtas ištaklių pasidalijimas bei skirtumai abiotinėse nišose. Reikšmės greičiausiai turi ir ekspluatuojantys gildiją gyvédžiai.



3.47 pav. Gupiai pereina nuo retu laimikiu tapusio grobio prie to, kuris tampa santykinių gausesnis (šiuo atveju kirmélės tubificidai (*Tubificidae*)), po kurio laiko tai leidžia anksčiau ekspluatuotoms populiacijoms atsigauti. Diagonali – kreivė tuo teoriškai galimu atveju, jei gupiai mistų nepasirinktinai, t. y. jei tokio perėjimo nuo vienos dietos prie kitos nebūtų.

Vyresnės kartos Lietuvos gyventojai gerai prisimena tuos laikus, kai už nušautą vilką, nendrinę linę ar kitą stambų plėšrūną buvo mokamos premijos, ir tokia tradicija vyravo ne tik Tarybų Sajungoje. Ta-da netgi tarp zoologų vyravo požiūris, kad stambūs plėšrūnai turi būti išnaikinti, nes žudo naminius, medžiojamuosius ir kitus globtinus gyvūnus. Panašu, kad per medžius jie nematė miško. Šiam požiūriui pakeisti prireikė kelių dešimčių metų.

3.5.4. Reguliacijos sutrikimai

Kai kurie reguliacijos sutrikimo faktai buvo paminėti 3.4.4 skyrelyje. Čia bus pateikti dar keli. Kartu bus aprašytos priemonės, kuriomis kartais reguliaciją pavykdavo atstatyti.

1910 metais į nedidelę Šv. Pauliaus salą (Aliaska, Beringo jūra) buvo atgabenti 25 šiauriniai elniai. Saloje stambių plėšrūnų nebuvvo, tad elniai galėjo nekliudomai daugintis. Ir iš tikrujų, 1940 metais jų jau buvo virš 2000 (3.48 pav.). Tačiau paskui iš bado pradėjo kristi jaunikliai, o vėliau – ir suaugusieji. 1950 metais beliko vos 8 elniai. Ištyrus paaiškėjo, jog elniai dauginosi tol, kol pakako maisto – kerpių ir žolių. Maisto ištekliai nepajėgė atsinaujinti taip greit, kaip augo augalėdžių maisto poreikiai.

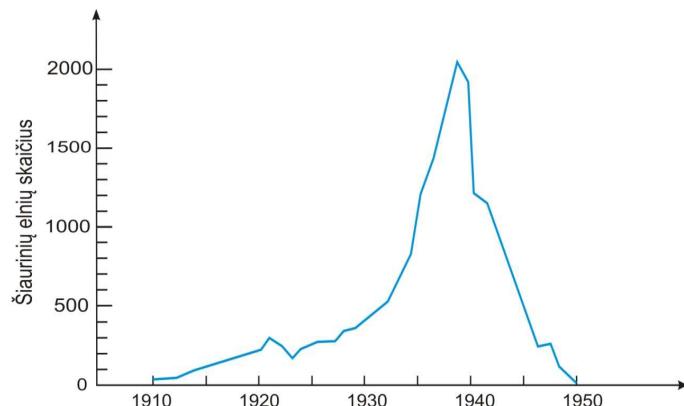
Kitas labai panašus atvejis – incidentas su juodauodegiais elniais Kaibabo plynaukštėje (JAV). 1905 metais šių elnių medžioklė buvo uždrausta, beveik išnaikintos juos medžiojusios pumos, vilkai, kojotai ir lūšys. Populiacija, iš pradžių neviršijusi 4000, pradėjo augti eksponentiškai ir 1925 metais jau buvo apie 100 tūkstančių individų, o aplinkos talpa, pagal mokslininkų apskaičiavimus, tebuvo vos 30 tūkstančių. Tod katastrofa buvo neišvengiama: per keliolika metų populiacijos dydis nukrito iki 10 tūkstančių. Priežastis ta pati – elniai tiek nuniokojo maisto išteklius, kad šie nespėjo atsinaujinti.

Išnaikinus plėšrūnus, grobio reguliacija dažnai sutrinka: populiacija auga tol, kol viršija aplinkos talpą. Tada prasideda masinė žūtis iš bado ir (ar) dėl ligų (parazitų išplitimo). Taip atsirado ir sutvirtėjo požiūris, kad plėšrūnai grobio populiacijos atžvilgiu néra besalygiskas blogis.

Prieš kelis dešimtmečius Lenkijoje buvo bandyta išnaikinti visas ūdras. Manyta, kad, išnaikinus šiuos plėšrūnus, tvenkiniuose ir ežeruose padaugės žuvų. Tačiau rezultatas buvo netikėtas: žuvų iš tikro pradžioje pagausėjo, tačiau netrukus atsirado ligų ir žuvų gausa sumažėjo maždaug iki pradinio lygio. Taigi šiuo atveju už plėšrūnus jų darbą atliko parazitai. Tad ūdras teko palikti ramybėje.

Kažkada, dar XVIII amžiuje, į JAV buvo atvežta Europoje (ir Lietuvoje) plačiai paplitusi paprastoji jonažolė (*Hypericum perforatum*). Naujoje tėvynėje ji pasirodė esanti dar stipresnė konkurentė. Ji masiškai išplito, ypač ganyklose, iš kurių ištūmė kai kurias vietines augalų rūšis. Tokia įvykių eiga buvo nepatenkinti gyvulių augintojai, nes jonažolė yra nuodinga galvijams (nors mažais kiekiais ir naudojama kaip vaistažolė). Kažkas pasiūlė atsivežti iš Europos lapgraužių (*Chrysolina quadrigemina*, priskiriami vabalams), ekspluatuojančių šią žolę. Taip ir buvo padaryta. Netrukus jonažolės populiacijos stipriai sumažėjo, paskui sumažėjo ir lapgraužių.

Kažkada iš Australiją iš Pietų Amerikos buvo atvežta kaktusų, o tiksliau – opuncija (*Opuntia*). Ilgainiui ji išplito šimtų milijonų hektarų plotė ir net okupavo ganykloms skirtus plotus, taigi tapo sunkiai išnaikinama piktžole. Daugelyje vietų kaktusai suformavo neper-einamus sąžalynus (3.49 pav.). Teko iš tikrosios kaktusų tėvynės atsigabenti natūralų šių kaktusų priėšą – drugį *Cactoblastis cactorum*, jo viškrai minta kaktusų audiniai. Tai buvo padaryta tik 1925 metais, t. y. praslinkus 60 metų po kaktusų introdukcijos. Jau 1935 metais Australijoje beveik nebeliko nei invazi-



3.48 pav. Nesant plėšrūnų, šiaurinių elnių populiacija Šv. Pauliaus saloje augo eksponentiškai (sprogo), kol buvo viršyta aplinkos talpa. Nuniojė išteklius, elniai pradėjo masiškai žūti.

nių kaktusų, nei šio drugio, nes jis beveik sunaikino savo mitybos ištaklius.

Panašiai buvo numalšintas europinio triušio populiacijos sprogimas Australijoje (3.50 pav.). Dvylika šių triušių porų 1859 metais atgabenta iš Europos ir paleista į laisvę. Buvo galvojama, kad medžiotojams teks daugiau laimikio, kurio šiaip jau Australijoje tuo metu buvo likę ne per daugiausia. XX amžiaus pradžioje triušių skaičius pasiekė kelis šimtus milijonų. Nespėta ne tik šaudyti (šeje triušiai kasa urvus ir juose slepiasi), bet ir nuodyti. Atėjo sunkūs laikai avių augintojams: triušiai nuėdė ganyklas, tvoros negalėjo pagelbėti, nes po jomis triušiai lengvai pasikasdavo. Galų gale kažkas pasiūlė užkrėsti triušius mikrosomos virusu, saikingai parazituojančiu vieną iš Pietų Amerikos triušių rūšių. Buvo laukta vieno iš dviejų: arba šis virusas bus visiškai neefektyvus, arba išnaikins Australijoje išplitusius triušius (koadaptacijos juk būti negalėjo). Viltys pasiteisino, bet tik iš dalies. Krito apie 99,9 % triušių, tačiau vienas kitas atsparus (dar prieš užkrėtimą egzistavęs) mutantas išliko. Jie kryžminosi tarpusavyje, taip dar labiau didindami savo atsparumą virusui. Tuo tarpu viruso virulentišumas, arba agresyvumas, mažėjo, nes kartu su išgaišusiais triušiais būdavo šalinami ir virulentiškiausi virusų genotipai. Ilgainiui triušių populiacija atsigavo, nors nepasiekė tokios gausos, kokia buvo prieš išplintant virusui.

Šis atvejis bent jau padėjo suprasti, kaip vyksta koevoliacija, kuri baigiasi saikinga eksplotacija. Pasirodo, tokiae koevoliacijai baigtis kartais nereikia tūkstantmečių, ji vyksta labai sparčiai.

Australijoje tikra nelaimė tapo ir tyčinė rupūžės agos (*Bufo marinus*, 3.51 pav.) introdukcija 1935 metais. Galvota, kad ji padės susidoroti su kai kuriais cukranendrių vabalais kenkėjais. Tačiau, kiek uždelsusi, ji greitai išplito visoje šiaurės rytų Australijoje, jos arealo ribos ir toliau stumiasi maždaug 30 km per metus greičiu. Tai stambus, vislus, rausis ir dar pritvinkęs nuodų gyvūnas. Ėda beveik viską ir daug: vos ne visus nariuotakojus, moliuskus, kitus varliagyvius, smulkius roplius, žinduolius ir paukščius – iš esmės visus, kuriuos gali įveikti. Agos išplitimą lydi vietinių gyvūnų įvairovės kritimas dėl konkurencijos ir išėdimo. Dauguma ją kaip grobį išbandžiusių plėšrūnų (krokodilai, sulaukėjė šunys, gyvatės) apsinuodija ir gaišta. Tiesa, pastebėta, kad plėšrūnai vis dėlto jau išmoko šio grobio nelaikyti tinkamu. Dar kitos rūšys, pavyzdžiui, varnos, išmoko naujoti tik tas rupūžių kūno dalis, kuriose nuodų yra mažiau. Taigi reguliacinių svertų po truputį atsiranda. Pažymėtina, kad tėvynėje (Pietų ir Centrinėje Amerikoje) šios rupūžės turi kur kas daugiau ir efektyvesnių, su jais koadaptuotų konkurentų, plėšrūnų, parazitų ir didelio pavojaus vietinėms ekologinėms bendrijoms nekelia. Pavyzdžiui, agos, šiuo metu užkariaujančios Australiją, neturi parazitinių nematodų, tokų įprastų jų tikroje tėvynėje.

Evoliucija sukuria ne tik rūšį, bet ir jos gausumą reguliuojančius svertus. Juos kokiui nors būdu panaikinus (o tai dažniausiai padaro žmonės), reguliacija sutrinka.



3.49 pav. Opuncijų sąžalynai Australijos ganyklose (http://www.aphis.usda.gov/plant_health/plant_pest_info/cactoblastis/downloads/images/austbefore.gif).



3.50 pav. Europinių triušių antplūdis Australijoje.



3.51 pav. Rupūžės agos dydis, nuodingumas ir rajumas – tai savybės, dėl kurių jos nusiaubė šiaurės rytų Australijos ekologines bendrijas.



3.52 pav. *Lebia grandis* (JAV). Čia jis éda kolorado vabalo kiaušinelius, bet naikina ir lervas. O jo paties lertos yra specializuoti kolorado vabalo léliukų parazitoidai (<http://1.bp.blogspot.com/XyBm-2MK85o/TZlOrUsekSI/AAAAAAAAlw/u3yFaZgWE0g/s1600/Lebia+grandis.jpg>).

Kurie mažina derlių, néra pageidautini. Ir atvirkščiai, visi mes raginami, pavyzdžiu, kelti inkilus ir taip padéti išplisti kenkėjų priešams, taigi, remiantis šia logika, ir augalų draugams. Visos šios priemonės vadinos kenkėjų ir piktžolių kontrole, arba **augalų apsauga**. O biologinė ji tampa tada, kai kovai su kenkėjais ir piktžolėmis naudojami ne pesticidai, o gyvieji organizmai ar jų ekstraktai (ištraukos). Soduose ir daržuose pageidautini ne tik varnénai ir zylés, bet ir ežiai, rupūžės, driežai, kregždės, musinukės, bitės, kamanės, boružės ir daugybė kitų gyvūnų (3.53 pav.). Pavyzdžiu, boružės ir jų lertos yra plėšrios, jos naikina amarus bei kai kuriuos kitus kenkėjus.

Aišku, kartais, kaip mes jau įsitikiname, labai praverčia ir kenkėjus bei piktžoles eksplotuojantys parazitai, tiek stambūs, pavyzdžiu, parazitinės vapsvos, tiek ir mikroskopiniai (patogenai). Visa ši armija talkininkų sunaikina gausybę kultūrinių augalų priešų, taip mažindami ir reguliuodami pastarųjų populiacijų dydį.

Kenkėjais laikomi ir stambūs organizmai, kurie késinasi į kultūrinius augalus. Tokių organizmų pavyzdžiai: šernai, stirnos, kiškiai, žąsys. Tada stambius plėšrūnus, kurie medžioja šiuos augalėdžius, reikėtų laikyti augalų draugais, taigi globotinais.

Organizmų skirtumas į žmonių, kultūrinių augalų ar gyvulių draugus ir kenkėjus yra subjektyvus ir dažnai nėra pagrįstas tvirtais argumentais.

Šioje vietoje reikėtų įterpti vieną pastabą. Laukinėje gamtoje nėra nei piktžolių, nei kenkėjų – kiekviena rūšis turi savo vietą. Organizmų skirtumas į naudingus ir žalingus yra pavojingas jau vien todėl, kad mes nesame pakankamai gerai ištýrę ryšių tarp jų. Vakar atrodžiusi žalinga, rytoj ta pati rūšis, geriau ją ištýrus, gali būti reabilituota, kaip tai ne kartą yra atsitikę. Be to, viskas priklauso dar ir nuo žmonių interesų, jų veiklos pobūdžio. Pavyzdžiu, vilkai augalininkystės specialistams yra neabejotini draugai, augalų mutualistai, o gyvulininkystė užsiimantiesiems – priešai, aršūs kenkėjai. Kaip tokiu atveju prieiti prie vieningo požiūrio?!

Beprecedentis mūsų pačių populiacijos augimas naujaisiais laikais – tai dar vienas reguliacijos su trikimo atvejis. Vargu ar pradinė *Homo sapiens* populiacija, egzistavusi prieš 200 tūkstantmečių, buvo didesnė nei keli milijonai. Moterys gimdydavo vos ne kasmet, tačiau populiacija augo iš lėto, nes mirtingumas buvo daug kartų didesnis nei šiaisiai laikais. Vis dėlto populiacija augo; ir ne tik todėl, kad iš kitų rūsių konkurenčių buvo atkariaujama naujų teritorijų. Žmonės įvaldė ugnį, statėsi primityvius būstus, dengėsi kailiais. Taigi jie galėjo pasklisti ir į regionus, kur klimatas buvo atšiauresnis nei atogrąžose –

Visiems mums gerai žinomas kolorado vabalas JAV perimetė nuo laukinių augalų ant bulvių 1850 metais. 1877 metais jis kažkokiu būdu pasiekė Vakarų Europą, o 1960 metais, keiliaudamas po kelis kilometrus per metus, – ir Lietuvą. Milžiniška apylaisvė niša (bulvių laukai) ir natūralių vartotojų nebuvinimas skatino neribotą dauginimąsi. Kaip ir galima buvo tikėtis, šio vabalo tėvynėje buvo aptikta ne viena eksplotuojanti juos parazitoidų ir plėšrūnų (3.52 pav.) rūšis, o naujojoje tėvynėje tokį, galima sakyti, visai neatsirado. Greičiausiai todėl šis bulvių kenkėjas taip masiškai ir plito.

Biologinės apsaugos priemonės – tai irgi bandymai atstatyti prastą reguliaciją. Kultūrinius augalus eksplotuojančius organizmus žemdirbiai vadina kenkėjais, o su augalais konkuruojančius – piktžolėmis. Tokie epitetai visai suprantami: visi, kurie mažina derlių, néra pageidautini. Ir atvirkščiai, visi mes raginami, pavyzdžiu, kelti inkilus ir taip



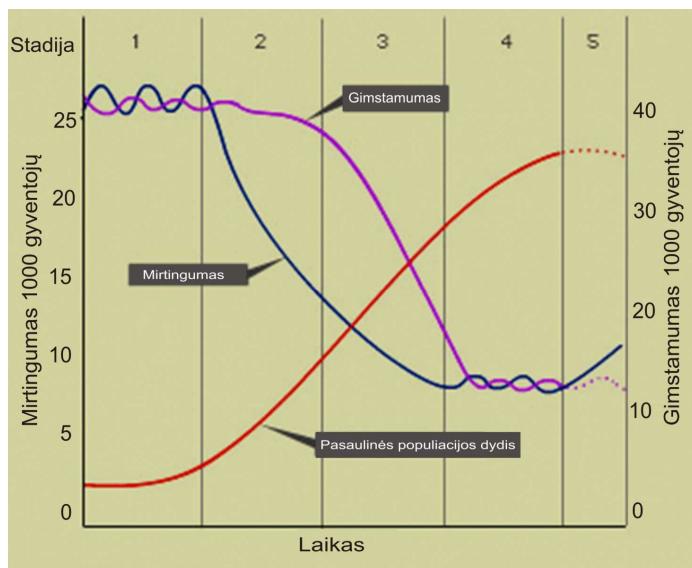
3.53 pav. Kopūstu kenkėjai (apibrėžta punktyru) ir juos eksplotuojantys plėšrūnai bei parazitai (išorinis ratas); globotinais laikomi tik pastarieji (<http://www.atozpestcontrol.com/images/bpc1.jpg>).

pirminėse žmonių gyvenamosiose teritorijose. Kitas svarbus iškovojimas – ginklais pasiekta pergalė prieš stambius plėšrūnus, kuriems žmonės ilgą laiką buvo tokis pat geidžiamas laimikis kaip ir kiti stambūs augalėdžiai. Prieš keliasdešimt tūkstančių metų, o gal ir dar anksčiau, vaidmenimis pasikeista, ir iš grobio žmogus pats tapo stambiu plėšrūnu, t. y. medžiotoju, kuriam sekasi. Tiesa, laukiniai augalai, jų vaisiai ir sėklas vis dar sudarė didžiąją jo valgiaraščio dalį.

Lūžis įvyko prieš maždaug 10 tūkstantmečių, kai atsirado žemdirbystė. Greičiausiai tai įvyko ten, kur dabar yra pietų Turkija ar Irakas. Beveik tuo pačiu metu buvo prijaukintos laukinės avys ir ožkos, vėliau – šernai ir galvijai. Žemdirbystė ir gyvulininkystė žmones iš klajoklių pavertė sėsliais gyventojais, pradėjo kurtis pirmosios gyvenvietės. Maisto stygiaus problema buvo beveik visiškai likviduota, ir žmonių populiacija pradėjo augti daug sparčiau nei iki tol. Kristaus laikais pasaulyje galėjo būti 100–200 milijonų gyventojų, viduramžiais – kelis kartus daugiau. Miestai augo, o kartu gerėjo sąlygos plisti parazitams, ypač patogenams. Tad pasaulinė žmonių populiacija kurį laiką liovėsi augti. Tam trukdė taip pat intensyvesnė nei anksčiau vidurūšinė konkurencija (padažnėje karai).

Naują progą žmonių populiacijoms augti suteikė mokslinė ir pramoninė revoliucija, prasidėjusi prieš maždaug tris šimtmečius. Atsirado mikrobiologijos ir higienos mokslas, ištobulėjo medicina, pradėta naudoti skiepus, prasidėjo mokslinės selekcijos amžius. Technikos naujovės gyvenimą padarė komfortiškesnį. Galu gale po ilgos profesinių sąjungų kovos mokslo ir technikos pasiekimais pradėjo naudotis ne tik turtingieji, bet ir paprasta liaudis. Mirtingumas mažėjo labai sparčiai, o gimstamumas – daug lėčiau. Taip buvo inicijuotas spartus augimas, vykstantis iki šiol (3.54 pav.). Šiuo metu (2012) pasaulyje gyvena per 7 mlrd. žmonių, ir jei tendencija išliks ta pati, jų padvigubės per artimiausius 40 metų. Kartais ši epi-zodą žmonijos istorijoje ekologai vadina **demografiniu sprogimu**. Jis įgavo naujų pagreitį prieš keliasdešimt metų, kai buvo pradėta naudoti antibiotikus ir susikūrė tarptautinių organizacijų, kontroliuojančių konfliktus tarp tautų. Tiesa, reikėtų pažymėti, kad kai kuriose šalyse, tarp jų ir Lietuvoje, gyventojų skaičius dėl įvairių priežasčių pastaraisiais metais ne didėja, bet mažėja.

Liko tik viena kita „smulkmena“, pavyzdžiui, anaiptol nėra aišku, ar kada nors mes baigsime karą su žemės ūkio kenkėjais ir žmonių ligas sukeliančiais mikroorganizmais. Mat ir vienų, ir kitų gretos, nepaisant mūsų pasiekimų, su metais ne retėja, o tik auga.



3.54 pav. Modelis, vaizduojantis dabartinio demografinio sprogimo betarpiskas priežastis ir būsimą situaciją: pirmoji stadija (1) – populiacijos santykinio stabilumo etapas, baigėsis prieš kelis šimtus metų; vėliau (2) dėl mokslinės, techninės ir socialinės pažangos mirtingumas pradėjo stagių mažėti, o gimstamumas beveik nepasikeitė; šiuo metu (3) pasaulinė populiacija vis dar auga (gimstamumas didesnis už mirtingumą), nors ne taip sparčiai kaip anksčiau, nes gimstamumas krinta sparčiau nei mirtingumas; pronozuojama (4), kad ateityje populiacijos dydis nusistovės, pasiekęs aplinkos talpą (http://www.free-photos.biz/images/science/earth_sciences/stage5.jpg).

Kaip ir bet kurių kitų organizmų, taip ir žmonių gausą ilgą laiką kontroliavo tie patys veiksniai: maisto stygiai, gausūs konkurentai, plėšrūnai, parazitai ir nepalankus klimatas. Ginklai, įrankiai ir kiti civilizacijos atributai buvo skirti tam, kad būtų sukurtas palankus mikroklimatas, atsikratyta stambių plėšrūnų ir konkurentų, išspręsta maisto problema. Galu gale prieš kelis dešimtmečius pasiekta pergalė, nors ir negalutinė, prieš patogenus, sukeliančius epidemijas, ir prieš smulkius konkurentus, puolančius žemės ūkio kultūras. Reguliatorių beveik nebeliko, mirtingumas smarkiai sumažėjo, o gimstamumas beveik nepakito. Prasidėjo demografinis sprogimas.

Apibendrinant galima teigti, kad žmogaus santykiai su gamta istorija – tai nuolatinė kova su nepalankia apsuptymi. Pasitelkės į pagalbą civilizaciją, žmogus vieną po kitos nukirto grandines, kuriomis gamta buvo jį supančiojusi, neleisdama jam daugintis neribotai.

Civilizuota žmonija – tai beveik laisva nuo gamtinių reguliatorių populiacija, intelektu ir išradimais tapusi stipriausia konkurentė.

Kaip į beprecedentį žmonių populiacijos augimą sureagavo gamta? Kažkada, dar XIV amžiuje, Europą nusiaubė maro epidemija ir nusinešė milijonus gyvybių. Vėliau, naujaisiais laikais, ištobulėjus medicinai ir higienai, ėmė rodyti, kad kovoti su infekcinėmis ligomis greitai bus baigtą visiškai. Tačiau realybė labai mus nuvylė. Naujujų laikų pranašu tapo masinis tuberkuliozės išplitimas ir gripo epidemija, 1918 metais nusinešusi 21 milijoną gyvybių. Bet ir tai buvo palaikyta atsitiktinumu. Netgi šiuo metu siaučiantis žmogaus imunodeficito virusas, sukeliantis AIDS, taip pat daugeliui neatrodo grėsmingas.

Specialistai (Woolhouse et al., 2001; Valkiūnas ir kt., 2007) perspėja, kad žmonių pastangos atsikratyti parazitų yra pasmerktos nesėkmėi. Kova su jais greičiausiai niekada nebus baigta vien todėl, kad, tapusi milžiniška apylaisve niša, žmonija kartu stimuliuoja naujų šios mitybinės nišos okupantų atsiradimą iš tų, kurie šiuo metu ekspluatuoja laukinius gyvūnus. Nors yra skiepų, antibiotikų ir gausybė kitų priemonių, mus parazituojančių organizmų rinkinys tik auga. Šiuo metu, atrodo, nėra kitos gyvūnų rūšies, kuri turėtų tiek parazitų, kiek mūsiškė – 1415 rūšių (Valkiūnas ir kt., 2007). Didžioji jų dalis „padovanoata“ mums laukinių ir naminių gyvūnų. Sunkinanti aplinkybė yra dar ir ta, kad, mažindama mirtingumą ir gamtinės atrankos spaudimą, žmonija pakeitė savo genofondą anaipolt ne geresne linkme. Neabejojama, pavyzdžiui, kad mūsų imuninė sistema yra silpnesnė nei mūsų protėvių.

Nors yra skiepų ir antibiotikų, panašu, kad laikui bėgant žmogų ekspluatuojančių parazitinių rūšių ne mažės, o daugės. Greičiausiai tai susiję ne tik su dažnesniais kontaktais, nematytu iki šiol tautų maišymusi, bet ir su nepaprastai padidėjusių gyventojų skaičiumi bei sutankėjusiomis populiacijomis.

Žmonijos ateitis turbūt daug priklausys nuo to, ar mes išmoksime naudotis ištakliais saikingai, kaip tai daro gyvėžiai laukinėje gamtoje. Kaip žinome, jie tai daro nesąmoningai, už juos ši darbą atlieka nei giami grįžtamieji ryšiai. Tas faktas, jog žmonių populiacijos vis dar auga, greičiausiai rodo, kad arba tokio pobūdžio ryšiai nėra įgavę reikiamų mastų, arba žmonija gana efektyviai šiuos ryšius nutrauko, pavyzdžiui, pesticidais ir antibiotikais. Stebinti gali nebent tas mūsų gal kiek perdėtas ir neturintis pagrindo pasitikėjimas savimi, įsitikinimas, jog ištaklių, kaip ir priemonių, atremiančių gamtos pastangas sureguliuoti gyventojų skaičių, vargu ar kada pritrūks.

4. EKOSISTEMOS

4.1. PAGRINDINIAI TERMINAI IR SAMPRATOS

Šiame poskyryje autorius bandys aprašyti sampratą apie ekosistemas; esminius šios sampratos bruožus suformulavo prieš daugiau nei keturis dešimtmečius broliai Odumai, G. E. Hutchinsonas, R. Margalefas ir B. C. Patennas (žr. Odum, 1971).

Ekosistema – vienoje vietovėje egzistuojančių gyvujų organizmų visuma, vadinama **ekologine bendrija**, ir jos **negyvoji apsuptis**, su kuria organizmai vienaip ar kitaip sąveikauja. Negyvają apsupty sudaro:

- **terpė**, arba substratas: vanduo, oras ir uolienos;
- **klimatiniai, hidrologiniai ir edafiniai (dirvos) veiksniai**, betarpiskai veikiantys gyvuosius organizmus;
- neorganinės maisto medžiagos, arba **biogenai (biogeniniai elementai)**: vanduo (kaip elektronų šaltinis), anglies dioksidas, fosfatai, amonio ir nitrato jonai, sulfatai ir kitos medžiagos, iš kurių augalai ir kiti gamintojai gamina organinius junginius; biogenams dar priskiriami kalis, magnis, kalcis, natris, geležis, manganas, boras ir kai kurie kiti cheminiai elementai, be kurių daugelis gamintojų negalėtų normaliai funkcionuoti; molekulinis deguonis, kaip ir kiti kvėpuojant naudojami oksidatoriai, nėra laikomas biogenu;
- negyva organinė medžiaga, arba **detritas**, – dumble, dirvoje ar vandenye ištirpę ar kito pavada lo organiniai junginiai: maita, išmatos, augalinės nuokritos ir ne iki galio suskaitytos organinės atliekos, esančios vandenye, dirvoje ar dumble.

E. P. Odumo (1971) supratimu, atskira ekosistema galima laikyti ežerą, kūdrą, upę, jūrą ir bet kurį kitą stabilių funkcionuojančią gyvujų organizmų ir aplinkos kompleksą. Niekas nedraudžia šią sąvoką vartoti netgi vandens lašo atžvilgiu, bet tik tada, jei tame laše esama bendrijos, gyvujų organizmų. Žodžiu, sampratoje apie ekosistemą nesama jokių taisyklių, kurios apibrėžtų minimalų ekosistemos dydį ar jos ribas.

Tačiau toks E. P. Odumo duotas supratimas apie ekosistemą yra gana ribotas, nes akcentuoja tik sandarą, struktūrinius ekosistemų bruožus. Todėl jis kartais ir vadinamas **struktūriui požiūriu** į ekosistemas. Greta jo Odumai ir jų bendradarbiai įvedė į ekologiją ir **funkcinių požiūrių**. Jis akcentuoja ne sandarą, o ryšius tarp sistemos elementų, jis klausia, ne iš ko sudaryta ekosistema, o ką ji veikia, kaip ji funkcionuoja. Be abejo, abu požiūriai yra vienodai geri, jie reikalingi, nes vienas kitą papildo.

Kaip rašo E. P. Odumas (1971), pirmasis ekologijos principas turi nusakyti ryšių tarp organizmų ir jų ryšių su negyvaja apsuptymi pobūdį. Jis pats šį principą formuluoja maždaug taip: nė vienas organizmas negali egzistuoti atskirtas nuo kitų organizmų arba nuo savo negyvosios apsuptyties, gyvoji ir negyvoji ekosistemos dalys taip susietos tarpusavyje, kad sudaro koordinuota veikla pasižymintių visumą.

Funkciniu požiūriu lokali ekosistema – tai visų pirma vietinis **medžiagų ciklas** ir jį lydintis **energijos srautas**. Grįžtant prie ekosistemos ribų klausimo, dabar galima teigti: lašas gal ir gali būti laikomas ekosistema, bet tik tada, jei tame vyksta bent minimalūs medžiagų bei energijos virsmai, garantuojantys ilgalaikį gyvybės egzistavimą. Taip turbūt reikėtų suprasti E. P. Odumą ir jo pasekėjus.

Čia šio vadovėlio autorius norėtų įterpti nedidelį komentarą. Ekosistemos samprata nėra formuluojama labai griežtai, todėl kartais, kaip ir šiuo konkrečiu atveju, atsiranda dviprasmybių. Anot vadovėlio autoriaus, lokalios ekosistemos sąvoka galėtų turėti kokį nors griežtą kriterijų, požymį, nesant kurio apie ekosistemą ir jos ribas kalbėti būtų sunku. Sistemų teorija teigia: atskira sistema galima laikyti aibę elementų, arba posistemų, ryšiai tarp kurių yra intensyvesni nei jų ryšiai su kitais elementais, nepriklausančiais sistemai. Nors šiai apibrėžčiai akivaizdžiai stinga griežtumo (be to, ji dar ir šiek tiek tautologiška), ekologams ji gali praversti. Jau vien todėl, kad praktiškesnio recepto, kaip apibrėžti sistemos ribas, atrodo, nesama. Taigi, kai ekologas teigia, kad jis tyrinėja kažkokio konkretaus ežero ekosistemą ar miško

masyvą, jis tikriausiai nori pasakyti ir štai ką: ryšiai tarp šiose vietovėse gyvenančių organizmų ir jų betarpiaškos negyvosios apsuptyes yra intensyvesni nei jų ryšiai su kita organizmais ar kita negyvaja apsuptyimi, todėl pastaruosius galima ignoruoti. Ar ekologai panašiai atvejais nusižengia tiesai? Be abejo, jei tiesa yra visuotinis sąryšis, tiksliau – teiginys, kad viskas su viskuo yra susiję. Tarkim, į ežerą įtekantis upelis bei lietaus nuotekos iš sausumos atneša į ežerą įvairių organinių ir neorganinių medžiagų, vandens paukščiai migruoja iš ežero, atgal ir panašiai. Aklinais atitvertų sistemų Žemėje nėra. Tačiau jei ekologai ir neteisūs teoriniu atžvilgiu, tai praktiniu požiūriu juos galima pateisinti, antraip pasaulisaptu sunkiai pažinus, jiems liktų vienas vienintelis tyrimo objektas – ekosistemų ekosistema, arba biosfera. Todėl jie priversti „skaldyti ir valdyti“, kaip tai sėkmingai daro ir kitų gamtos mokslų specialistai.

Kokia yra pagrindinė gyvosios gamtos funkcija, kaip galima nusakyti gyvybės veiklos esmę? I šį klausimą koncepcijos autoriai atsako maždaug taip. Gyvoji gamta akumuliuoja ir transformuoja medžiagas ir energiją. Augalai ir kiti gamintojai neorganines maisto medžiagas verčia į organines medžiagas, kartu šviesos energiją paversdami chemine energija; kvėpuojant ir skaidant organines medžiagas, jos virsta į neorganines, kartu cheminę energiją paverčiamą šilumine. Žodžiu, vienoms medžiagoms virstant į kitas, kartu viena energijos forma virsta į kitą:

neorganinės maisto medžiagos → organinės medžiagos → neorganinės maisto medžiagos;
šviesos energija → cheminė energija → šiluma.

Šiluma palieka sistemą, o atpalaiduotos kvėpuojant ir skaidant neorganinės maisto medžiagos gali būti vėl panaudotos gamintojų. Taigi medžiagos ekosistemoje juda ratu, ciklais (4.1 pav.), o energijos keliais yra vienakryptis, nuo gamintojų link organinės medžiagos vartotojų ir galiausiai – kosmoso.

Ekosistemos koncepcijoje teigama, kad medžiagų ciklas yra ne tik procesas, jungiantis bendrijos organizmus į vieną visumą, bet ir būtinas gyvybės atributas: be jo anksčiau ar vėliau žūtų visa gyvybė. Nesant ciklo, kauptuosi galutiniai gyvybinės veiklos produktai, o pradinių medžiagų atsargos, atvirkščiai, po kiek laiko išsektų. Medžiagų ciklo vaidmens akcentavimas – vienas iš pagrindinių (jei ne pagrindinis) ekosistemos koncepcijos ypatumų.

Ekosistemos sampratoje teigama, kad pagrindinė gyvosios gamtos funkcija – kaupti ir transformuoti energiją bei medžiagas. Ekosistema – tai, visų pirmą, medžiagų ciklas ir jį lydintis energijos srautas. Tik ekosistema gali būti laikoma daugmaž savarankišku gyvybės vienetu, nė viena rūšis Žemėje negebėtų be ryšio su kitomis rūšimis ilgą laiką funkcionuoti. Būtent medžiagų ciklai ir energijos srautai jungia visus gyvuosius organizmus į vieną visumą. Be šių dviejų atributų gyvybę įsivainduoti sunku.

E. P. Odumas (1971) taip nusako ekologijos tikslus: mes turime išsiaiškinti, kaip funkcionuoja gyvoji gamta. Nei daugiau, nei mažiau. Tikslas gana ambicingas, gal netgi pernelyg. Ką E. P. Odumas turi omenyje? Juk lygiai tokius pat žodžius gali ištarti ir, tarkim, molekulinės biologijos atstovas, ir jis bus bent iš dalies teisus. Iš konteksto, kuris lydi E. P. Odumo žodžius, galima padaryti išvadą, jog ekologai turi reikalą su pačiais bendriausiais gyvosios gamtos funkcionavimo bruožais, jie nežada nuodugniai tirti fiziologinių ar molekulinių gamtos funkcionavimo aspektų. Taigi, kai E. P. Odumas apibūdina gyvybę kaip sistemą, kuri vykdo anksčiau nurodytus energijos ir medžiagų virsmus, jis nori pasakyti, kad tai yra pati bendriausia gyvybės veiklos charakteristika. Ar tokio pobūdžio abstrakcijos naudingos? Greičiausiai, taip. Abstrakcija, kaip žinia, puikiai pravertė ne tik gamtos mokslams. Ne išimtis ir ši, nes visai neblogai atskleidžia kuriuos esminius gyvybės bruožus.



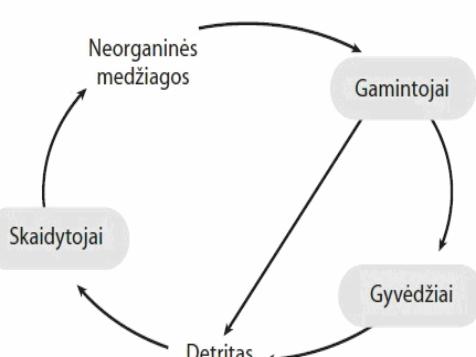
4.1 pav. Turbūt pats paprasčiausias iš visų galimų ekosistemos, tiksliau – medžiagų ciklo, modelis. Čia N, P, C, S – azotas, fosforas, anglis, siera.

4.1 lentelė. Priklasomybė tarp trijų funkcių karalysčių.

Karalystė	Priklasomybė
Gamintojai	Prikluso nuo skaidytojų (tieka medžiagas)
Gyvėdžiai	Prikluso nuo gamintojų (tieka medžiagas ir energiją)
Skaidytojai	Prikluso nuo gamintojų ir iš dalies nuo gyvėdžių (tieka medžiagas ir energiją)

Kaip toliau rašo E. P. Odumas (1971), visus gyvuosius organizmus galima suskirstyti į tris stambias grupes, „gyvosios gamtos funkcinės karalystes“: gamintojus, makrokonsumentus ir mikrokonsumentus, arba saprotrofus. **Gamintojai** – tai augalai, dumbliai, melsvabakterės ir kiti fotoautotrofai bei chemoautotrofai. Makrokonsumentai – organizmai, mintantys kitais organizmais, jų gyvaisiais audiniais. Tai augalėdžiai, plėšrūnai ir parazitai. Mikrokonsumentai – detritu mintantys organizmai: daugelis bakterijų, grybų, pirmuonių, gyvūnų. Ne visi šie organizmai yra maži (mikro-), todėl mes juos toliau vadinsime tiesiog detritofagais (detritaėdžiais, t. y. mintančiais detritu), arba **skaidytojas**. O makrokonsumentams geriau tiktą **gyvėdžių**, arba biofagų, pavadinimas. Konsumentų, arba **vartotojų** (dar kitaip – heterotrofų), kategorijai priskirtini skaidytojai ir gyvėdžiai. Pagal E. P. Odumą, šios trys funkcinės karalystės yra susietos tarpusavje priklasomybės ryšiais (4.1 lentelė). Vartotojai prikluso nuo gamintojų, kurie tiekia jiems ir medžiagas, ir energiją. Tačiau ir gamintojai nėra savarankiški funkcionalavimo kontekste, bent jau medžiagų atžvilgiu. Jei skaidytojai nuolatine savo veikla neprodukuotų neorganinių maisto medžiagų kaip galutinių savo metabolizmo produktų, gamintojai greitu laiku žūtų, paskui toks pat likimas ištiktu ir kitus organizmus. Taigi gal ir galima augalus ir kitus gamintojus vadinti autotrofais (savarankiškai mintančiais), ši terminą suprantant kaip nepriklasomybės nuo kitų organizmų liudijimą, kaip tai kartais ir daroma, bet dažnai tyrejų šis pavadinimas gali ir suklaidinti, tad gal geriau šiame kontekste jo nevartoti.

Kaip žinia, daugiau nei 2 mlrd. metų ekosistemos buvo „nepilnavertės“, nes teturėjo tik dvi funkcinės karalystes: gamintojus ir skaidytojus. Pirmieji gyvėdžiai atsirado „neseniai“, prieš maždaug 1 mlrd. metų. Tad galima galvoti, jog gyvėdžiai nėra būtinės ekosistemos komponentas: be jo ekosistemos turbūt apsieidavo anksčiau, tad galėtų apsieiti ir dabar. Medžiagų ciklai egzistuoja beveik vien tik gamintojų ir skaidytojų pastangomis, juose gyvėdžiai atlieka tik pagalbinį vaidmenį. Tiesa, visi gyvėdžiai kvėpuoja, produkuodami greta kitų medžiagų ir biogenus, tarkim, anglies dioksidą ir vandenį, taigi, be kitos veiklos, jie atlieka ir skaidytojų vaidmenį. Bet medžiagų ciklai galėtų be vargo apsieiti be gyvėdžių veiklos rezultatų. Tai pravartu turėti omenyje kiekvienam išsilavinusiam mūsų visuomenės piliečiui, ypač tam, kuris mano, jog saugoti ir globoti reikia visų pirma stambius laukinius gyvūnus, na, aišku, ir patį žmogų. Tačiau realybė yra kiek kita: gyvūnai nėra savarankiški funkcionalavimo požiūriu, jie yra savotiški įnamiai, senųjų ekosistemų užkuriai, kurie naudojasi kitų organizmų sukurtais gyvybingumo garantais – gamintojų nuolat kaupiama chemine energija ir skaidytojų link detrito (jie juk irgi žūsta, virsdami detritu). Vis dėlto likime prie schemas, parodytos paveiksle, nes mūsų tikslas šiuo atveju – gauti ekosistemos modelį, atspindintį esminius jos ryšius. Modelis neturi būti toks smulkus, kad detalės užgožtų tai, kas yra svarbiausia.



4.2 pav. Kiek sudėtingesnis, palyginti su pavaizduotu 4.1 pav., ekosistemos modelis. Čia rodyklės rodo medžiagų perdavimo iš vieno ekosistemos bloko į kitą kryptį (Lekevičius, 2000).

Reziumuojant galima pastebeti, kad ekosistemos koncepcijos kūrėjai išryškino medžiagų ciklų ir juos lydinčių energijos srautų svarbą žemiskajai gyvybei. Jų supratimu, būtent medžiagų ciklai susieja ekologinės bendrijos organizmus į vieną visumą. Siame kontekste rūsys tampa ne tik tikslu sau, bet ir priemone, nes kiekviena iš jų turi daugiau ar mažiau įtakos visa apimančiam medžiagų ciklui. Tikslas sau jos negali būti vien todėl, kad nė viena rūsis nefunkcionalo savarankiškai. Toks požiūris iš esmės keičia iki tol vyrovusių biologų pasaulėžiūrą.

Ekosistemos samprata, iškélusi į pirmą vietą organizmų tarpusavio priklausomybę, kartu gerokai papildė Darvino „kovos už būvi“ sampratą. Apie tai, kad rūsys ne tik kovoja tarpusavyje, bet ir bendradarbiauja, buvo gerai žinoma ir pačiam Darwinui, ir daugumai vėliau gyvenusių biologų. Tačiau tik nedaugelis iš jų įsivaizdavo, jog šis bendradarbiavimas yra nuožęs taip toli.

Gyvybė, teigia ekosistemos sampratos autoriai, negalėtu išlikti be medžiagų ciklo, kuriam egzistuoti būtinės bent dvi funkcinės karalystės: gamintojai ir skaidytojai. Taigi viena kuri rūsis yra priklausoma ne tiek nuo kitos kokios nors konkrečios rūšies, kiek nuo lokalaus medžiagų ciklo, o šis yra ekologinės bendrijos bendros veiklos rezultatas.

Nesunku pastebeti, kad kai kurios ekosistemos sampratos formuluotės šiek tiek primena tas, kurios mis naudojosi ir F. Clementsas, ekologas, sukūrės bendrijos kaip superorganizmo koncepciją (žr. 1.2.2 skyrelį). Ar visa tai reiškia, kad E. P. Odumas ir jo bendraminčiai linkę žiūrėti į ekosistemą kaip į superorganizmą? Vargu, nes šie ekologai neteigia, jog rūsys yra nepamainomos, t. y. vienai ar kitai rūšiai iš bendrijos iškritus, ekosistemą ištiktų katastrofa. Be to, akcentuodama bendradarbiavimą, ekosistemos koncepcija neignoruoja ir to faktą, kad gyvojoje gamtoje svarbią vietą užima ir konkurencija, plėšrumas bei parazitizmas. Biologai, remdamiesi Darwinu, klasifikuoją pastaruosius santykius tarp rūšių kaip „kovą už būvi“. E. P. Odumas (1971) savo vadovėlyje jiems skiria nemažai vietas, tačiau pernelyg smulkiai jų neaprašo, nes pagrindiniu ekologijos objektu vis dėlto laiko ekosistemą, o ne populiaciją.

Tačiau ekosistemos koncepcija, nors ir atsiribojusi nuo superorganizmo idėjos, dar mažiau dera prie H. A. Gleasono ir L. Ramenskio pozicijos (žr. 1.2.2 skyrelį), pagal kurią rūsis, koegzistuojančias vienoje bendrijoje, sieja tik bendras atsparumas klimatiniams ir edafiniams (dirvos) veiksniams. Rūšių deriniai, kuriuos mes vadiname bendrijomis, nėra suburti vien aklų abiotinių jėgų, teigia ekosistemos koncepcija. Šie deriniai neatsitiktiniai, nes tik tam tikras rūšių, tiksliau, jų vykdomų funkcijų kompleksas gali užtikrinti bendrijos gyvybingumą ir stabilumą.

INTARPAS

Sistemų teorija ir ekosistemos koncepcija

Sistemų teorija, arba sistemologija, atsirado apie 1948 metus, kai iš spaudos išėjo N. Vynerio „Kibernetika“ ir kai dar po metų L. von Bertalanffy pradėjo leisti žurnalą „Bendrosios sistemos“. Nors abi šios disciplinos, kibernetika ir **bendroji sistemų teorija** (BST), turi daug bendra, jos niekada nesusiliejo į vieną moksłą. Mat kibernetikai buvo linkę visą dėmesį skirti techninėms sistemoms, jų valdymui ir automatizavimui, o BST atstovai svajojo apie labai sudėtingų sistemų, tokų kaip skruzdėlynas, ekonomika ar ekosistemos, pažinimą. Buvo manoma, kad visoms šioms sudėtingoms sistemoms būdingi kažkokie bendri bruožai ir kad BST tikslas – šiuos bruožus aptiki.

Kurį laiką BST buvo daugiau filosofijos nei mokslo sritis, tačiau jau XX amžiaus 7-ajame dešimtmetyje ją perėmė griežto mąstymo šalininkai, ir ji tapo nepaprastai madinga tarpdisciplinine mokslo šaka. Kibernetika ir BST žavėjosi turbūt visi be išimties ekosistemos sampratos kūrėjai, ypač H. T. Odumas ir B. C. Pattenas. Galima turbūt teigti, jog be šių dviejų disciplinų nebūtų ir ekosistemos koncepcijos.

Sistemologija – tai tarsi akiniai, per kuriuos žvelgdamas tyrejas mato kiek kitokį pasaulį, negu įprastas daugumai. Pirmiausia jis bando aprėpti kuo daugiau objektų ir ryšių, neskirstydamas visumos į dalis. Taigi visi sistemologai yra nepataisomi **holistai** (graik. *holos* – visas). Ryšiuose tarp objektų jie ieško tvarkos, organizacijos, valdymo, invariantų, kad galėtų atrasti bendrą visų organizuotų ar neorganizuotoms sistemų „vardiklį“. Be abejo, kad atrastų, kas yra bendra tarp daugiausčio organizmo, skruzdėlyno, ekonomikos ir ekosistemu, jie priversti atsiriboti nuo daugelio detalių ir palikti, tarkim, tik

valdymo ir funkcinio pavaldumo aspektus. Kad ir kaip būtų keista, sistemologams, atrodo, pavyko mokslinę bendruomenę įtikinti, kad visos tik ką nurodytos sistemos, iš pirmo žvilgsnio tokios skirtinėgos, turi nemažai bendrų bruožų.

Kaip, žvelgiant per šiuos „akinius“, atrodo populiacijos ir ekosistemos? Pirmiausia, šioms sistemoms yra būdinga **struktūrų hierarchija**, arba organizacijos lygmenys. I globalios ekosistemos (biosferos) sudėtį įeina lokalios ekosistemos, sudarytos iš negyvosios apsuptyes ir ekologinės bendrijos, i bendrijų sudėtį įeina rūšys ir taip toliau iki atskirų makromolekulių, atomų ir elementariųjų dalelyčių. Tokiais atvejais sistemologai sako: mažesnės sistemos yra didesnių posistemai. Gyvosioms sistemoms taip pat būdinga ir **funkcijų hierarchija**. Paprasčiau tariant, gyvojoje gamtoje egzistuoja darbo pasidalijimas. Arba dar kitaip: gyvujų sistemų dalys nėra nepriklausomos funkcionalavimo požiūriu. Tarkim, daugiausčiam organizmui būdingos funkcijos (augimas, gyvybingumo palaikymas ir dauginimasis) yra padalytos į mažesnio masto funkcijas, kurias vykdo organų sistemos ir atskiri organai, šios – į dar smulkesnes, būdingas audiniams, ir taip toliau iki funkcijų, būdingų atskiroms makromolekulėms.

Tačiau funkcijų hierarchija nėra vien gyvybės bruožas. Laikrodžio ar automobilio dalys taip pat yra specializuotos, arba pasidalijusios darbą. Ir vis dėlto skirtumas tarp organizmo ir laikrodžio ar automobilio kaip sistemų yra esminis: organizmo dalys gali augti, daugintis, jis reaguoja į aplinkos pokyčius ir geba prie jų prisitaikyti keisdamas savo metabolizmą, morfologiją ar elgseną. Nei laikrodis, nei automobilis tokių savybių neturi. Tokiais atvejais sakoma: organizmas yra ne tik prisitaikęs, bet ir prisitaikantis, o laikrodži, kaip ir automobilį, galima tik pritaikyti.

Populiacijos ir ekosistemos, skirtingai nuo daugiausčio organizmo, yra „palaidos“ sistemos: jų posistemai atskirti erdvėje, tai suteikia jiems kur kas daugiau laisvės, nei jos turi organai ar audiniai. Tačiau ir šiose sistemoje esama to, ką galima pavadinti darbo pasidalijimu, arba funkcijų hierarchija. Tarkim, lytinio dauginimosi funkcija yra „padalyta“ patinams ir patelėms. Nė vienas iš lytinių partnerių šios funkcijos negali atlkti be kito. Dar subtilesnė specializacija yra, tarkim, bičių šeimoje ar skruzdėlyne. Panašiai ir su ekosistema: šiuo atveju bendra funkcija (medžiagų ciklas ir jų lydintis energijos srautas) yra „padalyta“ į daugybę dalinių funkcijų, kurias vykdo atskiros rūšys, dalyvaujančios cikle. Rūšys nėra savarankiškos funkcionalavimo požiūriu, jos negali išgyventi be medžiagų ciklo, kurio „suktis“ nė viena iš jų nėra pajėgi.

Ir vis dėlto populiacijos ar ekosistemos negali būti laikomos superorganizmais jau vien todėl, kad šių sistemų posistemai naudojasi didesne laisve nei organai ar audiniai. Rūšys šią laisvę, suprantama, panaudoja saviemis tikslams – dauginasi ir plinta. Ir jos tą darytų be galio ir be krašto, jei joms nė kliudyti išorinės aplinkybės: visų pirma, tokį pat tikslų siekia ir kitos rūšys, o ištekliai juk yra riboti. A. Koestleris 1967 metais gana taikliai nusakė santykį tarp visumos ir dalies pobūdį sistemoje, organizuotose panašiai kaip ekosistemos ar ekonomika, panaudodamas dviveidžio Jano įvaizdį: vienas jo veidas, atsuktas į aukštėsnį organizacijos lygmenį, šviečia nuolankumu, o kitas, nukreiptas į žemesnį, – tai despoto, išpažistančio tik savą naudą, veidas. Taigi, be taikaus sambūvio ir darbo pasidalijimo, šiuose organizacijos lygmenyse neabejotinai esama ir „kovos už būvį“, ir Darvinas, šią aplinkybę pabrėždamas, tikriausiai buvo teius.

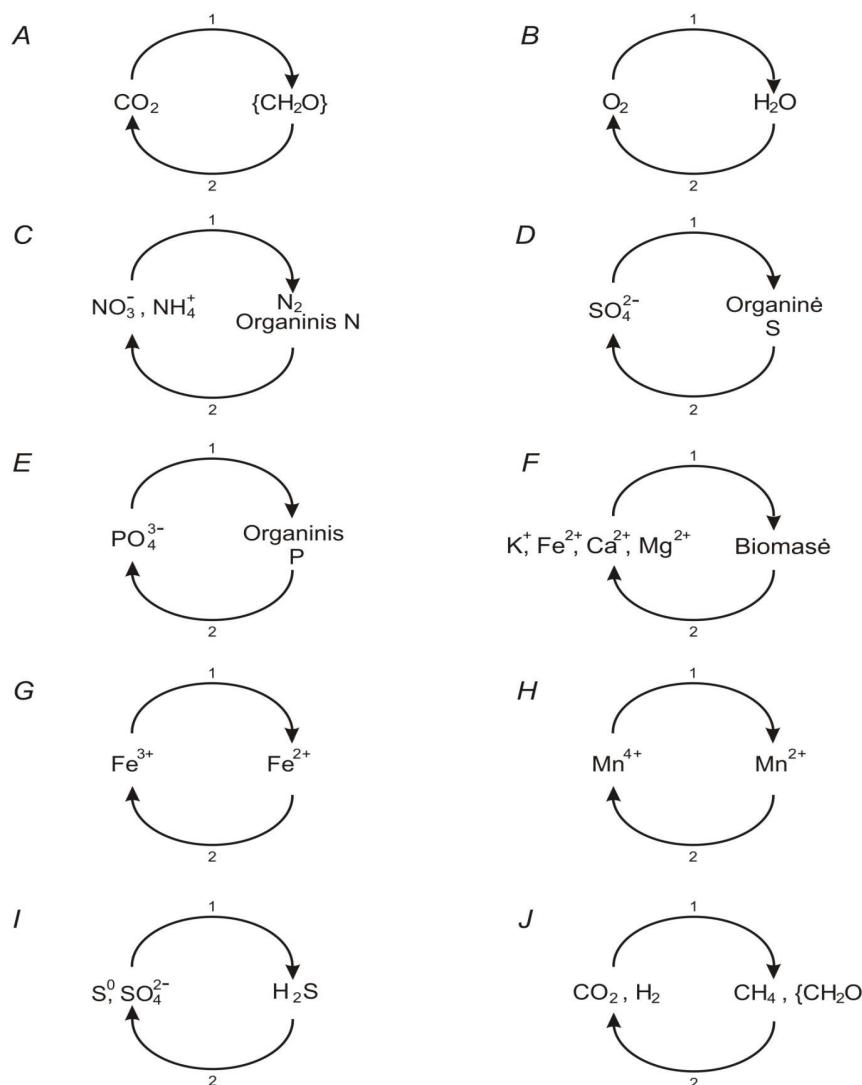
Anot sistemologų, jei kur nors aptikote funkcijų hierarchiją, ieškokite ir **valdymo hierarchijos**, tikriausiai surasite ir ją. Dažnai valdymo funkciją vykdo specialūs organai, tarkim, parlamentas kartu su vyriausybe, kariuomene ir teismais. Dažname daugiausčiam organizme – nervų sistema ir (ar) hormonai. Tačiau valdymas gali būti ir pasyvusis, arba difuzinis, kai aiškaus valdymo organo nėra, nors koordinacija egzistuoja. Būtent toks valdymo tipas yra būdingas populiacijoms ir ekosistemoms. Galima teigti, kad šios sistemos turi savivaldą: draudimų ir leidimų atsiranda sąveikaujant daugmaž lygiaverčiams valdymo požiūriu posistemiams. Kartais šiuos leidimus ir draudimus vadina tiesiog apribojimais (angl. *constraints*). Teisinga sakyti ir kitaip: populiacijoms ir ekosistemoms yra būdinga saviorganizacija. Sistemologai tokio valdymo bruožą randa, tarkim, ir laukinio kapitalizmo ekonomikoje, siautusioje didžiojo ekonomisto A. Smito (1723–1790) laikais: Anglijos Vyriausybė suteikė laisvę savos visuomenės nariams kur tik nori apsigyventi, ką tik nori gaminti, parduoti ir pirkti (net darbo jėgą), o visa kita paliko moralei ir savieigai. Šalies ekonomika ne tik nepražuvo, bet susireguliuavo pati ir augo stebetiniais tempais vien privataus interesu stumiamą. Tiesa, vėliau, nuo XIX a. vidurio, Vyriausybei vis dažniau tekėdavo įsikišti – vien ekonominii subjektų morale ir sąmoningumu, pasirodo, pasikliauti pavojinga.

4.2. VIETINIAI MEDŽIAGŲ CIKLAI

4.2.1. Pagrindiniai terminai ir teiginiai

Yra mažiausiai 22 cheminiai elementai, be kurių organizmai negali augti ir daugintis arba bent jau normaliai funkcionuoti. Skiriama makroelementai (C, O, H, N, P, Ca, Mg, S, Cl), kurių organizmams reikia savykinai daug, ir mikroelementai (Fe, Mn, Mo, Cu, Si, Na, I ir kt.), kurių reikia savykinai nedaug.

Neorganines maisto medžiagas, arba biogenus, gamintojai verčia į organines medžiagas, kartu sukaupdami cheminę energiją. Dalį šių medžiagų jie patys vėl paverčia į neorganines kvėpuodami. Kita dalis medžiagų ir juose sukaupta cheminė energija atitenka vartotojams. Šie transformuoja maiste esančias medžiagas tokiu būdu, kad jos virsta savais audiniais ir ląstelėmis. Be to, vartotojai savo ruožtu kvėpuoja, toliau versdamai organines medžiagas į neorganines, kol galų gale, mitybos „konvejerio“ gale, lieka tik biogenai, t. y. pradinės medžiagos, kurias gamintojai vėl gali panaudoti biosintezei. Toks medžiagų ciklo išsivaizdavimas yra ir paprastas, ir patogus, nors jis toli gražu neatspindi tos medžiagų virsmų įvairovės, kurią mes matome ekosistemose (4.3 pav.).



4.3 pav. Kai kurie medžiagų ciklai, pateikti konceptualiuoju modeliu (pagal Schlegel, Jannasch, 1981; Schlesinger, 2004).

4.3 pav. supaprastintai parodyti tokie medžiagų ciklai:

A – anglies ciklas: 1 – asimiliacija, arba anabolizmas, vykdo visi autotrofai; 2 – disimiliacija, arba katabolizmas (kvėpavimas ir skaidymas), vykdo daugelis heterotrofų, arba vartotojų, ir gamintojų.

B – deguonies ir vandenilio ciklas: 1 – kvėpavimas, vykdo visi aerobiniai organizmai; 2 – oksigeninė (deguonij gaminanti) fotosintezė, vykdo augalai, dumbliai ir melsvabakterės.

C – azoto ciklas: 1 – asimiliacija, vykdo daugelis autotrofų; anamoksinė reakcija ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^-$), vykdo anamoksinės bakterijos; denitrifikacija, vykdo denitrifikuojančios bakterijos; 2 – azoto mineralizacija (organinis N \rightarrow NH_4^+), vykdo daugelis skaidytojų ir nitrifikuojančios bakterijos ($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_3^-$); biologinė (N₂ \rightarrow NH_4^+) ir atmosferinė (N₂ \rightarrow NO_3^-) azoto fiksacija.

D – sieros ciklas: 1 – asimiliacija, vykdo daugelis autotrofų; 2 – mineralizacija, vykdo daugelis skaidytojų.

E – fosforo ciklas: 1 – asimiliacija, vykdo daugelis autotrofų; 2 – mineralizacija, vykdo daugelis skaidytojų.

F – metalų ciklai: 1 – asimiliacija, vykdo daugelis autotrofų; 2 – mineralizacija, vykdo daugelis skaidytojų.

G – mikrobinis geležies ciklas: 1 – geležies redukavimas, vykdo geleži redukuojančios bakterijos; 2 – geležies oksidavimas, vykdo geleži oksiduojančios bakterijos.

H – mikrobinis mangano ciklas: 1 – mangano redukavimas, vykdo manganą redukuojančios bakterijos; 2 – mangano oksidavimas, vykdo manganą oksiduojančios bakterijos.

I – mikrobinis sieros ciklas: 1 – sieros ir sulfatų redukavimas, vykdo fotosintetinančios sierabakterės, sierą redukuojančios ir sulfatus redukuojančios bakterijos; 2 – vandenilio sulfido oksidavimas, vykdo fotosintetinančios ir bespalvės sierabakterės.

J – mikrobinis anglies ir vandenilio ciklas: 1 – anglies dioksido ir vandenilio asimiliacija, vykdo metaną gaminančios bakterijos, fotosintetinančios sierabakterės ir vandenilį oksiduojančios (oksidatoriai: O₂, NO₃⁻, S⁰, SO₄²⁻, Fe³⁺, Mn⁴⁺, CO₂) bakterijos; 2 – anaerobinis skaidymas ir anaerobinis kvėpavimas, vykdo daugelis skaidytojų, fotosintetinančios sierabakterės, metaną oksiduojančios bakterijos ir vandenilį oksiduojančios bakterijos.

Medžiagų ciklai nėra uždari (žr. 4.1 pav.): sausumoje medžiagos yra išplaunamos ar išpustomos, vandens ekosistemose jos palieka ciklą ilgam užsikonservuodamas dugno nuosėdose, kai kurie junginiai virsta dujomis ir tokiu pavidalu palieka vietines ekosistemas. Be to, medžiagas iš vienų ekosistemų į kitas perneša ir patys organizmai migruodami. Tačiau medžiagų yra ne tik prarandama, bet ir įgyjama. Dalį medžiagų ekosistemos gauna su krituliais, dalį – dėl uolienu dūlėjimo, dar kita dalis atkeliauja iš kaimyninių ekosistemų. Kiekvienoje ekosistemoje esama organizmų, gebančių fiksuoti molekulinį azotą, taip jie iš dalies kompensuoja neišvengiamą šio elemento praradimą dėl išplovimo, denitrifikacijos ar anamoksinės reakcijos (žr. 4.3 pav., C).

Ekosistemos koncepcijos autorai nuolat pabrėžia, kad gamtoje esama apytikrio balanso tarp medžiagų praradimo bei jų įsigijimo. Nesant tokio balanso, gyvybės egzistavimas būtų problemiškas. Juos, reikia manyti, stebino dvi krintančios į akis aplinkybės:

1. Dauguma pasaulio ekosistemų, kurių nepalieta niokojanti žmogaus ranga, greičiausiai išsilaikė mažai pakitusios per pastarajį geologinį laikotarpį, išskyrus tuos momentus, kai jas ištikdavo katastrofos (apledėjimai, ugnikalnių išsiveržimai, kosminės kilmės katastrofos ir pan.). Šis faktas byloja, kad visą šį laikotarpį buvo išlaikomas medžiagų balansas. Juk netgi labai mažas medžiagų praradimo pervažis, besitęstantis tūkstančius ir šimtus tūkstančių metų, turėjo dabartinių ekosistemų vietoje palikti bevaises dykumas. Tiesa, šiuolaikinis mokslas kol kas nepajėgus atsakyti į klausimą, kokiais mechanizmais šis balansas yra pasiekiamas. Jo egzistavimas stebina, juo labiau kad kai kurie reikšmingi medžiagų ciklų procesai, pavyzdžiui, medžiagų patekimas su krituliais, nėra veikiami gyvybės, taigi negali būti jos kontroliuojami.

2. Visos be išimties skaidant detritą susidariusios atliekos tinkta gamintojams kaip maisto medžiagos. Tai greičiausiai reiškia, jog ciklai yra beatliekiai: nėra organinių medžiagų, kurioms skaidyti skaidytojai neturėtų atitinkamų fermentų, ir nėra tokį galutinių skaidymo produktų, kurie netiktu gamintojams kaip pradinės medžiagos biosintesei. Tačiau vis dėlto tam tikromis aplinkybėmis atliekos, kaip žinia, susidaro. Turima omenyje ta dalis medžiagų, kuri palieka ciklą ir ilgam užsikonservuoja, kol virsta durpėmis ar kitu iškastiniu kuru. Ir nors taip kasmet praranda palyginti nedidelę vietinės ekosistemos mastu medžiagų dalis, pats faktas rodo, jog organinių medžiagų produkcija pasižymi tendencija nežymiai viršyti destrukciją.

Vietinio medžiagų ciklo ypatumas ir jų visų bendrus bruožus galima nusakyti naudojantis tam tikrais rodikliais. Vienas iš jų – medžiagų **atsinaujinimo greitis**. Tai procentas medžiagų, kurios prarandamos ar įgyjamos per tam tikrą laiką. Tarkim, tam tikroje ekosistemoje esama 500 kg azoto (N) amonio jonų ir nitratų pavidalu, gamintojai per metus sunaudoja 100 kg N ir maždaug tiek pat jo pasigamina dalyvaujant skaidytojams, azotą fiksuojančioms bakterijoms ir nitrifikatoriams. Taigi medžiagų atsinaujinimo greitis šiuo atveju yra 100/500, t. y. 0,2 (arba 20 %) per metus. Pravartus gali būti ir priešingas rodiklis – medžiagų **atsinaujinimo trukmė**. Tai laikas, per kurį atsinaujina visos medžiagos, esančios turimame ekosistemos bloke. Šiuo atveju 500/100, t. y. 5 metai. Geochemikai ši rodiklį vadina medžiagų gyvavimo trukme (angl. *residence time*).

Atsinaujina ne tik neorganinių, bet ir organinių medžiagų fondai. Pavyzdžiui, biomasė, arba gyvujų organizmų masė, gali būti prarandama dėl išėdimo ar neprievartinio žuvimo, o papildoma vykstant produkcijos procesams. Taigi biomasės atsinaujinimo trukmė gali būti apibréžta kaip santykis B/P , čia B – biomasė, P – produkcija. Sausumos augalų B/P svyruoja nuo 1 metų (žolynai; angl. *grasslands*) iki 20 ir daugiau metų (brandus miškas), o atviro vandenyno ir ežero fitoplanktono jis gali būti lygus 0,02 metų ir netgi dar mažiau. Tai reiškia, jog užtenka viso labo vieną metų, kad sena augalinė masė (seni gyvi audiniai) žolynuose būtų pakeista naujais audiniais, o fitoplanktonui tam tereikia maždaug savaitės.

Pravartu turėti ir rodiklį, nusakantį viso medžiagų **ciklo efektyvumą**, jo uždarumą. Tai ta dalis medžiagų, kuri lieka ekosistemoje atėmus medžiagas, prarastas per metinį ciklą. Tarkim, tam tikroje sausumos ekosistemoje esama 500 kg N biogenų forma; kasmet su paviršiniu nuotėkiu ir vykstant denitrifikacijai prarandama 10 kg N, nors maždaug toks pat kiekis ir įgyjamas. Kadangi ciklui „apsisukti“ pakanka vieną metų, gauname tokį jo efektyvumą:

$$1 - 10/500, \text{ t. y. } 98\%.$$

Tai gana svarbus ekologui rodiklis, nes jis rodo ekosistemos izoliuotumo, jos savarankiškumo laipsnį.

Anglies, vandenilio ir deguonies atomai sudaro apie 96 % augalo sauso svorio. Kiti atomai – tai azotas, fosforas, siera, kalnis, kalcis ir daugelis kitų elementų. Nors ir skirtingais kiekiais, visi jie reikalini- gi, kad augalas normaliai augtų. Pavyzdžiui, sausumos augalų biomasėje C, N ir P esama maždaug tokiomis proporcijomis: 200 : 13 : 1, gėlų vandenų dumbliuose – 125 : 19 : 1, vandenyno fitoplanktone – 106 : 16 : 1. Todėl pritrūkus bent vieno iš būtinų elementų augalas ar kitas gamintojas sustoja augti. Ši faktą aptiko **J. Libichas** dar 1840 metais, šiandien kartais jis vadinas **minimum dēsniu**. Pavyzdžiui, gerai žinoma, kad gamintojų augimą ir dauginimąsi daugelyje ežerų riboja fosforo trūkumas. Pridėjus šio elemento, gamintojai (dumbliai ir melsvabakterės) pradeda intensyviai daugintis, o kito elemento, tarkim, azoto, pridėjimas tokio efekto nesukelia. Tai nereiškia, kad limituojančiu veiksniu negaliapti kitomis sąlygomis azotas ar kiti biogenai: jei, tarkim, į ežero ekosistemą pateko didelis fosforo kiekis, gamintojai augs ir dauginsis tol, kol pritrūks kito elemento, tarkim, azoto. Taigi bet kurio elemento ciklas negali normaliai vykti, jei dėl kokių nors priežasčių sustoja kito būtino elemento ciklas. Kitaip tariant, čia galioja dēsnis „Arba visi, arba nė vienas“: dviejų dešimčių ar netgi daugiau būtinų gyvybei cheminių elementų ciklai turi „suktis“ arba visi kartu, arba „nesisuks“ nė vienas iš jų. Tokia yra šiuolaikinė minimumo dēsnio traktuotė. Ją pravartu įsisąmoninti visiems, kurie vis dar linkę galvoti, kad gyvybės reiškinius galima pažinti tik juos izoliavus vieną nuo kito, gamtą tiriant dalimis, tarsi jos būtų nesusietos jokiais ryšiais.

Gyvybei normaliai funkcionuoti būtina apie 20 cheminių elementų, kurie paprastai pereina iš organinės formos į neorganinę, ir vėl – į organinę. Gyvybė, anot ekosistemos sampratos autorių, gali funkcionuoti tik tada, jei visi šie 20 elementų recirkuliuoja suderintai: arba jų ciklai be sutrikimų dirba visi, arba – nė vienas (minimum dēsnis). Taigi gyvybės formų tarpusavio priklausomybę salygoja ne tik jų specializacija vieno kurio ciklo atžvilgiu, bet ir priklausomybė tarp atskirų ciklų.

Šiuo metu priimta galvoti, kad sausumoje ekosistemų pirminę produkciją riboja visų pirma CO₂, N ir P kiekis, atvirame vandenye – N, Fe ir P, o gėluose vandenye – P ir N, tačiau tai gana paviršutiniški apibendrinimai, neatspindintys visos realiai egzistuojančių aplinkybių gausos. Tarkim, N limituoja pirminę produkciją maždaug pusėje viso atviro vandenyno ploto, Fe – beveik trečdalyje ploto, o likusioje dalyje pagrindinis ribojantis veiksny s yra P.

4.2.2. Metabolizmo tipai

Visiems be išimties organizmams reikia energijos ir medžiagų. Vieniems iš jų (augalams, dumbliams, kai kurioms bakterijoms) savo audinių produkcijai pakanka neorganinių medžiagų ir šviesos kaip energijos šaltinio, kitiems (vartotojams) maistas – tai organinės medžiagos ir jose sukaupta cheminė energija, o dar kitų (chemoautotrofų) poreikius energijai ir medžiagoms gali visiškai patenkinti neorganinės medžiagos. Metabolizmas (medžiagų apykaita) – tai veikla, kurioje esama ir anabolizmo, ir katabolizmo. **Anabolizmas** susietas su kūno medžiagų gamyba, organinių medžiagų sinteze, o katabolizmas – su jų skaidymu. Pagal anabolizmo, arba asimiliacijos, pobūdį organizmai skirstomi į tokias grupes: fotoautotrofai, chemoautotrofai ir vartotojai (4.2 lentelė). Egzistuoja, tiesa, ir tarpinių gyvybės formų, t. y. organizmai, kurių mitybos poreikiai yra tokie neapibrėžti ar kintantys, kad netelpa į kurią nors vieną iš šių trijų „lentynų“. Taigi šis skirstymas jokiu būdu nėra išsamus.

Taigi energijos šaltiniai iš esmės yra tik du: šviesa ir redukuotos ar nevisiškai oksiduotos medžiagos. Organinės medžiagos priskirtinos daugiau redukuotoms nei oksiduotoms medžiagoms, todėl puikiai tinka kaip energijos šaltinis, kaip „kuras“ ir kaip „statybinės medžiagos“ organizmams, kuriuos mes vadiname vartotojais. Kai šios medžiagos yra gyvos, mes kalbame apie gyvėdžius, kai negyvos – apie skaidytojus. Šviesa gali būti ir yra puikus energijos šaltinis, tačiau fotoautotrofams, kaip ir kitiems organizmams, dar reikia ir „statybinių medžiagų“.

Metabolizmas – tai, nuodugniau žiūrint, **redokso reakcijos**, elektronų permetimai nuo vienų atomų kitiems. **Katabolizmo**, arba kvėpavimo, metu elektronai palieka organinę medžiagą ir keliauja link galutinio elektronų akceptoriaus, tarkim, deguonies, taip atpalaiduodami cheminę energiją, kuri reikalinga gyvybingumui palaikyti, o fotosintezės ar chemosintezės metu elektronai iš vienos neorganinės medžiagos pereina į kitą, paprastai – į anglies dioksidą, taip šis yra redukuojamas iki angliavandeniu (žr. 4.2 lentelę ir 4.4 pav.). Elektronai tiems patiemis tikslams reikalingi ir vartotojams, tik pastarieji jų gauna iš maisto, organinių medžiagų.

4.2 lentelė. Organizmų klasifikacija pagal anabolizmo, arba asimiliacijos, pobūdį. Pagal šią klasifikaciją augalai, dumbliai, melsvabakterės, žaliosios bei purpurinės sierabakterės priskirtinos fotolitoautotrofams, bespalvės sierabakterės, nitrifikuojančios bakterijos ir kiti chemoautotrofai – chemolitoautotrofams, o visų vartotojų tikslėsnis pavadinimas būtų chemoorganoheterotrofai.

	Organizmai	Energ. šaltinis	Elektronų šaltinis	C šaltinis
1.	Augalai, dumbliai, melsvabakterės	Šviesa (foto-)	H ₂ O (-lito-)	C ₂ O (-auto-)
2.	Žaliosios ir purpurinės sierabakterės	Šviesa (foto-)	H ₂ , H ₂ S (-lito-)	C ₂ O (-auto-)
3.	Chemoautotrofai: bespalvės sierabakterės, nitrifikuojančios bakterijos, gelžbakterės	H ₂ , H ₂ S, NH ₄ ⁺ , Fe ²⁺ , Mn ²⁺ ... (chemo-)	H ₂ , H ₂ S, NH ₄ ⁺ , Fe ²⁺ , Mn ²⁺ ... (-lito-)	C ₂ O (-auto-)
4.	Visi vartotojai	Organ. medž. (chemo-)	Organ. medž. (-organo-)	Organ. medž. (-hetero-)

Vieni organizmai organines medžiagas tik vartoja, kiti, gamintojai, jas ir vartoja, ir gamina. Kitaip tariant, organines medžiagas geba skaidyti visi: ir gamintojai, ir vartotojai, nes visi jie priversti kvėpuoti, kad palaikytų gyvybingumą, tačiau jas sintetinti iš neorganinių geba tik gamintojai. Tačiau reikėtų skirti gamintojus nuo autotrofų (paraidžiu – savarankiškai mintančių, apsieinančių be kitų pagalbos), nes tai ne visai tapačios sąvokos. Šiuo metu yra priimta autotrofo sąvokai priskirti kiek siauresnę reikšmę, nei buvo įprasta ankščiau, kai gamintojas buvo autotrofo sinonimas. Šis žodis dabar dažniausiai žymi organizmo nepriklausomybę nuo organinės anglies. Tokiu atveju visi, kuriems anglies šaltinis yra organinė medžiaga, vadinami heterotrofais (4.2 lentelė). Bet autotrofo sąvoka gali būti taikoma ir nepriklausymui nuo kitų elementų pažymėti. Pavyzdžiu, organizmai, gebantys fiksuoti azotą, yra autotrofai azoto atžvilgiu, nes jie ji, tiksliau – amoni, „pasigamina patys“ iš molekulinio azoto. Dar kiti organizmai gali būti autotrofai tam tikros amino rūgšties ar vitamino atžvilgiu ir panašiai, nes jie šias medžiagas sintetina patys. Bet tikrai reikėtų vengti šią sąvoką taikyti absoliučia prasme, t. y. kalbėti apie organizmus, kurie yra nepriklausomi

nuo kitų visomis prasmėmis, nes jie, esą, „viską pasigamina patys, be kitų pagalbos“. Tokių organizmų Žemėje nesama. Netgi molekulinį azotą ar anglies dioksidą juk kažkas turi nuolat produkuoti, jau nekalbant apie kitus būtinus elementus, kad ekosistema funkcionuotų normaliai. Nedaug nusižengtų tiesai tas, kuris pasakytu: fotosintezės reakcijoje dalyvauja ne tik anglies dioksidas, vanduo, šviesa ir chlorofilas, kaip teigia tradiciniai vadovėliai, ilgalaičiam fotosintezės vyksmui ne mažiau reikalingi ir čia pat šalia augalų gyvenantys skaidytojai. Ir tikrai, jei priežastis yra sąlyga, be kurios negali realizuotis įvykis, kurį išprasta vadinti padariniu (šiuo konkrečiu atveju – tai fotosintezė), tai turime pripažinti, kad pernykštę ar užpernykštę skaidytojų veikla gali būti laikoma šiandieninės fotosintezės priežastimi. Būtent tokiems apibendrinimams parengė dirvą brolių Odumų ir jų bendraminčių samprata apie ekosistemoje vykstančius energijos ir medžiagų virsmus. Sunku surasti faktų, kurie galėtų paneigtį šias jų išvadas.

Organizmai skiriasi ne tik pagal tai, kokį maistą vartoja, bet ir kaip tą maistą „virškina“, tiksliau – kaip jie kvėpuoja, kaip skaido sukauptas organines medžiagas ir išgauna taip reikalingą gyvybingumui palaikyti energiją (4.3 lentelė). Per biosintezę anglies dioksidas redukuojamas iki angliavandeniu, o per katabolizmą vyksta atvirkščias procesas: organinės medžiagos yra oksiduojamos, taigi šiam procesui vykti išorinių energijos šaltinių nereikia, jis vyksta savaimė, „deginant kurą“. Elektronų šaltinis čia irgi vienas – organinė medžiaga. Taigi kvėpavimo būdai gali skirtis tik pagal tai, kas yra oksidatorius, arba elektronų akceptorius.

Gamintojų atveju paprastai elektronus priima ta medžiaga, kuri susidarė kaip atlieka fotosintezės ar chemosintezės metu, kai elektronai buvo atimti iš jų šaltinio, arba donoro. Donoras gali būti vanduo, vandenilio sulfidas, dvivalentė geležis ar kitos medžiagos (4.2 lentelė). Atėmus elektronus šios medžiagos oksidavosi, taigi pasigamino potencialūs elektronų akceptorai: vienu atveju – deguonis, kitu – siera ar sulfatai, dar kitu – trivalentė geležis ar pan. Natūralu, kad būtent šios „atliekos“ ir yra panaudojamos kvėpuojant. Juk reikiama fermentų gamintojai jau turi, jie dalyvauja ir sintezės procesuose. Taigi galima laikyti, kad fotoautotrofų ir chemoautotrofų organizmuose vyksta mažieji medžiagų ciklai: neorganinės medžiagos virsta į organines ir tuo pat metu vyksta atvirkštinės reakcijos, produkuojančios biogenus. O auga šie organizmai tik todėl, kad mažieji ciklai nėra subalansuoti, jie produkuoja organinės medžiagos perteklių, kuris lieka nesuskaidytas. Svarbu suprasti ir kitką: gamintojų kvėpavimas principiniu požiūriu nedaug kuo skiriasi nuo skaidytojų kvėpavimo, kurį ekologai vadina tiesiog skaidymu. Ir vienu, ir kitu atveju cheminės reakcijos yra beveik identiškos, ypač jei mes lyginame, tarkim, aerobinio ciklo dalyvius tarpusavyje. Augalai, dumbliai ir melsvabakterės kvėpuoja biocheminiu požiūriu taip pat, kaip ir juos vienintelių aerobinių skaidytojai bei aerobiniai gyvėdžiai. Fotosintetinančios anaerobinės sierabakterės kvėpuoja taip pat, kaip ir jų partnerės, t. y. sierą ir sulfatus redukuojančios bakterijos, geleži oksiduojantys chemoautotrofai – taip pat, kaip geleži redukuojantys skaidytojai ir t. t. (žr. 4.3 pav.).

4.3 lentelė. Katalizmo (kvėpavimo) tipai. *Anaerobinis kvėpavimas yra būdingas ne tik lentelėje nurodytiems skaidytojams, bet ir kai kuriems gamintojams, pavyzdžiu, metaną gaminančioms bakterijoms (elektronų akceptorius – CO_2 , karbonatinis kvėpavimas), fotosintetinančioms sierabakterėms (elektronų akceptorai – S^0 , SO_4^{2-}), geleži (elektronų akceptorius – Fe^{3+}) ir mangani (elektronų akceptorius – Mn^{4+}) oksiduojančioms bakterijoms. Taigi šie gamintojai kvėpuoja kaip galutinius elektronų akceptorius panaudodami chemosintezės ar fotosintezės reakcijos metu susidariusius oksidatorius, kaip tai daro ir augalai, dumbliai, melsvabakterės.

Pavidinimas	Galutiniai elektronų akceptorai	Organizmai
Aerobinis kvėpavimas	O_2	Augalai ir gyvūnai, daugelis protistų, melsvabakterės ir kt.
Rūgimas, arba fermentacija	Organinės medžiagos	Kai kurie skaidytojai: dalis grybų, kai kurios bakterijos
Anaerobinis kvėpavimas*:		
▪ nitratinis	NO_3^-	Kai kurie skaidytojai: denitrifikuojančios bakterijos
▪ sierinis ir sulfatinis	S^0 , SO_4^{2-}	sierą ir sulfatus redukuojančios bakterijos
▪ geležinis	Fe^{3+}	geleži redukuojančios bakterijos
▪ manganinis	Mn^{4+}	manganą redukuojančios bakterijos

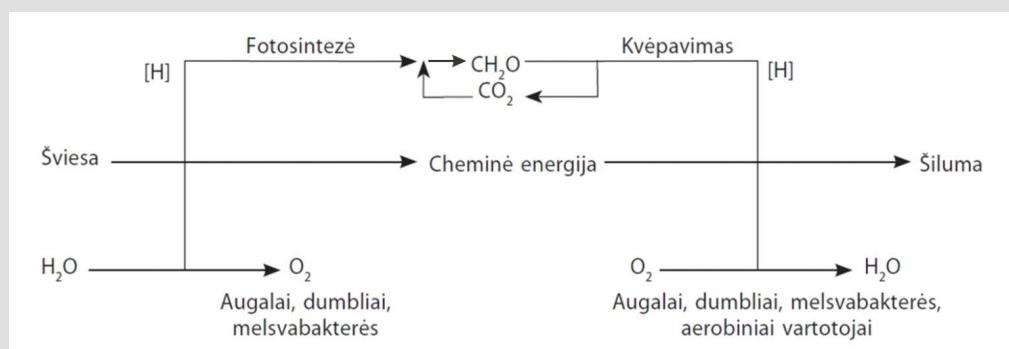
Gamintojai organinę medžiagą gamina iš neorganinės, o vartotojai tik perdirba maiste esančias vieną organinę medžiagą į kitas – savas makromolekules ir savus audinius. Tačiau ir gamintojai, ir vartotojai kvėpuoja, taigi tam tikra prasme visi jie yra skaidytojai, nors šiuo žodžiu mes žymime tik detritą skaidančius organizmus. Kiekvieno gamintojo viduje vyksta kai kurių elementų, pavyzdžiui, C, O, S, Fe, Mn, mažieji ciklai (žr. 4.3 pav.), o kiekvieno vartotojo viduje – tik katabolinė šio ciklo dalis.

INTARPAS

Kodėl fotoautotrofai naudoja blogas „kuro rūšis“, o chemoautotrofai, gyvėdžiai ir skaidytojai – geras?

Organizmuose vykstančiuose cheminiuose bei energijos virsmuose esminj vaidmenj atlieka elektronai. Procesas, kai atomai, molekulės arba jonai atiduoda elektronus, vadinas oksidacija. Ir atvirkščiai, kai atomai, molekulės arba jonai prijungia elektronus, šios medžiagos yra redukuojamos. Redukcijos ir oksidacijos procesai vyksta kartu: viena medžiaga elektronus atiduoda, kita tokj patj kiekj prijungia. Todėl sakoma: redukuojančioji medžiaga (**reduktorius**) tokios reakcijos metu yra oksiduojama, o oksiduojančioji medžiaga (**oksidatorius**) – redukuojama. Kaip minėta, tokios reakcijos vadinamas redoks reakcjomis.

Pavyzdžiui, vykstant fotosintezei ir veikiant šviesai, elektronai yra tiesiog išplėšiami iš vandens molekulės, sužadinami ir pernešami iš žemesnio energinio lygmens į aukštesnijį. Jie prijungiami prie anglies dioksido, tad šis redukuojamas iki angliavandenij (CH₂O). Taip šviesos energija virsta chemine. Paskui, augalui kvėpuojant, elektronai kartu su vandeniliu palieka organinę medžiagą ir prisijungia prie oksidatoriaus molekulės, prarasdam energiją. Tiksliau tariant, cheminė energija kvėpuojant virsta šilumine (4.4 pav.).

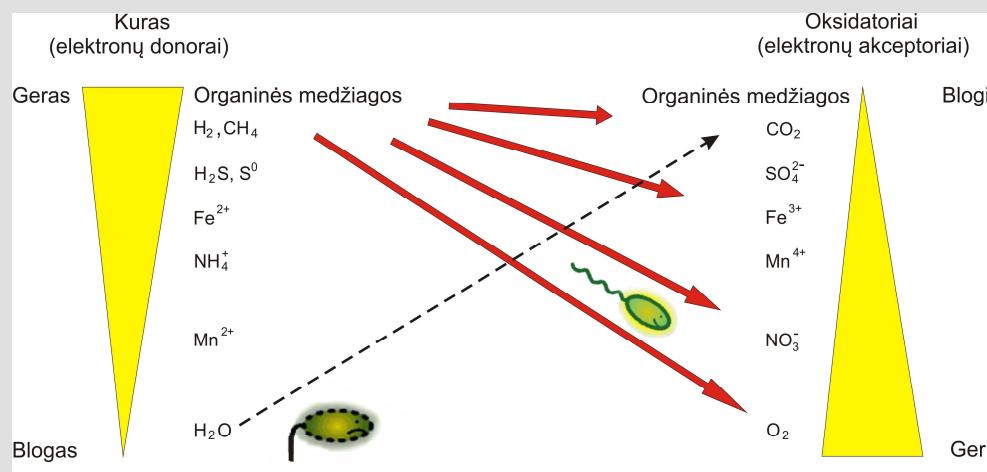


4.4 pav. Medžiagų ir energijos virsmai oksigeninės fotosintezės ir aerobinio kvēpavimo metu. Per fotosintezę iš vandens molekulės atpalaiduotas vandenilis (H) ir elektronus jungiamas su CO₂, tad vanduo yra oksiduojamas iki O₂, o CO₂ – redukuojamas iki angliavandenij (CH₂O). Augalamis ir kitims aerobiniams organizmams kvėpuojant vyksta atvirkščias procesas: O₂ redukuojamas iki H₂O, o angliavandenai oksiduojami iki CO₂. Taigi aerobiniams fotoautotrofams elektronų donoras yra vanduo, o jų galutinis akceptorius – deguonis; aerobiniai vartotojai elektro- nų gauna iš maiste esančių organinių medžiagų ir perneša juos deguoniui, taip gaudami jiems reikalingos energijos.

Vanduo nereaguoja su anglies dioksidu savaime, angliavandeniams susidaryti reikia energijos iš šalies (šiuo atveju – šviesos). Tai endotermi, arba reikalaujanti energijos sąnaudų, reakcija; o angliavandenij reakcija su deguonimi yra egzotermi, jai vykstant cheminė energija yra atpalaiduojama, ji gali būti panaudota darbui, kol galų gale palieka organizmą šilumos pavidalu. Taigi galima sakyti, kad pastaroji reakcija yra savaiminė. Tačiau tai ne visai tikslu šiuo ir daugeliu analogiškų atvejų: kad angliavandenai būtų oksiduoti esant įprastam slėgiui ir temperatūrai, reikia tam tikro energijos kieko, vadinamo aktyvacijos energija. Tokią energiją buityje angliavandeniams, pavyzdžiui, malkoms, suteikia degtukas, o organizme – fermentai. Teisingiau, jie sumažina reakcijai vykti reikalingą aktyvacijos energiją, todėl ji vyksta ir įprastomis slėgio bei temperatūros sąlygomis. Ar visos „savaime“ vykstančios Žemės sąlygomis reakcijos yra tapusios organizmų metabolizmo dalimi? Specialistai linkę galvoti, kad taip, bent jau dauguma. Kai kurių medžiagų kiekis yra toks mažas, kad neatsirado nė vienos gyvybės formos, kuri specializuotusi jas panaudoti. Esama ir reakcijų, kurios vyksta pernelyg intensyviai, kad būtų suvaldytos. Pavyzdys gali būti geležies oksidų reagavimas su vandenilio sulfidu jūrų dugno nuosėdose. Abiejų medžiagų kiekis, atrodyt, tikrai yra pakankamas, kad išmaitintų gausias chemoautotrofų populiacijas, tačiau taip neatsitiko. Joks organizmas po šiai dienai nėraapsirūpinęs fermentu, gebančiu sulėtinti ir taip valdyti šią reakciją. Kitas kraštutinumas – nepaprastai didelė aktyvacijos energija, būdinga lignino, pagrindinio medienos komponento, molekulės suskaldymui. Su šia užduotimi sudoroja (tiesa, sunkiai) tik nedaugelis aerobų, daugiausia grybai.

Fotoautotrofai kaip elektronų šaltinį naudoja arba vandenį (augalai, dumbliai, melsvabakterės), arba vandenilio sulfidą ir vandenilį (žaliosios ir purpurinės sierabakterės). Chemoautotrofai, arba chemolitoautotrofai, tam tikslui naudoja vandenilio sulfidą ir vandenilį (bespalvės sierabakterės, vandenilį oksiduojančios bakterijos), taip pat metaną, amonio, geležies (II), mangano (II) jonus ir kai kuriuos kitus katijonus (žr. 4.3 pav. ir 4.2 lentelę). Visi vartotojai jiems būtinus elektronus paima iš organinės medžiagos, maisto. Visos šios medžiagos – tarsi kuras: jas galima oksiduoti ir kartu apsirūpinti arba elektronais (fotoautotrofai), arba ir elektronais, ir energija (chemoautotrofai, vartotojai). Tačiau kuras kurui nelygu. Geriausio kuro rūšys – tai organinė medžiaga, vandenilis ir metanas. Juos oksiduojant galima gauti didžiausią kiekį energijos. Blogiausias kuras – tai manganas, molekulinis azotas ir, suprantama, vanduo. Tačiau kuro blogumą ar gerumą lemia ir turimas oksidatorius. Pats geriausias oksidatorius iš ekologui rūpimų medžiagų yra molekulinis deguonis. Jis lengviausiai atima elektronus iš kuro, jam dalyvaujant gaunama didžiausia energijos išeiga. Patys blogiausi oksidatoriai iš ekologui rūpimų – tai anglies dioksidas ir organinė medžiaga. Taigi belieka tik stebėti, kaip iš pirmo žvilgsnio keistai elgiasi klestintys šiaisiai laikais fotoautotrofai: jie paima vieną iš blogiausių kuro rūsių, vandenį, ir jį oksiduoja ne mažiau blogesniu oksidatoriumi – anglies dioksidu. Ši **reakcija** yra **endeterminė**, taigi gali vykti tik esant išoriniam energijos šaltiniui. Jos egzistavimas paaiškinamas tik tuo, jog oksigeninei fotosintezei būtiną energiją organizmai praktiskai neribotais kiekiais gauna iš Saulės. Fotosintetinės sierabakterės vykdo „lengvesnę“ reakciją, nes vandenilio sulfidas ir ypač vandenilis yra geresnis kuras nei vanduo, nors jos ir naudoja tą patį oksidatorių – anglies dioksidą. Ir gyvena šios bakterijos ne paviršiniuose vandens sluoksniuose, kur gausu šviesos, o giliau, kur vyrauja prieblanda. Šios šviesos joms, matyt, pakanka termodinaminio pobūdžio sunkumams įveikti, nes jie šiuo atveju nedideli. Dar kitaip savo metabolismą yra sutvarkę chemolitoautotrofai: jie yra pažaboję **egzoterminės reakcijas**, kurioms vykstant energija yra atpalaiduojama. Tad elektronų donorai joms yra kartu ir energijos šaltiniai, reikalingi iš neorganinių komponentų sintetinti organinius.

Kai kurių dalyvaujančių biologiniuose cikluose medžiagų gebėjimas atiduoti ar priimti elektronus parodytas 4.5 paveiksle. Tai supaprastinta schema, joje specialistas pasigestų kai kurių daugiau ar mažiau reikšmingų reagentų ar net įžvelgtų netikslumų. Tačiau, autoriaus supratimu, ji visai tinkama mūsų tikslams.



4.5 pav. Kai kurios „savaiminės“ (egzoterminės) ir „prievertinės“ (endeterminės) cheminės reakcijos, kuriose daívauja gyvybę. Kuro (reduktorių) ir oksidatorių, arba galutinių elektronų akceptoriorių, rūšys čia išdėstyti taip, kad nubrėžus mintyse liniją iš kairės į dešinę, nuo bet kurio reduktoriaus link bet kurio oksidatoriaus, galima būtų sužinoti, ar ši reakcija yra egzoterminė ar endeterminė. Jei gaunate kylančią liniją, tai reakcija vyks sunkiai, jai reikės energijos iš šalies. Ir atviršciai, jei gaunate besileidžiančią liniją, vadinas, reakcija yra egzoterminė, taigi vyksta „savaime“. Kuo ilgesnis atstumas tarp reduktoriaus ir oksidatoriaus, tuo didesne energijos išeiga pasižymimi reakcija arba tuo daugiau energijos reikia pridėti, kad ji vyktų. Paveiksle nubrėžtos tik rodyklės, rodančios, kokie oksidatoriai gali savaime oksiduoti organinę medžiagą. Punktyrinė rodyklė simbolizuja sunkumus, su kuriais susiduria organizmai, naudojantys blogą kurą (pagal Neanson, Rye, 2004).

4.2.3. Miško ciklai

Medžiagų ciklas miške, panašu, realizuoojamas gana paprastai, jei nuodugniau nenagrinėtume. Augalai, naudodami neorganines medžiagas ir veikiami šviesos, augina biomasę, kurios dalis atitenka gyvėdžiams, o kita dalis **nuokritų** pavidalu tampa skaidytojų grobiu. Šie nuokritas skaido atpalaiduodami neorganines medžiagas, kurias susiurbia šakniaplaukiai, ir vėl viskas prasideda iš pradžių. Tokių organinių atliekų, kurias skaidytojai, esant tinkamoms sąlygoms, nepajėgtų suskaidyti, gamtoje nėra. Kiekvienai organinei medžiagai, virtusiai atlieka, detritu, esama atitinkamo ją suskaldančio fermento. Teisingas ir priešingas teiginys: skaidytojai „nekolekcionuoja“ fermentų, tinkamų medžiagoms, kurių gamtoe iš viso nėra, skaidyti.

Taigi miško medžiagų ciklui vykti tarsi nėra jokių kliūčių, ir jis turėtų būti vos ne uždaras, neturintis atliekų ir nuostolių – taip bent jau galima manyti iš pradžių. Tačiau vis dėlto toks vaizdas pernelyg supaprastina realią situaciją. Pavyzdžiui, anglies atomai vietiniame cikle keliauja anaipol ne uždarais ratais: kaip galutinį produktą skaidytojai atpalaiduoją dujas, anglies dioksidą, o didžioji jų dalis palieka dirvą ir išlekia į orą. Tolesnį jų kelią koreguoja oro masių judėjimas. Tad suprantama, kad anglies atomas dažniausiai dalyvauja vietiniame cikle viso labo vieną vienintelį kartą. Tiesa, nukeliavęs vieną ar kitą atstumą, jis vėl gali dalyvauti fotosintezės reakcijoje, bet tai jau kita lokalė ekosistema, kitas ciklas. Visai kitoks likimas ištinka, tarkim, „statistinį“ fosforo ar natrio atomą. Jie gali dalyvauti vietiniame cikle po 10 ir daugiau kartų, ir tik paskui palieka šią ekosistemą, dažniausiai – su paviršiniu ir požeminiu nuotekiu.

Miške per metus gamintojai pagamina didžiulį kiekį organinės medžiagos, tačiau tik maždaug 5–10 % jos suvartoja gyvėdžiai, likusioji nuokritų pavidalu atitenka skaidytojams. Jei visas šis medžiagų kiekis yra suskaidomas ir dauguma jų vėl, jau biogenų pavidalu, sugrižta už metų ar kitų atgal į ciklą (dėl to kyla mažai abejonių), tai byloja apie nepaprastai didelį dirvos organizmų vaidmenį miškuose. Dar didesnę nuostabą turėtų kelti tas faktas, kad organinių atliekų skaidymo greitis yra maždaug tokis, kaip ir organinės medžiagos gamybos greitis. Vidutinio klimato juosteje stambus medis virsta puvenomis ir biogenais maždaug per 40–100 metų, t. y. per laikotarpį, prilygstantį jo amžiui, o nukritęs lapas suskaidomas maždaug vienus metus. Drėgnuojuose atogrąžų miškuose lapas suskaidomas per 2–6 mėnesius, nes šiluma ir drėgmė skatina skaidytojų veiklą. Spygliai skaidomi kur kas lečiau, bent 4–5 metus, tačiau jie ir kabo ant medžio maždaug tokį pat laiką. Visa tai lyg ir duoda teisę mums padaryti išvadą, jog organinių medžiagų atsargos dirvoje neturėtų didėti iš metų į metus. Tačiau taip nėra: ekologai mano, kad vis dėlto šiokio tokio disbalanso esama, ir **humusas**, arba puvenos, miškuose kaupiasi, nors ir labai létai.

Organinės medžiagos produkcijos greitis miškuose maždaug prilygsta jos skaidymo greičiui, nors labai lėtas humusingo sluoksnio storėjimas daugelyje miškų byloja, kad idealaus balanso nėra. Manoma, kad miško organizmai vargu ar produkuoja medžiagas, kurias galima būtų įvardyti kaip atliekas tikraja prasme, t. y. niekieno nepanaudojamas, neturinčias vartotojo. Tai gal ir paaškina be atliekių ciklų faktą, tačiau palieka neišspręstą klausimą, kaip galėjo atsirasti toks beveik idealus produkcijos ir destrukcijos greičių balansas.

Dirvožemio paviršius miške yra nuolat maitinamas augalinėmis nuokritomis: negyvais lapais ir spygliais, nulūžusiomis šakelėmis ir šakomis, žievės atplaišomis ir nuvirtusiais kamienais. Nuokritomis vadinamos ir gyvūnų veiklos atliekos: ekskrementai ir maita. Dirvos gilumoje taip pat atsiranda atliekų – tai šaknų išskyros, negyvos šaknys, dirvos gyvūnų išskyros ir maita. Visos susikaupusios dirvos paviršiuje augalinės nuokritos vadinamos **paklotė**. Ji kartu su giliau dirvoje besikaupiančiu detritu yra pagrindinis dirvos organizmų maisto šaltinis. Vidutinio klimato zonoje vien lapų ir spyglių pavidalu miško paklotė pasipildo vidutiniškai 3 t ha⁻¹. Atogrąžų regionui būdingas bent kelis kartus didesnis augalinių nuokritų kiekis.

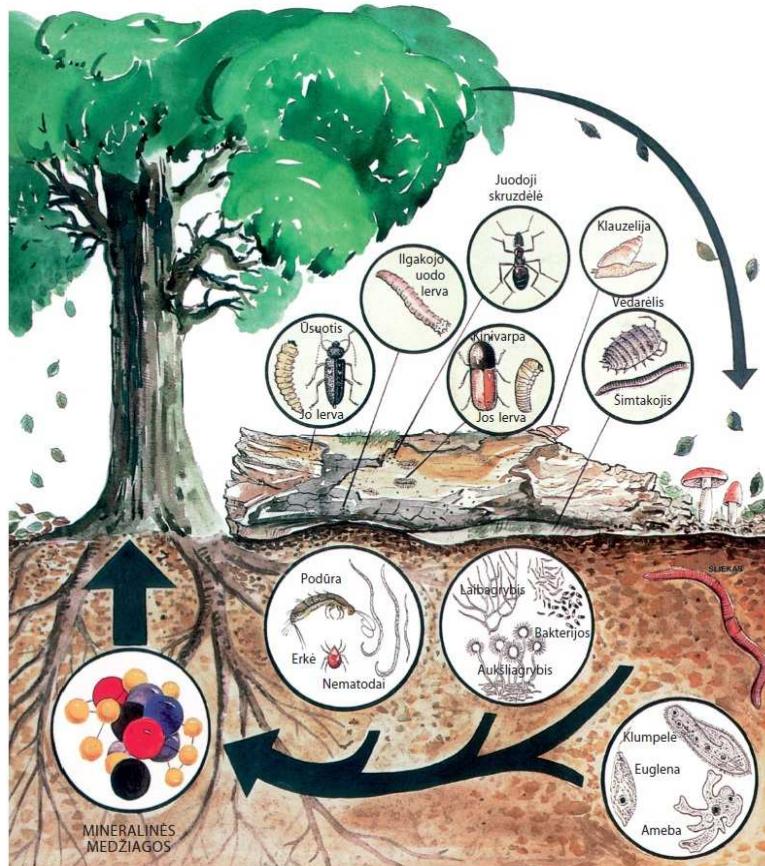
Negyvuose lapuose ir spygliuose esama angliavandeniu (daugiausia celiuliozės ir hemiceliuliozės), lignino, lipidų, vaško, taninų bei daugybės kitų medžiagų. Mineralinių komponentų kiekis siekia 10 %, tarp kurių vyrauja kalcis, bet esama ir kalio, ir kitų gyvybei būtinų elementų. Greičiausiai yra suskaidomi mažesnės molekulinės masės organiniai junginiai. Ilgiausiai nuokritose išsilaike organiniai polimerai: celiuliozė ir ligninas. Celiuliozė – tai labiausiai paplitęs organinis polimeras, kurio gausu bet kokioje fitomasėje (augalų audiniuose). Ją geba skaidyti nedaugelis skaidytojų, iš kurių verta paminėti grybus *Aspergillus*, *Fusarium* ir bakterijas *Cytophaga*, *Vibrio*, *Cellulomonas*, *Streptomyces*, *Clostridium*. Ligninas – dar vienas nepaprastai sunkiai suskaidomas polimeras, pagrindinis medienos komponentas. Jo biosin-

tezė vyksta neįprastai, atsitiktiniu būdu persigrupuojant monomerams. Todėl kiekviena šio polimero molekulė yra tam tikru laipsniu unikali. Dėl šios priežasties jos skaidymas ir yra toks sunkus, jai įveikti reikalingi specifiniai fermentai, kurių turi papėdgrybiai ir galbūt kai kurios bakterijos. Nesant organizmų, galinčių skaidyti šias medžiagas, ilgainiui visa anglis išėtu iš ciklo ir milijonams metų užsikonseruotų augaliniame detrite, nes nesant fermentų oksidavimasis vyktų neišmatuojamai lėtai.

Skaidytojai iš esmės nedaro nieko, ko neįstengtų padaryti ir negyvoji gamta, tačiau fermentais ji tą daro milijonus kartų greičiau. Nesunku suvokti, jog nesant skaidytojų, milijonus kartų sulėtėjus skaidymui, tiek pat turėtų sulėtėti ir organinės medžiagos gamybos greitis.

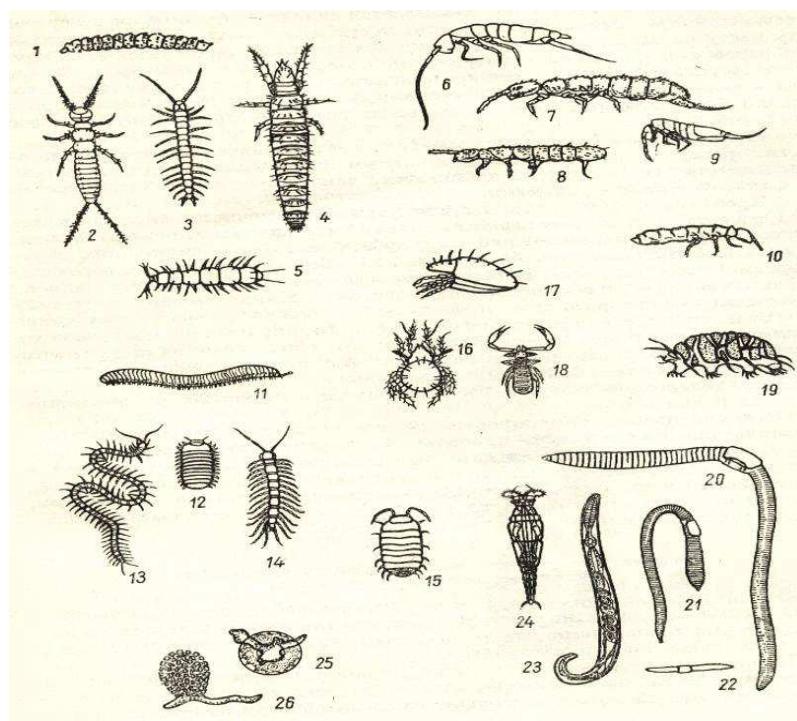
Nuodugniai išnagrinėkime, kaip vyksta augalinių nuokritų skaidymas, tarkim, lapuočių miške. Kai kurios mažo molekulinių svorio medžiagos iš tik ką nukritusio lapo pirmiausia yra tiesiog išplaunamos lietaus. Tuoj pat lapą apipuola uolūs vartotojai: bakterijos, verpetės, pirmuonys, grybai. Pastarieji netrukus lapą ar spylglį apraizgo savo hifaist iš visų pusų. Per kelias dienas yra suskaidomi iki biogenų cukrūs, krakmolas, hemiceliuliozė, balytmai, kol galu gale lieka tik sunkiai skaidomos medžiagos – pektinas, celiuliozė ir ligninas. Celiuliozės yra daugiausia, ji sudaro augalinių ląstelių pagrindinę dalį, tačiau „prieiti“ prie jos celiuliolitinių (celuliozė skaldančių) fermentų turintiems organizmams paprastai trukdo tarplastelinės audinius sutvirtinančios medžiagos – pektinas arba ligninas. Pektino skaidymas yra gerai žinomas procesas ir linų perdirbėjams: linai mirkomi tam, kad atspalaiduotų nuo šio polimero jam hidrolizuojanties. Panašus procesas vyksta ir paklotėje. Jo dalyviai – tai bakterijos ir grybai, pavyzdžiu, *Bacillus*, *Clostridium*, *Aspergillus*, *Penicillium*. Šie organizmai atveria vieną iš didžiausių ir svarbiausių pasaulyje – celiuliozės „rinką“. Pirmosios į šią „rinką“ plūsteli siaurai specializuotos celiuliolitinės bakterijos *Cytophaga* ir *Cellvibrio*.

Tačiau skaidymo procesas nebūtų toks spartus, jei Jame nedalyvautų lapų smulkintojai, visų pirma, sliekai ir oribatidinės erkės (4.6–4.8 pav.). Jų žarnyne pilna mikroorganizmų, skaidančių celiuliozę.

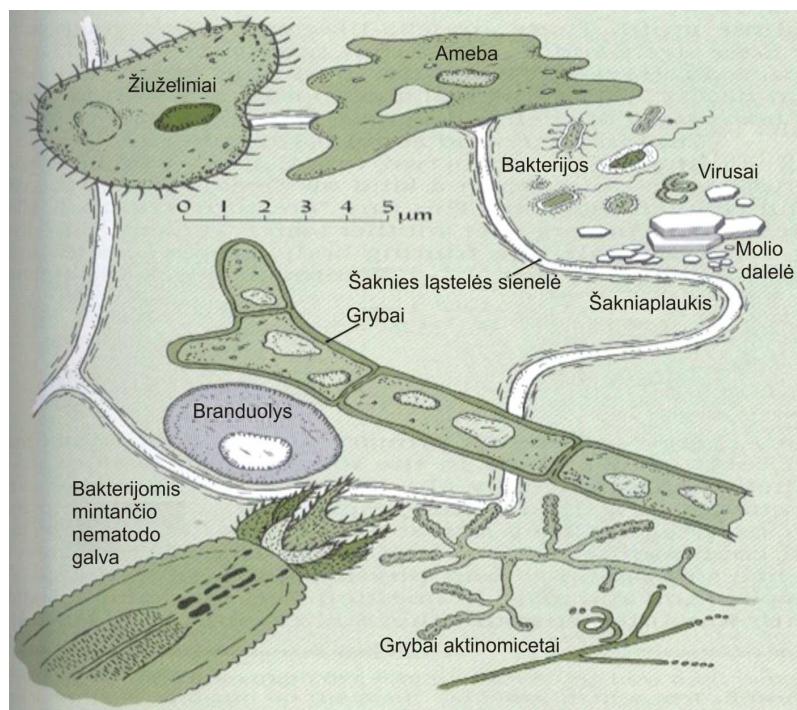


4.6 pav. Kai kurie mūsų miškuose gyvenantys nuokritų skaidytojai ir humuso formuotojai. Viršutiniuose skrituliuose pavaizduoti organizmai (išskyrus vėdarėlj ir dviporiakus šimtakojus) dalyvauja medienos irimo procesuose. Rąstą doroti pradeda kairėje pusėje parodyti gyvūnai, o baigia dešiniau išdėstyti organizmai. Dirvos fone parodyti kai kurie humuso formuotojai, kartu – ir jo vartotojai (Lekevičius, Salickaitė-Bunikienė, 1998).

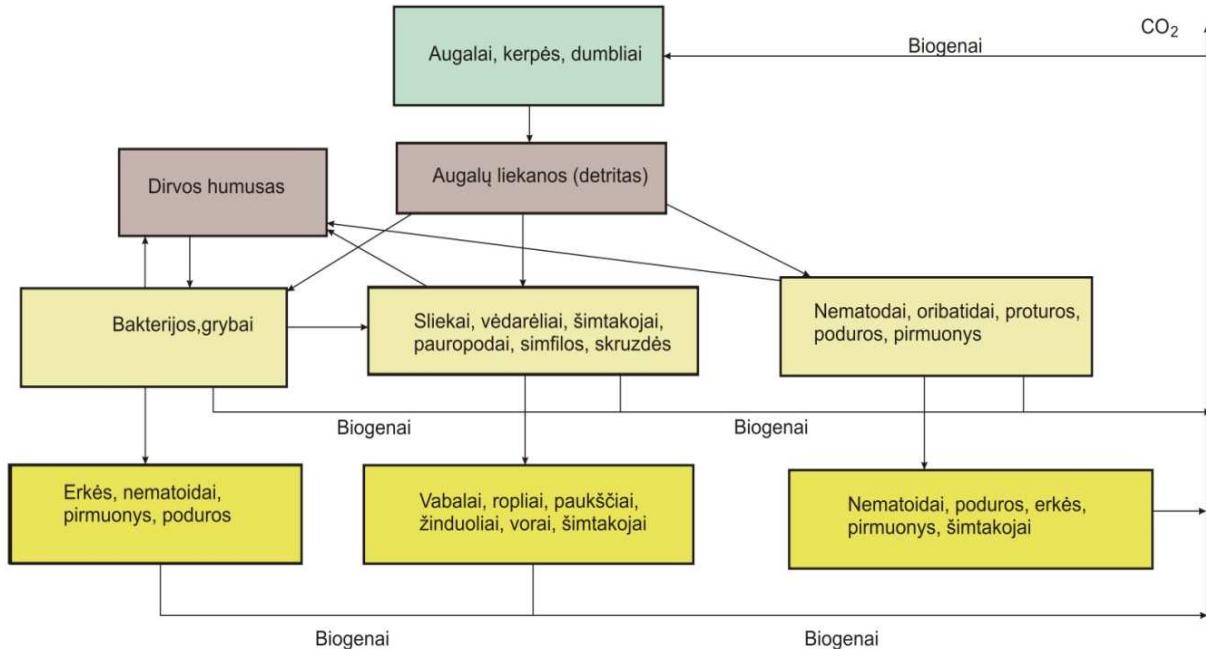
Oribatidinių erkių dirvoje yra tikra gausybė, šimtai tūkstančių grame dirvos, o kartais ir daugiau. Šie mikroskopiniai voragyviai burnos aparatu pažeidžia parenchimą tarp lapo gyslelių, smulkina lapo plaukelius ir epidermį. Panašų vaidmenį paklotėje atlieka ir kai kurios podūros, taip pat dviporiakojai šimtakojai, sliekai, vėdarėliai, skruzdėlės, dvisparnių lervutės, šliužai, sraigės ir kai kurie kiti organizmai (4.7 ir 4.9 pav.). Ypač gerai žinomas yra sliekų vaidmuo. Ten, kur dirvoje gausu organinės medžiagos, jų gali būti šimtais tūkstančių 1 ha. Vienas sliekas per savo virškinamajį traktą per metus pveraro maždaug 400 g augalinių atliekų kartu su žeme. Vien tik jų ekskrementų kiekis gali siekti 25 t ha⁻¹ per metus. Šie ekskrementai – ideali terpė ir puikus maistas mikroorganizmams, kurie gamina **humusą**, arba puvenas. Be to, sliekai palieka paskui save urvelius, jie aeruoja, purena dirvą ir pagerina augalų šaknų ir aerobinių dirvos organizmų aprūpinimą deguonimi.



4.7 pav. Labiausiai paplitę paklotėje ir dirvoje gyvūnai, skaidytojai pažymėti pus-juodžiu šriftu. 1 – *Bibio* (dvisparniai) lerva ($\times 3,5$); 2 – *Campodea* (dviuodegai; $\times 12$); 3 – *Scutigerella* (skolopendrelės; $\times 6$); 4 – *Eosentomon* (beūsiai; $\times 40$); 5 – *Pauropus* (pauropodai; $\times 35$). Podūros: 6 – *Tomoerus* ($\times 8$); 7 – *Isotoma* ($\times 30$); 8 – *Folsomia* ($\times 40$); 9 – *Orchesella* ($\times 7$); 10 – *Onychiurus* ($\times 15$). Dviporiakojai šimtakojai: 11 – *Polyzonium* ($\times 4$); 12 – *Glomeris* ($\times 1,5$). Lūpakojai: 13 – *Geophilus* ($\times 1,5$); 14 – *Lithobius* ($\times 3$). 15 – *Armadillidium* (lygiakojai vėžiai; $\times 2$). Erkės: 16 – *Belba* ($\times 60$); 17 – *Oribotridia* ($\times 50$). 18 – *Neobisium* (pseudoskorpiionai; $\times 8$). 19 – *Echiniscus* (létūnai; $\times 100$). Žieduotosios kirmėlės: 20 – sliekas *Lumbricus terrestris* ($\times 0,7$); 21 – *Allolobophora caliginosa* ($\times 0,5$). Nematomodai: 22 – *Dendrobaena* ($\times 0,5$); 23 – *Plectus* ($\times 5$). 24 – *Philodina* (verpetės; $\times 40$). Kiautuotosios amebos: 25 – *Arcella* ($\times 200$); 26 – *Euglypha* ($\times 200$) (Duvigneaud, Tanghe, 1968).



4.8 pav. Kai kurių dirvos organizmų dydžiai (www.masslaboratory.org/linked/lec11).



4.9 pav. Augalų ir kitų gamintojų produkuojamo detrito skaidymas ir mitybiniai ryšiai tarp dirvoje iškūrusių organizmų (konceptualusis modelis). Parodytos dvi pagrindinės dirvos detrito formos: humusas ir augalinės nuokritos, paklotė. Žemyn nukreiptos rodyklės žymi medžiagų ir energijos judėjimo kryptį, o nukreiptos aukštyn – organinių liekanų virtimą humusu, tarpininkaujant nurodytiems organizmams. Augalų liekanomis ir humusu minta bakterijos ir grybai, kartu jie humusą ir formuoja, nors prie to prisideda ir kiti čia paminėti organizmai. Augalų liekanomis minta ir kiti skaidytojai (žemyn nukreiptos rodyklės): sliekai, vėdarėliai, šimtakojai (dviporiakojai šimtakojai, pauropodai, simfilos), kai kurios skruzdės ir nematodai, oribatidinės erkės (oribatidai), proturos, kai kurios podūros ir pirmuonys. Savo ruožtu šiaisiai skaidytojais minta plėšriei organizmai, priskirtini gyvėdžių kategorijai – jų sisteminė priklausomybė nurodyta trijuose apatiniuose stačiakampiuose. Visi šie organizmai, neįskiriant né plėšrūnų, savo metabolismo metu atpalaiduoją biogenus, kurie vėl sugrįžta gamintojams (sudaryta autoriaus, remiantis įvairiais šaltiniais).

Tačiau klaida būtų manyti, kad sliekai ir kiti lapo smulkintojai pirmieji pradeda skaidymo darbą – jie dažniausiai atiduoda pirmenybę bakterijoms, grybams ir protistams, taigi labiau mėgsta jau pažeistus, pradėjusius pūti lapus, o ne šviežiai nukritusius. Aišku, su lapo dalimis jie prarýja ir suvirškina ir pirminius jo vartotojus. Taigi net ir sliekas nėra taikus, nėra vien skaidytojas, jis, pasirodo, neatsisako ir gyvo grobio. Panašu „kaltinimą“ galima iškelti visiems išvardytiems smulkintojams.

Nė viena rūšis, priskiriamą skaidytojų kategorijai, negali pati viena suskaidyti augalinių nuokritų ar kitų atliekų iki „pergalingos pabaigos“ – biogenų. Tarp skaidytojų esama darbo pasidalijimo: tai, ką viena rūšis atlieka puikiai, kitai sekasi sunkiau ar visai nesiseka, tačiau pastaroji yra pranėsės kitame skaidymo proceso etape ar grandyje.

Humusas – tai sunkiai klasifikuojama cheminių medžiagų įvairovė. Šios medžiagos yra atsiradusios kaip tam tikrų skaidytojų ir jais mintančiuju veiklos atliekos, tačiau, antra vertus, kaip organinės atliekos, yra kitų skaidytojų, dalies bakterijų ir grybų maistas. Cheminiu aspektu humusas – visų pirma humuso rūgštys. Tai organiniai polimerai, kurių netgi monomerai yra sudétingi junginiai, sudaryti iš aromatinių žiedų, labai įvairiai būdais sujungtū per deguonies ir azoto atomus. Dėl tokios gana sudétingos sandaros bei rūgščios terpės, kurią sukuria organinės rūgštys ir skaidymo metu išskiriantis anglies dioksidas, humusas skaidomas gana létai. Todėl jo kiekis dirvoje paprastai auga iš metų į metus. Per tūkstantį metų humusos sluoksnis vidutinio klimato miške gali pastorėti nuo milimetro dalių iki kelių centimetru, priklausomai nuo drėgmės režimo, augalinės dangos pobūdžio (vyrauja spygliuočiai ar lapuočiai), temperatūros, pH ir kurių kitų veiksnių.

SAVARANKIŠKAS DARBAS

Pasidarykite sliekyną

Nupjaukite plastmasinio butelio viršutinę dalį. Įpilkite į butelį įvairios dirvos: pirmiausia – smėlingos, ant jos užpilkite juodos derlingos, paskui – vėl smėlingos, galiausiai – vėl derlingos. Sudrékinkite dirvą kelias valandas pastovėjusi vandentiekio vandeniu. Ji turi būti drėgna, bet ne šlapia. Ant viršaus užmeskite 3–4 pradėjusius pūti lapus. Įleiskite kelis sliekus. Uždenkite butelį plastmasiniu maišeliu, pradurkite Jame kelias skylutes orui patekti.

Laikykite butelį tamsioje vésioje patalpoje. Nesant tokios patalpos, iš kartono ar senų laikraščių padarykite vamzdį ir jidékite sliekyną ten. Po savaitės išneškite sliekyną iš tamsos arba nuimkite vamzdį ir j savo tyrimų dienyną surašykite viską, ką pastebėjote įdomaus. Pavyzdžiui, kas atsitiko dirvos sluoksniams bei lapams, kur tūno sliekai dabar, ar nesimato sliekų išraustų urvelių, išmatų ir kitko?

Išmatuokite lapų skaidymo greitį

Šį eksperimentą geriausia būtų atlikti ankstyvą rudenį. Pasidarykite kelis medinius rémelius 25×30 cm ir tokį pat skaičių mažesnių rémelius, kad juos galima būtų jideti į didesnius. Prie vienų ir kitų rémelius pritvirtinkite po metalinį ar plastikinį tinklelių. Jis neturėtų būti labai tankus, mat pro jo narelius turės pralysti sliekas ar kitas stambesnis skaidytojas. Nuėję į mišką, nenaudojamą lauką ar dykvieta, pasirinkite skirtingų medžių lapų. Ant vieno didesnio rémelio tinklelio išdėliokite vieno kurio medžio 3–5 lapus, ant kito – kito medžio ir t. t. Prispauskite lapus mažesnio rémelio tinkleliu, abu rémelius suriškite arba kitaip sutvirtinkite, kad neiširtų. Pažymėkite rémelio viršų ir apačią, kairę ir dešinę puses. Popieriaus lape nupieškite kiekvieno dvigubo rémelio su lapais vaizdą. Paskui užkaskite rémelius 5–10 cm gylyje. Šalia kiekvieno rémelio tokime pat gylyje užkaskite po kontrolinį bandinį – į plastmasinį maišelį jidetus kelis to paties medžio lapus. Kokiu nors būdu pasižymėkite vietą, kurioje užkastas jūsų „lobis“.

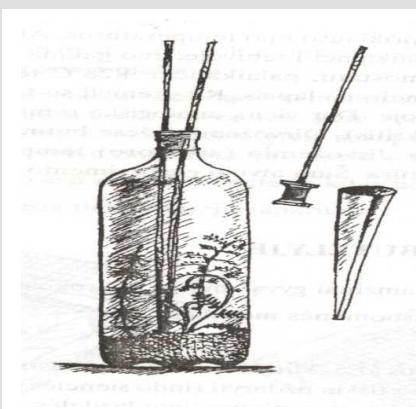


Praslinkus 2 mėnesiams, bandinius iškaskite ir j savo tyrimų dienyną surašykite visus pokyčius, įvykusius per tą laikotarpį. Ypač svarbu nustatyti skirtumus tarp skirtingų medžių lapų irimo greičio ir palyginti kontrolinius mėginius su eksperimentiniais.

Galite pajvairinti bandymą: palyginti lapų ir spyglių puvimo greitį, ištirti irimo greičio priklausomybę nuo mėgino užkasimo gylio ar nuo rémelio narelių dydžio (taip nustatysite sliekų vaidmenį) ir panašiai. Jei jūsų tyrimo duomenys buvo gauti laikantis metodikos, jie gali sudominti ir atitinkamos sritys mokslininkus. Tokiu atveju iš šių eksperimentų nesunkiai gali išsirutulioti puikus kursinis ar baigiamasis darbas. Klaida būtų galvoti, kad naujiems moksliiams faktams aptiki reikia jmantrios ir brangios technikos – kai kada tai, kas nauja, galima atrasti tiesiog čia pat, po mūsų kojomis. Reikia tik dažniau klausti savęs ir gamtos. Klauskite įkyriai ir nuosekliai, ji tikrai atsakys.

Pasidarykite mikrokosmą

Mikrokosmas (liet. mažasis pasaulis) – laboratorinė ekosistema, savotiškas gamtinės ekosistemų analogas. Juos ekologai pradėjo gaminti ir su jais eksperimentuoti prieš daugiau nei pusšimtį metų. Esama įvairių techninių mikrokosmo variantų: ekosistema hermetiškai izoliuotame nuo aplinkos mėgintuvėlyje, stikliniame rutulyje ar jprastoje kolboje, atvirame akvariume ir kt. Plačiai paplitę ir laboratoriniai sausumos ekosistemų analogai. Vieną iš paprasčiausių galite pasidaryti ir patys, pavyzdžiui, namuose.



Paimkite didelės talpos (2 ar daugiau litrų) permatomą plastikinį ar stiklinį indą. Įpilkite į jį porą sauju žvyro, o ant jo – kelias saujas miško dirvos. Ant taip paruošto dirvožemio atsargiai nuleiskite porą smulkių paparčių ir porą asiūklių, iškastų tame pačiame miške, o dar geriau – toje pačioje augavietėje. Jei mikrokosmu naudojate siaurakalį indą, dirvą ir augalus galite nuleisti pasinaudodami specialiai iš popieriaus ar plastikinio aplanko pasidarytu piltuvėliu. Šaknis užpilkite papildomu kiekiu dirvos. Jidékite kuokstelį samanų, 2–3 medžio žievės gabaliukus su kerpmėmis.

Pipete ar gumine kriausle pritraukite vandentiekio vandens ir apiplaukite indo sieneles iš vidaus, kartu sudrėkindami dirvą taip, kad ji būtų drėgna, bet ne šlapia. Žvyras turi būti apsemtas. Rite nuo siūlų ar kamščiu, užmautu ant lazdelės, suslēkite žemę. Samanoms tai neturėtų pakenkti. Indą uždengiame kamščiu ar dangteliu hermetiškai, antraip iš mikrokosmo ilgainiui išgaruos vanduo. Geriausia būtų užlydyti kamščio ar dangtelio kraštus parafinu.

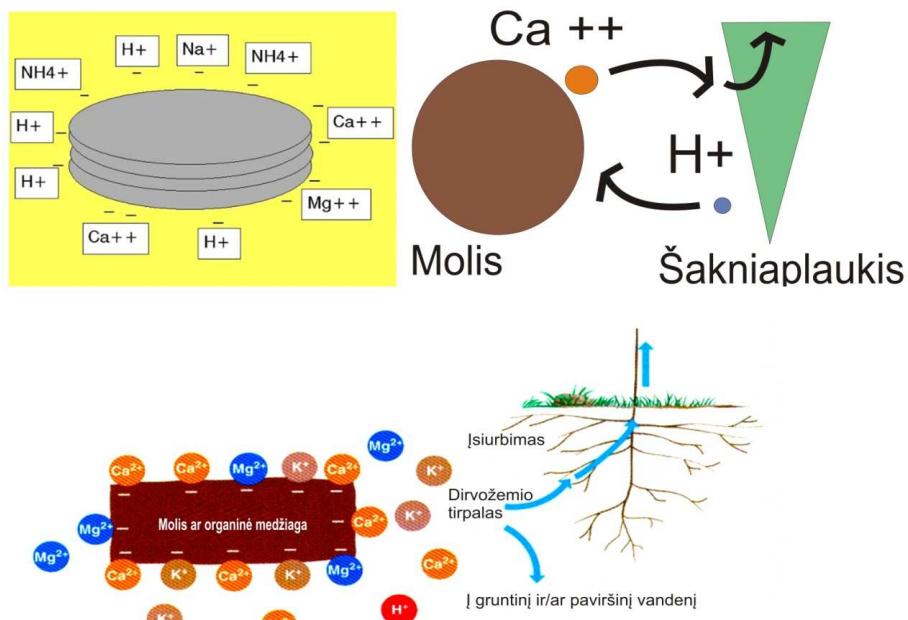
Ant indo sienelės priklijuokite etiketę su data ir kitais duomenimis. Mikrokosmą pastatykite ant palangės, tačiau saugokite jį nuo tiesioginių Saulės spindulių. Jo gyvenimą stebékite plika akimi ir naudodami lupą. Viską, ką įdomaus ar, jūsų manymu, svarbaus aptinkate, surašykite į tyrimų dienyną.

Žiemą mikrokosmą išneškite į lauką ar balkoną. Šviesa jam tuo metu nereikalinga, o kad „neperšaltų“, galima uždengti audeklo gabalu. Pavasarį jūsų ekosistema vėl atgis.

Ne visi mikrokosmai pavyksta, todėl patartina daryti iš karto kelis. Nenusiminkite, jei po kelerių metų mikrokosmas žus. Be abejo, tame yra ne tik gamintojų, bet ir skaidytojų bei gyvėdžių, taigi yra ir medžiagų ciklas. Bet vargu ar jis gana efektyvus ir beatliekis. Žodžiu, jūsų mikrokosmas nėra tobulas gamtinės ekosistemos analogas.

Kai ižusite, atlikite kitą eksperimentą. Prieš konstruodami mikrokosmą, žvirą ir žemę sterilizuokite, pakaitinę iki maždaug 200 °C. Prieš dėdami į indą augaliukus, ypač šaknis, apiplaukite vandeniu, kad neliktu žemui. Višos kitos procedūros turi būti tokios, kaip ir konstruojant įprastą mikrokosmą. Atlikite detalius sterilizuotos ekosistemos stebėjimus. Palyginkite šiuos rezultatus su tais, kuriuos gavote dirbdami su įprastamis mikrokosmais (dar geriau būtų, jei kontroliniai ir bandomieji mikrokosmai stovėtų greta). Taip jums gal pavyks nustatyti dirvos organizmų ir augalų tarpusavio santykių pobūdį. Prieš imdamiesi darbo, būtinai susikurkite hipotezę.

Humusu augalai tiesiogiai nesimaitina, nors jis ir yra biogenų šaltinis, savotiškas jų depozitorius. Tačiau humusas svarbus ir dar vienu požiūriu. Humuso dalelės, kaip ir molio dalelės, paprastai turi neišgamaji krūvį. Todėl jos gali pritraukti teigiamajį krūvį turinčias medžiagas, katijonus, esančius dirvos tirpale (4.10 pav.). Todėl katijonai paprastai yra daug sunkiau išplaunami lietaus nei anijonai (pavyzdžiui, nitratai ir sulfatai), o augalai juos gali lengvai nuo humuso dalelių paimti. Kuo katijonas mažesnis ir kuo jo krūvis didesnis, tuo jis yra stipriau pritraukiamas humuso ir molio dalelių. Pritraukimo jėga mažėja tokiu seką: $\text{Al}^{3+} > \text{H}^+ > \text{Ca}^{2+} > \text{Mg}^{2+} > \text{K}^+ = \text{NH}_4^+ > \text{Na}^+$. Taigi geocheminiu požiūriu judrūs yra ne tik nitratai ir sulfatai, bet ir natris, o sunkiausiai iš dirvos yra išplaunami aluminio ir vandenilio jonai. Ši sekā taip pat rodo, kad vandenilio jonai, esant dideliams jų kiekiui, gali lengvai atimti iš humuso dalelių natrį, kalij, amonių, magnij ir netgi kalcij. Perėję į dirvos tirpalą, pastarieji vėl tampa judrūs, taigi gali būti lengvai išplauti ir patekti į gruntuinius ar paviršinius vandenis. Kai taip atsitinka, tarkim, rūgščiajam lietui užėjus, dirva gali lengvai parūgšteti, o biogenų kiekis dirvoje – gerokai sumažėti. Tokiu atveju padidėja aluminio jonų koncentracija, o šie pasižymi toksišku poveikiu augalams. Šie jonai pažeidžia visų pirmą šaknį, todėl dar labiau sumažėja galimybės pasisavinti maisto medžiagą.



4.10 pav. Humuso ir molio dalelės geba pritraukti dirvos tirpale esančius katijonus.

Iki šiol pateikta informacija daugiau tinka lapuočių ir mišriesiems miškams, o spygliuočių miškuose medžiagų ciklas turi savo ypatumą. Skirtingai nuo žolių ar lapuočių medžių lapų, spygliai skaidomi daug lečiau, nes jų cheminė sudėtis yra kitokia (juose daugiau sunkiai skaidomų medžiagų, mažiau azoto, visa tai lėtina skaidymą). Tokiuose miškuose dirva paprastai rūgšti, todėl joje negausu bakterijų, sliekų, nedaug yra ir pirmuonių bei šimtakojų. Tokia aplinka tinka tik nedaugeliui bestuburių, taip pat kai kuriems grybams, ir jų hifai taip tankiai apraizgo negyvus lapus, kad suformuoja dirvos paviršiuje tarsi pluta, sudarytą iš sulipusių kasmetinių pusiau suskaidytos paklotės plokščių. Tai vadinamas grubusis humusas (angl. *mor humus*), sudarytas beveik vien tik iš negyvos organinės medžiagos ir ją skaidančių grybų hifų. Molio ir humuso kompleksų čia beveik nesusidaro, tad išsipluna daug jonų. Kadangi nėra kam permaišyti viršutinių dirvos sluoksnii, riba tarp organinio horizonto ir po juo esančio mineralinio sluoksnio tokiuose miškuose yra labai ryški. Dėl menkos skaidytojų gausos, ne ką didesnės jų įvairovės ir dėl parūgštėjusios terpės spygliuočių medžių liekanos skaidomos lėtai, tad humusas kaupiasi iš metų į metus. Žodžiu, spygliuočių miškuose, ypač vienarūšiuose eglių, pušų ar kitų spygliuočių sodiniuose, medžiagų ciklai nėra tokie efektyvūs ir spartūs kaip lapuočių ir mišriuošiuose miškuose. Tikriausiai būtent todėl pirminė produkcija taigoje yra maždaug du kartus mažesnė nei vidutinio klimato miškuose. Kai kurie ekologai mano, kad gal kaip tik todėl žiediniai augalai kažkada, dar kreidos periode, išstūmė visus spygliuočius ir daugelį kitų plikasėklių iš atogrąžų zonos, o vėliau gerokai sumažino jų įvairovę paatogrąžių ir vidutinio klimato zonose.

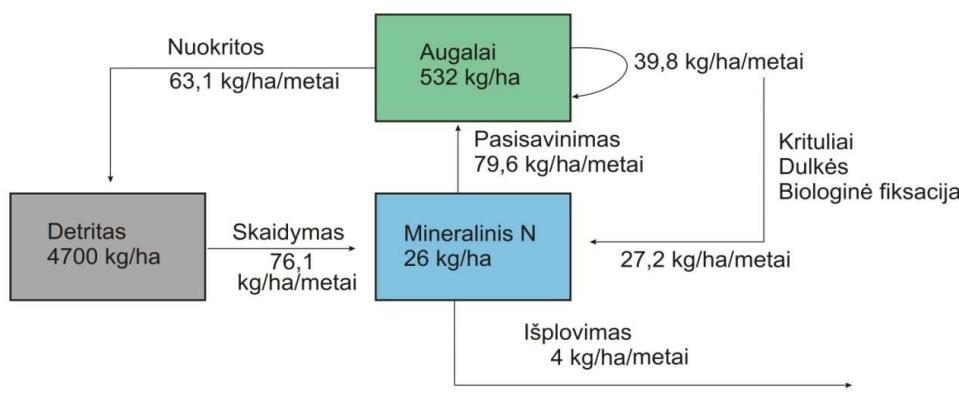
Dar kitokia situacija susidaro užpelkėjusiose dirvoose: dėl deguonies stokos ir rūgščios terpės čia skaidymas taip pat sulėtėjęs, todėl atpalaiduojamas ne tik anglies dioksidas, bet tipiški anaerobinio skaidymo produktai, būtent: vandenilis, metanas, vandenilio sulfidas, azoto dujos. Biogenai tokiu atveju yra prarandami ir dujų pavidalu palieka vietinę ekosistemą.

Ten, kur skaidymas vyksta sparčiu tempu, tarkim, atogrąžų miške, humuso niekada nebūna daug ir jo sluoksnis nebūna storas. Atliekos čia suskaidomos iki biogenų be ypatingų trikdžių ir gana sparčiai, apie tai byloja ir galingas anglies dioksono srautas, kylantis nuo dirvos paviršiaus. Jų nesunku užfiksuoti tam tikra įranga, ypač naktį, kai fotosintezė nebevyksta, taigi šių dujų vartojimas nutrūksta. Tai **dirvos kvėpavimo** įtaka, o tiksliau – dirvos organizmu veiklos žymės. Suprantama, dirva kvėpuoja visur ir visa- da, jeigu ji nesterilizuota ar kitaip nepažeista, bet ne taip sparčiai kaip atogrąžose.

Kartais galima išgirsti, kad celiuliozė bei ligniną gali skaidyti ir gyvūnai, ne tik bakterijos ir grybai. Tai netiesa. Mat kai kurie iš celiuliozės ir lignino skaidytojų, gyvenančių gyvūnų (kai kurių vabzdžių, moliuskų, atrajojančių žinduolių ir kt.) virškinamajame trakte, su jais turi abipusiškai naudingą sąryšį, taigi šie gyvūnai taip pat gali kaip maistą panaudoti šiuos polimerus (žr. 3.39 ir 4.6 pav.). Žmogui, kaip ir daugumai kitų žinduolių, jie yra tik balastas, nors tai nereiškia, jog celiuliozė ar ligninas neatneša šiemis organizmams jokios naudos.

Siekiant išsiaiškinti dinaminius miško medžiagų ciklo bruožus, turbūt verta nuodugniai aptarti konkrečių tyrimą, pavyzdžiui, XX amžiaus 7-ajame dešimtmetyje F. H. Bormanno ir G. E. Likenso atliktus stebėjimus. Šie tyrėjai smulkiai išstudijavo medžiagų balansą sąlyginai nepažeistame miške ir palygino jį su balansu iškirstame plete. Jų tyrimo objektu tapo Hubbard Brooko miškas Baltuosiuose kalnuose (Niu Hempšyras, JAV). Šis miškas yra paverstas hidrologine lauko laboratorija, kurioje reikiama įranga fiksuoja gana daug įvairių rodiklių, tad ekologai galėjo ja pasinaudoti. Vietovė kalnuota, apaugusi mišku, kurio amžius siekia 55 metus, čia vyrauja cukrinis klevas, stambialapis bukas ir geltonasis beržas. Per pasirinktą miško plotą teka 6 upeliai, kurių debitą ir cheminę vandens sudėtį nesunku nustatyti pasinaudojant standartine įranga. Tyrimui buvo pasirinkti šių upelių baseinai, nuo 12 iki 48 ha. Svarbu ir tai, kad pasirinktai vietovei būdingos nepralaides gimtosios uolienos ir krantai, atitinkantys topografinę takoskyrą. Taigi kiekvieno upelio baseinas yra izoliuotas nuo kitų.

Azoto, vieno iš pagrindinių biogenų, balansas nepažeistame miške pateiktas 4.11 pav. Krinta į akis tai, kad detrite (nuokritose ir humuse) sukaupto N atsargos yra stebėtinai didelės, palyginti su dirvos mineraliniu azotu. Stebina ir nedideli skaičiai, nusakantys kasmetinių N išplovimo iš ekosistemos greitį, – vi so labo 4 kg ha^{-1} . Šiuos nuostolius su kaupu kompensuoja N kiekis, patenkantis į sistemą su krituliais ar dulkėmis ir gautas dėl biologinės oro azoto fiksacijos, kurią vykdo bakterijos (iš viso $27,2 \text{ kg ha}^{-1}$). Tačiau reikia turėti omenyje, kad autoriai nepateikė duomenų apie denitrifikacijos intensyvumą. Todėl labai tikėtina, kad įgyjamo ir prarandamo N kiekio skirtumas yra daug mažesnis, nei galima būtų spręsti iš pateiktų skaičių.



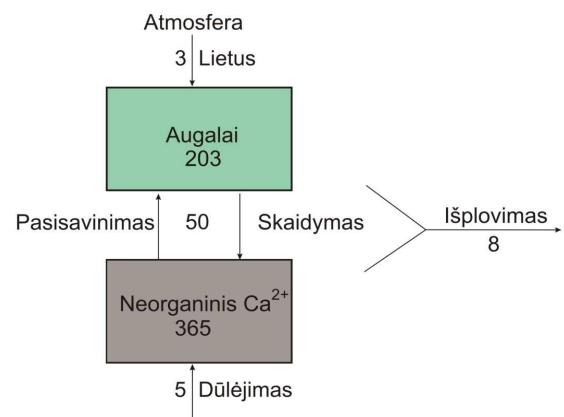
4.11 pav. Azoto balansas Hubbard Brooko miške. Skaičiai stačiakampiuose rodo azoto kiekį kg ha^{-1} , o skaičiai šalia rodyklių – azoto pernešimo iš vieno ekosistemos posistemio į kitą greitį kg ha^{-1} per metus. Kilpinė rodyklė šalia augalų bloko ir skaičius prie jos rodo azoto susiurbimo greitį iš dar nenukrustusių lapų (pagal Bormann, Likens, 1977).

Iš šių duomenų galima nesunkiai apskaičiuoti, pavyzdžiui, apytikrę mineralinio azoto atsinaujinimo trukmę. Ji lygi maždaug 1–2 mėnesiams, o tai reiškia, jog, nesant papildymo iš skaidytojų veiklos bei papildymo iš oro (daugiausia dėl biologinės fiksacijos), per tiek laiko išsektų mineralinio azoto atsargos dirvoje ir augalai sustotų augti. Šie faktai gana akivaizdžiai liudija apie gana trapų augalų autotrofiškumą, t. y. jų savarankišumas mitybos požiūriu yra greičiau tariamas nei tikras.

Mineralinio azoto atsargos Hubbard Brooko miško dirvoje buvo tokios nedidelės, kad, nesant papildymo, jų užtektų vos 1–2 mėnesių sezonui, po kurio augalai sustotų augti. Šio miško nuokritose ir humuse yra sukaupta nemažai šio elemento atsargų, bet jos augalams tiesiogiai nepasiekiamos, augalai neminta humusu, jis svarbus jiems kitais atžvilgiais. Visa tai leidžia padaryti išvadą – be skaidytojų, verčiančių nuokritose ir humuse esantį azotą į amonio jonus, ir be oro azotą fiksuojančių organizmų, papildančių šių jonų atsargas, augalai bent kiek ilgesnį laiką vykdyti biosintezės negalėtų.

Iš 4.11 pav. pateiktų duomenų galima apskaičiuoti ir azoto ciklo efektyvumą. Iš viso per metus pagamina $76,1 + 27,2 = 103,3 \text{ kg ha}^{-1}$ mineralinio azoto. Taigi metinio azoto ciklo efektyvumas = $1 - 4/103,3$; t. y. 96 %. Tiesa, mes čia neįskaičiavome nuostolių, sąlygojamų denitrifikacijos, tad metinio ciklo efektyvumas greičiausiai yra mažesnis. Kad ir kaip būtų, šie skaičiai negali nestebinti, ypač turint omenyje kalnuotiemis kraštovaizdžiams būdingą gana didelį nuokritų, dirvos viršutinio sluoksnio nuplovimo pavoju ir šiai konkretiai vietovei būdingą nemažą metinių kritulių kiekį (123 cm). Visų sistemoje esančių azoto atomų atsinaujinimo trukmė yra daugiau nei 1000 metų ($532 + 4700 + 26 = 5258 \text{ kg ha}^{-1}$ azoto; $5258/4 > 1000$), nors jis greičiausiai yra bent kelis kartus mažesnis, turint omenyje, kad nėra duomenų apie denitrifikacijos greitį.

Prieš nukrintant lapams, didelė dalis azoto, susikaupusio juose dėl vidinės recirkuliacijos, susiurbiamas ir be nuostolio gali būti panaudota kitą sezoną (kilpinė rodyklė šalia augalų bloko). Panašu, kad šitaip tausojojami tik tie biogenai, kurių kiekis sistemoje yra kritiškai mažas. Omenyje turimi visų pirma azotas ir fosforas. Tų pačių autorių duomenys rodo, kad, tarkim, su kalcio kationais elgiamasi šiek tiek išlaidžiau (4.12 pav.): kasmet ekosistema praranda su upelių nuotėkiu apie 8 kg ha^{-1} kalcio. Tieki pat jo yra įgyjama su lietumi ir dūlėjant uolienomis. Šio elemento kiekis neorganinė forma visoje sistemoje – 365 kg ha^{-1} . Taigi metinio kalcio ciklo efektyvumas šiuo atveju yra $1 - 8/365 = 0,978$; arba 97,8 %. Kaip parodė šie tyrimai (žr. Likens, Bormann, 1972), panašus efektyvumas būdingas ir kalio, natrio bei magnio ciklams.



4.12 pav. Kalcio balansas nepažeistame Hubbard Brooko miške. Skaičiai stačiakampiuose rodo Ca kiekį kg ha^{-1} , o šalia rodyklių – srauto greitį kg ha^{-1} per metus (pagal Bormann, Likens, 1967; Ovington, 1962).

Į Hubbard Brooko miko ekosistemas azoto su krituliais ir dulkėmis patenka daugiau, nei pasišalina su nuotėkiu (4.11 pav. ir 4.4 lentelė, nepažeisto miško duomenys). Tai, matyt, reiškia, kad šio elemento kiekis sistemoje didėja, nes biologinė azoto fiksacija greičiausiai daugmaž atsveria denitrifikaciją. Antraip būtų sunku paaiškinti suminės fitomasės teigiamą prieaugį šiame gana jauname miške. O štai kitų elementų (Ca, K, Na, Mg) prarandama daugiau, nei patenka su krituliais ir dulkėmis (4.4 lentelė, nepažeisto miško duomenys). Kadangi suminė fitomasė iš metų į metus auga, belieka įtarti, kad esama kito šių elementų šaltinio. Tai uolienų dūlėjimas. Autoriai apskaičiavo, kad motininės uolienos šiame miške dūlėja maždaug 70 g m^{-2} per metus greičiu. Baltujų kalnų aukštis, bent jau tyrimų rajone, mažėja maždaug po 0,04 mm per metus. Kartu į dirvos tirpalą pereina minėti katijonai.

Apibendrindami gautus rezultatus, F. H. Bormannas ir G. E. Likensas teigia, kad nepažeistam miškui būdingi daugmaž subalansuoti medžiagų ciklai, ir būtent ši aplinkybė leidžia jam ne tik palaikyti turimą fitomasę, bet ir ją nekliaudomai didinti. Miško ekosistema biogenus naudoja efektyviai, kasmet ji praranda ne daugiau kaip tūkstantą dalį to jų kiekio, kurį yra sukaupusi biomasėje, detrite ir neorganiniu pavidalu.

Hubbard Brooko miško tyrimai parodė, kad miško ekosistema yra pratekančioji sistema: čia medžiagų nuolatos ir prarandama, ir įgyjama. Kažkokiu būdu yra išlaikomas balansas, ir medžiagų, būtinų gyvybingumui palaikyti, kiekis sistemoje išlieka pastovus ar netgi po truputį didėja.

Kaip jau minėta, F. H. Bormannas ir G. E. Likensas taip pat tyrė miško augalijos išnaikinimo poveikį medžiagų balansui. Tam tikslui nemažas Hubbard Brooko miško plotas buvo iškirstas, o medžių ir krūmų kamienai – palikti gulėti ant žemės. Likusi augalija buvo išnaikinta herbicidais purškiant trejus metus iš eilės. Gauti rezultatai skaičiais parodyti 4.4 lentelėje. Augalijos išnaikinimas ypač stipriai paveikė nitratų išpllovimą: padidėjo nuo 2 iki $117,7 \text{ kg ha}^{-1}$ per metus. Stipriai padidėjo taip pat kito geochemiškai judraus jono – kalio – praradimas: nuo 1,7 iki $31,5 \text{ kg ha}^{-1}$ per metus. Kitų biogenų netektys buvo ne ką mažesnės. Žymiai daugiau, net 11 kartų, palyginti su kontroliniu plotu, padidėjo į upelius patekusiu organinių medžiagų (daugiausia lapų ir jų liekanų bei humuso) kiekis (4.4 lentelėje neparodyta). Taigi **dirvos erozija**, kurią reikėtų suprasti kaip dirvos ir biogenų nuplovimą ar nupustymą, plyname plote vyksta daug sparčiau nei nepažeistame miške.

4.4 lentelė. Medžiagų balanso nepažeistame ir iškirstame miške palyginimas. Skaičiai rodo srauto apimtį kg ha^{-1} per metus; krituliai matuoti mm per metus (pagal Likens, Bormann, 1972).

Medžiagos	Nepažeistas miškas			Miškas be augalijos
	Patenka	Išplaunama su krituliais	Skirtumas	
NH_4^+	2,1	0,3	+1,8	-1,6
NO_3^-	3,7	2,0	+1,7	-114,0
Ca	2,6	11,7	-9,1	-77,9
K	1,1	1,7	-0,6	-30,4
Na	1,5	6,8	-5,3	-15,4
Mg	0,7	2,8	-2,1	-15,6
$\text{H}_2\text{O} (\text{mm})$	1246	799	+477	+191

Autoriai šiuos skaičius aiškina taip: išnaikinus augaliją, lietaus lašų kinetinė energija atpalaiduoja ma, kai jie atsitrenkia į negyvus kamienus ir nuogą dirvą; tai gerokai padidina paklotės ir viršutinio dirvos sluoksnio nuplovimo tikimybę, ypač turint omenyje, kad vietovė kalnuota, nuolydis didelis; be to, pažeistame miške skaidytojai savo darbą juk dirbo ir toliau, tad biogenų atsargos kaupėsi, o jų asimiliuoti nebuvo kam. Šuoliškas nitratų praradimas aiškintinas dar ir tuo, kad amonio jonų kaupimasis iškirstame plote sukėlė nitrifikatorių veiklos suaktyvėjimą. Jie vertė amonio jonus į nitratus, o šie, kaip žinia, geocheminiu požiūriu yra judresni nei amonio jonai (žr. 4.10 pav.).

Atkreiptinas dėmesys ir į vandens balansą. Kontroliniame plote upelių debitas, arba nuotekis, yra mažesnis, nes didelė dalis kritulių užsilaiko augalinėje dangoje ir patenka į augalus, kur naudojama transpiracijai ir fotosintezei. Augalija – tarsi kempinė, sugerianti ir paskui iš lėto garinanti vandenį. Kai ji buvo pašalinta (bandomieji plotai), daug didesnė kritulių dalis atiteko paviršiniams nuotekui, ir tik 191 cm iš 1246 cm metinių kritulių išgaravo nuo apnuogintos dirvos ir plikų gulinčių kamienų. Padidėjo ne tik paviršinis nuotekis, bet ir jo svyravimų amplitudė (4.4 lentelėje neparodyta): po didesnio lietaus upeliai pa-

tvindavo, o užėjus sausrui jų debitas stipriai sumažėdavo. Iš šių ir kai kurių kitų analogiškų duomenų, sruinktų kitų autorių, padaryta išvada, jog miškų iškirtimas pažeidžia vandens balansą ir sukelia didelių potvynių pavojų, ypač regionuose, kur iškritinta didelis kiekis kritulių. Dabartiniu metu ši išvada patvirtinta, atlikus reikiamą ekspertizę, ir jau tapo vienu iš neabejotinų dėsningumų, kuriuos ekologai nustatė ir pasiūlė taikyti.

Kita praktinio pobūdžio išvada, padaryta iš F. H. Bormanno ir G. E. Likenso darbų, buvo susijusi su dirvos erozijos problema. Šiemis autoriams tapo akivaizdu, jog iškirtus mišką būna didelių dirvos, humuso ir biogenų nuostolių. Jie būtų buvę dar didesni, jei miško medžiaga būtų išgabenta iš miško, nes tai neabejotinai pažeistų viršutinį dirvos sluoksnį. Štai kodėl šiuo metu JAV ir kitose stiprios ekonomikos šalyse miškui kirsti naudojama nepaprastai įmantri technika, laikomasi griežtai reglamentuotų dirvožemio apsaugos procedūrų. Dar kitur miškus leidžiama kirsti tik žiemą, esant įšalui. Sumažėjo ir plynodo kirtimo šalininkų. Šie tyrimai turėjo įtakos ir žemdirbių praktikai: dar labiau nei ankščiau suabejota ta patirtimi, kai dirva būdavo suariama ir paliekama ilstėtis (pūdymas) kartais metams ir netgi daugiau. Išaugo neariamosios žemdirbystės šalininkų gretos (šiuo metu be plūgo apsieinantys JAV fermeriai disponuoja milijonais hektarų žemės).

Šios technologinės inovacijos, kaip ir tas dēmesys, kurį daugelis šalių skiria kovai su dirvos erozija, neturėtū mūsų stebinti. Nuo neatmenamų laikų žmonija įsisąmonino, kad dirvožemis yra sausumos gyvybės pagrindas. Žodis *adama* hebrajų kalba reiškia dirvą ir neatsitiktinai turbūt šiuo vardu žydai pavadino ir pirmajį žmogų. Lotyniškas *homo*, žmogus, tikriausiai yra kilęs iš žodžio *humus*, kuris senovės romėnams reiškė žemę, dirvą ir tik gerokai vėliau jau kitų tautų buvo pradėtas vartoti puvenų prasme.

Galų gale po F. H. Bormanno ir G. E. Likenso darbų išryškėjo ir tas pavoju, kurį miškų iškirtimas kelia vandens ekosistemoms, visų pirma upėms ir ežerams. Jos yra papildomas biogenais, organine medžiaga, smėlio ir molio dalelėmis. Visa tai sukelia nepageidaujamą reiškinį – eutrofifikaciją (vandens žydėjimą), o ši savo ruožtu neigiamai veikia kai kurių organizmų, pavyzdžiui, lašinių žuvų, populiacijas, bet to, pablogina geriamojo vandens kokybę, sumenkina vandens telkinių rekreacinę vertę.

Medžiagų ciklai vidutinio klimato miške yra nepaprastai efektyvūs dėl įvairių prisitaikymo būdų, kaip tauputi ir išsaugoti biogenų atsargas. Tačiau šis gana gerai suderintas mechanizmas lengvai gali būti žmogaus suardytas, ypač jei dėl žmogaus veiklos nukenčia augalinė danga ir pažeidžiama dirva.

Kaip minėta, Hubbard Brooko miško augalijos naikinimas tėsėsi trejus metus. Paskui miškas buvo paliktas savieigai, jam buvo leista savaime atsikurti. Per keliolika metų fitomasė beveik pasiekė kontrolei būdingą lygį, kaip ir medžiagų praradimas su upelių vandeniu. Taigi medžiagų ciklų efektyvumas vėl priartėjo prie įprasto, būdingo nepažeistam miškui lygio. Susireguliavo ir vandens apytaka.

Ar apibendrinimai, gauti dirbant su šiomis vidutinio klimato miško ekosistemomis, tinka kitiems sausumos biomams, tarkim, atogrąžoms? Atsakymas į šį klausimą galėtų būti tokis: panašumų daug, nors kitiems biomams būdingi tam tikri ypatumai. Pavyzdžiui, drėgnieji atogrąžų miškai geba biogenus išsaugoti ne mažiau efektyviai negu vidutinio klimato miškas. Faktas, jog atogrąžų miškai be degradacijos pozymių egzistuoja nuo prieistorinių laikų, byloja apie tai, kad netgi intensyvūs ir dažni lietūs nepajėgūs išplauti tiek medžiagų, kad sukeltu jų stygį šiose ekosistemose. Ekologai neabejoja, kad medžiagų išsaugojimo būdai šiuose miškuose yra dar tobulesni nei tie, kurie įprasti vidutinio klimato miškams. Štai kai kurie iš jų (Jordan, Herrera, 1981):

- Atogrąžų miškams būdingas nepaprastai tankus šakniaplaukių tinklas, įsiskverbiantis net ir į paklotę. Todėl dalį biogenų iš karto, aplenkdamis dirvą, vėl pasisavina augalai. Yra duomenų, kad šakniaplaukiai kažkokiu būdu slopina denitrifikaciją bakterijų veiklą ir taip neleidžia nitratams pavirsti molekuliniu azotu. Dėl šių ir daugelio kitų galimų priežasčių mineralinių medžiagų atsargos dirvoje yra dar menkesnės nei vidutinio klimato miškuose, jos dirvoje tiesiog neužsibūna: nors skaitymas čia spartesnis, augalų produktyvumas yra didesnis. Taigi be skaidytojų šie galingi miškai turbūt neišgyventų ilgiau kaip savaitę ar dvi.
- Daugybė mikorizinių grybų (grybašaknių) hifų, išraizgiusių dirvą ir paklotę, atlieka tą pačią funkciją – jie veikia kaip biogenų gaudyklės. Greičiausiai čia esama mutualizmo (abipusės naujos), taigi turi naudos ir augalas, ir simbiontas grybas. Mikorizė būdinga ir vidutinio klimato miškams, nors čia ji nėra pasiekusi tokio išsivystymo lygio.

- Daugelio augalų lapai yra padengti dumbliais ir kerpėmis. Šie simbiontai sugeria su krituliais patenkančius biogenus, kurių dalį paima lapai. Be to, kerpės fiksuoja oro azotą.

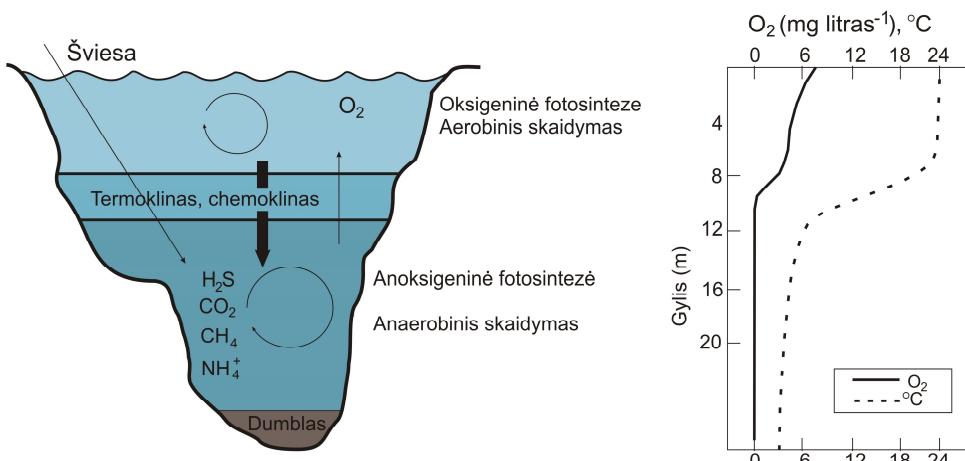
Ekologai neabejoja, kad nepažeistuose atogrąžų miškuose medžiagų ciklai ne mažiau efektyvūs, o greičiausiai netgi efektyvesni negu vidutinio klimato juosteje, nors išsamų tyrimų, patvirtinančių šią išvadą, ir stokojama.

Svarbu pažymėti, kad atogrąžų miškai auga skirtingomis edafinėmis sąlygomis. Tarkim, Amazonės baseino centrinėje ir rytinėje dalyse dirva ypač skurdi, nes šiame regione paviršinės uolienos arba labai senos, užsilikusios dar iš prekambro, ir išplautos, arba virtusios smeliu. Puerto Riko ir Kosta Rikos kalnuose, Andų priekalnėse dirvos yra turtingesnės, nors čia augančių atogrąžų miškų biomasė ir produktyvumas beveik nesiskiria nuo būdingo oligotrofiniams (mažamaisčiam) regionams, tokiems kaip Amazonės aukštupys ir vidurupis. Panašu, kad skurdžioje dirvoje įsikūrusių miškų medžiagų ciklai yra ne tokie išlaidūs ir efektyvesni nei augančių turtingesnėse dirvose, ir ši didesnį efektyvumą lemia anksčiau nurodyti būdai.

4.2.4. Medžiagų cirkuliacija ežeruose

Pagrindinis vandens ekosistemų ypatumas, skiriantis jas nuo sausumos ekosistemų, yra vandens storymė ir dumblas, kuris gerokai skiriasi nuo savo analogo – dirvos. Skiriasi ir gamintojų dydis: ežeruose ir jūrose didesnį vaidmenį nei sausumoje atlieka mikroskopiniai dumbliai ir chemosintezę bei fotosintezę vykdančios bakterijos. Kadangi šie gamintojai neturi šaknų, medžiagų ciklas čia susiduria su nemažomis problemomis.

Ypač daug jų atsiranda gilesniuose ežeruose vasarą, kai vanduo susisluoksniuoja pagal temperatūrinį ir cheminį režimą. Paviršinis vanduo išyla, išsiplečia ir pasidaro lengvesnis už vandenį, esantį giliau. Todėl jis gali persimaišyti vėjui veikiant tik iki kelių metrų gylio. Šiame sluoksnyje vyksta fotosintezė, tame apstu deguonies, tačiau vasaros antrojoje pusėje dažnai pritrūksta fosforo, azoto ar kitų neorganinių maisto medžiagų. Tačiau priedugnio sluoksnyje, ypač jei šviesa jo nepasiekia, atvirkščiai – deguonies atsargos po truputį senka, kol jo beveik nelieka, o biogenų atsargos didėja, nes būtent priedugnyje ir dumbe susikaupia daug maisto skaidytojams. Jokio mechanizmo, kuris padėtų gamintojams priedugnio biogenus atsigabenti į paviršinius vandenis, nėra. Išimtis – vandenye gyvenantys makrofitai (stambūs augalai), nors dažname ežere jie mažai prisideda prie pirminės produkcijos.

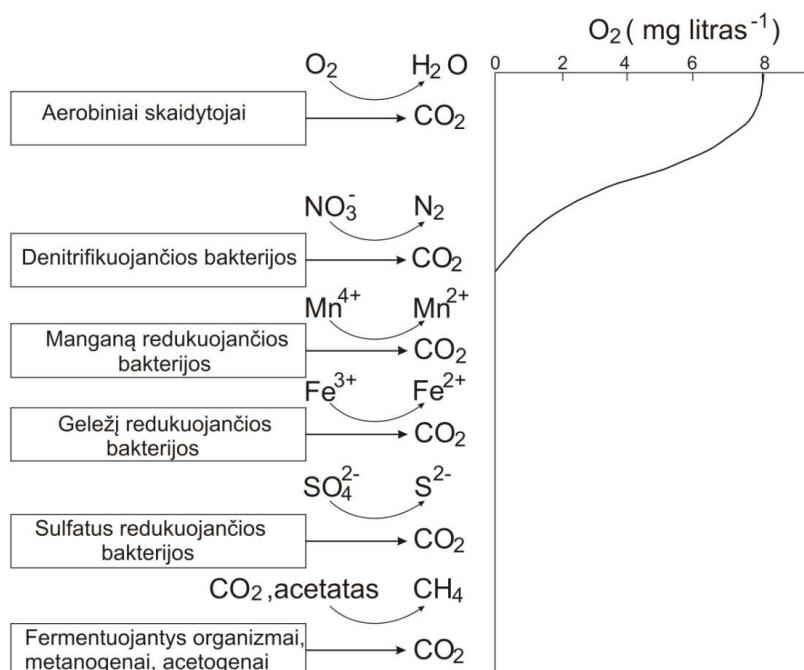


4.13 pav. Aerobinių ir anaerobinių medžiagų ciklų atsiskyrimas idealizuotame vidutinio klimato zonoje ežere vasarą. Termoklinas ir chemoklinas – tai gana staigus temperatūros ir cheminės sudėties pokytis, susijęs su gyliu. Ši zona skiria vandens storymę į dvi dalis – epilimnioną (viršutinę) ir hipolimnioną (giliają dalį). Plati gilyn nukreipta rodyklė žymi gausų detrito lietu, o šalia pavaizduota priešingos krypties plona rodyklė – daug mažiau intensyvų biogenų, metano ir molekulinių azoto patekimų iš hipolimniono į epilimnioną difuzijos būdu. Anoksigeninės fotosintezės zona – sluoksnis, kur gyvena fotosintetinančios (žaliasios ir purpurinės) sierabakterės. Kaip elektronų ir vandenilio šaltinį panaudodamos vandenilio ar vandenilio sulfidą, jos produkuoja kaip atliekų sierą ir sulfatus, kurie čia pat panaudojami skaidytojų (sierą ir sulfatus redukuojančių bakterijų). Šie regeneruoja sulfidus ir taip palaiko ciklą. Anaerobiniame skaidyme paprastai dalyvauja ir kiti anaerobai, kaip oksidatorius naudojantys nitratus (denitrifikuojančios bakterijos), trivalentę geležį (geleži redukuojančios bakterijos), keturvalentį manganią (manganą redukuojančios bakterijos), organines medžiagas (rūgimo bakterijos) ir netgi anglies dioksidą (metaną gaminančios bakterijos).

Vanduo pasižymi unikaliomis savybėmis: pats tankiausias ir sunkiausias yra +4°C vanduo. Nuo šios temperatūros vanduo lengvėja tiek šaldamas, tiek šildamas. Todėl suprantama, kodėl vasarą mūsų klimato zonoje gilesnių ezerų piedugnyje nusistovi būtent +4–6°C, o link paviršiaus vanduo darosi vis šiltesnis. Tačiau per vandens storymę temperatūra keičiasi netolygiai. Ta vieta, kur šaltą vandenį keičia daug šiltesnis paviršinis vanduo, vadinama temperatūros šuoliu, arba **termoklinu**. Virš šio sluoksnio išsidėsius zona vadinama **epilimnionu**, o žemiau jo esanti – **hipolimnionu** (4.13 pav.). Termoklino zona – sritis, skirianti daug deguonies turintį epilimnioną nuo hipolimniono, kur deguonies yra mažai. Todėl termoklinas yra kartu ir **chemoklinas**, perėjimas iš vienos cheminės aplinkos į kitą.

Daugelyje vidutinio klimato ezerų vasarą susiformuoja dvi sąlyginai savarankiškos ekosistemos, atskirtos termoklino ir chemoklino (4.13 pav.). Galvoje turimas medžiagų ciklų atsiskyrimas. Mat epilimnione paprastai esama ne tik gamintojų ir gyvėdžių, bet ir aerobinių skaidytojų, kurie vandenye esančias tirpias ir netirpias organines medžiagas skaido iki biogenų, grąžindami juos gamintojams ir taip garantuodami jei ne pastarujų bei gyvėdžių populiaciją augimą, tai bent jų gyvybingumą. Dažname ežere hipolimnione galima aptikti ne tik anaerobinių skaidytojų, bet ir gamintojų – tiek fotoautotrofų, tiek ir chemoautotrofų. Suprantama, anaerobinių fotoautotrofų egzistavimas įmanomas tik tada, jeigu **eufotinė**, arba apšviestoji, zona ir hipolimnionas siejasi, taigi jei šviesa prasiskverbia po termoklinu. Šie du ciklai – aerobinis ir anaerobinis – nėra savarankiški jau vien todėl, kad iš deguoninės zonas į bedeguonę (anoksinę) nuolat krinta detrito lietus, o priešinga kryptimi, nors ir silpnu srautu, dėl difuzijos keliauja galutiniai anaerobinio skaidymo produktai – neorganinės maisto medžiagos (NH_4^+ , H_2S , CO_2 , PO_4^{3-} , Na^+ , K^+ ir kt.), molekulinius azotas ir metanas. Pastarajį metanogenai (metaną gaminančios bakterijos) gali taip intensyviai produkuoti, kad dažnai jis burbulų pavidalu pasiekia deguoninę zoną, epilimnioną, kur jo „laukia“ kitos, metaną oksiduojančios, bakterijos, arba metanotrofai. Pelkėse, skirtingai nuo ezerų, metanotrofų negausu, todėl jose metanogenų pagamintas metanas paprastai išlekia į orą. Panašus likimas ištinka ir de-nitrifikacijos metu pasigaminusią didelę dalį molekuliniu azoto, ir tai būdinga tiek ežerams, tiek pelkėms. Tačiau galima galvoti, kad dalį vykstant skaidymui pasigaminančio azoto fiksuoja čia pat įsikūrę azoto fiksatoriai. Ežere šia veikla užsiima daugiausia melsvabakterės.

Vandens storymei susislouksniavus, joje dėsningai pasiskirsto ne tik gamintojai, bet ir skaidytojai (4.14 pav.): viršutinį aukštą okupuoja aerobai, o termokline bei iškart po juo įsitaiso fakultatyvūs aerobai ir fakultatyvūs anaerobai (pavyzdžiui, denitrifikuojančios bakterijos), šiek tiek giliau – obligatiniai anaerobai, pradedant manganą redukuojančiomis bakterijomis ir baigiant fermentuojančiais mikroorganizmais bei metaną gaminančiomis bakterijomis (metanogenais), gyvenančiomis piedugnyje.



4.14 pav. Vasarą, vandeniu susislouksniavus, skaidytojai vandens storymėje išsidėsto gana dėsningai. Epilimnione įsikuria aerobiniai skaidytojai, naudojantys stipriusią oksidatorių, deguonį. Didėjant gyliui, skaidymui naudojami vis silpnės oksidatoriai, todėl skaidymas darosi vis lėtesnis, nors gilyn detrito kiekis dažniausiai didėja (taip pat žr. 4.5 pav.; pagal Dodds, 2002).

Taigi paviršinį sluoksnį okupavę organizmai skaidymui naudoja geriausius oksidatorius (žr. 4.5 pav.), o einant gilyn jie vis prastėja. Daugumą šių oksidatorių skaidytojams tiekia gamintojai, iškūrę tuo-se pačiuose ar kituose horizontuose. Jie oksiduoja vandenį, amonio jonus, dvivalentį manganą, dvivalentę geležį, vandenilio sulfidą ir į aplinką išskiria atliekamų reakcijos produktą, tinkamų organinės medžiagos oksidavimui – tiek aerobiniam, tiek anaerobiniam. Šie gamintojai – tai dumbliai ir melsvabakterės, nitrifikuojančios bakterijos, manganą ir geležį oksiduojančios bakterijos, fotosintetinančios sierabakterės. Žodžiu, skirtingai nuo skaidymo dalyvaujant deguoniui, bedeuonėje aplinkoje skaidytojai prigamina daug redukuotos formos biogenų, kurie pakliuvę vienokiu ar kitokiu keliu į aplinką, kur deguonies yra daugiau, galėtų būti lengvai oksiduojamai savaime, organizmams nedalyvaujant. Šių procesų metu į aplinką išsiskirtų šiluma, taigi energija būtų prarasta negrįztamai. Tačiau visas šias reakcijas vykdo chemoautotrofai, tad reakcijos vyksta kur kas sparčiau, nei vyktų jiems nedalyvaujant, be to, jie geba akumulioti šią cheminę energiją organinių junginių pavidalu. Ir tik vėliau, vykstant metabolismui, cheminę energiją jie verčia į šiluminę.

Ezero ekosistemoje skaidytojai irgi „pasidaliję darbą“ panašiai kaip miške. Tačiau ežere šią specializaciją daugiausia lemia ne kas ką „atsikanda“, o kas kokį oksidatorių naudoja skaidymui. Todėl ežere kiekviena skaidytojų ekologinė grupė paprastai turi savus gamintojus, tiekiančius jiems tinkamus oksidatorius. Tad aerobiniai skaidytojai gyvena kartu su tokiais pat gamintojais, sierą ir sulfatus redukuojančios bakterijos – šalia fotosintetinančių sierabakterių ir pan.

Nepaisant, kad dalis neorganinių medžiagų susisluoksniausiamame ežere yra regeneruojamos ir todėl gali iš naujo dalyvauti biosintezės procesuose, jau vasaros pirmojoje pusėje vidutinio klimato zonoje esančius ežerus dažnai ištinka stagnacija, susijusi su tuo, jog pritrūksta kažkokio biogeno, dažniausiai – fosfatų. Stagnacija gali užsitempi iki rudens, nes dauguma susidarančio detrito atsiduria priedugnyje, kur jis ir skaidomas, o iš ten kelio atgal, išskyrus difuziją, nėra. Galima drąsiai teigti, kad dauguma epilimnione iškūrusių organizmų ilgainiui žūtų, jei gamtoje nebūtų kokio nors mechanizmo, sugrąžinančio iš hipolimniono biogenus (visų pirma, amonio jonus, fosfatus ir sulfatus).

Likimas, kuris, teoriškai mąstant, ištiktų miško ekosistemą tuo atveju, jei išnyktų visi joje gyventys skaidytojai, ištinka dažną ezero ekosistemą kiekvienais metais, vasaros metu, kai dėl vandens susisluoksniaivimo sutrinka ne tiek pats skaidymas, kiek vykstant skaidymui besigaminančių biogenų recirkuliacija. Tokiu metu ežeras tarsi apmiršta, o didelė dalis fitoplanktono yra priversta nutraukti savo veiklą.

Antra vertus, jei susikaupęs epilimnione deguonis niekada negalėtų patekti į hipolimnioną, tame gyvybė ilgainiui taip pat gerokai nuskurstų, o organinės atliekos kauptuosi nepalyginamai greičiau, nei tai vyksta realiai.

SAVARANKIŠKAS DARBAS

Vinogradskio kolonėlė

S. Vinogradskis (1856–1953) ir M. W. Beijerinkas (1851–1931) buvo pirmieji mikrobiologai, pradėję dirbtį su mišriomis mikroorganizmų kultūromis. Iki tol mikrobiologai, tarp kurių galima paminėti L. Pasteurą ir R. Kochą, stengdavosi išgrynti mišinius ir dirbtį su grynomis kultūromis. S. Vinogradskis dar išgarsėjo ir tuo, jog atrado chemosintezės reiškinį ir sukūrė paprastus metodus, kaip tirti mikrobiologinius procesus, vykstančius, tarkim, susisluoksniausiamame ežere ir dugno nuosėdose. Vienas iš tokiių metodų – tai garsioji kolonėlė, vėliau pavadinta atradėjovardu.

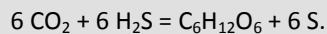
Kolonėlei tinka 1 litro ar didesnės talpos stiklinis ar skaidraus plastiko cilindras. Maždaug 1/3 cilindro užpildykite iš ežero ar upės paimtu dumblu, papildytu nemažu celiuliozės (tinka laikraštis) kiekiu. Norint gauti geresnį rezultataj, reikėtų į dumblą pridėti ir šiek tiek natrio sulfato bei kreidos. Visa tai užpilkite ežero ar upės vandeniu, palikdami kelių centimetru pločio oro tarpą. Cilindrą uždenkite skaidraus plastiko plėvele ir pastatykite ant palangės pietų pusėje 2–3 mėnesiams. Trūkstant šviesos, galima būtų naudoti dar ir dirbtinį apšvietimą. Cilindro nenešiokite, nekraipykite, nekratykite, žodžiu, palikite visiškoje ramybėje ir jis jums padovanos atradimo džiaugsmą.



4.15 pav. Bendras Vinogradskio kolonėlės vaizdas.

Stebékite pokyčius. Didelis celiuliozės kiekis turėtų stimuliuoti aerobinių celiuliozės skaidytojų veiklą, taigi po kurio laiko deguonies atsargos dumble baigiasi. Tik viršutinėje vandens sluoksnio dalyje deguonies neturėtų pritrūkti, nes jis difunduoja, nors ir létai, iš oro. Tuo metu dumble pradeda išivyrauti fermentuotojai ir kiti anaerobiniai skaidytojai. Pirmieji prigamina nemaža neviško suskaidymo produktą (etanolio, acto rūgštis ir kt.) bei CO_2 ir H_2 . Vyraujančiu fermentuotoju tampa celiuliozė gebančios skaidyti *Clostridium* genties bakterijos. Jų pri-gamintomis nedidelio molekulino svorio organinėmis medžiagomis minta kiti dumble išskirę anaerobai, visų pirma *Desulfovibrio* genties sierą redukuojančios bakterijos. Skaidymui jos kaip oksidatorių naudoja ne deguonį ir ne organines medžiagas, kaip fermentuotojai, o sierą, sulfatus ir tiosulfatus.

Skaidymas vyksta iki galio, iki biogenų, o kaip atliekos pasigamina didžuliai kiekiai vandenilio, anglies dioksido ir vandenilio sulfido. Pastarasis reaguoja su dumble paprastai būnančia geležimi, sudarydamas netirpius geležies sulfidus. Šie nudažo dumblą juodai, taip paaiškinama išprasta ežerų ar upių dumblo (ir sanotechniniuose vamzdžiuose susikaupusių nešvarumų) spalva. Dalis H_2 , H_2S ir CO_2 difunduoja iš dumblo į vandens storymę, kur juos panaudoja fotosintetinantys organizmai: žaliasios ir purpurinės sierabakterės. Jų buveinių lengvai galima atrasti plika akimi, nes jos suformuoja du plonus ryškiai nudažytus vandens sluoksnius iš karto virš nuosėdų. Apatinis priklauso žaliasioms, o viršutinis – purpurinėms bakterijoms. Purpurinių sierabakterių ląstelės gana stambios, jose susikaupia daug elementinės sieros granuliu. Žaliųjų sierabakterių ląstelės kur kas mažesnės, jos sierą iš ląstelių išskiria į terpę. Abi šios bakterijų grupės bedeguonėje aplinkoje, dalyvaujant šviesai, vykdo tokią fotosintezę:

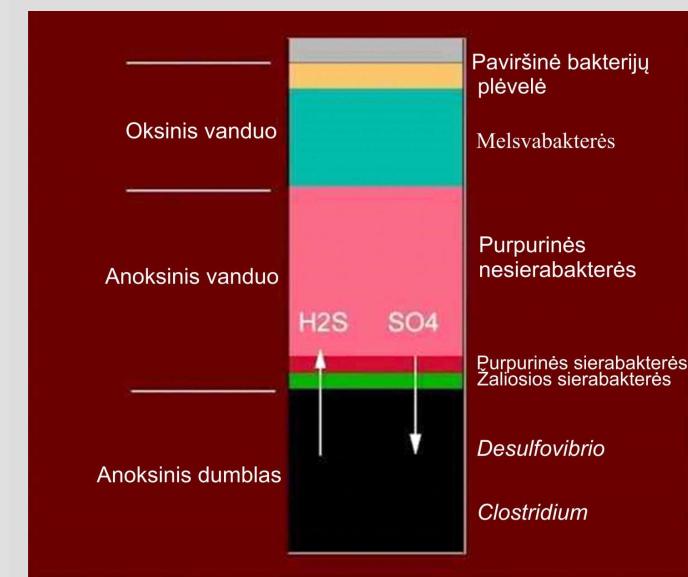


Be sieros, kaip atlieka produkuojami ir sulfatai. Šios atliekos patenka į dumblą, kur jos vėl atitenka *Desulfovibrio* genties skaidytojams. Taip šis medžiagų ciklas realizuojamas ir gamtoje.

Virš purpurinių sierabakterių susiformuoja dar vienas gana platus ryškiai raudonas vandens sluoksnis. Tai purpurinių nesierabakterių karalystė. Jos taip pat anaerobai (nors toleruoja nedidelę deguonies koncentraciją) ir taip pat vykdo fotosintezę, tačiau gana keistą: nors šviesa joms yra energijos šaltinis, kaip elektronų ir anglies šaltinį jos naudoja organines medžiagas, paprastai organinės rūgštis, kurių gausiai prigamina skaidytojai, pavyzdžiu, klostridijos. Todėl jas priskiria fotoheterotrofams. Jos netoleruoja didelės H_2S koncentracijos, todėl ir išskiria aukšciau, virš kitų anaerobinių fotoautotrofų.

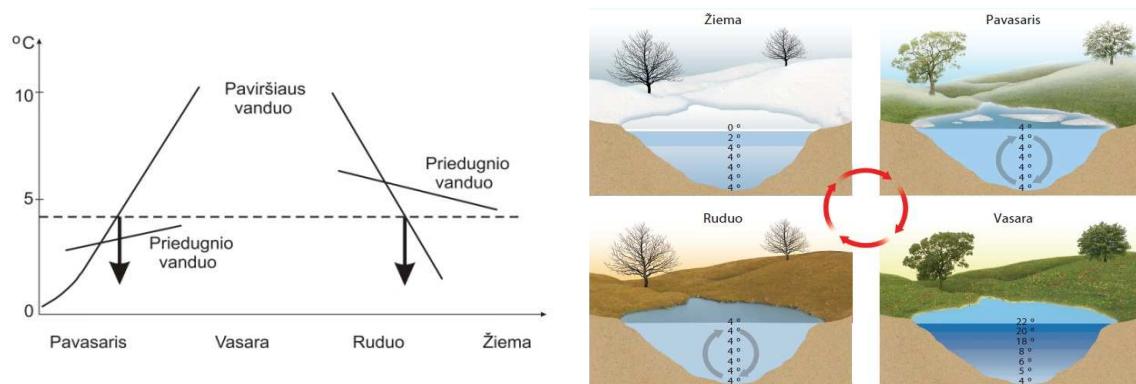
Nedidelė H_2S dalis vis délto difunduoja dar aukšciau ir pasiekia deguonies turintį vandens sluoksnį. Čia ji kaip energijos, vandenilio ir elektronų šaltinį panaudoja bespalvės sierabakterės – tipiški chemoautotrofai. Naudodamos deguonį kaip oksidatorių, jos H_2S verčia į sulfatus, o šie gali būti panaudoti kitų gamintojų, tarkim, vienalaščių dumblių ir melsvabakterių. Abi pastarosios grupės išivyrauja viršutinėje kolonėlės dalyje, todėl ji būna žalsva ar žalia. Dar viena grupė šioje zonoje išplintančių organizmu – tai jvairūs aerobiniai skaidytojai: bakterijos ir grybai, sukuriantys aerobinių medžiagų ciklą kolonėlės viršutinėje dalyje.

Pačiame kolonėlės viršuje ilgainiui gali susidaryti plėvelė iš kapsules formuojančių aerobinių bakterijų. Tai skaidytojai, bet jų išvaizda tikrai neįprasta. Besidalijamos jos išskiria tam tikras medžiagas, kurios suformuoja tvirtą išorinį apvalkalą, kapsulę. Manoma, kad kapsulės jas apsaugo nuo plėšriųjų pirmuonių. Pasidalijusios ląstelės kapsules palieka, tačiau šie tušti apvalkalai ilgam padengia vandens paviršių. Tokia jvykių eiga, suprantama, nėra būdinga gamtiniam vandens telkiniams dėl juose vykstančios nuolatinės konvekcijos.



4.16 pav. Schematizuotas Vinogradskio kolonėlės vaizdas.

Vinogradskio kolonėlė leidžia sumodeliuoti ir geriau suprasti, kaip bendradarbiauja atskirių organizmų grupės ir kaip funkcionuoja medžiagų ciklai vandens ekosistemose. Kolonėlėje apsigyvena ir klesti tie organizmai, kurie ir gamtinėmis sąlygomis geba organizuoti beatiekę organinės medžiagos gamybą, nepaisydami kartais susidarančių bedeguonių sąlygų.



4.17 pav. Pavasarinės ir rudeninės vandens sąmaišos, vykstančios daugelyje vidutinio klimato gilesnių kaip 8–15 m ežerų, schema.

Tačiau tokį gyvybei skaudžių scenarijų nepasitaiko, nes biogenų grąžinimo mechanizmas vis dėlto egzistuoja. Tai **vandens sąmaiša**, inicijuojama vandens tankio svyravimų keičiantis oro, kartu ir vandens temperatūrai iš sezono į sezoną (4.17 pav.). Paprastai ji vyksta du kartus per metus, ankstyvą pavasarij ir vėlyvą rudeni. Žiemos metu šalčiausias vanduo yra iš karto po ledo sluoksniu, jei toks susidaro. Gilyn jis šiltesnis ir priedugnyje gali būti 2–4 °C. Ledui ištirpus, vandens paviršiaus temperatūra pradeda kilti, kol pasiekia 4 °C. Vanduo tampa tankiausias, koks tik jis begali būti, todėl pradeda grimzti gilyn, išstumdamas priedugnio vandenį, kuris paprastai būna dar šaltesnis ir todėl lengvesnis. Sąmaišai šioje situacijoje jau gali padėti ir vėjas. Rudenį susidaro panaši situacija: vandens paviršius šalala sparčiau, ir kai jo temperatūra nukrinta iki 4 °C, jis leidžiasi gilyn, išstumdamas kiek šiltesnį ir todėl lengvesnį priedugnio vandenį.

Vis dėlto tokia įvykių eiga būna ne visuose ežeruose. Šiltesnio klimato zonose paviršiaus vanduo niekada nepasiekia išganingųjų 4 °C. Tiesa, kai kur to ir nereikia, nes priedugnio vandens temperatūra daugelyje šių zonų ežerų nenusileidžia žemiau 8–12 °C. Tokiu atveju užtenka, kad šaltesnio sezono metu paviršiaus vanduo atvėstų, tarkim, iki 7–11 °C, ir taptų sunkesnis už giliau esantį. Šiuose regionuose paprastai būna viso labo viena sąmaiša, vykstanti tik žiemą. Tačiau atogrąžų zonoje, labai giliuose, kilometro ir daugiau, ežeruose, kaip ir giliai jūrose, hipolimniono temperatūra niekada nepakyla iki tokį aukštumų, kad viršytų vandens paviršiaus temperatūrą. Tokiu atveju sąmaiša yra neįmanoma, jei jai įvykti nepadeda povandeninės versmės, srovės ar įtekančios bei ištekančios upės. Tokiuose nesimaišančiuose ežeruose priedugnis yra anaerobinių organizmų nuolatinė buveinė, joje susikaupia didžiuliai kiekių anaerobinio skaidymo produkty: vandenilio sulfido, anglies dioksido, metano. Negiliame vandens telkinyje šios dujos išlėktų į orą, bet būdamos taip giliai, kur slėgis labai didelis, jos išlieka ištirpusios būklės. Taip jos tampa puikaus kuro talpyklomis, nors jis panaudoti praktiniams tikslams dar neišmokta. Nereikėtų galvoti, kad, nesant cirkuliacijos, tokiuose vandens telkiniuose nėra ir medžiagų ciklų. Anaiptol, daugelyje iš šių ežerų, pavyzdžiui, viename giliausių pasaulyje Tanganikos ežere (Rytų Afrika), gyvybė klessti. Paaiškinimas čia tegali būti tik tok: tokiu atveju esama arba nemažo srauto alochtoninių (atkeliavusių iš saušumos upėmis ar kitokiu keliu) medžiagų, arba beveik visas susidarantis detritis yra suskaidomas viršutiniame ežero sluoksnyje, epilimnione, ir medžiagos recirkuliuoja būtent šioje zonoje. Kaip aiškėja, tikriausiai yra abu šie atvejai.

Dar kitaip susiklosti situacija poliariniuose ežeruose. Čia vandens temperatūra nei paviršiuje, nei giliau niekada nepakyla iki 4 °C, o vienintelė sąmaiša per metus įvyksta tik todėl, kad vasarą vandens paviršiaus temperatūra tampa aukštesnė nei priedugnio. Taigi čia būna tik viena, vasarinė, sąmaiša.

Tačiau seklių ežerų vandens storymes permaišyti geba ir vėjai, nepriklausomai nuo geografinės platumos.

Grįžtant prie vidutinio klimato ežerų, reikėtų pridurti, kad po kiekvienos sąmaišos stagnacija bai-giasi, fotosintezės ir chemosintezės procesai paspartėja, ir tai vyksta netgi rudeniui baigiantis. Tik kai ledą padengia sniegas, fotosintezė užslopina. Suprantama, pavasarinė sąmaiša turi ne mažesnės įtakos pirminei produkcijai (gamintojų suminės biomasės priaugui per laiko vienetą) ežere, nes šiuo atveju ją stimuliuoja dar ir gana aukšta temperatūra bei kur kas palankesnis nei vėlų rudeni ar žiemą šviesos režimas.

Po kiekvienos sąmaišos stipriai paspartėja ir skaidymas, nes deguonis prasiskverbia į visus horizontus. Aerobiniams skaidytojams atsiranda sąlygos įsigalėti per visą vandens storymę. Tačiau po eilinės sąmaišos vanduo netrukus vėl pradeda sluoksniuotis, nes arba vandens paviršius pradeda šilti (pavasarį), arba jis atšala iki 0–1 °C (žiemą). Taigi abiems atvejais jis tampa lengvesnis už priedugnio vandenį. Dėl to anksčiau ar vėliau deguonies atsargos gilesniuose horizontuose vėl išsenka, organizmai pereina prie anaerobinio skaidymo, naudodami iš pradžių nitratus, o vėliau ir kitus jau minėtus elektronų akceptorius.

Šio skyriaus pradžioje akcentavome, jog vandens ekosistemose esama kur kas daugiau nei sausumoje smulkų gamintojų – vienalaščių dumblių, fotosintetinančių bakterijų ir chemolitoautotrofinių bakterijų. Šie organizmai gali daugintis labai sparčiai, tad pirminė produkcija ežeruose, atrodytų, turėtų viršyti miškams būdingą pirminę produkciją, nors pati biomasė ežeruose niekada ir nepriłygsta tai, kuri būdinga, tarkim, vidutinio klimato miškams. Iš tikrujų toks spartus gamintojų augimas ir dauginimasis ežeruose vyksta, bet jis trunka neilgai, vos 1–2 pavasario mėnesius. Paskui būna santykinai lėta vegetacija, vadinaama stagnacija, susijusi su fosforo ar kitų medžiagų trūkumu. Tačiau santykinai mažą biogenų koncentraciją vandenye tam tikru laiko momentu nereikėtų interpretuoti kaip neišvengiamos gamintojų žūties artimiausiu metu liudijimą. Svarbi ne tik biogenų koncentracija, bet ir jų atsinaujinimo trukmė. Ji gali būti kur kas didesnė, nei, tarkim, vidutinio klimato miške. Aptariant Hubbard Brooko miško ekosistemos medžiagų ciklą minėta, jog mineralinio azoto atsinaujinimo trukmė 1–2 mėnesiai. Tas pats ištirpusio ežerų vandenye mineralinio fosforo rodiklis neviršija kelių ar keliolikos parų, o dažnai ir kelių valandų. Tai reiškia, kad fosforas gana intensyviai asimiliuojamas gamintojų ir taip pat intensyviai produkuojamas skaidytojų. Pagal laisvų biogenų kiekį ir jų atsinaujinimo trukmę vandens ekosistemos, ypač vasarą, yra panašesnės į atogrąžą, o ne vidutinio klimato mišką. Skirtumas čia nebent tik toks, kad ežere esama stagnacijos laikotarpio, o atogrąžų miške netoli pusiaujo tokia situacija tiesiog neįmanoma, be to, ežere tas fosforo ar azoto kiekis, kuris recirkuliuoja eufotiniame sluoksnyje nepaisant stagnacijos, yra šimtus kartų mažesnis nei atogrąžų miške, tad ir organinių medžiagų gamyba šiuo laikotarpiu negali būti intensyvi.

Palyginti sausumos ekosistemų su ežerais pagal ciklų efektyvumą nusakančius rodiklius yra sunku, nes tokiu duomenų, atrodo, iš viso nėra.

Ar organinės medžiagos produkcijos procesai ežeruose atsveria jos destrukciją? Visi turimi duomenys byloja apie tai, kad tokio balanso greičiausiai nesama: destrukcija atsilieka nuo produkcijos. Taigi organinė medžiaga ežeruose iš metų į metus po truputį kaupiasi, bet reikia nepamiršti, kad čia turima omoneyje ne tiek biomasė, kiek detritas. Išsamaus paaškinimo, kodėl skaidymas atsilieka, nėra, nors kai kurie aspektai aiškėja. Pavyzdžiu, nustatyta, kad priedugnyje skaidymas vyksta sunkiau, nes anaerobiniai skaidytojai ir fermentuotojai nesugeba bedeguonėmis sąlygomis baigti organinių polimerų (celuliozės, lignino, baltymų, lipidų) skaidymo iki galio, iki neorganinių komponentų, tačiau kaip galutines metabolismo atliekas jie prigamina daug organinių rūgščių, iš kurių ypač daug – humino rūgščių. Pastarosioms būdinga randomizuota (neapibrėžta, atsitiktinių veiksnių sąlygota) cheminė sudėtis, organizmai neturi tiek fermentų, kad jie tiktų kiekvienai iš šių nepaprastai įvairių medžiagų skaldyti, todėl, atrodo, jos ir kaupiasi. Kritus pH, skaidymas dar labiau sulėtėja. Ilgainiui ežeras gali galutinai uždumblėti, apaugti mišku ar virsti pelke.

Beje, panašios aplinkybės, atrodo, sąlygoja ir lėtą, bet neabejotiną humuso kaupimąsi daugumoje sausumos ekosistemų, jei šio proceso nenutraukia kokie nors gamtiniai ar žmogaus sukelti kataklizmai.

4.2.5. Medžiagų ciklai vandenye

Šiame skyriuje apžvelgsime medžiagų ciklo ypatumus pasauliniai vandenye, akcentuodami vadinamąją atviro vandenyno zoną.

Pirmiausia reikėtų pažymeti, kad, chemiko akimis žiūrint, medžiagų virsmai vandenye iš esmės niekuo nesiskiria nuo virsmų ežeruose, ypač giliuose (ekosistemų funkcinės konvergencijos reiškinys). Pavyzdžiu, vandenye, kaip ir ežere, paprastai aptinkame tą pačią azoto ciklo vykdytojų: azoto fiksatorių, nitrifikatorių ir denitrifikatorių, anamoksinių bakterijų, azotinių organinių junginių skaidytojų – aerobų. Tačiau medžiagų cirkuliacijai vandenye būdingi ir kai kurie savitumai, kuriuos lemia, visų pirma, neaprépiami vandens plotai, palyginti didžiulis gylis ir didelė druskų koncentracija.

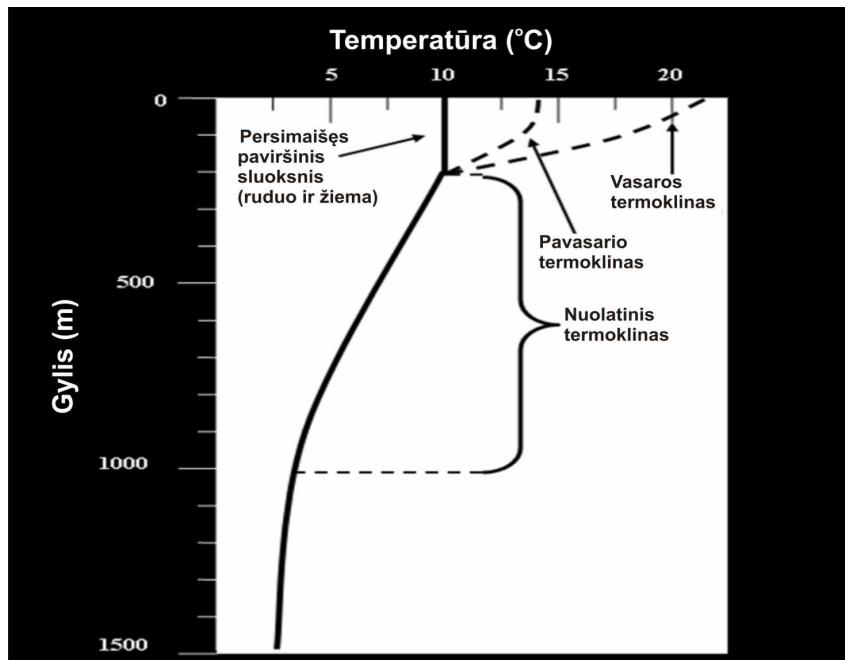
Atviro vandenyno ekosistema biologiniu atžvilgiu panaši į dykumą. Pirminė (sukuriama daugiausia fotoautotrofų) produkcija čia viena iš mažiausių, ypač atogrąžų zonoje. Šviesos ten daug, tačiau fotoautotrofai negali šios energijos pasisavinti efektyviau – jie susiduria su biogenų trūkumu, kuris juos lydi kiaurus metus. Pabandykime nuodugniai išsiaiškinti, kokios aplinkybės lemia tokį šių ekosistemų skurdumą.

Klausimas, kas riboja pirminę produkciją atviro vandenyno ekosistemose, lieka atviras ir šiandien, nors jis tiriamas jau daugybę metų. Vis dėlto kai kas nekelia jokių abejonių. Pavyzdžiu, sutariama, jog ribojantis veiksnybės negali būti anglies dioksidas, nes jo koncentracijos vandenye yra kur kas didesnės nei ore. Ilgą laiką buvo galvota, kad atvirame vandenye pirminę produkciją tikriausiai riboja azoto trūkumas. Apie tai bylojo ir eksperimentai bei biogenų kieko matavimai. Jie parodė, kad dabartiniame okeane, giliau nei 0,5 km, neorganinių N ir P santykis (N/P) yra apie 14,7; taigi esama azoto trūkumo (šis santykis geriausiu atveju turėtų būti 16,0). Paplito nuomonė, kad azoto fiksatoriai vandenye nedirba taip efektyviai, kad atsvertų azoto praradimą dėl azoto užsikonseruavimo dugno nuosėdo, denitrifikacijos ir anamoksinės reakcijos. Tačiau fiksatoriai pastaraisiais metais buvo reabilituoti, mat, visai galimas dalykas, kad vandenye paplitusiems azoto fiksatoriams (taip daugiausia *Trichodesmium genties* melsvabakterės) yra būtina geležis, be jos nevyksta nei fotosintezė, nei azoto fiksacija. Geležies kiekis vandenye, panašu, yra kritiškai mažas. Tai gali kelti nuostabą žinantiesiems, jog kalbama apie vieną iš labiausiai paplitusių uolienose elementų. Tačiau reikia turėti omenyje, kad tirpi yra tik dvivalentė geležis, ji gamtinėmis sąlygomis sparčiai oksiduoja arba ją oksiduoja gelžbakterės, taigi ji virsta netirpiai hidroksidais, kurie iškrinta į nuosėdas. Atvirą vandenyną gali pasiekti tik geležis, vėjo ar kitokiu būdu atnešta iš sausumos su dulkėmis, o tokio įvykio tikimybė, suprantama, negali būti didelė: ji mažėja didėjant atstumui iki artimiausios sausumos. Šiuolaikiniame vandenye tirpios geležies koncentracija paprastai neviršija kelių namolių (10^{-9} M). Manoma, kad būtent geležis riboja pirminę produkciją Ramiajame vandenye, o kituose vandenynuose jos įtaka gerokai mažesnė, čia produkciją riboja arba azotas, arba (rečiau) fosforas.

Papildymo geležimi eksperimentai, kuriuos 1994 metais Ramiajame vandenye atliko J. H. Martinas su kolegomis, patvirtino jų pačių išskeltą hipotezę: išpiltas į vandenyną papildomas geležies kiekis sukėlė intensyvų fitoplanktono augimą ir dauginimąsi eksperimentiniuose plotuose (žr. Falkowski, 2002; Boyd et al., 2007). Beje, būtent J. H. Martinui priklauso laki, dažnai ekologų cituojama frazė: „Duokite man pusę tanklaivio geležies, ir aš sukelsiu naują ledynmetį.“ Jo nuomone, nuo šio geležies kieko vandenynų vanduo sužydės, paskui įtakos žūs ir grimzdamos nusineš į dugnį atmosferos anglies dioksidą („biologinis anglies siurblys“). Graži mintis, bet sunku pasakyti, ar ji teisinga, nes išpilta geležis stimuliuos ne tik produkcijos, bet ir skaidymo procesus (kuo daugiau detrito, tuo daugiau skaidytojų), tad visai galimas dalykas, kad anglies dioksidas bumerangu sugrižtų mums atgal. Gamta savaip supranta ir savaip pakoreguoja mūsų voliuntaristinius veiksmus ir svajones.

Ten, kur vandenyno gylis daugiau negu 1 km, priedugnyje temperatūra kiaurus metus būna pastovi ir dažniausiai ne aukštesnė kaip 2 °C, nepriklausomai nuo geografinės platumos. Paviršinis vandens sluoksnis šilto ir vidutinio klimato juostose vasarą išyla ir tampa lengvesnis už giliau esantį. Taigi susisluoksniaivimas, arba stratifikacija, būdinga ne tik ežerams, bet ir vandenynui. Susiformuoja gerai apšviečiamas šiltesnis ir gausus deguonies viršutinis sluoksnis ir nuo jo temperatūros šuoliu, arba termoklinu, atskirti gilesni vandenys. Nors medžiagos gali pereiti per termokliną difuzijos būdu, tai pernelyg menkas mechanizmas, kad jis aprūpintų virš termoklino įsikūrusius gamintojus (fitoplanktoną) jiems būtinais elementais. Todėl vasaros stagnacija būna ne tik ežeruose, bet ir vandenye: pavasarį paprastai intensyvus dumblių ir melsvabakterių dauginimasis išsekina biogenų atsargas ir augimas sustoja. Stagnaciją paprastai lydi įtakos žūtis ir autolizė (savaiminis suirimasis). Žuvusios įtakos atitenka skaidytojams. Tačiau detrito dalelėms būdinga tendencija grimzti gilyn, o joms nugrimzdus žemiau termoklino ir palikus eufotinę zoną, jose susikaupusios medžiagos tampa gamintojams nepasiekiamos.

Skirtingai nuo daugumos ežerų, atvirame vandenye vasarą termoklinas prasideda prie pat paviršiaus ir nusitęsia labai giliai, iki maždaug 200 m gylio, taigi apima visą paviršinį, arba eufotinį (šviesos persmelktą), sluoksnį, o kartais jį ir viršija (4.18 pav.). Šį skirtumą lemia kur kas stipresni vėjai ir vandenye siaučiančios galingos audros, kurios ir permaišo tokį storą viršutinį sluoksnį. Vidutinio klimato juosteje, šalant orams, termoklinas po truputį nyksta. Kai viršutinio sluoksnio temperatūra pasiekia maždaug 10 °C, sezominis termoklinas išnyksta, tačiau susisluoksniaivimas išlieka, nes netgi žiemą paviršinis vanduo neatšala tiek, kad taptų šiltesnis už giluminį vandenį. Antra vertus, išnykus sezominiam termoklinui, audros ir uraganinis vėjas gali permaišyti dar storesnį, iki kelių šimtų metrų, vandens sluoksnį.

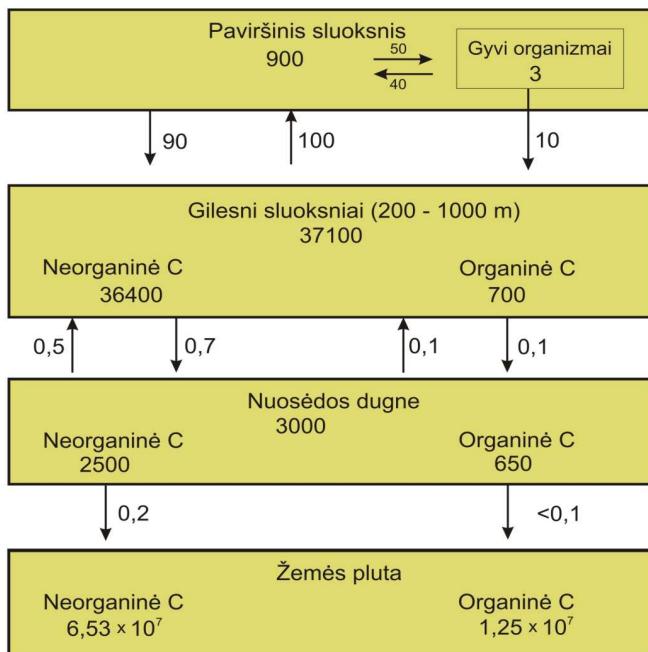


4.18 pav. Idealizuotas vandenyno vandens temperatūros priklausomybės nuo gilio vaizdas, būdingas vidutiniui klimatu (marineodyssey.co.uk; pirminis šaltinis – Biological Oceanography...).

Taigi vandens paviršius jokiui sezonui nebūna šaltesnis už gilesnius vandens sluoksnius, jų temperatūra vienoda irgi netampa. Todėl viršutinio sluoksnio vanduo niekaip negali tapti toks tankus, kad galėtų grimzti gilyn ir išstumti giliuosius vandenis į paviršių, kaip tai vyksta daugelyje vidutinio klimato ežerų. Iš to tampa aišku, kad medžiagų judėjimas okeane turėtų būti vienakryptis, nuo paviršiaus link dugno, o ciklų efektyvumas – labai nedidelis, palyginti su ežerais ir sausuma. Tikriausiai toks galėtų būti atsakymas į klausimą, kodėl atviro vandenyno ekosistemos tokios skurdžios. Tačiau neskubékime spręsti taip greitai, situacija nėra tokia paprasta ir aiški, kaip gali atrodyti iš pirmo žvilgsnio.

Visų pirmą siūlytina atkreipti dėmesį į vieną svarbią aplinkybę. Vandens tankį lemia ne tik temperatūra, bet ir druskų koncentracija: kuo ji didesnė, tuo didesnis tankis. Todėl vandenyno vanduo sunkiausias yra ne 4°C , o arti užšalimo taško ($-1,9^{\circ}\text{C}$ esant tipiškam vandenyno druskingumui, t. y. maždaug 3,5 %). Taip žemai vandens temperatūra vandenyne nukrinta tik aukštesnėje kaip 50° platumose. Vanduo čia ne tik šalčiausias, bet ir druskingiausias, taigi Žemės sąlygomis – pats tankiausias. Šiose srityse dažniausiai nebūna nei termoklino, nei susisluoksniaivimo, per visą vandens storymę jis yra vienodai šaltas visais metų laikais. Tai yra viena iš priežasčių, paaškinančių palyginti didelį produktyvumą, būdingą šių zonų vandenims (apie kitus veiksnius rašoma toliau). Limituojančiu veiksniu čia tampa ne biogenai, o šviesa. Netgi žema temperatūra nėra didelė kliūtis fitoplanktonui, gerai priderinusiam savo augimo temperatūros optimumą prie atšiaurių vietinių sąlygų. Tuo aiškinamas gana didelis Norvegijos, Grenlandijos, Barento jūrų ir Islandiją supančios Atlanto akvatorijos produktyvumas.

Antroji aplinkybė, gerokai praskaidrinusi mūsų supratimą apie medžiagų ciklą vandenyne, – tai tas neseniai atrastas faktas, jog daugiausia skaidymo procesų, kad ir kaip būtų keista, vyksta ne priedugnyje, o aukščiau nuolatinio, arba permanentinio, termoklino (4.18 pav.), t. y. viršutiniame maždaug 1 km storio vandens sluoksnje. Viena iš priežasčių – detrito grimzdimo greitis einant gilyn mažėja, nes didėja vandens tankis, ir dugnų, esantį kelių kilometrų gylyje, pasiekia tik labai nedidelę detrito lietaus dalis. Maždaug 80 % anglies, pasisavintos organizmų, recirkuliuoja paviršiniame 0–200 m gylio sluoksnje (4.19 pav.). Likusi dalis organinės C (19,8 %, arba 9,9 Pg per metus) yra suskaidoma gilesniuose sluoksniuose (200–1000 m) ir vienaip ar kitaip sugrąžinama į ciklą. Tik maždaug 0,2 %, arba 0,1 Pg per metus, atgula su nuosėdomis dugne. Tačiau net ir ši organinė C ne visa litifikuojasi (pavirsta uoliena), išeidama iš biologinio ciklo, dalis jos kažkokiu būdu į ciklą sugrižta. Taigi metinio C ciklo efektyvumas vandenyne yra ne mažesnis nei $100 - 0,2 = 99,8\%$. Tiesa, reikėtų turėti omenyje, kad tokiu ar panašiu efektyvumu pasižymi tik visa atviro vandenyno ekosistema kaip vienetas, o nedideli akvatorijos plotai praranda nemažą kiekį medžiagų, kurios nukeliauja į kitas „lokalias“ ekosistemas. Tiesa, tokį pat kiekį šie plotai ir gauna (apie sroves žr. toliau).



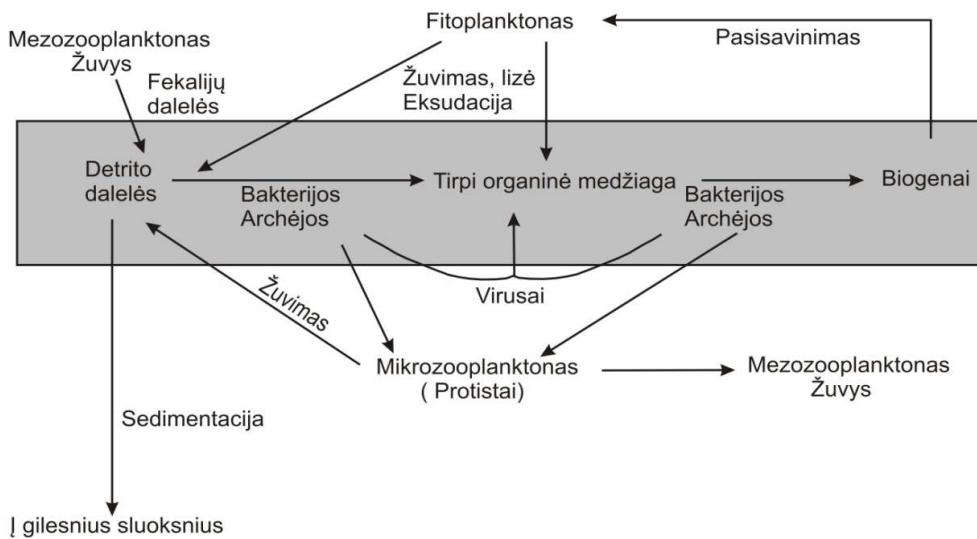
4.19 pav. Priešindustrinės epochos anglies ciklas pasauliniai vandenynai. Skaičiais įvertintas C kiekis petagramais ($1 \text{ Pg} = 10^{15} \text{ g}$) ir C srautas Pg per metus (skaičiai šalia rodyklių). Skaičiai suapvalinti. Čia neorganinė C – tai ištirpęs CO_2 , anglies rūgštis (H_2CO_3), hidrokarbonato (HCO_3^-) ir karbonato (CO_3^{2-}) jonai bei netirpūs karbonatai (pagal Sundquist, Visser, 2004).

Atviro vandenyno ekosistemos nėra produktyvios, ypač ten, kur dėl neefektyvios vandens sąmaišos paviršiniame sluoksnyje nuolatos trūksta biogenų (atogrąžų zonas vandenys). Pirminę produkciją vandenynė riboja arba geležies, arba azoto, arba fosforo deficitas. Tačiau bent apytikris balansas tarp organinių medžiagų produkcijos ir jos skaidymo yra išlaikomas visur. Iš metinio ciklo ilgam laikui išeina ir taip prarandamos tik procento dalys vandenynė cirkuliujančių medžiagų.

Atkreiptinas dėmesys, kad C kiekis gyvuosiųose organizmuose (3 Pg) yra kur kas mažesnis nei jų produkuojamos per metus organinės medžiagos kiekis (50 Pg). Tai byloja apie jiems būdingą didelį biologinį aktyvumą. Biomasės (gyvujų organizmų masės) atsinaujinimo trukmė šiuo atveju lygi $3/50 = 0,06$ metų, t. y. 22 dienos. Per šį laiką biomasę, galbūt, nei žymiau didėja, nei mažėja, tačiau, praėjus šiam laikui, tame pačiame rajone vegetuoja jau kitos ląstelės, anos, rastos prieš 22 dienas, jau suėstos arba žuvo ir virto detritu. Svarbu pažymeti ir kitką: organinės C (detrito) kiekis 200–1000 m gylyje viršija biomasę, susikaupusią daugiausia paviršiniame sluoksnyje, daugiau nei 200 kartų. Šio detrito atsinaujinimo trukmė yra maždaug $700/10 = 70$ metų. Visa tai daro atviro vandenyno ekosistemas panašias į stepės ar prerijos ekosistemas, kuriose detrito masė taip pat daug kartų viršija biomasę.

Pabandykime išsiaiškinti, kaip organizmams pavyksta taip greitai skaidyti detritą, kad jis nespėja palikti paviršiaus sluoksnio. Pastaraisiais dešimtmeciais išaiškėjo, kad vasara, prasidėjus stagnaciniams laikotarpiui, fitoplanktono ląstelės nežūsta masiškai ir sparčiai negrimzta į gilesnius vandenis. Jos išskiria į aplinką įvairių tirpių organinių medžiagų (eksudacija), kol galų gale lizuoja, t. y. ląstelės apvalkalai savaimė sujura, atpalaiduodami citoplazmos turinį. Tai gerokai supaprastina skaidytojų veiklą. Ant netirpau detrito dalelių sparčiai formuoja mikroorganizmų kompleksai, kurių specializacija – ardyti sunkiai skaidomus biopolimerus. Tai daugiausia bakterijos ir archéjos. Šias ekspluatuoja visur esantys virusai ir mikrozooplanktonas, jiems veikiant biomasę virsta tirpia organinė medžiaga, kurią toliau skaido bakterijos ir archéjos. Kaip galutiniai skaidymo produktai, susidaro biogenai, o šie yra pasisavinami fitoplanktono (4.20 pav.). Žodžiu, per mažajį ciklą stagnacijos pasekmės paviršiniuose vandenye gerokai sušvelnėja, nors jis grąžina vargu ar daugiau nei 80 % biogenų.

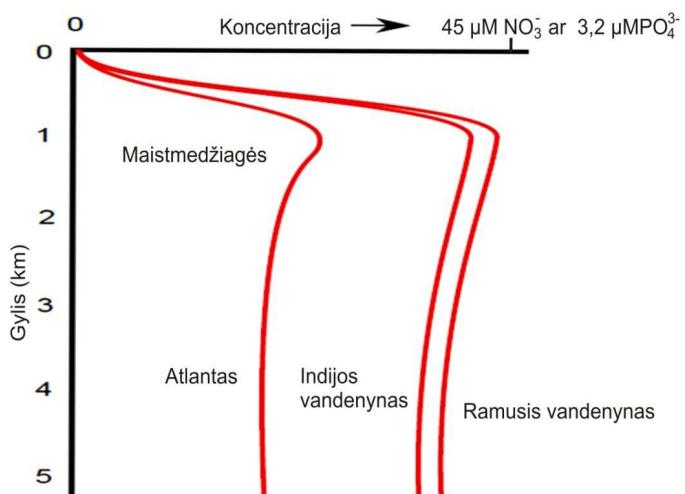
Nors vandenynuose – nuolatinis detrito lietus, dugnų pasiekia tik labai nedidelę jo dalis. Beveik visas jis suskaidomas maždaug 1 km gylio sluoksnyje. Medžiagų ciklo efektyvumą ypač padidina (taigi medžiagų praradimą sumažina) mikrobiinė kilpa – specifinis vandens ekosistemų bruožas.



4.20 pav. Supaprastinta detrito skaidymo vandenyno eufotinėje (0–200 m gylio) schema. Stačiakampyne – skaidymo grandinė; po horizontaliomis rodyklėmis surašyti skaidytojai, vykdantys nurodytus medžiagų virsmus. Nevardytos rodyklės žymi mitybinius (plėšrumo ar parazitinius) ryšius, nuo eksprotoaujamojo link eksplotatoriaus. Čia eksudacija – medžiagų išskyrimas iš gyvų ląstelių; lizė – ląstelių, nutraukusių gyvybinę veiklą, savaiminis išimas. Atkreiptinas dėmesys, kad bakterijos, archéjos, virusai ir mikrozooplanktonas (vienameščiai protistai – skaidytojai, pakibę vandens storymėje) suformuoja „mažajį medžiagų ciklą“, kuris dažnai vadinamas mikrobine kilpa. Mezozooplanktonas – vidutinio dydžio planktoniniai gyvūnai, daugiausia vėžiagyviai (pagal Azam, Malfatti, 2007).

Dalis detrito išvengia suskaidymo iki biogenų ir patenka į gilesnius, 0,2–0,5 km gylio, sluoksnius. Netirpių dalelių grimzdimas lėtėja, nes gilesnis vanduo yra ir tankesnis. Čia skaidymas, daugiausia dalyvaujant deguoniui, vyksta toliau. Šiame gylyje gausu ne tik skaidytojų, bet ir jais mintančio zooplanktono bei juo mintančių kitų organizmų. Dauguma šių organizmų, skirtingai nuo mikroorganizmų, lengvai migruoja iš gilesnių sluoksnų į paviršių ir atgal, taigi tokiu būdu perneša medžiagas iš vienų sluoksnų į kitus. Tai irgi padeda medžiagoms recirkulioti.

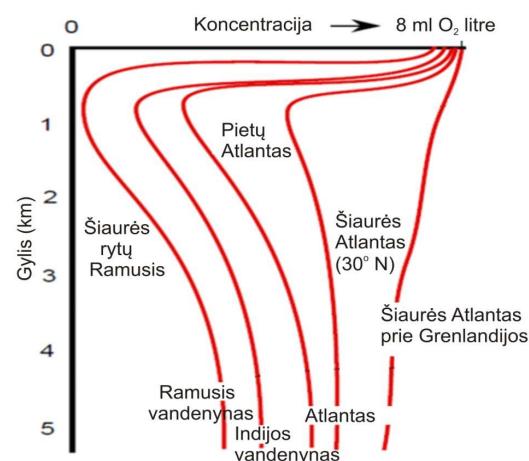
Turbūt galima galvoti, kad detritas yra skaidomas ir dar gilesniame, 0,5–1 km, sluoksnyje. Apie tai byloja ir biogenų bei deguonies pasiskirstymas vandens storymėje: didėjant gyliai biogenų (nitratų, fosfato, anglies dioksido ir kitų) koncentracija didėja, maksimumas fiksuojamas maždaug 1 km gylyje, o deguonies koncentracija, atvirkščiai – gilyn mažėja, jos minimumas fiksuojamas tame pačiame 1 km gylyje (4.21 ir 4.22 pav.). Vykstant šiam skaidymui gaminasi dideli amonio jonų kiekiai. Jie tampa energijos ir elektronų šaltiniu nitrifikatoriams, tai rodo gilyn didėjanti nitratų koncentracija. Ten, kur deguonies koncentracija yra nukritusi beveik iki nulio, intensyviai dauginasi denitrifikatoriai ir anamoksinės bakterijos, naudojančios nitratus ir nitritus kaip oksidatorius ir išskiriančios į aplinką atlieką – molekulinį azotą, kurio perteklius išleikia į orą. Tačiau dar giliau, ten, kur deguonies koncentracija vėl padidėja (4.22 pav.), pastarosios dvi bakterijų grupės negali nekliudomai funkcionuoti, nes jos yra anaerobai, greičiausiai todėl nitrifikatorių išskirti nitratai čia ir kaupiasi (4.21 pav.).



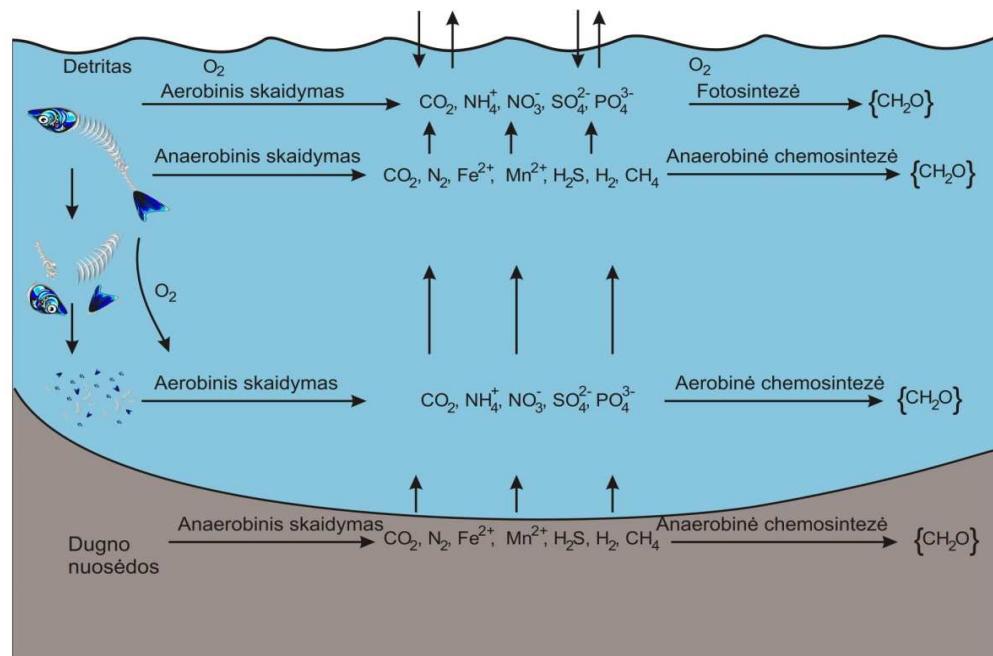
4.21 pav. Nitratų ir fosfato koncentracijos priklausomybė nuo gylio Atlanto, Indijos ir Ramiajame vandenynuose (idealizuotas vaizdas) (Railsback, 2009).

Pastaraisiais metais teko pakeisti ilgai vyrausią nuomonę, kad vandenynų gilumoje įsikūrė organizmai yra maitinami vien energijos ir medžiagų, kurios gaunamos su detritu, kai jis grimzta į dugną. Atseit, skaitytojai skaido detritą, o skaitytojais minta kiti gilumų gyventojai, šiaisiai minta dar kiti, stambesni, organizmai ir t. t. iki stambių žuvų ir galvakoju moliuskų. Tačiau išsamesni tyrimai parodė, kad biomasė gilumoje kuriama ir kitu būdu – iš neorganinių medžiagų dėl chemosintezės. Mat skaidant detritą pagaminama daug atliekų, biogenų, kurių gali būti panaudoti gamintojų net ir tamsoje, bet tik tada, jei šiemas biogenams oksiduoti esama tinkamų oksidatorių, dėl kurių reakcija tampa naudinga termodynaminiu požiūriu. Kitaip tariant, jei pagaminama daug kuro, tai tereikia tik oksidatorių. O akumuliuota tokiu būdu cheminė energija gali būti panaudota anglies dioksidui paversti į organinę C. Kurui tinka redukuotos ir nevisiskai oksiduotos neorganinės medžiagos, o oksidatorių vaidmenį gali atlkti ne tik deguonis, bet ir nitratai, sulfatai, manganas (IV), geležis (III) ir netgi anglies dioksidas (žr. 4.5 pav.).

Pavyzdžiui, anaerobinėmis sąlygomis vykstant skaidymui pasigaminęs metanas, CH_4 , gali būti sauvime oksiduotas sulfatų ir nitratų, ir šią reakciją išnaudoja anaerobiniai metanotrofai. Ir tik nedidelė dalis pasigaminusio metano pasiekia deguonines zonas, kur jis yra panaudojamas kitų, aerobinių, metanotrofų. O i orą metano patenka labai nedidelis kiekis. Tai labai svarbi aplinkybė, nes metanas ir CO_2 laikomi šiltinamio dujomis, t. y. sukeliančiomis klimato šiltėjimą.



4.22 pav. Deguonies koncentracijos priklausomybė nuo gylio pasauliniai vandenyne (idealizuotas vaizdas) (Railsback, 2009).



4.23 pav. Tikėtina detrito skaidymo eiga šiaurrytiname Ramiajame vandenyne ir kituose regionuose, kuriuose po nuolatiniu termoklinu esama bedeguonės zonas. Aukštyn nukreiptos rodyklės žymi vykstant skaidymui susidariusių biogenų pernaš difuzijos būdu. Anaerobinė chemosintezė – tai redukuotų ar nevisiskai oksiduotų neorganinių medžiagų oksidavimas panaudojant kaip oksidatorius neorganinius junginius, bet ne deguonį; oksiduojant gautą energiją chemoautotrofai panaudoja anglies dioksiдо asimiliacijai ir biomasės $\{\text{CH}_2\text{O}\}$ gamybai. Atrodo, anaerobinei chemosintezei panaudojamos visas „savaiminės“ redokso reakcijos, pavyzdžiui, vykstant anaerobiniams skaidymui susidariusių metano ir vandenilio oksidavimas panaudojant NO_3^- , Fe^{3+} , Mn^{4+} , SO_4^{2-} , CO_2 (žr. 4.3 ir 4.5 pav.). Aerobinė chemosintezė vyksta zonose, kuriose gausu deguonių. Atkreiptinas dėmesys, kad anaerobinis skaidymas tiekia chemosintezei būtiną „kurą“, o aerobinis – pagrindinius šiam „kurui“ eksploatuoti reikalingus oksidatorius. Dugno nuosėdose pagrindiniai oksidatoriai tampa organinės medžiagos (rūgumas) ir anglies dioksidas (metano gamyba – reakcija su vandenilio) (pagal Gottschalk, 1981; Schlegel, Janash, 1981; Fenchel, Finlay, 1995; Megonigal et al., 2004; Falkowski, 2004; Arrigo, 2005; Kelly, Wood, 2006).

Taigi vandenynė, kaip ir ežeruose, ypač kur esama ir deguoninių, ir bedeguonių zonų, kaip rodo ilgalaikiai tyrimai, gali vykti nemažai chemosintetinių reakcijų: anaerobinis skaidymas tiekia redukuotas ir nevisiškai oksiduotas neorganinės medžiagos, kurias kaip kurą naudoja arba anaerobiniai chemoautotrofai, arba kurui difundavus į deguoninę zoną – aerobiniai chemoautotrofai (4.23 pav.). Na, o šiuos ekspluoatuojant bakterijomis mintantys organizmai: kai kurios kirmėlės, moliuskai ir daugybė kitų sistematinių grupių atstovų. Taip ne tik recirkuliuoja maisto medžiagos, bet ir sukuriama papildoma mitybinė bazė daugeliui stambių organizmų, iškūrusių vandenyno gilumoje.

Vandenyno ekosistemose pirminę produkciją kuria ne tik fotoautotrofai, bet ir chemoautotrofai – tiek aerobai, tiek ir anaerobiniai jų atstovai. Šie organizmai oksiduoja neorganinės medžiagos, kurių nemažą kiekį pagamina skaidytojai, ir redukuoja anglies dioksidą iki organinės medžiagos. Taip sukuriama papildoma mitybinė bazė gyvėdžiams. Taigi organinių medžiagų gamyba vyksta ne tik eufotinėje zonoje, bet ir tamsoje, vandenynų gilumose.

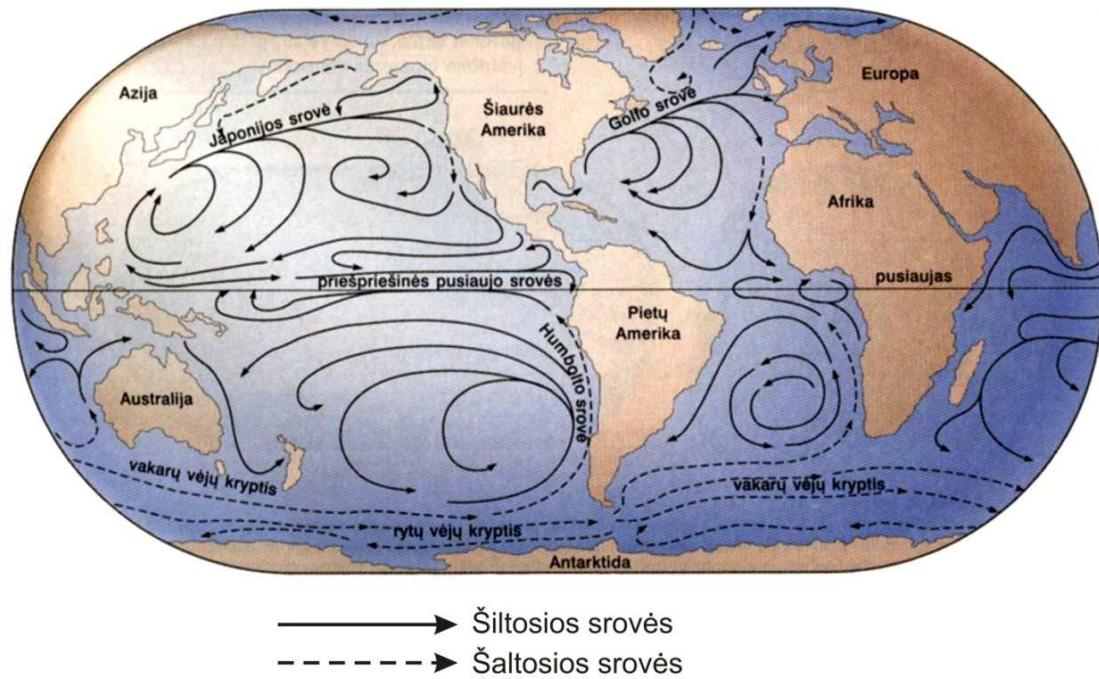
Kai kuriuose pasaulinio vandenyno rajonuose aerobiniai chemoautotrofai yra sukurę tikrų tikriausių oazių visiškoje tamsoje. Visų pirma kalbama apie hidrotermes versmes, gausiai maitinančias vandenilio sulfidų ir kitomis redukuotomis medžiagomis priedugnį vandenį. Jų ypač daug vidurio Atlante, maždaug 2 km gylyje.

Vis dėlto detritas, kaip aiškėja, kaupiasi vandenynų dugne. Apskaičiuota, kad per tuos kelis šimtus milijonų metų, kai egzistuoja Atlanto vandenynas, čia susikaupė vidutiniškai 860 m storio nuosėdų sluoksnis. Manoma, kad žmogaus veikla mažų mažiausiai padvigubino dirvos eroziją ir dugno nuosėdų kaupimosi vandenynė greitę. Daugumą nuosėdose sudaro vietoje susidarę karbonatai ir kitos neorganinės medžiagos, atneštos upių, tačiau organinės kilmės dalelių jose taip pat yra nemažai, ypač antropogeninės kilmės. Antra vertus, atviro vandenyno duburius vargu ar galima laikyti iškastinio kuro intensyvaus formavimosi vieta, nes deguonies dalyvavimas skatina skaidymą iki pergalinos pabaigos. Be to, ir geologų patyrimas rodo, jog nafta, kurią mes ekspluoaujame, atsirado kaupiantis detritui ne atvirame vandenynė, o turbūt sekliose jūrose ir vandenynų priekrantėse mezozojaus eroje.

Deguonies koncentracijos didėjimas pradedant 1 km gyliu (4.22 pav.) – nuostabą keliantis faktas, kurio paaškinti ekologai iš pradžių negalejo. Suprantama, jie žinojo, kad giliai vandenynė yra žuvų ir kitų makroorganizmų, negalinčių išsiversti be deguonies, tačiau kaip jis ten atsiduria – mīslė. Juk nesant vandens sąmaišos, apie kurią rašyta anksčiau, deguonies atsargos turėjo būti išsekintos nuolat vykstančio organinių atliekų skaidymo ir fotoautotrofų nebuvimo. Tokią mintį suponavo analogija su gilesniais vidutinio klimato ežerais, kuriuose vanduo pavasarį susisluoksniuoja ir deguonies koncentracija pradeda nepaliaujamai mažėti. Beliko tik galvoti, kad vandenynė deguonis yra kažkokiu būdu nuolatos tiekiamas šiem, atrodytų, su atmosfera jokio ryšio neturintiems, vandens sluoksniams. Bet kokiui būdu? Šiuo klaušimu galėjo padėti tik okeanologai.

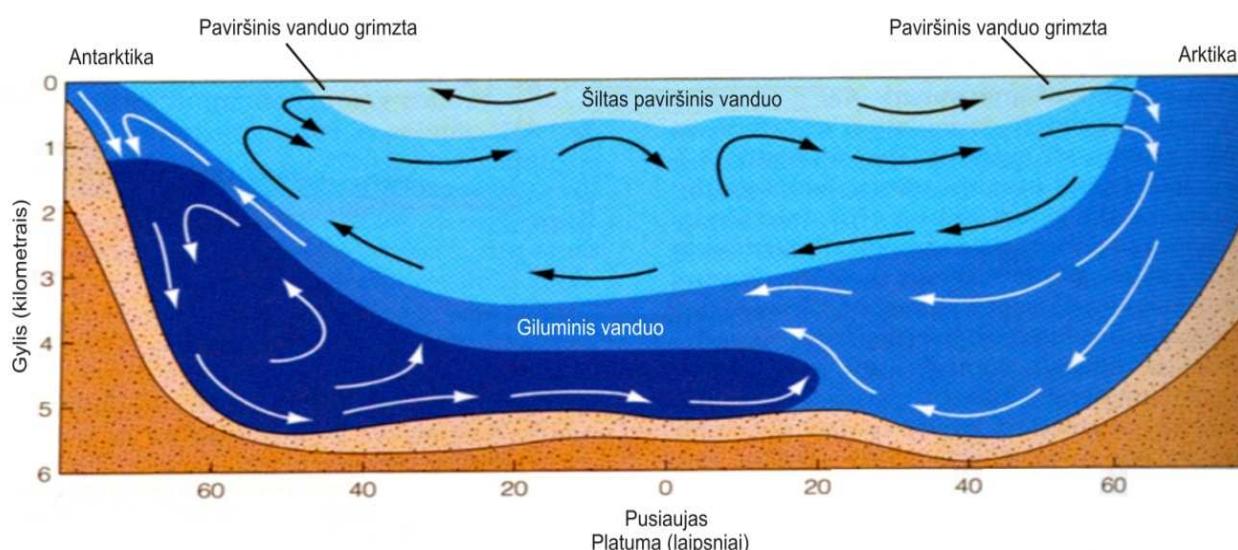
Būtent okeanologai savo tyrimais pagrindė išvadą, jog deguonies pasiskirstymą vandenynė, vandens storymėje, lemia ne tik jau minėti vėjai bei jų sukeltos audros, bet ir niekada nenustojančios tekėti paviršinės ir giluminės srovės. Žodžiu, vandenynė vyksta nuolatinė vandens cirkuliacija, dėl kurios paviršiaus vanduo ne tik juda iš vienų vandenyno regionų į kitus, bet ir kai kuriuose regionuose grimzta gilyn, išnešiodamas į vandenyną priedugnį deguonį. Savo ruožtu paviršiaus vandens vietą užima priedugnis vanduo, kuriame gausu biogenų. Anot okeanologų, ekologų kalbos apie lokalias, t. y. tarsi savarankiškas, atviro vandenyno ekosistemas yra ne visai pagrįstos. Visos „lokalios“ ekosistemos šiuo atveju yra ne kas kita kaip vienos sistemas – pasaulinio vandenyno ekosistemos – neatsiejamos dalys.

Geriausiai ištirtos paviršinės srovės (4.24 pav.) – Golfo, Šiaurės Atlanto, Labradoro, Kalifornijos, Aliaskos, Norvegijos, Rytų Grenlandijos, Ramiojo vandenyno ir kai kurios kitos. Tai galingi vandens srautai, pernešantys vandenį visomis įmanomomis kryptimis. Pavyzdžiu, Golfo srovės plotis – 50 km, o gylis – 0,4 km. Kartu su vandeniu keliauja ne tik medžiagos, bet ir nejudrūs bei mažai judrūs organizmai: fitoplanktonas, zooplanktonas ir bakterioplanktonas. Ši vandens masių judėjimą lemia įvairūs veiksniai, bet daugiausia – vyraujantys vėjai, Koriolio (Žemės sukimosi) jėgos, temperatūros ir druskingumo skirtumai. Šie veiksniai priverčia vandenį judėti milžiniškais ratais, kurių skersmuo gali būti keli tūkstančiai kilometrų. Šiaurės pusrutulyje vanduo juda pagal laikrodžio rodyklę, pietų pusrutulyje – prieš laikrodžio rodyklę.



4.24 pav. Pavaršinės srovės pasaulinioje vandenyno. Po šiomis srovėmis teka popavaršinės ir giluminės srovės, paprastai – priesingos krypties; žr. 4.25 pav. (Mader, 1998).

Be paviršinių srovių, yra ir popavaršinių (4.25 pav.). Pavyzdžiui, pusiaujo zonoje palyginti greitos popavaršinės srovės teka iš vakarų į rytus temperatūros šuolio sluoksnyje, nešdamos į jį deguonį ir kai kurį biogenų prisotintą vandenį. Po Golfo srove, maždaug 1500–3000 m gylyje, aptikta priešsrovė, tekanti priesinga kryptimi – į pietus. Šios srovės dažnai vadinamos priešsrovėmis, nes teka po paviršinėmis srovėmis priesinga kryptimi. Po šiomis priešsrovėmis aptikta dar kitų priešsrovių, tekančių jau ta pačia kryptimi kaip ir paviršinės srovės.



4.25 pav. Atlanto vandenyno paviršinių, popavaršinių ir giluminių srovių kryptys. Šiltas paviršinis vanduo keliauja polių link, kol atšala ir tampa druskingesnis, todėl grimzta gilyvus ir keliauja priesinga kryptimi tūkstančius kilometrus; žr. taip pat 4.26 pav. (Smith, Smith, 2009).

Dar giliau esama priedugninių srovių (4.25 ir 4.26 pav.). Poliarinėse platumose, formuojanties ledams, į vandenį išsiskiria daug druskų (lede jų nėra), paviršinio vandens tankis padidėja, be to, jis smarkiai atšala, todėl tampa tankesnis ir grimzta gilyn, nešdamasis daug deguonies. Be to, galingoms priedugnio srovėms atsirasti impulsą suteikia ir paviršinės srovės, ypač tos, kurios pasiekia poliarines platumas ir atvésusios leidžiasi gilyn, pradēdamos kelionę priešinga kryptimi. Šis didelio tankio vanduo žemesnėmis dugno vietomis sklinda link pusiaujo, palengva užpildydamas visų vandenynų priedugnį. Taip deguonis išnešojamas po visą pasaulinį vandenyną. Tiesa, giluminės srovės yra kur kas lėtesnės nei paviršinės, bet per kokį šimtą ar kelis šimtus metų jos ne tik kerta pusiau, bet ir sukaria visą kelią nuo pietų platumų iki šiaurės. Vandeniui tekant, deguonis yra vartojamas, bet nepapildomas, todėl jo koncentracija ilgai sumažėja.

Taigi bet koks vandens masių grimzdimas bet kokieje vietovėje sukelia kitų vandens masių judėjimą priešinga linkme (tuščių vietų juk nebūna). Taigi **daunvelinga** (vandens masių grimzdimą) visada lydi **apvelingas** (vandens kilimas į paviršių). Kitaip tariant, kur yra giluminiai srovėi, čia pat reikėtų ieškoti ir priešinga kryptimi tekančių paviršinių srovėi. Daunvelingas neša į priedugnį deguonį, o kildamas į eufotinę zoną – biogenus (kylančiam vandenye dažniausiai būna labai nedaug deguonies, nes prieš iškildamas šis vanduo ilgai keliavo be jokio sąlyčio su paviršiniu vandeniu ir atmosfera, taigi deguonis buvo tik naudojamas skaidymui bei kvėpavimui).

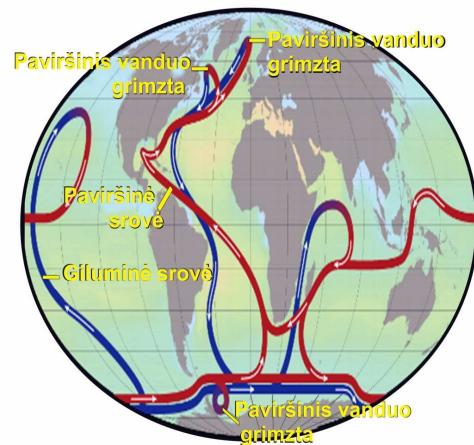
Apibendrinant galima pasakyti, kad okeanologai pastaraisiais metais nuveikė nepaprastai daug ir ekologams teko sutikti, kad ryšiai tarp lokalių pasaulinio vandenyno ekosistemų yra labai stiprūs ir kad vandens cirkuliacija jungia lokalias sistemas į vieną visumą, lokalius ciklus – į vieną globalų medžiagų ciklą. Tad tyrinėti atskiras akvatorijos dalis tarsi nepriklausomas – ganetiniai beprasmiš darbas. Tai jokiu būdu nereiškia, kad nagrinėta kiekybinio pobūdžio schema (4.19 pav.) yra neteisinga ir kad mūsų išvados, gautos pasinaudojant šia schema, yra nekorektiškos. Tiesa, ji daro išpūdį, jog medžiagos recirkuliuoja vietoje ar keliauja tik vertikalai, nors dažniausiai taip nėra. Dabar mes jau žinome, kad tas azoto ar fosforo atomas, kuris šiandien ir čia peržengė temperatūros šuolio sluoksnį ir pateko į eufotinę zoną, gal yra tas pats, kuris prieš 1000 metų kitoje planetos pusėje buvo daunvelingo nuneštas į gilumą ir visą tą laiką be jokių perturbacijų judėjo šios „lokalių“ ekosistemos link.

Srovės vandenynuose teka taip, kad kalbėti apie lokalias ekosistemas, neva egzistuojančias vandenye, yra sudėtinga. Dėl srovėi, taip pat apvelingo ir daunvelingo medžiagos vandenye recirkuliuoja maždaug taip pat efektyviai, kaip ir daugelyje sausumos ekosistemų, savo ruožtu tai garantuoja gyvybingumą milijardams vandenynų organizmų. Tai stebétinas faktas, ypač turint omenyje nuolatinę termokliną daugelyje vandenyno regionų.

Viena iš svarbiausių okeanologų padarytų išvadų – puikus paaiškinimas, kaip į gilumą patenka deguonies ir kodėl giluminiuose vandenye klesti gyvybė, visų pirma deguonimi kvėpuojantys mikro- ir makroorganizmai.

4.2.6. Medžiagų ciklai upėse

Upės nėra savarankiškos ekosistemos, daugumą medžiagų jos gauna iš sausumos. Medžiagos, tiek organinės, tiek ir neorganinės, į upes patenka nukritusių lapų, šakų ir kamienų pavidalu, yra nuplaunamos nuo sausumos su lietaus vandeniu, patenka kaip žmogaus veiklos atliekos. Čia, upių vandenye, vyksta jau aprašyti biosintezės ir skaidymo procesai. Žvelgiant chemiko akimis, apie medžiagų ciklus lyg ir negalima



4.26 pav. Paviršinės (raudonos juostos) ir giluminės, arba priedugnio (mėlynos juostos), pasaulinio vandenyno srovės, kurias sukelia atvésusio vandens grimzdimas poliarinėse platumose. Ši cirkuliacinė sistema kartais vadina globalia konvejerio juosta (angl. *global conveyor belt*). Schemoje neparodytos visos paviršinės ir priedugnio srovės – jų yra bent keletas dešimt (žr. 4.24 ir 4.25 pav.) (iš Vikipedijos).

būtų pasakyti ką nors ypatinga. Tačiau biologai turbūt manytų kitaip: visų pirmą, upių vanduo nuolat teka, tad medžiagos ir organizmai tikriausiai keliauja taip pat, dėl šios priežasties upių ekosistemos ypatingos; be to, reikėtų kalbėti ne apie vieną vienalytę upės ekosistemą, o bent jau apie aukštupio, vidurupio ir žemupio ekosistemas – juk jos gerokai skiriasi tarpusavyje savo gyvybės formomis. Ir biologai, vadovėlio autoriaus nuomone, būtų teisūs, tad nereikėtų skubėti ir apibendrinti paviršutiniškai.

Aukštupys – tai dažnai gana sraunūs, šalti ir užtamsinti medžių pavėsio vandenys. Pagrindinis energijos ir medžiagų šaltinis aukštupio vandens organizmams – negyvi medžių ir krūmų lapai, kitas detritas. Tad čia galima aptikti lapus skaidančią grybų ir bakterijų, taip pat lapų smulkintojų, pavyzdžiui, apsiuvų, ankstyvių ir kitų vabzdžių lervų. Smulkintojai, aišku, virškina ne tik lapo audinius, bet ir mikroorganizmus, plėvele dengiančius lapą. Susmulkiinti lapų fragmentai ir smulkintojų ekskrementai atitenka kitiems skaidytojams, kuriuos ekologai vadina surinkėjais. Iš filtruojančių surinkėjų galima paminėti mašalų ir kai kurių apsiuvų lervas. Dar kita grupė detrito daleles išrenka iš dumblo, pavyzdžiui, uodus trūklių lertos. Visi surinkėjai virškina ne tik detritą, bet ir ant jo įsikūrusius grybus ir bakterijas. Apskritai, upėse detrito skaidymo sąlygos yra puikios jau vien todėl, kad jų vandenye deguonies beveik niekada nepaprūksta, o turbulencija neleidžia susidaryti storam bedeguonio dumblo sluoksniui. Be skaidytojų, aukštupiuose gyvena ir jais mintančių plėšrūnų – kai kurių vabzdžių ir jų lervų, taip pat ir žuvų, pavyzdžiui, kūjagalvių, šlyžių, rainių, upėtakių. Šie gyvūnai mėgsta šaltą ir deguonies prisotintą vandenį.

Vidurupyje gyvenimas kiek kitoks. Nors detrito importas ir toliau klesti, šalia detritaėdžių jau apstu ir gamintojų – vienalaščių ir siūlinių dumblių bei makrofitų (stambių augalų, pavyzdžiui, *Fontinalis* – nertvių, arba vandens samanų). Saulės šviesos gana daug, nes upė platesnė ir dažnai ramesnė, taigi ir vanduo šiltesnis. Biogenų taip pat pakanka, tad gamintojai pagamina daugiau organinės medžiagos, nei jos patenka detrito pavidalu iš sausumos. Visa tai sudaro sąlygas plisti augalėdžiams: kai kurių vabalų ir apsiuvų lervoms, moliuskams ir daugeliui kitų vandens organizmų. Savo ruožtu smulkiais augalėdžiais ir skaidytojais minta stambesni plėšrūs organizmai, o šiai – dar stambesni, daugiausia žuvys.

Žemupyje sąlygos vėl kitokios: tėkmė dar lėtesnė, vanduo drumstesnis, upė platesnė ir gilesnė, o ištirpusio deguonies kiekis gerokai mažesnis (apie 4 ml l^{-1}) nei aukštupuje (apie 10 ml l^{-1}) ir vidurupyje. Tad ir besilaikančios čia žuvys – ešeriai, lydekos, aukšlės, karšiai ir kai kurios kitos – atsparios deguonies trūkumui. Importas iš sausumos žemupyje yra arti minimumo, bet susilpnėja ir gamintojų veikla, nes vanduo drumstas. Užtat žiočių link didėja dugno nuosėdų kiekis. Todėl žemupyje gausu dumblo gyvenančių surinkėjų, tarp vartotojų jie čia sudaro daugumą. Ypač gausūs dvigeldžiai moliuskai, gėlavandenės sraigės, vabzdžių lertos, kirmėlės. Nemažai esama ir surinkėjų vaidmenį atliekančio zooplanktono atstovų; tiesa, jie minta ne tik detrito dalelėmis, bet ir vienalaščiais dumbliais bei bakterijomis.

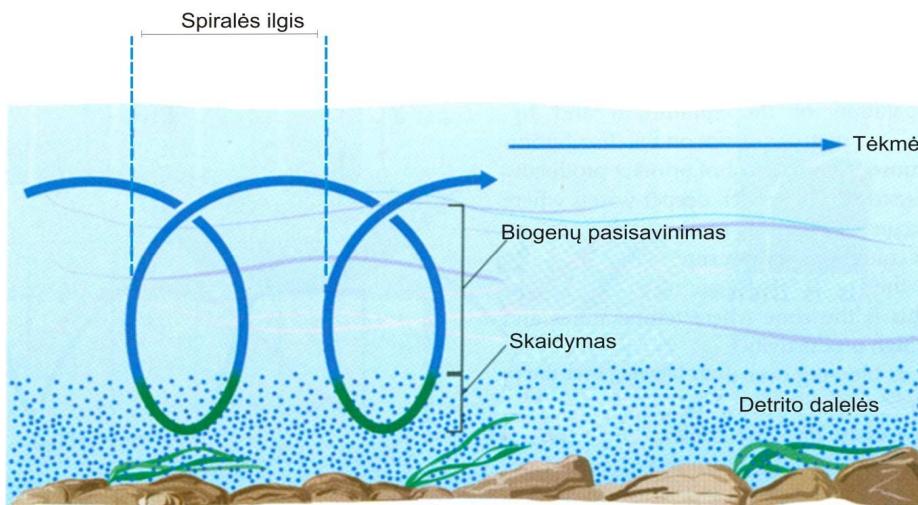
Apibendrinti galima maždaug taip. Tik ne specialistui gali atrodyti, kad upės yra išlaikomas sausumos, atseit, jos virtusios tarsi virškinamaisiais traktais, verčiančiais augalų nuokritas į neorganines maisto medžiagas. Tūlas gal pridurtų, kad upėje gausūs organinių atliekų vartotojai patys yra virtę gyvėdžių grobiu, tad žuvims ir kitiems stambiem organizmams maisto pakanka. Toks supratimas, deja, neatitinka tikrovės. Upių gyventojams nuokritų importas duoda labai daug, bet tai ne vienintelis jų „pragyvenimo“ šaltinis. Skaidytojai, kaip rodo tyrimai, ne tik maitina savo vartotojus, jie dar ir prigamina didžiulius kiekius biogenų, kurie gali būti ir yra panaudojami gamintojų: dumblių ir makrofitų. Na, o šiai jau minta gyvėdžiai. Taigi upėse, kaip ir daugumoje kitų ekosistemų, esama ne tik katabolinės, bet ir anabolinės medžiagų ciklo dalies.

Upės ekosistemos ypatumas nebent tik tas, kad čia ir šiandien pasisavintas azoto ar anglies atomas palieka organinę medžiagą už kelių šimtų metrų, o gal už daugelio kilometrų, žiotyse, o gal ir jūroje. Tas pats atomas, bekeliaudamas upę, tikriausiai ciklą nuo pradžios iki galo pereina bent kelis kartus, kol galutiniai prarandamas žiotyse. Daug kas priklauso nuo upės tėkmės greičio, jos ilgio, vandens temperatūros, gal ir kitų veiksnių. Medžiagos gali kurių laiką užtruktį įlankėlėse, dumble, inkorporuotos į makrofitus ar stambius gyvūnus, į negyvas šakas ar kamienus. Tačiau anksčiau ar vėliau jos atlaisvinamos ir įtraukiamos į naujus ciklus. Taigi, nors medžiagos upėse recirkuliuoja ciklais, kaip ir kitur, ribos tarp vietinių, arba lokalių, ekosistemų čia visiškai „išskydusios“, o ciklus galima pavaizduoti spiralėmis (4.27 pav.). Viena spiralė – visas kelias nuo neorganinės formos atomo, jo pasisavinimo, biosintezės, keliavimo nuo vieno organizmo link kito, jo vartotojo, ir panašiai, kol atomas vėl virsta neorganiniu jonu, galinčiu dalyvauti naujuose biosintezės aktuose.

J. D. Newboldas ir jo kolegos iš Nacionalinės Oukridžo (Oak Ridge) laboratorijos Tenesio valstijoje (JAV) iškélé sau uždavinį ištirti fosforo keliavimo kartu su mažo miško upelio vandeniu greitį. Jie padarė išvadą, kad fosforo atomas nukeliauja maždaug 10,4 metro per parą, o visą ciklą nuo neorganinės medžiagos iki organinės ir atvirkščia kryptimi pereina per 18,4 paros. Taigi visas ciklas tempiasi pasroviui, kol išsitempia iki 190 metrų (žr. Smith, Smith, 2009). Sprendžiant iš šių duomenų, galima galvoti, kad didelėse ir ramios tékmės upėse fosforo atomas, keliaudamas nuo aukštupio jūros link, visą ciklą galėtų pereiti bent keliąsdešimt kartų. Greičiausiai ši išvada tinkta ne tik fosforui, bet ir kitiems biogenams, kurių cikle nėra dujinės fazės.

Upės yra tranzitinės ekosistemos. Tiek organinių, tiek neorganinių medžiagų importas iš sau-
sumos – vienas iš pagrindinių šių ekosistemų „pragyvenimo“ šaltinių. Kitas šaltinis – vietinių gamin-
tojų sukurta organinė medžiaga. Tačiau medžiagos pasizymyti tendencija judėti žiočių link. Nors
medžiagų prarandama didžuliais kiekiu, jų nuolat pasipildo, tad upių ekosistemos (medžiagų cik-
liai, rūšinė sudėtis) išlieka salyginai stabilios.

Taigi „vietinių“ ciklų efektyvumas nedidelėje upės atkarpoje yra labai menkas, o medžiagų apyvaratos greitis – itin didelis: medžiagų prarandama didžuliais kiekiu ir tokiais pat kiekiu papildoma iš šalies. Tačiau visas mastu ciklai greičiausiai yra gal ne mažiau efektyvūs nei kitose ekosistemose, nes upėje medžiagos tiesiog neturi daug galimybų būti išplautos ar kitaip prarastos. Be to, reikėtų turėti omenyje, kad upių tékmė nėra kažkas išskirtinio, būdingo tik joms. Ar pratekantis ežeras kažkiek nėra panaušus į upę? Galų gale, vandenynai ir jūros – ar jos tikrai neteka? Kaip jau žinoma iš anksčiau pateiktos medžiagos, vandenynai tikrai „teka“, tad ir apie juos kalbant vartota ciklo savoka gal tėra tik paranki, iš inercijos vis dar daugelio ekologų eksplotuojama metafora, ir gal kur kas teisingiau buvo jūros ciklus vadinti spiralėmis. Antra vertus, ne terminai svarbiausia – jie nekeičia esmės.



4.27 pav. Upėse vyksta iš esmės tokie patys medžiagų virsmai, kaip ir kitose ekosistemose, tačiau čia organinės ir neorganinės medžiagos nuolat keliauja žiočių link, tad vietoj įprastų ciklų medžiagos čia juda ne tik aukštyn–žemyn, bet ir horizontalia kryptimi. Taip susiformuoja savotiškos spiralės (Smith, Smith, 2009).

4.3. EKOSISTEMŲ ENERGETIKA

4.3.1. Pagrindiniai terminai ir teiginiai

Gyvieji organizmai dalyvauja ne tik medžiagų, bet ir energijos virsmuose. Medžiagų virsmus visada lydi energijos virsmai, tad juos atskirti galima nebent tik analizės tikslais.

Biosintezė neorganines medžiagas paverčia į organines, pastarosiose kaupiama cheminė energija, kuri, jei reikia, gali būti gamintojų panaudota arba augimui, arba kvėpavimui (gyvybingumui palaikyti).

Kvėpuoti priversti visi, ne tik gamintojai, ir nuolat, dieną naktį. Kvėpuojant cheminė energija virsta šiluma ir negrīztamai palieka ekosistemą. Todėl energija turi būti nuolat papildoma iš šalies.

Energiją, gautą su maistu, ekologai vadina **racionu** ir žymi **I** raide. Organizmo viduje ši energija padalijama porcijomis. Viena iš jų – **kvėpavimas**, o tiksliau – energija, skirta gyvybingumui palaikyti: virškinimui, biosintezės ir resintezės reakcijoms, reparacijai (remontui) ir daugybei kitų funkcijų. Kvėpavimas žymimas **R** raide (angl. *respiration*). Kita porcija – **nepasisavinta**, arba neasimiliuota, **energija**, žymima **NU** (angl. *non-utilized*) raidėmis. Galų gale augančiame organizme susiformuoja dar viena energijos porcija – biomasės priaugis, arba **produkcija**, žymima **P** raide.

Gyvėdžiai (augalėdžiai, plėšrūnai ir parazitai) minta vieni kitali, taigi maisto medžiagos kartu su jose esančia chemine energija perduodamos iš vienų organizmų kitiems. Skiriamos gyvėdžių ir detritinės **mitybos grandinės**. Pirmosios visada prasideda nuo gamintojų ir baigiasi plėšrūnais bei jų parazitais, antrosioms pradžią duoda pats detritas, o grandinės gale aptinkame tik biogenų. Kadangi tas pats gyvėdis dažnai minta keliomis maisto rūšimis ir dar pats tampa įvairių vartotojų grobiu, realiame gyvenime mitybos grandinės susipina į **mitybos tinklus**. Tai dažniausiai nepaprastai sudėtingos struktūros, todėl ekologai supaprastinimo tikslais įsivedę **mitybos lygmenų** sampratą. Pirmasis mitybos lygmuo – visi tos ar kitos ekosistemos gamintojai, antrasis – visi augalėdžiai, trečasis – visi augalėdžiai mintantys plėšrūnai ir taip toliau iki pačių stambiausių plėšrūnų. Gamtinėse ekosistemose retai būna daugiau kaip 5–6 grandys mitybos grandinėje, taigi ir lygmenų skaičius retai būna didesnis (parazitai jokiems lygmenims nepriskiriami).

Keliaudama gyvėdžių grandinėmis iš vieno lygmens į kitus, energija kiekvienoje grandyje pasiskirsto į anksčiau nurodytas tris porcijas: *NU*, *R* ir *P*. Nepanaudota energija atitenka skaidytojams, o pa-naudota kvėpavimui energija virsta šiluma ir išleikia į aplinką, todėl cheminės energijos kiekis, jai keliaujant iš vieno mitybos lygmens į kitus, palaipsniui mažėja; dėl šios priežasties lygmenų skaičius ribotas. Laikoma, jog per laiko vienetą augalėdžiai cheminės energijos (biomasės) pavidalu sukaupia maždaug 10 kartų mažiau energijos nei gamintojai. Augalėdžiai mintantys plėšrūnai savo ruožtu gali sukaupti tik dešimtają dalį to, ką sukaupia jų grobis ir t. t. (**10 % taisyklė**). Gyvėdžiai savo biomase parverčia tik maždaug 10 % visos su maistu gaunamos energijos ($P/I \approx 10\%$).

4.3.2. Universalioji energijos srauto schema

Visi organizmai yra priversti misti, ir ne tiek todėl, kad nuolatos gautų reikiama medžiagą, kiek tam, kad kompensuotų energijos praradimus. Mat energija, skirtingai nuo medžiagų, bet kokiai veiklai vykstant yra linkusi įgauti šilumos pavidalą ir tiesiog yra išspinduliuojama į kosmosą, o pačios medžiagos niekur nedingsta, jos gali būti panaudotos begalinj skaičių kartų. Todėl ekologai ir sako: medžiagos gali keliauti ratais, kuriuos mes vadiname ciklais, o energija – ne, jai būdingas vienos krypties judėjimas: nuo šviesos energijos link cheminės energijos, o nuo cheminės – link šiluminės. Tiesa, tose ekosistemose, kuriose esama tik chemoautotrofų, bet nėra fotoautotrofų, energijos kelias kiek kitoks, jis dar paprastesnis, nes cheminė energija, sukaupta neorganinėse medžiagose, čia paverčiama organinių medžiagų chemine energija ir tik paskui, organizmams kvėpuojant, ji virsta šiluma.

Tačiau visiems organizmams būdinga savybė asimiliuoti ne visą energiją, gautą su maistu. Ši nepanaudota dalis vadinama **neasimiliuota energija** ir žymima *NU* raidėmis. Augalai ir kiti fotosintetinantys organizmai panaudoja, arba asimiliuoja, tik nedidelę dalį šviesos energijos, pasiekiančios ląsteles, kuriose yra chlorofilo. Sugerama tik tam tikra šviesos spektro dalis, visa kita lieka nepanaudota. Vartotojai taip pat suvirškina ne viską, dalis maiste esančių medžiagų kartu su jose slypinčia chemine energija pereina per virškinamąjį traktą nepaliestos fermentų, taigi neasimiliuotos. Turima omenyje cheminė energija, sukaupta sunkiai virškinamose medžiagose, gautose su maistu, pavyzdžiui, celiuliozėje, lignine, šeriuose ir pan.

Ta raciono *I* dalis, kuri yra pasisavinama, taip ir vadinama – **pasisavinta**, arba asimiliuota, **energija** ir žymima *A* raide. Augančiame organizme ši energija savo ruožtu yra padalijama į dvi porcijas. Viena iš jų – tai **kvėpavimas**, arba katabolizmas. Kvėpavimas žymimas *R* raide. Kita energijos porcija – biomasės priaugis, arba **produkcija**, žymima *P* raide (4.28 pav.). Gauname:

$$I = P + R + NU.$$

Visi šie dydžiai turi vieną, galios, dimensiją: kilokalorijos per laiko vienetą, kcal s^{-1} , arba džauliai per laiko vienetą, J s^{-1} . Tai suprantama, juk jie yra dėmenys. Taigi pasisavinta energija, arba **asimiliacija** (A), susideda iš produkcijos ir kvėpavimo: $A = P + R$. Čia $P = \Delta B / \Delta t$; ΔB yra biomasės pokytis, kuris taip pat gali būti matuojamas kilokalorijomis ar džauliais.

Kai organizmo biomasė nesikeičia ($P = 0$, $B = \text{const}$, čia B žymi biomasę), pavyzdžiu, dažno suaugusio gyvūno, visa asimiliuota energija be likučio kvėpuojant yra paverčiama šiluma ($A = R$) ir palieka organizmą. Tokia situacija vadinama **stacionariajai būsenai**.

4.28 pav. pavaizduota schema tinka ne tik atskiram individui, nesvarbu, būtų augalas, gyvūnas ar bakterija, bet ir atskirai populiacijai ir netgi visai ekologinei bendrijai. Todėl ji vadinama **universalija energijos srauto schema**, nes ir populiacijos, ir bendrijos yra sudarytos iš atskirų organizmų. Tiesa, populiacijos ir bendrijos biomasės prieaugis atsiranda ne tik dėl atskirų individų augimo, bet ir dėl dauginimosi, ir tai reikėtų turėti omenyje operuojant produkcijos sąvoka. Atitinkamai apibrėžiama ir stacionarioji populiacijos būsena: tai tokia situacija, kai populiacijos suminė biomasė neauga ir nemažėja, emigraciją atsveria imigracija, o mirtingumą – gimstamumas. Ekosistema taip pat gali būti vadinama stacionaria, jei jos suminė biomasė nesikeičia, ir visa asimiliuota energija paverčiama šiluma, taigi sunaudojama jos gyvybingumu, jos *status quo* palaikyti. Paprastai tokia pusiausvyra tarp produkcijos ir destrukcijos procesų būna nusistovėjusiose subrendusiose ekosistemose, pavyzdžiu, brandžioje, žmogaus nepažeistoje girioje.

Ši schema tinka ir energijos kelionei iš organizmų, kurie gali būti grobis, į organizmus – šio grobio vartotojus – aprašyti. Pavyzdžiu, kiškis nepasisavina dalies su augaliniu maistu gautų medžiagų, kaip antai celiuliozės ir lignino, tad šios medžiagos pašalinamos kartu su išmatomis. Didžiąją dalį iš to, kas pasisavinama, kiškis suvartoja kvėpavimui, arba darbui: maisto paieškoms, virškinimui, termoreguliacijai ir daugybei kitų funkcijų. Tik tai, kas atlieka nuo kvėpavimo išlaidų, gali būti paversta biomasės prieaugiu, produkcija. Analogiškas likimas ištinka ir kiškio biomasę, pakliuvusių lapei į nasrus. Panašiai į tris dalis pasiskirsto ir energija, kurią su maistu gauna augalus, kiškius ir lapes parazituojantys organizmai. Galu gale, tokie patys energijos virsmai vyksta ir skaidytojų kūnuose, tų skaidytojų, kurie skaido negyvas augalų nuokritas, kiškio ar lapės išmatas ir maitą.

Čia reikėtų įterpti porą pastabų dėl **kvėpavimo sampratos**. Ekologų supratimas apie kvėpavimą šiek tiek skiriasi nuo to, kurio laikosi biochemikai. Pastarieji skiria tik aerobinių ir anaerobinių kvėpavimą, o ekologai kvėpavimui laiko dar ir rūgimą, arba fermentaciją. Šiame vadovelyje neanalizuojamos priežastys, lėmusios tokius terminų skirtumus, tuo labiau kad abi grupės, atrodo, sutaria: nors kalbama apie tris šiek tiek skirtinges katabolizmo tipus, tarp jų visų bendra yra tai, kad šių cheminių virsmų metu organinės medžiagos yra oksiduojamos ir gauta energija panaudojama gyvybingumui palaikyti.

Kodėl visi organizmai yra priversti dieną naktį kvėpuoti? Iš klausimą atsakyti nėra sunku, nors galimos įvairios formuluotės. Ekologai linkę atsakyti maždaug taip (žr. intarpą šiame poskyryje). Gyvybė nėra termodinaminės pusiausvyros būsenos, o tai reiškia, kad organizmai turi be perstojo dirbt, kad palaikytų šią, nepusiausvirają, būseną. Gyvybė – tai tarsi laivas kiauru dugnu, į kurio triumus nuolat plūsta



4.28 pav. Su maistu gauta energija augančiam organizmam pasiskirsto į tris porcijas: neasimiliuotą energiją, kvėpavimą ir produkciją. Ši schema tinka ne tik bet kokiui organizmui, bet ir populiacijai bei ekologinei bendrijai. Todėl ji vadinama universalija energijos srauto schema.

vanduo. Laivas neskesta tik todėl, kad nuolatos dirba siurblys, pumpuojantis vandenį iš triumų lauk. Siurbliui dėl kokios nors priežasties nustojus dirbtį, atomazga įvyksta labai greitai. Kvėpavimas atlieka analogišką siurbliui funkciją. Galima pasakyti ir kitaip: į gyvajį organizmą nuolat plūsta mirtis entropijos (betvarkės) pavidalu. Kiekvieną sekundę daugiausčiaame organizme suyra milijonai ląstelių, milijardai molekulių, įvyksta gausybė gedimų, ir juos visus būtina taisyti. Be to, dar reikia pridėti būtinybę palaikyti homeostazę, tarkim, kūno temperatūrą ir kai kurias kitas gyvybiškai svarbias funkcijas. Visiems šiemis vyksmams reikalinga energija, kurią organizmai tegali panaudoti tik vieną kartą, paskui jie turi ieškoti naujos jos porcijos.

Kvėpavimas yra kur kas svarbesnis procesas už augimą. Augimas yra kūno statyba, taigi jį realizuoti be energijos sąnaudų neįmanoma. Organizmas gali ir neaugti, ir tokia būsena gali tapti ilgą laiką, tačiau nustoti kvėpuoti (nedirbtį darbo, skirto gyvybingumui palaikyti) tolygu greitai žūčiai. Kai, tarkim, augalas diena iš dienos gauna vis mažiau šviesos, iš pradžių jis nustoja augti, bet ne kvėpuoti. Ir tik kai šviesos intensyvumo nepakanka visoms su kvėpavimu susietoms funkcijoms atliliki, augalą ištinka žūtis.

Absoliučiai visi organizmai nesugeba pasisavinti visos energijos, gaunamos su maistu. Dalis taip ir lieka nepanaudota. Galioja ir kita taisyklė: visi be išimties organizmai priversti nepaliaujamai dieną naktį dirbtį, kad palaikytų savo gyvybingumą. Taigi visi jie priversti tam tikrą dalį su maistu gautos energijos skirti kvėpavimui. Ir tik ta medžiagų ir energijos dalis, kuri atlieka nuo kvėpavimo, gali būti panaudota augimui, arba produkcijai.

INTARPAS

Termodinaminis požiūris į gyvają gamtą

J. R. Majerio ir H. Helmholco suformuluotas **pirmasis termodinamikos dėsnis** teigia: viena energijos forma gali virstyti kita, tačiau energijos kiekis šių virsmų metu nesikeičia. Dažnai šis dėsnis vadinamas tiesiog energijos tvermės, arba jos pastovumo, dėsniu. Energija gali būti cheminė, šiluminė, elektros, šviesos, gravitacinė, termobranduolinė ir kt. Ekologui svarbu suprasti, tarkim, kad dėl fotosintezės šviesos energijai virstant į cheminę, o šiai savo ruožtu kvėpavimo metu virstant šilumine energija, jos kiekis išlieka pastovus. Energija nesukuriama ir nepanaikinama.

Pirmasis termodinamikos dėsnis nenurodo, kokia kryptimi vyksta gamtiniai procesai. Tam prireikė **antrojo termodinamikos**, arba entropijos, **dėsnio**. Jo formuluočią yra bent kelios. Pavyzdžiui, fizikai sako, kad bet kokia sistema linkusi pereiti iš mažesnės į didesnės tikimybės būseną (Bolcmano traktuotė). Dar kiti linkę šį dėsnį formuluoti maždaug taip: bet kokios uždaros sistemos linkusios vystytis gradientų išnykimo linkme. Šiluma savaime pereina nuo šiltesnio į šaltesnį kūną, bet ne atvirkščiai. Ištirpusios dalelės difunduoja iš didesnės koncentracijos į mažesnės koncentracijos zoną, bet ne atvirkščiai. Kai gradientai išnyksta, savaiminiai procesai sustoja, išivyräuja **termodinaminė pusiausvyra**.

Fizikai ir chemikai, norėdami griežčiau apibrėžti antrajį termodinamikos dėsnį, vartoja dvi papildomas savokas: **entropijos** ir laisvosios energijos. Entropija – tai sistemos netvarkos matas, ja matuojamas atotrukis nuo termodinaminės pusiausvyros būsenos (kuo jis didesnis, tuo mažiau entropijos). Tikslesnė entropijos (S) išraiška yra tokia: $S = Q/T$, čia Q – sukauptas sistemoje šilumos kiekis, T – absolūcioji temperatūra. Antrasis termodinamikos dėsnis sako, kad izoliuotoje sistemoje entropija gali tik didėti, taigi visos energijos formos linkusios įgauti prasčiausią pavidalą, šiluminį, o šiluma – pasiskirstyti tolygiai. Esant termodinaminei pusiausvyrai $S = \text{max}$.

Laisvosios energijos savoka nusako sistemoje sukauptos energijos naudingą dalį, t. y. tą, kuri paverčiama darbu. Likusi energija yra nenaudinga, naudoti nebėtinkama, būtent ji nusako entropijos dydį. Tai reiškia, kad bet kokia sistema gali išbūti termodinaminės nepusiausvyros būsenos tik tuo atveju, jei ji atlieka nuolatinį darbą, skirtą šiai būsenai palaikyti. Kadangi bet koks darbas yra susietas su energijos nuostoliais išspinduliuojamos į aplinką šilumos pavidalu, tai laisvoji energija turi būti nuolat papildoma iš šalies. Nesant tokio papildymo, sistema savaime juda link pusiausvyros. Žodžiu, antrasis termodinamikos dėsnis nedraudžia entropijai mažėti, bet tai įmanoma tik lokaliai. Tarkim, organizmai

egzistuoja gerokai nutolę nuo pusiausvyros, t. y. sumažinę entropiją, tik todėl, kad jie didina betvarkę kosmoso mastu išskirdami į aplinką šilumą, anglies dioksidą ir kitas atliekas. Sistemoje „gyvieji organizmai–aplinka“ entropija gali tik didėti, – teigia šis dėsnis.

Tvarka būdinga ne tik gyvajai gamtai. Tarkim, tarp Saulės sistemos ir jos aplinkos taip pat nėra termodinaminės pusiausvyros. Fizikai pateikia tokį paaiškinimą. Kosmose veikia ne tik šiluminis molekulių judėjimas, kuris linkęs iš tvarkos daryti betvarkę. Gravitaciniės, atominės, elektrinės ir kai kurios kitos jėgos išdėsto mikro- ir makrokūnus kiek galima ekonomiškiau, kad laisvosios energijos kiekis sistemoje taptų minimalus, o šiluminis dalelių judėjimas nuolat tam trukdo. Tai, kas matoma tikrovėje, yra kompromisas tarp energinio ir tikimybinio pradų. Panašūs reiškiniai būdingi ir gyvajai gamtai.

Termodynamikos principai rado platų pritaikymą biochemijoje ir biofizikoje. Buvo aptikta, kad polipeptidinė grandinė yra sudaryta iš hidrofilinių ir hidrofobinių grupių (1); vandens tirpale, baltymo molekulėms organizuojantis į tretinę struktūrą, pastarosios visada išsiesto struktūros viduje, o vandens molekulės stengiasi suformuoti kuo daugiau vandenilinių ryšių (2). Kaip rezultatas produkuojama struktūra, kuriai būdingas minimalus laisvosios energijos kiekis ir maksimalus tomis konkrečiomis sąlygomis stabilumas (3). Zigotos dalijimasis taip pat vyksta minimaliomis energijos sąnaudomis.

Kai kurie teoretikai yra linkę termodynamiką taikyti dar platesniams biologinių reiškinių spektrui. Pavyzdžiui, R. Rosenas kažkada suformulavo optimalumo principą, pagal kurį optimalia biologine struktūra iš visų turimomis aplinkybėmis įmanomų laikoma ta, kurios gyvybingumui palaikyti reikia mažiausiai sąnaudų. Tokia pačia kryptimi, jo nuomone, gyvybę kreipia ir gamtinė atranka.

Termodynamika pagelbėjo ir ekologams, ypač tiems, kurie modeliavo energijos srautus ir jos virusmus. Pavyzdžiui, dar 1942 metais R. L. Lindemanas pasiūlė ekologams į ekosistemas žiūrėti kaip į savotiškus agregatus, kurie kaupia cheminę energiją ir ją panaudoja savo organizmų gyvybingumui palaikyti. Ekologų plačiai taikoma 10 % taisykla yra antrojo termodinamikos dėsnio reiškimosi ekologinės bendrijos mastu išraiška. Tiesa, fizikui būtų sunku pasakyti, kodėl čia figūruoja 10, o ne, tarkim, 2 ar 50 %, tačiau jis tikrai žinotų, kodėl šis skaičius negali išaugti iki 100; šimtaprocentinio energijos perdavimo iš vieno mitybos lygmens į kitą efektyvumo galima laukti tik tada, jei gyvoji gamta dirbtų kaip amžinasis variklis (*perpetuum mobile*). Fizikui gal trūktų informacijos, kas dar, be termodinamikos, diktuoja sąlygas biologijoje, tačiau jis tikrai neabejotų, jog gyvieji organizmai nepažeidžia fizikos dėsių. Nereikėtų tuo abejoti ir mums.

Pasinaudodami termodinaminiu požiūriu, kai kurie teoretikai sukūrė ištisies neiprastą gyvosios gamtos paveikslą. Pavyzdžiui, H. J. Morowitzas (1968, 1999), gerai žinomas teorinės biologijos specialistas, teigia, jog tėra tik du principiniai energijos srauto šaltiniai: Saulės šviesa ir magminės kilmės reduktorai, nuolat tiekiami iš po Žemės plutos. Dėl šių šaltinių susidaro termodinamikos atžvilgiu nepusiausviroji aplinka, grandiozinis elektrocheminis potencialas – juk planetoje, be reduktorių, visada būta ir oksidatorių, galinčių iniciuoti savaimines reakcijas. Visa tai neišvengiamai sudaro sąlygas be gyvybės pagalbos atsirasti energijos srautams, o šie savo ruožtu sukuria vandens bei kitų medžiagų geologinius ciklus. Taigi ciklai nėra tik gyvybės bruožas, jie egzistavo dar prieš jos atsiradimą. Būtų labai keista, teigia toliau šis autorius, jei neatsirastų reikiama organizuotų struktūrų, kurios ir pasinaudojo šiuo elektrocheminiu potencialu ir jau sukurtais medžiagų ciklais saviems tikslams, būtent, kad akumuliuotų kuo daugiau cheminės energijos ir taip dar labiau nutolintų planetą nuo pusiausvirosių būsenos. Šiame kontekste biosferos autotrofams tenka pagrindinis vaidmuo. Antra vertus, kad palaikytų šį savo *status quo*, gyvybė turėjo apsirūpinti kvėpavimu ir negyvos organinės medžiagos skaidymu. Anglies dioksidas, vanduo, amoniakas, azotas ir kitos mažo molekulinių svorio neorganinės medžiagos yra tai, kuo mes, visi gyvieji organizmai, turėtume anksčiau ar vėliau virsti antrojo termodinamikos dėsnio veikiami. Ir tik medžiagų ciklai bei energijos pritekėjimas, būtinas šiemis ciklams varinėti, leidžia gyvybei kurį laiką klestėti. Be šių procesų nebūtų įmanomas ir nuolatinis biomasės augimas. Taigi, teigia šis autorius, mūsų planetoje susidarė tiesiog išskirtinės sąlygos, nepaprastai palankios atsirasti gyvybei ir jai evoliucionuoti. Be to, kaip tvirtina H. J. Morowitzas, medžiagų ciklai, be kurių sunku įsivaizduoti gyvybę, – tai organizuotos struktūros, valdomos grįžtamųjų ryšių. Nors mes gerai nežinome, kaip šis valdymas, arba savireguliacija, yra realizuojamas, tačiau jo egzistavimas nekelia jokių abejonių.

Augalas pasisavina tik maždaug 1–2 % šviesos energijos, pasiekiančios lapo paviršių. Taigi **energijos pasisavinimo, arba asimiliacijos, efektyvumas** ($E_A = A/I$, čia A – pasisavinta, arba asimiliuota, energija; I – racionas, arba maiste esanti energija) šiuo atveju yra 0,01–0,02. Kultūrių augalų E_A gali siekti kelis procentus, bet ne daugiau. Nors tai gana menkas efektyvumas, bet jo paprastai pakanka, kad būtų išlaikyti ne tik augalai, bet ir jų maitinama visa gamtinė ekologinė bendriją. Augalėdžiamas būdingas kur kas didesnis asimiliacijos efektyvumas – apie 0,5, arba 50 %, o plēšrūnams – dar didesnis, prilygstantis maždaug 80 %. Šį skirtumą tarp augalėdžių ir plēšrūnų lemia aplinkybė, kad augaliniai maiste paprastai esama nemažo kieko nevirškinamų ar sunkiai virškinamų komponentų, ypač celiuliozės ir lignino.

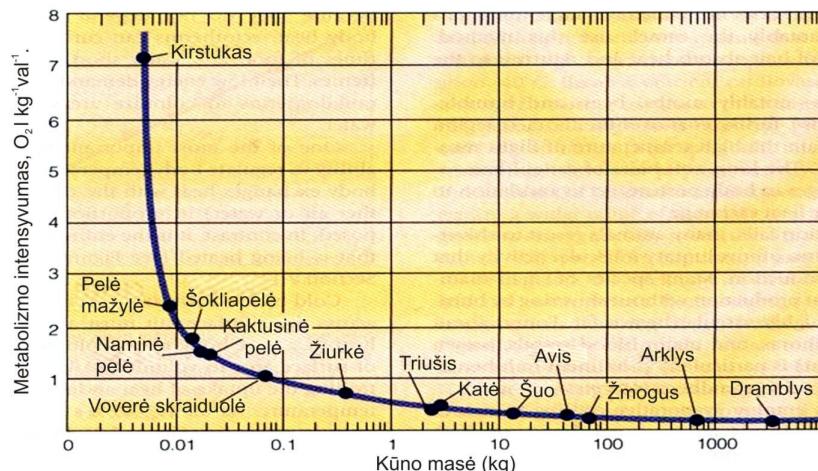
Produkcijos efektyvumas (P/A) – ta dalis pasisavintos energijos, kuri sukaupiama biomasės prieaugio pavidalu. Augalai augimui panaudoja maždaug pusę visos asimiliuotos energijos ($P/A = 0,5$, arba 50 %). Šiek tiek mažesnis efektyvumas būdingas ektotermams (šaltakraujams gyvūnams). Endotermai (žinduolių ir paukščių) asimiliuotą energiją verčia biomase maždaug 10 kartų mažesniu efektyvumu nei ektotermai (žr. 4.5 lentelę). Mat $P = A - R$, o endotermai kur kas daugiau nei ektotermai energijos sunaudoja kvėpavimui (R), taigi jos nedaug lieka produkcijai. Pagrindinės su endotermu kvėpavimu susietos išlaidos – energijos sąnaudos kūno temperatūrai palaikyti. Ektotermu kūno temperatūra iš esmės atkartoja aplinkos temperatūros svyravimus, taigi jiems nereikia nei savo kūno kaitinti, nei vésinti. Todėl jie kur kas didesnę pasisavintos energijos dalį gali skirti augimui. Suprantama, ir paukščiams bei žinduoliams kartais pasitaiko būti komfortinėje aplinkoje, kai nereikia nei savęs iš vidaus šildyti, nei vésinti, bet dažniausiai tai trunka gana trumpai.

4.5 lentelė. Kai kurių gyvūnų produkcijos efektyvumas (P/A) (Humreys, 1979).

Nr.	Grupė	P/A (%)
1.	Vabzdžiaėdžiai endotermai	0,86
2.	Paukščiai	1,29
3.	Smulkūs žinduoliai	1,51
4.	Kiti žinduoliai	3,14
5.	Bestuburiai, išskyrus vabzdžius	25,0
6.	Nebendruomeniniai vabzdžiai	40,7
7.	Bendruomeniniai vabzdžiai	8,31
8.	Žuvys	9,74
9.	Moliuskai	21,59

Kai kalbama apie organizmų energetiką, patogu imti rodiklį, kuris įvertintų energijos nuostolius šilumos pavidalu. Ekologų naudojamas rodiklis – **metabolizmo**, arba tiksliau būtų sakyti katabolizmo, **intensyvumas**, R/B , čia R reiškia kvėpavimą, tiksliau – jo greitį, o B – biomasę. Tai energijos sąnaudos vieno biomasės vieneto gyvybingumui palaikyti. Jis dažnai matuojamas kaip sunaudoto per laiko vienetą deguonies kiekis, tenkantis vienam biomasės vienetui. Suprantama, tokis būdas tinka tik aerobams. Lai-koma, kad endotermų metabolismo intensyvumas yra bent kelis kartus didesnis už ektotermų, o iš pastaruju lėčiausiu metabolismu pasižymi sumedėję augalai. Tačiau tai pernelyg paviršutiniška išvada. Jei lyginami palyginti smulkūs endotermai su tokio pat dydžio ektotermais, tai ji gal ir tiktu, bet kai gretinami stambūs endotermai su tokiais pat ektotermais, tai skirtumas tarp jų R/B yra gerokai menkesnis. Apskritai, ektotermų R/B mažai priklauso nuo organizmo dydžio, o kuo stambesnis yra endotermas, tuo, esant kitoms sąlygomis vienodomis, jo R/B yra mažesnis. Varlė vasarą per valandą suvartoja apie 100 mikrolitrus O_2 vienam biomasės gramui, tiek pat deguonies reikalauja ir gramas dramblio masės. Tačiau kirstuko atveju šis skaičius yra 70 kartų didesnis – 7000 $\mu\text{l g}^{-1}$ per valandą.

Aišku, kad drambllys ar banginis į aplinką išskiria daug daugiau energijos šilumos pavidalu nei kirstukas ar kolibris, bet, imant ne visą organizmo masę, o biomasės vienetą, yra atvirkščiai (4.29 pav.): mat gyvieji organizmai atiduoda šilumą į aplinką (kai aplinka šaltesnė nei organizmas) per paviršių, taigi kuo jis didesnis, tuo daugiau šilumos atiduodama. Drambllio ir banginio kūno paviršiaus plotas labai didelis, tad ir šilumos atiduodama labai daug. Tačiau šie organizmai pasižymi labai nedideliu ploto santykiumi su tūriu, su biomase, tad ir jų R/B yra kur kas mažesnis nei smulkių žinduolių ar smulkių paukščių. Pastaruju kūno plotas yra labai didelis, palyginti su mase, tad ir šilumos atiduodama labai daug, nepaisant kūno dangalų.



4.29 pav. Metabolizmo intensyvumo (R/B) priklausomybė nuo kūno masės. Lengva pastebėti, kad, pradedant nuo maždaug 10 g, tolesnis kūno masės mažėjimas katastrofiškai stai-gų metabolismo intensyvumo didėjimą. Tikriausiai todėl kirstuko kūno masė laikoma kritiškai maža, arba ribine, toliau endotermams mažėti, matyt, neleido gamtinė atranka: maitintis tokiam hipotetiniam organizmui reikėtų nuolat, gal net ilgiau, nei para turi valandų (Smith, Smith, 2009; pirminis šaltinis – Schmidt, Nielsen, 1979).

Galų gale reikėtų pateikti dar vieną dažnai naudojamą rodiklį – **bendrajį energinį efektyvumą, P/I** . Tai ta raciono dalis, kuri tenka produkcijai. Jি galima nesunkiai gauti padauginus anksčiau paminėtus efektyvumo rodiklius vieną iš kito. Taigi išeina, kad augalų P/I yra maždaug 0,5–1 %, ektoterminių augalėdžių – 10–20 %, endoterminių augalėdžių – 0,2–2 %, ektoterminių plėšrūnų – 20–30 %, o endoterminių plėšrūnų – 0,5–2,5 %. Tai reiškia, kad, tarkim, jaunas varanas, suvartojoęs per tam tikrą laikotarpį 1 kg maisto, gali priaugti iki kelių šimtų gramų svorio, o tą patį maisto kiekį prarijės vilkiukas tepriaugs vos 10–20 g.

Visi trys efektyvumo rodikliai yra nedimensiniai dydžiai, vieneto dalys arba procentai, nes skaitiklyje ir vardiklyje esančių dydžių dimensijos yra tos pačios, kcal s^{-1} ar J s^{-1} .

Paukščiai ir žinduoliai, netgi jei jie neauga, suvartoja per tą patį laiką maždaug 10 kartų daugiau maisto, tenkančio masės vienetui, nei kiti organizmai, vadinti ektotermais. Pagrindinė priežastis yra ta, kad paukščiai ir žinduoliai sunaudoja daug energijos kūno temperatūrai reguliuoti, o kiti organizmai leidžia savo kūno temperatūrai kaitaliotis, oro ar vandens temperatūrai kintant. Ypač intensyviai priversti maitintis smulkūs žinduoliai ir paukščiai.

Bendrasis energinis efektyvumas turi platų pritaikymą ir praktikoje. Mat nuo to, kokia pašaro dalis virsta biomasės prieaugiu, labai priklauso naminių gyvulių ir paukščių auginimo ekonominis rentabilumas. Užsiimantieji šia ekonomikos šaka gerai žino, kad gyvuliams ir paukščiams turi būti sudarytos tokios aplinkos sąlygos, kurioms esant energijos sąnaudos termoreguliacijai būtų minimalios. Neturi būti nei per karšta, nei per šalta, antraip pašarais būtų šildomas kosmosas. Taip pat suprantama, kodėl laikomiems gyvūnams dažnai neleidžiama laisvai vaikščioti ir (ar) skraidyti: tai didintų R ir mažintų bendrąjį energinį efektyvumą, taigi – ir rentabilumą.

4.3.3. Mitybos tinklai ir mitybos lygmenys

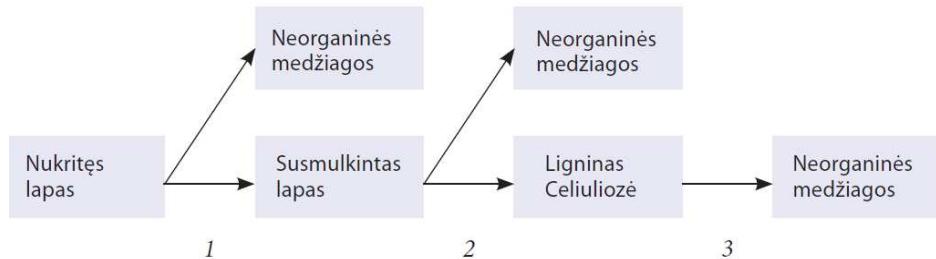
Kai kiškis éda žolę, dalis žolėje esančių medžiagų kartu su jose sukaupta chemine energija atitenka vartotojui. Kai lapei pavyksta sugauti kiškį, dalis pastarojo kūne esančios energijos pereina plėšrūnui. Šiuo atveju gauname tokią labai paprastą **mitybos grandinę**:

žolė → kiškis → lapė.

Čia rodyklės rodo medžiagų ir energijos srauto kryptį, jų nevalia nukreipti priešinga kryptimi, kaip kartais daroma populiaruose leidiniuose. Kai kam gal atrodo logiškiau rodyklėmis žymėti, kas prie ko juda, kas ko ieško, o ne kas kam atitenka (atseit, kiškis juda link žolės, lapė persekioja kiškius).

Esti **gyvédžių** ir detritinės, arba **skaidytojų, mitybos grandinės**. Pirmosios visada prasideda nuo gamintojų ir baigiasi parazitaais, o antrosios prasideda detritu ir baigiasi biogenais. Esminis skirtumas tarp šių grandinių yra tas, kad skaidytojai vienas kito neéda, jie vartoja tik negyvą organinę medžiagą. Todėl,

kad išvengtume painiavos, vaizduoti skaidytojų grandines reikėtų kitaip – vykdančius tam tikrus virsmus organizmus surašyti šalia rodyklių, tada jos žymės tik medžiagų virsmus, pavyzdžiu:



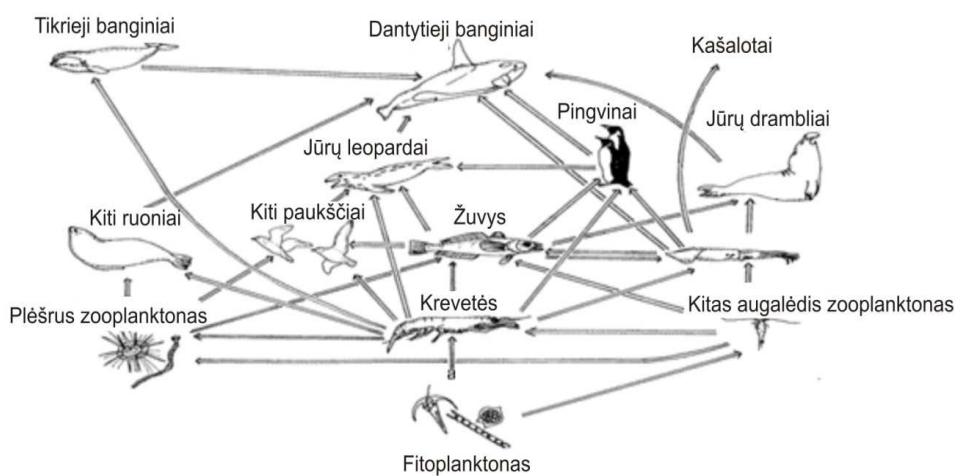
Čia 1 – tai, pavyzdžiu, kai kurie sliekai, vėdarėlis, dviporiakojai šimtakojai, oribatidinės erkės, kai kurios podūros ir nematodai; 2 – grybai ir bakterijos; 3 – kai kurie grybai.

Toks vaizdavimas neblogai iliustruoja kartais pasakomą mintį, jog detritinė mitybos grandinė – tai ekosistemos „virškinamasis traktas“, o skaidytojai – šiam virškinimui reikalingų fermentų maišeliai. Tokia analogija nėra nekorektiška, reikia tik turėti omenyje, jog šie „maišeliai“ ne tik skaido medžiagas, bet ir dalį jų pasisavina ir panaudoja savo biomasės gamybai ir kvėpavimui.

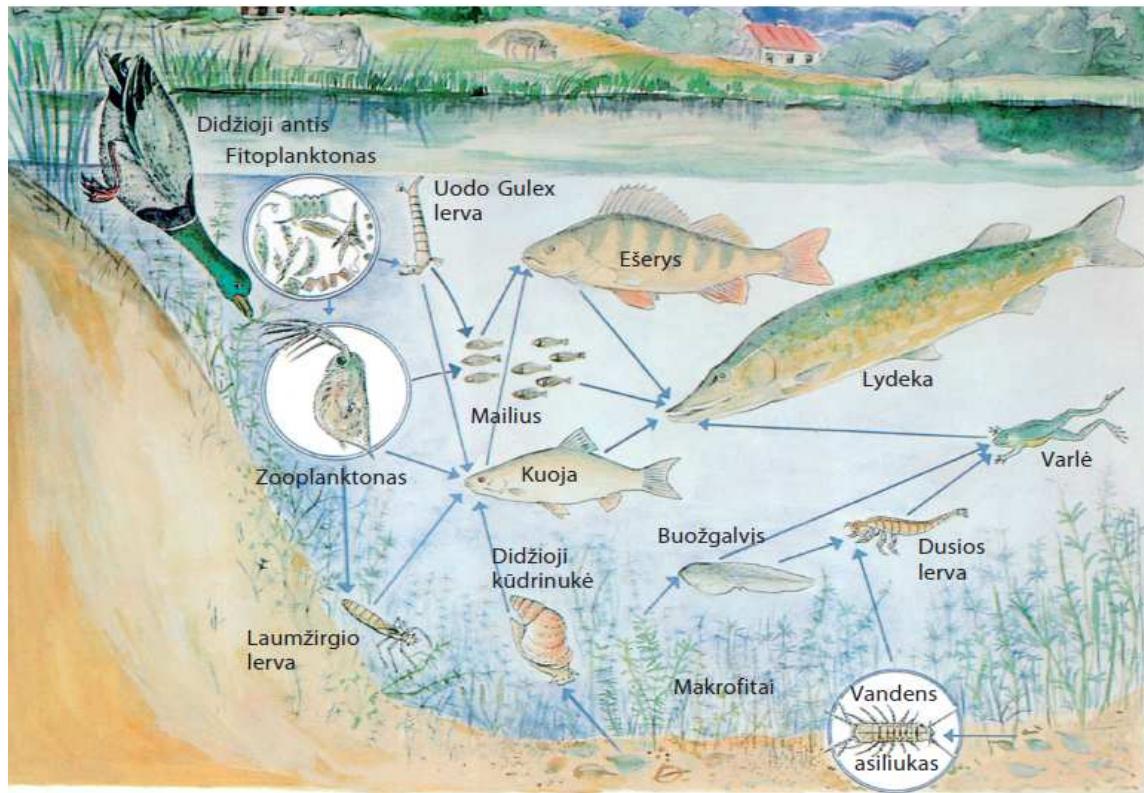
Gyvėžių mitybos grandinės prasideda gamintojais ir baigiasi parazitais, o skaidytojų mitybos grandinės prasideda detritu ir baigiasi biogenais.

Tačiau tokį paprastų mitybinių ryšių, kuriuos vaizduoja šios ir panašios į jas mitybos grandinės, gamtoje nepasitaiko ar pasitaiko labai retai. Tarkim, pirmoje iš jų nefigūruoja parazitai, o jų tikriausiai turi visos žolės kaip ir visi kiškiai bei lapės. Taigi jei gyvėžių mitybos grandinės ir egzistuoja, tai jos turi baigtis ne plėšrūnais, o parazitais, kai kada – ir antriniais parazitais, mintančiais pirminiais, t. y. tais, kurie eksploatuoja šeimininką tiesiogiai.

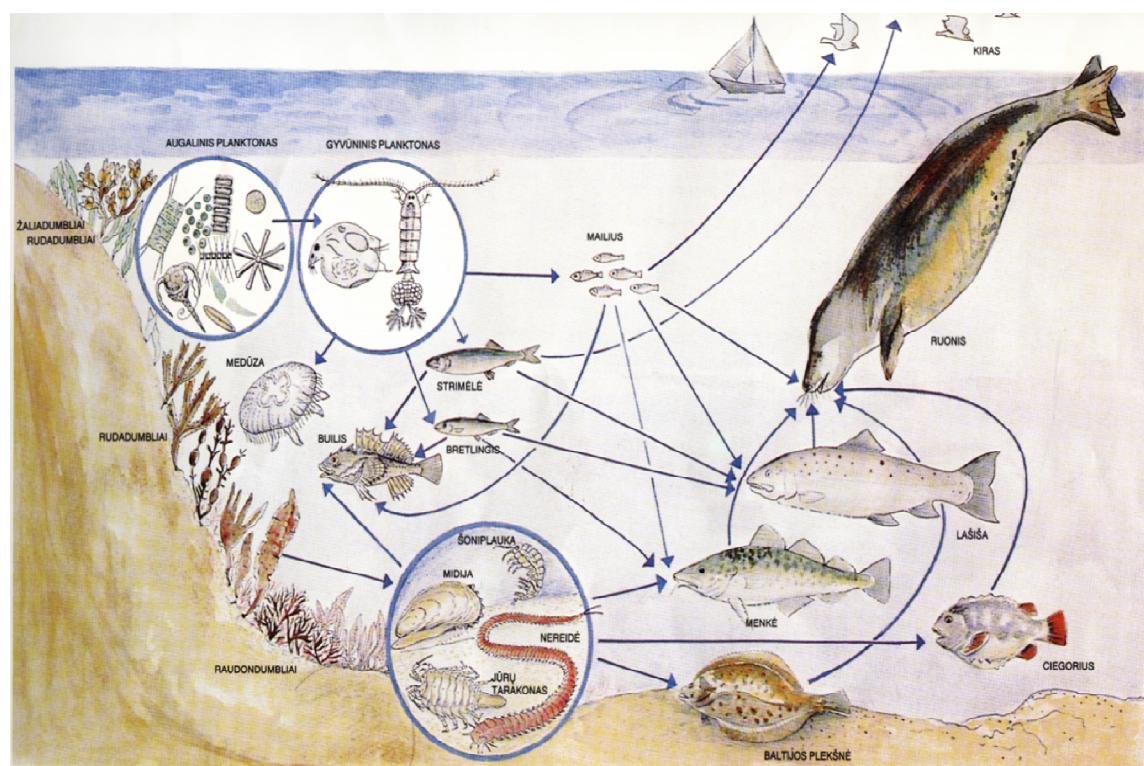
Antra aplinkybė, trukdanti įsivaizduoti mitybinius ryšius kaip atskiras (o gal net ir izoliuotas viena nuo kitos) grandines, yra dar rimtesnė: ta pati biologinė rūšis dažnai minta jvairiu maistu, o ir ją pačią gali eksploatuoti ne viena rūšis. Be to, daugelis gyvėžių minta skaidytojais, taigi gyvėžių ir skaidytojų grandinės neišvengiamai susikerta ir susipina. Tad geriau yra kalbėti apie **mitybos tinklus**, o ne grandines. Kiekvienoje gamtinėje ekosistemoje egzistuoja begalė vartotojų – tūkstančiai biologinių rūsių, kurių kiekviena kažkuo minta: arba viena kita (gyvėžiai), arba negyvomis organinėmis medžiagomis (skaidytojai). Tad nenuostabu, kad mitybos tinklai, jei juos vaizduotume taip, kad jie atspindėtų realią padėtį gamtoje, taptų sunkiai suvokiamu ryšių raizgalyne. Dažnam iš mūsų ji keltų jausmą, panašų į tą, kuris atsiranda narpliojant beviltiskai suveltą siūlų kamuoli. Gal todėl ekologai linkę pavaizduoti tik esminius mitybinius ryšius tarp tos ar kitos ekosistemos organizmų (4.30–4.33 pav.). Antra vertus, visus juos pavaizduoti būtų sunku ne vien todėl, kad jų objektyviai daug, o paprasčiausiai todėl, kad kol kas nėra nė vienos gamtinės ekosistemos, kuri būtų ištirta nuodugniai. Galų gale, išsamus ištýrimas, jeigu tokį kas ir suplanuotų, pareikalautų armijos specialistų ir taptų neįgyvendinama sva-jone.



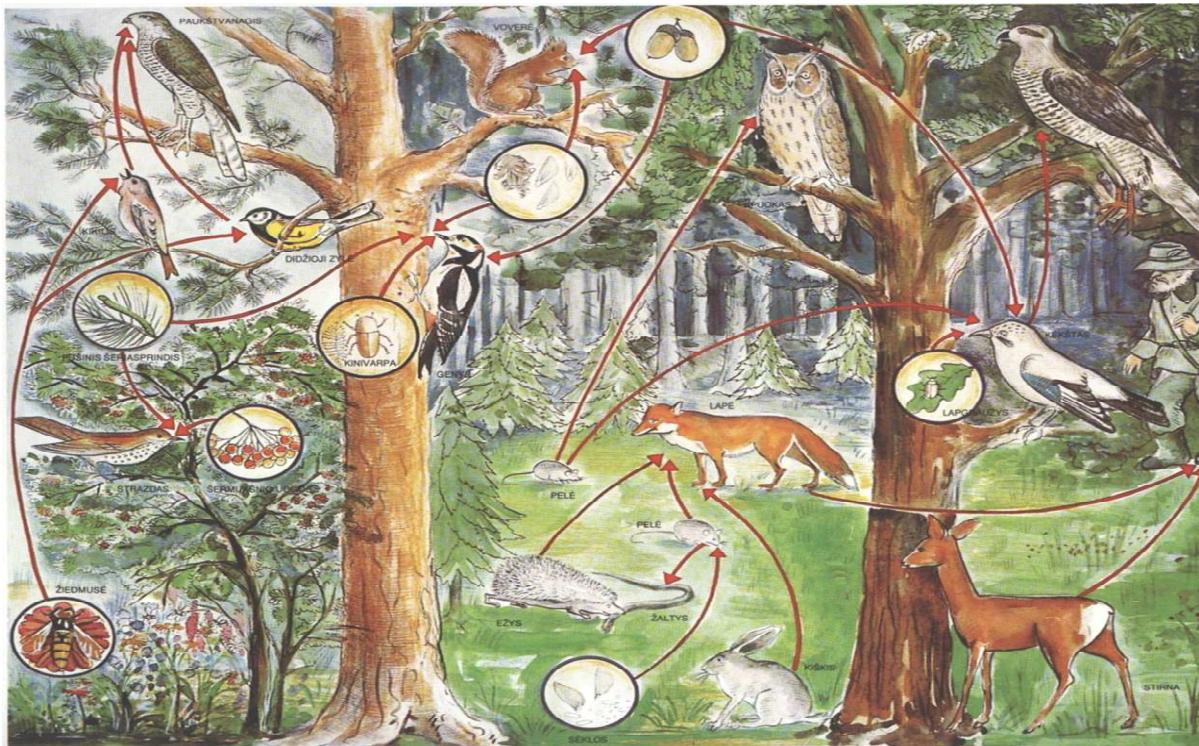
4.30 pav. Apibendrinta ir šimtus kartų supaprastinta mitybos tinklo Pietų pursutulio vandenynuose schema. Čia apsiribota tik ryšiais tarp kai kurių gyvėžių ir gamintojų.



4.31 pav. Kūdros organizmų mitybos tinklo schema (labai supaprastinta). Apsiribota beveik vien tik ryšiais tarp gyvédžių ir gamintojų, nors pavaizduoti ir kai kurie skaidytojai (vandens asiliukas, didžioji kūdrinukė yra daugiau augalédžiai nei skaidytojai) (Lekevičius, Salickaitės-Bunikienė, 1998).



4.32 pav. Baltijos jūros mitybos tinklo schema (labai supaprastinta). Apsiribota beveik vien tik ryšiais tarp gyvédžių ir gamintojų, nors parodyti ir kai kurie skaidytojai: midija, šoniplauka, jūrų tarakonas (Lekevičius, Salickaitė-Bunikienė, 1998).



4.33 pav. Vidutinio klimato miško mitybos tinklas (labai supaprastintas). Rodyklė, nukreipta nuo lapės link medžiotojo, vienintelė reiškia ne medžiagų ir energijos tekėjimo kryptį (lapių žmonės lyg ir nevalgo), o kito pobūdžio vartojimą (Lekevičius, Salickaitė-Bunikienė, 1998).

Ekosistemos samprata – tai tam tikri apibendrinimai, pretenduojantys į teorijos statusą. Mokslinės teorijos reikalavimas – kuo mažiau teiginių, aiškinančių kuo daugiau reiškinių. Teorija turi būti iki kraštutinumo paprasta ir kartu bendra, tinkanti kuo platesniams reiškinių ratui aprašyti. Vadovėlio autorius manymu, ekosistemos sampratos kūrėjai taip pat žinojo šį reikalavimą ir juo vadovavosi. Todėl teko mitybos tinklus supaprastinti dar labiau, nei jie pavaizduoti 4.30–4.33 pav. Tai nebuvo labai sunki užduotis, nes visus tam tikroje vietovėje gyvenančius organizmus ekologai dar prieš 1970 metus jau buvo linkę skirstyti pagal jų mitybos poreikius į atskiras grupes, kurios dabar vadinamos **mitybos lygmenimis** ir **gildijomis**. Pavyzdžiu, kūdros ar jūros ekosistemoje esama mažiausiai dviejų gamintojų gildijų: fitoplanktono ir makrofitų (stambių augalų ir dumblių). Tarp augalėdžių esama mikro-, mezo- ir makrozooplanktono, kitų palyginti stambių organizmų (pavyzdžiu, kai kurių žuvų ir moliuskų), mintančių gyvais vandens augalų audiniai. Kiekviena iš šių grupių, arba gildijų, minta kiek kitais „augalais“, nors jos visos priskirtinos augalėdžiams. Taigi gildija ekologai linkę vadinti grupę organizmų, mintančių panašiu maistu. Galų gale ir gildijų įvairovę galima „supaprastinti“ – jungti jas į dar stambesnes grupes, mitybos lygmenis.

Mitybos lygmenų sąvoka taikoma tik gyvėdžiams, bet ne visiems – parazitai nepriskiriami jokiems mitybos lygmenims. Tai gal nėra teisinga, nes atsiranda pavoju ignoruoti kai kuriuos svarbius ryšius, tačiau tokia jau yra visų mokslinėse sferose cirkuliuojančių apibendrinimų pasekmė: kadangi visko aprėpti neįmanoma, norint pateikti supaprastintai, neišvengiamai reikia kažko atsisakyti.

Pirmajam mitybos lygmeniui priskiriami visi tos ar kitos ekosistemos organizmai, atliekantys gamintojų funkciją. Tai augalai, dumbliai, fotosintetinančios bakterijos ir chemoautotrofai.

Ką priskirti **antrajam mitybos lygmeniui**, sutarimo nėra. Šio lygmens organizmai vadinami **augalėdžiais**, bet tai salyginis pavadinimas, nes galvoje turimi mintantieji bet kokiai gamintojai, o ne tik augalais. Antrajam mitybos lygmeniui priskiriamus organizmus tiksliau būtų vadinti producentofagais, t. y. mintančiais producentais, ar kaip nors panašiai. Tačiau tradicijų laužyti vadovėlių autoriams be rimtų priežasčių nederėtų, taigi ir šiame vadovelyje toliau visa ši organizmų grupė vadinama augalėdžiais. Terminologinė painiava atsiranda dar ir todėl, kad daugelis antrajam mitybos lygmeniui yra linkę priskirti dar vieną stambią gyvėdžių grupę – organizmus, mintančius skaidytojais. Tokių organizmų apstu visose ekosistemose (žr., pavyzdžiu, 4.9, 4.31, 4.32 pav.). Nors pats detritas niekaip negali būti priskirtas pirmajam

mitybos lygmeniui, reikia pripažinti, kad sukauptos detrite medžiagos ir energija gali, tarpininkaujant detrito vartotojams, atitekti ir atitenka gyvėdžiams. Na, o mintantieji skaitytojais savo ruožtu tampa kitų gyvėdžių, pavyzdžiui, plėšriųjų žuvų ar plėšriųjų žinduolių laimikiu. Taigi būtų kaimiški manyti, kad gyvėdžių mitybos tinklas neapima ir skaitytojų, nors ši aplinkybė dažnai ignoruojama, ypač vadovėliuose.

Trečiam mitybos lygmeniui priskiriami organizmai – gyvūnai, mintantys kitais gyvūnais, augalėdžiais, taip pat (nors ne visi tam pritaria) skaitytojų vartotojais. Paprastai visus juos vadina **pirminiais plėšrūnais**. Tai daugiausiai palyginti smulkūs organizmai, ypač gyvenantieji vandens bendrijose. Pavyzdžiui, jiems priskirtinas plėšrusis zooplanktonas, žuvų mailius ir kai kurios smulkios žuvys (zooplanktologai), daugelio vabzdžių lervos ir kt. Taigi ekologai plėšrūnais vadina daugiau organizmų, nei tai linkę daryti zoologai. Ekologui ir ežys yra plėšrūnas, kaip ir ameba, aukšlė ar varlė, jau nekalbant apie varles medžiojančią gandrę.

Ketvirtasis ir penktasis mitybos lygmenys – tai plėšrieji organizmai, vadinami atitinkamai **antriniaisiais ir tretiniaisiais plėšrūnais**. Laikoma, jog kiekvieno aukštesnio lygmens plėšrūnai yra vis stambesni. Tai gana pagrista nuomonė, nors stambūs plėšrūnai, ypač sausumos ekosistemose, dažnai minta ne kitais plėšrūnais, o augalėdžiais, taigi turėtų priklausyti trečiam ar, pavyzdžiui, esant badmečiui, ketvirtajam mitybos lygmeniui. Tačiau vandenye gyvenančius stambius plėšrūnus labiau tinka vadinti ketvirtuoju, penkojo ar net šeštojo lygmens atstovais (4.30–4.32 pav.).

Vieni kitais maitindamiesi, gyvėdžiai gamtinėse ekosistemose suformuoja nepaprastai sudėtingas sistemas, kurias ekologai vadina gyvėdžių mitybos tinklais. Tarpininkaujant gyvėdžiams, mintantiems skaitytojais, šie tinklai jungiasi su skaitytojų mitybos grandinėmis, taip sudarydami vientisą sistemą, vadinamą ekosistema. Kad būtų paprasčiau mitybos tinklus ir ekosistemas modeliuoti, pagal mitybos būdą organizmai grupuojami į gildijas, o šios – į dar stambesnes grupes, mitybos lygmenis.

Mitybos lygmenų ekosistemoje egzistuoja tiek, kiek galima maksimaliai suskaičiuoti grandžių mitybos grandinėse. Net jeigu koks nors stambus plėšrūnas tik retsykiais suėda kitą plėšrūną, priskiriamą ketvirtajam ar penktajam lygmeniui, jis jau gali būti laikomas atitinkamai penkojo ar šeštojo mitybos lygmens atstovu, nors jam labiau išprasta galbūt persekioti augalėdžius, taigi – priklausyti trečiam lygmeniui.

Reikėtų pabrėžti, kad mitybos lygmenų sampratą taikyti aprašant gamtoje vykstančius procesus yra gana keblu. Pirma, dažna gyvėdžiams atstovaujanti rūšis minta įvairiu maistu, savo ruožtu priklausančiu skirtiniems mitybos lygmenims. Pavyzdžiui, šernai, varnos, kékštai, minta labai įvairiu maistu, pradendant nuo augalinių produktų ir baigiant gana stambiais plėšrūnais (daugiausiai jų kiaušiniai ar jaunikliai). Antra, racionas dažnai keičiasi su amžiumi. Tos pačios rūšies jauni organizmai minta vienu maistu, o suaugėliai – kitu. Ypač stipriai keičiasi su amžiumi ar individualaus vystymosi stadija daugelio vabzdžių, vėžiagyvių, varliagyvių, žuvų maisto sudėtis. Nors keblumų yra, mitybos lygmenų savoka plačiai paplito ir jos atsisakyti tikrai nėra reikalo.

Sausumos ekosistemose sunkiai rastume daugiau nei 4 ar 5 mitybos lygmenis (4.33 pav.), o vandens ekosistemose jų būna 6 ar net 7 (4.30–4.32 pav.). Kas lemia tokį skirtumą, pasakyti nelengva. Vienas iš galimų paaiškinimų yra toks: vandens ekosistemose vyrauja smulkūs gamintojai, jais mintantys organizmai yra stambesni, šiai mintai dar stambesni ir t. t. iki plėšriųjų banginių ir kitų gigantų. Sausumoje tokį gigantų nesama, todėl čia ir lygmenų mažiau. Toks paaiškinimas, deja, kritikuotinas, nes šiuo atveju reikėtų padaryti išvadą, kad dinosauro laikais ir sausumoje būta 6 ar 7 mitybos lygmenų, o tai daugumai kelia abejonių. Be to, sausumoje nėra tokio dėsningumo – kūno masės augimo einant nuo mitybos grandinės pradžios link jos galo (apie parazitus čia nekalbama). Atvirkščiai, dauguma augalėdžių čia minta kur kas stambesniais už save augalais. Tad ir visa tokio aiškinimo logika daugeliui neatrodo patraukli.

Visai galimas dalykas, kad mitybos lygmenų skaičių ekosistemoje lemia bendrojo energinio efektyvumo (P/I) skirtumai. Vandens ekosistemose lygmenų daugiau gal todėl, kad čia vyrauja ektotermai, jie mažiau energijos praranda šildydami ir vésindami kūną, tad jos daugiau lieka produkcijai. Todėl esant tai pačiai pirminei produkcijai vandenye galima tikėtis didesnės nei sausumoje augalėdžių bei plėšrūnų įvairovės, jų produkcijos ir biomasės. Toks dėsningumas, panašu, tikrai yra, nors ši hipotezė iki galo neįrodyta.

4.3.4. Ekosistemos energijos srautas

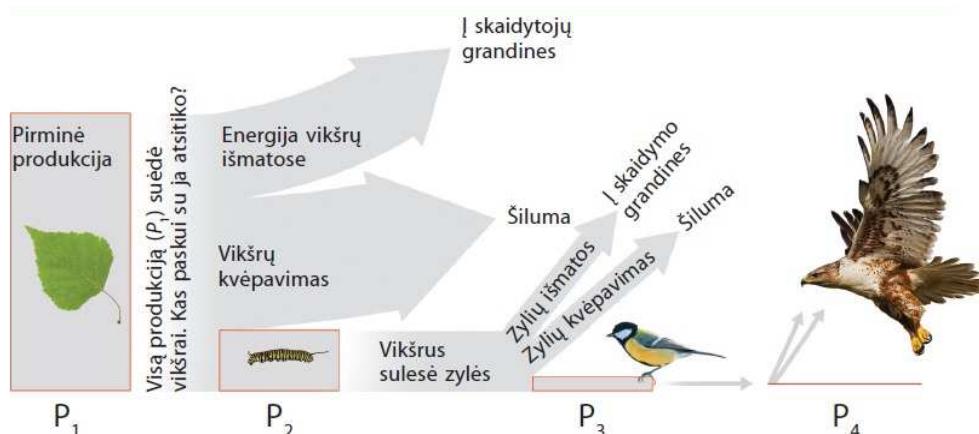
Energija, perduodama iš žemesnio mitybos lygmens aukštesniams, patiria tokius pat virsmus, kaip ir keliaudama atskira mitybos grandine iš vartojamo organizmo vartotojui. Ir vienu, ir kitu atveju ji pasiskirsto į tris minėtas porcijas: NU , R ir P . Taigi ekosistemos konцепcijos autoriams nebuvo sunku modeliuoti ekosistemos energijos srautą. Pabandykime tą patį padaryti ir mes.

Paprastumo dėlei modeliuokime situaciją, kai gamintojų ir gyvėdžių blokai yra stacionariosios būsenos: rūsių populiacijos yra daugmaž stabilių, nesikeičia ir suminė visų organizmų biomasė ($B = const$, $P = 0$ ir $A = R$, čia B – suminė biomasė, P – suminės biomasės priaugis per laiko vienetą, A – gamintojų pasisavintos energijos kiekis per laiko vienetą, R – visos modeliuojamos bendrijos kvėpavimas).

Pritaikykime kokybinio, arba konceptualiojo, modeliavimo metodiką. Tokiu atveju nebūtini konkretūs skaičiai, bylojantys apie energijos kiekius ir jos srautus, pagrindinį dėmesį skirsime tendencijoms, esminiam energijos srauto bruožams. Kitaip tariant, modeliuosime ne konkrečią ekosistemą, o pateiksiame vaizdą, kuris iš esmės tiktų bet kuriai ekosistemai. Sudarytas ekosisteminio energijos srauto modelis parodytas 4.34 pav.

Šiame modelyje stulpelių aukštis ir rodyklių plotis rodo apytikrę energijos dalį, tenkančią tam ar kitam srauto komponentui. Paveiksle neparodyta visa augalų pasisavinta šviesos energija, ji turėtų būti maždaug du kartus didesnė už pirminę produkciją ($A_1 \approx 2P_1$). Nors antrajam mitybos lygmeniui paveiksle atstovauja vikšrai, tačiau galvoje turimi visi ekosistemos augalėdžiai. Zyle ir vanagas – simboliai, vaizduojantys visus pirminius ir antrinius tam tikros ekosistemos plėšrūnus. Esant stacionariajai būsenai, produkcijos, arba biomasės priaugio, iš viso neturėtų būti ($P = 0$), nors modelyje ji ir figūruoja. Tačiau prieštaravimo čia nėra, nes kai kalbama apie ekosistemos stacionariają būseną, omenyje turimi vieni metai ar koks kitas gana ilgas laikotarpis. Pavyzdžiu, pavasarį augalų ir gyvėdžių biomasė didėja ($A > R$; $P > 0$), o rudenį suminė biomasė paprastai mažėja ($A < R$; $P < 0$). Gamta pavasarį tarsi įkvepia, o rudenį iškvepia. Todėl produkcijos ir destrukcijos balansui (jei tokis būna) susidaryti reikia ne mažiau kaip vienų metų.

Kokias išvadas galima gauti iš tokio, gana primityvaus, modelio? Svarbiausioji iš išvadų turbūt būtų tokia: keliaudama iš vienų mitybos lygmenų į kitus cheminė energija virsta šiluma, kuri palieka ekosistemą, kol galų gale ketvirtajame lygmenyje cheminės energijos beveik nelieka. Jos ir neturėtų likti esant stacionariajai būsenai. Tiesa, modelis parodo, kad didelė dalis cheminės energijos atitenka skaidytojams nuokriti, išmatui ir kitokiu pavidualu. Paveiksle, siekiant paprastumo, nefigūruoja augalinės nuokritos. Be abejo, tai iškreipia realų vaizdą, nors ir nekeičia pagrindinės išvados. Jeigu stacionariosios būsenos yra ne tik paveiksle pavaizduota ekosistemos dalis, bet ir skaidytojų blokas, tai, reikia manyti, dauguma augalinės nuokriti, kaip ir kitų organinių metabolizmo atliekų, yra anksčiau ar vėliau be likučio suskaidomos iki biogenų. Taigi ir šiame bloke cheminė energija, keliaudama nuo vieno vartotojo link kito, galų gale be likučio virsta šilumine.



4.34 pav. Energijos virsmai jai keliaujant iš vieno mitybos lygmens į kitus. Čia pavaizduota augalinė, arba pirminė, produkcija (P_1), kuri be likučio suvartojama augalėdžių ir virsta pastaruju, t. y. antrine, produkcija (P_2), ši be likučio suvartojama pirminiu plėšrūnu ir virsta jų, arba tretine, produkcija (P_3), o šią savo biomasės priaugiu (P_4) paverčia antriniai plėšrūnai, atstovaujantys ketvirtajam mitybos lygmeniui.

Ar galima sudėti pirminę produkciją P_1 su kitų lygmenų produkcija ir taip gauti bendrąją augalų ir gyvėžių produkciją? Atsakymas gali būti tik neigiamas: ne, tai būtų visiškai nekorektiškas veiksmas. Ir ne tik todėl, kad nebuvo įtraukta parazitų produkcija – jie irgi gyvėžiai, bet jų produkcija menka ir gal galėtų būti ignoruojama. Rimtesnė kliūtis tokiam veiksmui – aplinkybė, jog, be pirminės, nėra jokios kitos produkcijos. Visos ekosistemos suminė produkcija yra lygi pirminei produkcijai:

$$P_{\Sigma} = P_1.$$

Sudėti visus skirtiniems mitybos lygmenims priklausantius produkcijos komponentus yra nekorektiška todėl, kad vartotojai ne tik nieko neprideda prie to, ką pagamino gamintojai, bet dar ir atima. Iš esmės tai, kas vadinama antrine, tretine ir t. t. produkcija, tėra tik pirminės produkcijos perdirbimas, vieną, svetimų organinių medžiagų vertimas į kitas, savas. Žodžiu, produkcija tik perduodama iš rankų į rankas, todėl jos kiekis tik mažėja, o ne didėja. Tas pats principas tinkta ir pasisavintai energijai, arba asimiliacijai. Todėl, kai kalbama apie ekosistemų produktyvumą, turima omenyje **pirminė asimiliacija**, A_1 , t. y. gamintojų pasisavinta per laiko vienetą energija. Būtent ji „išmaitimina“ visą ekologinę bendriją, jokių papildomų energijos šaltinių ji neturi ir turėti negali.

Visai kitaip reikėtų elgtis su kvėpavimu, nes niekas negali pasinaudoti energija, vieną kartą jau parversta šiluma. Vos pagaminta, ji palieka ekosistemą negrįžtamai. Taigi visai korektiška yra rašyti taip:

$$R_{\Sigma} = R_1 + R_2 + R_3 \dots$$

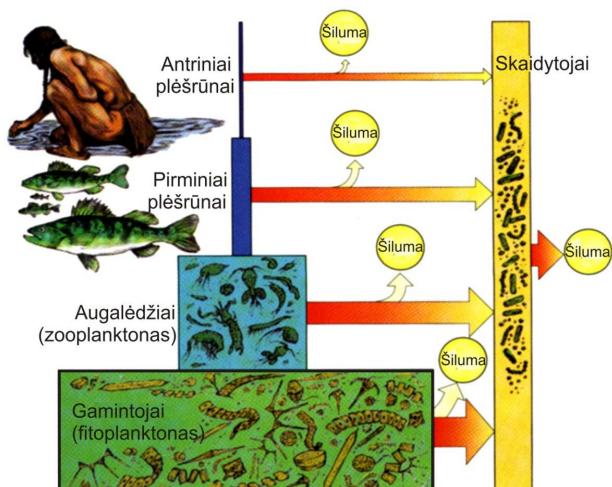
4.34 pav. pateiktoje schemae palikus tik keturis produkcijos stačiakampius ir taip redukuotą pa-veikslą pasukus 90° kampu, gaunama vadinamoji **produkcijos**, arba energijos, **piramidė**. Laikoma, kad jos išvaizda – plati ties pagrindu ir siaurėjanti link viršūnės – yra beveik nekintanti, būdinga visoms ekosistemoms (4.35 pav.). Dažnai ji vadinama energijos piramide, tačiau toks pavadinimas nėra tikslus, nes produkcija, kaip jau minėta, matuojama cheminės energijos kiekiu, pagamintu per laiko vienetą, o energijos vienetais (kilokalorijomis ar džauliais) modeliuotojai, modeliuojantys energijos srautus, nusako biomassę, o ne produkciją. Suprantama, jog galia (P) negali būti tapati statiniam dydžiui (B).

Laikoma, jog bet kurio mitybos lygmens produkcija P_i gali būti apskaičiuota pagal formulę:

$$P_i = P_1 \times 10^{1-i}.$$

Turint pirminės produkcijos duomenis, galima apskaičiuoti, tarkim, trečiojo mitybos lygmens produkciją (P_3); ji lygi $1/100 P_1$. Taigi ekologai laiko, jog su kiekvienu aukštesniu mitybos lygmeniu produkcija sumažėja maždaug 10 kartų. Šis dėsningumas vadinamas **10 % taisykla** ir su kai kuriomis išlygomis būdingas visoms pasaulio ekosistemoms. Kaip ir daugelis apibendrinimų, šis, deja, irgi yra labai paviršutiniškas. 10 % taisykla atspindi bendrąjį energinį efektyvumą P/I , kuris, kaip minėta, varijuoja maždaug nuo 1 iki 40 %, priklausomai nuo mitybos pobūdžio ir organizmo prigimties. Dešimt procentų gal ir galima laikyti apytikriu vidurkiu, bet visada reikėtų prisiminti, kad šis skaičius patogumo dėlei teoretikų buvo parinktas gana dirbtinai ir kiekvienu konkrečiu atveju gali labai skirtis nuo realaus. Pavyzdžiui, vandens ekosistemoms 10 % taisykla nelabai tinkta, nes gerokai sumažina realujį cheminės energijos perdavimo iš vieno lygmens į kitą efektyvumą, mat šiose ekosistemose vyrauja ektotermai. Sausumos ekosistemose vyrauja endotermai, kuriems būdingas mažesnis energinis efektyvumas, todėl tikslėsnė būtų keleto procentų taisykla.

Produkcijos piramidė visose ekosistemose išlieka taisyklinga, siaurėjanti viršūnės link: vyraujant endotermams piramidė siaurėja staigiau, o vyraujant ektotermams – tarsi ištęsta ir apima daugiau lygmenų. Taip yra todėl, kad ji paklūsta antrajam termodinamikos dėsniniui, kuris, nors ir



4.35 pav. Pereidama iš vieno mitybos lygmens į kitą, cheminė energija virsta šiluma, kaip ir ta, kuri atitenka skaidytojams. Centre – produkcijos piramidė. Čia rodykliai plotis apytikliai rodo energijos srauto dydį.

nereikalauja 10 % bendrojo energinio efektyvumo, tačiau draudžia jam pri- lygti 100 % (pastaruoju atveju nebūtų energijos nuostolių šilumos pavidalu).

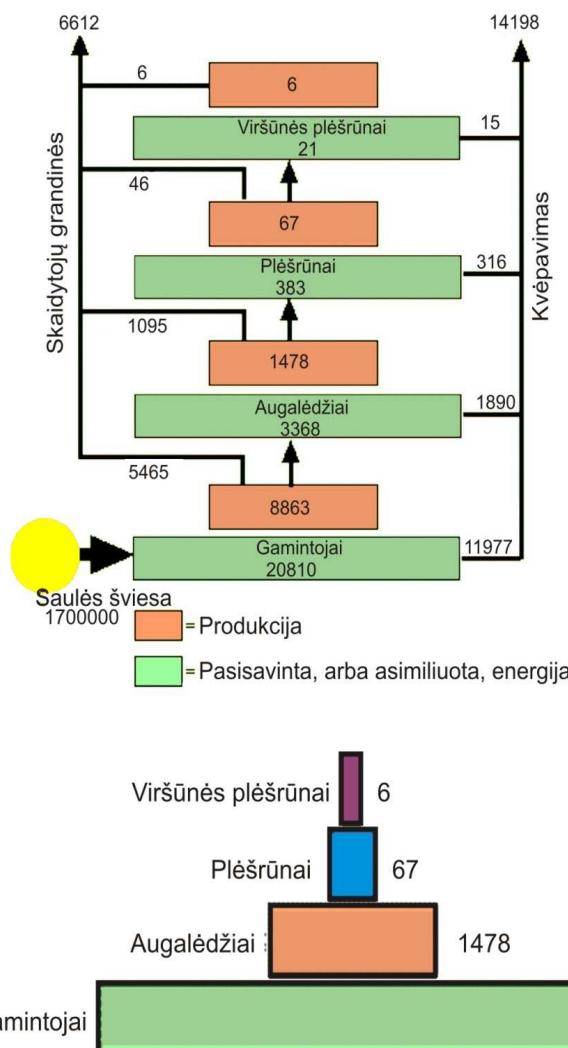
Stambūs plėšrūnai, įsitaikę pi- ramidės viršūnėje, paprastai ir vadina- mi **viršūnės plėšrūnais**. Pavyzdžiui, vienose ekosistemose viršūnės plėšrū- nai yra vilkai, tigrai, liūtai ar grizliai, kitose – rykliai, banginiai ar (labai dažnai) žmogus.

Detalesnis vienos iš vandens ekosistemų energijos srauto modelis, pateiktas E. P. Odumo dar 1957 metais, parodytas 4.36 pav. Iš viso šios ekosistemos gamintojai pasisavina 20 810 kcal m⁻² per metus, tai sudaro 1,2 % visos juos pasiekiančios šviesos energijos. Iš šio kieko pirminei produkcijai tenka 8863 kcal m⁻² per metus, likusi energija (11 977 kcal m⁻² per metus) sunaudojama gamintojų kvėpavimui. Dalis pirminės produkcijos yra suvartojama augalėdžių. Pastarieji savo biomasės priaugiu (P_2) paverčia 1478 kcal m⁻² per metus, dar kitą dalį, 1890 kcal m⁻² per metus, sunaudoja gyvybingumui palaikyti, taigi paverčia šiluma. O likusi energija, 5465 kcal m⁻² per metus, atitenka skaidytojams.

Pirminiai plėšrūnai suvartoja visą augalėdžių biomasės priaugį, tačiau dalis jų grobio lieka nepanaudota ir atitenka skaidytojams, dar kita dalis (316 kcal m⁻² per metus) naudojama darbui ir tik 67 kcal m⁻² per metus paverčiamą savo biomasės priaugiu (P_3). Panašus likimas ištinka ir viršūnės plėšrūnų grobio sukauptą energiją. Taigi modelis rodo, jog ši sistema yra stacionariosios būsenos: per metus ji sukaupia 20 810 kcal m⁻² per metus cheminės energijos pavidalu ir lygiai tokį pat kiekį iškvēpuoja, taigi paverčia šiluma. Modelis taip pat neblogai iliustruoja anksčiau minėtą teiginį, jog pirminė produkcija, kaip ir pirminė asimiliacija, jokiu būdu negali būti pride- dama prie antrinės, tretinės ir t. t., o atitinkami kvėpavimo komponentai gali būti naudojami kaip dème- nys, norint gauti suminį visos ekosistemos kvėpavimo rodiklį.

Cheminės energijos srautas, keliaudamas nuo gamintojų link plėšrūnų, parazitų ir skaidytojų, tampa vis silpnesnis, virsta paskutiniaisiais šilumos likučiais ir galų gale visai išnyksta. Kai ekosistema yra stacionariosios būsenos, suminė ekologinės bendrijos biomasė iš metų į metus nekinta, nes kiek cheminės energijos sukuriama, tiek jos sunaudojama bendrijos gyvybingumui palaikyti, taigi paver- čiamą šilumą.

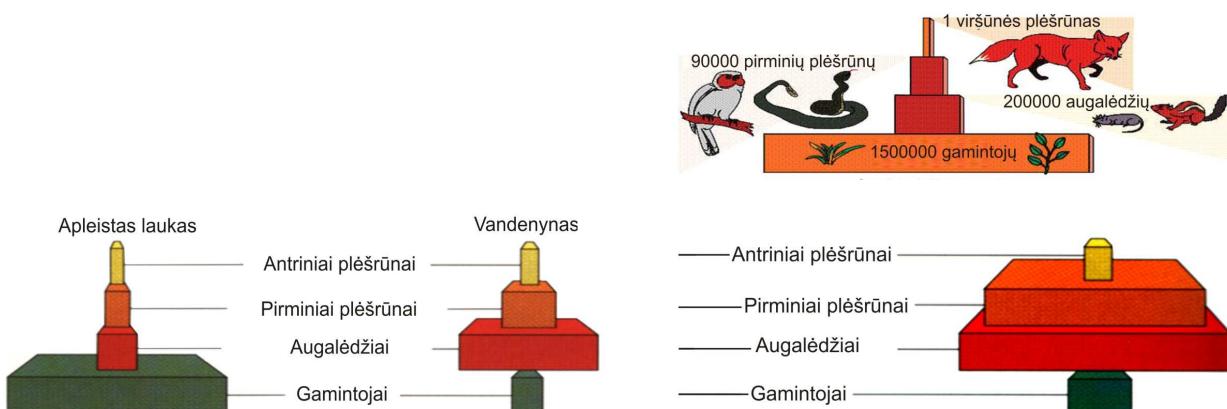
Ekologai kartais piešia dar ir **biomasės ir skaičių piramides**. Pirmoji iš jų vaizduoja suminę orga- nizmų, priskiriamų vienam ar kitam mitybos lygmeniui, biomasę (4.37 pav.). Tokiu atveju išeina piramidė, kurios pagrindo plotis rodo pirmojo mitybos lygmens biomasę, B_1 , virš jo esantis piramidės segmentas – antrojo mitybos lygmens biomasę, B_2 , ir t. t. Biomasė paprastai išreiškiama sausų svorius ploto ar tūrio



4.36 pav. Skaitmeninis modelis energijos srauto, tekančio per Silver Springso upelio ekosistemą Floridoje. Apatinėje – šios ekosistemos produkcijos piramidė. Skaičiai rodo srauto dydį, kcal m⁻² per metus.

vienete. Sausumos ekosistemoms būdinga siaurėjanti viršūnės link biomasės piramidė, o tose vandens ekosistemose, kuriose fitoplanktonas yra pagrindinis pirminės produkcijos kūrėjas, biomasės piramidės pagrindas paprastai būna siauresnis už aukščiau esančią piramidės dalį. Tai lengvai suprantama: žolės, medžiai ir krūmai kartu su savo požemine biomase yra daug stambesni nei smulkučiai fitoplanktono atstovai. Tai dar kartą primena akivaizdų faktą, kad biomasė nėra tas pats, kas produkcija, ir kad fitoplanktono biomasės apyvartos trukmė (B/P) yra daug trumpesnė nei sausumos augalų.

Dar vienas pyramidžių tipas – skaičių piramidės (4.38 pav.). Tokiais atvejais kalbama apie N_1 , N_2 ir t. t., čia N – individų skaičius mitybos lygmenyje, o indeksai rodo patį mitybos lygmenį. Miške medžių, krūmų ir žolių ploto vienete palyginti nedaug, prerijoje gamintojų skaičius tame pačiame ploto vienete didesnis, o atvirame vandenynoje – dar didesnis. Tačiau augalėdžių skaičius miške gali gerokai viršyti gamintojų skaičių, nes čia gamintojus eksplloatuoja ne tik stambūs stuburiniai, bet ir smulkūs bestuburiniai, iš kurių gausumu paprastai išskiria vabzdžiai.



4.37 pav. Apleisto ir spėjusio užželti lauko (kairėje) ir atviro vandenyno biomasės piramidės.

4.38 pav. Vidutinio klimato miško (apačioje) ir prerijos skaičių piramidės.

4.4. EKOSISTEMŲ FUNKCINĖ KONVERGENCIJA

Kai ekologai daugiau nei prieš pusšimtį metų susidomėjo medžiagų ciklais ir energijos srautais, jie greičiausiai vylėsi, kad funkcinis požiūris į gyvają gamtą jiems padovanos kokių nors dar neatrastų dėsninių. Atrodo, jų viltybent iš dalies pasiteisino. Kai broliai Odumai ir jų bendraminčiai, remdamiesi sisteminiu metodu ir bioenergetiniu požiūriu, sėdo kurti bendrosios koncepcijos, intuicija jiems tikriausiai sakė, jog tarp lokalių ekosistemų esama gausybės skirtumų, ypač rūšinės sudėties ir rūšių įvairovės, tačiau žvelgiant per funkcijų prizmę šie skirtumai turėtų niveliuotis.

Jiems, reikia manyti, buvo žinomas ir kai kurios biogeografų padarytos išvados. Pavyzdžiui, plačiai žinomas zoogeografijos klasikas P. J. Darlingtonas šiai disciplinai skirtame vadovelyje 1957 metais raše: „Nei Žemė apskritai, nei kokia nors didesnė jos dalis nebūdavo vienu laikotarpiu perpildyta gyvūnų, o kitu – negyvenama, kaip nebūdavo ir taip, kad ekologinės nišos ilgainiui nebūtų užpildytos. Visada, išskyrus nebent gana trumpus laikotarpius, būta augalėdžių ir plėšrūnų, stambių ir smulkių formų bei daugybės smulkesnių adaptacijų ir visada – tam tikromis proporcijomis. Dabartinėms faunoms būdinga tokia pati pusiausvyra. Kiekvienas žemynas turi fauną, kuri maždaug atitinka jo plotą ir klimatą, ir kiekvieno žemyno faunoje esama deramos augalėdžių, plėšrūnų bei kitų formų proporcijos. Vargu ar tai atsitiktinumas.“

Dabar galima drąsiai teigti, jog P. J. Darlingtonas buvo iš esmės teisus. Netgi dar daugiau – šiandieninės informacijos masyvas leidžia padaryti tikslesnes išvadas dėl lokalių ekosistemų panašumų ir skirtumų. Pavyzdžiui, prie pusiaujo išsidėstę drėgnieji atogrąžų miškai (Pietų Amerikoje, Afrikoje ir Pietryčių Azijoje) yra stebetinai panašūs funkciiniu požiūriu. Nors bendrų šių regionų medžių rūšių beveik nėra, jiems būdingos labai panašios augimo formos: prie žemės platejančios atraminės šaknys, dideli platūs lapai, ant jų kamienų ir šakų auga gausybė epifitų, rangosi lianos. Šių miškų dirvoje neorganinių medžia-

gų kiekis yra palyginti mažas, o augalų rūšių – vienodai didelis (jei metinis kritulių kiekis yra daugmaž vienodas; ten, kur kritulių mažiau, pavyzdžiui, Afrikos gilumoje, augalų rūšių yra mažiau, nei būdinga pusiaujo miškams).

Pats faktas, kad broliams Odumams ir jų bendradarbiams pavyko sukurti sampratą, tinkančią visoms ar beveik visoms gamtinėms ekosistemoms, byloja apie tai, kad savo esminiais požymiais lokalios ekosistemos taip nesiskiria, kaip buvo galvojama anksčiau, kol minėto funkcinio požiūrio dar nebuvo. Galima sakyti, ekosistemos sampratos kūrėjams stipriai pasisekė – jei tokį panašumą nebūtų atrasta, būtų tekę kurti ekosistemų kaip atskirų skirtingų tipų sistemų sampratas.

Pagrindiniai supanašėjė ekosisteminių rodikliai – medžiagų ciklai ir produkcijos piramidės. Chemiko akimis žiūrint, nėra žymesnių skirtumų tarp cheminių virsmų, vykstančių stepėje, vidutinio klimato miške ir netgi vandenyno ar ežere. Panašios ir lokalioms ekosistemoms būdingos produkcijos piramidės, jų forma ir mitybos lygmenų skaičius mažai priklauso nuo pirminės produkcijos, t. y. piramidės pagrindo pločio, kuris gali skirtis dešimtis kartų. Kaip jau minėta, produkcijos piramidės formą lemia termodinamikos dėsniai (10 % taisyklė), o jie lokalių sąlygų skirtumų nepaiso.

Ši supanašėjimą kai kurie ekologai vadina **ekosistemų funkcinė konvergencija** (žr., pavyzdžiui, Lekevičius, 2002). Nėra abejonės, kad prie jos prisdėjo evoliucija, vykusi milijonus metų. Antra vertus, ekosistemas gamta iš dalių surenka dviem būdais – evoliucijos ir migracijos, tad sunku pasakyti, kuris iš šių dviejų mechanizmų daugiau prisdėjo prie tos ar kitos lokalios ekosistemos komplektavimo (žr. 7 šio vadovėlio skyrių).

5. EKOLOGINĖ SUKCESIJA

5.1. PAGRINDINIAI TERMINAI IR SAMPRATOS

Net ir nespecialistai žino, kad ežerai ir apleisti laukai linkę užželti, kad pajūrio kopos ilgainiui gali apaugti žole ar netgi mišku. Šiuos procesus, kartais trunkančius šimtus metų, ekologai vadina **bendrijų kaita**, arba **ekologinė sukcesija**. Bendrijos gimsta, vystosi ir brėsta, o kartais ir žūsta, pavyzdžiui, po kokios nors gamtinės ar žmogaus sukeltos katastrofos.

Reikėtų skirti **pirminę** nuo **antrinės sukcesijos**. Pirminė sukcesija vyksta tada, kai sausumos ekosistema atsiranda tarsi iš nieko, tarkim, kopų ar sustingusios lavos pagrindu. Tokiais atvejais dirvos nėra, ją organizmai turi sukurti patys, šį procesą ekologai vadina **dirvodara**. Antrinė sukcesija būna tada, kai dirva ir gyvybė joje nėra pažeista, tačiau yra nukentėjęs gamintojų ir gyvėdžių blokas, kai vyksta savaiminis bendrijų susidarymas kirtaviečių, gaisraviečių, dirbamujų laukų ar ganyklų vietoje.

Ir pirmينės, ir antrinės sukcesijos atvejais, jei kas nors nesutrukdo, rūšių įvairovė dėl imigracijos didėja ir ilgainiui susidaro gyvybingos bendrijos su gana efektyviais medžiagų ciklais, garantuojančiais esamomis sąlygomis maksimalią ar jai artimą suminę biomasę. Jos tampa panašios į tas bendrijas, iš kurių organizmai migravo. Dažniausiai iš pradžių įsikuria gamintojai, paskui – augalėdžiai, po jų – plėšrūnai, taigi ekologinės piramidės „atauga iš apačios“. Susiformavusiomis laikomos bendrijos, kuriose nėra **laivų nišų**, arba ištaklių, neturinčių vartotojo.

Bendrijų kaita – tai imigracijos, kolonizavimo ir organizmų poveikio artimiausiai aplinkai sukelta vyraujančių rūšių kaita. Imigracija nėra ilgalaikės kolonizacijos garantas. Dažnai atvykėlė neranda įprastų jai abiotinių ar biotinių sąlygų ir žūsta. Be to, anksčiau atvykusias ir įsikūrusias rūšis dažnai išstumia vėlesni imigrantai. Teorija teigia, kad bendrijų kaita vyksta tol, kol nusistovi rūsinė sudėtis. Vidutinio klimato juosteje tai paprastai atsitinka susiformavus miškui. Tokiu atveju kalbama apie brandžius, arba klimaksinius, miškus. **Klimaksas** – galutinė sukcesijos stadija. Ją galima vadinti ir stacionarija būseną, nes klimakso stadijoje suminė bendrijos biomasė, kaip ir rūsinė jos sudėtis, iš metų į metus neturėtų daug keistis. Nuomonė, kad bendrijų kaita baigiasi vienu ir tuo pačiu rezultatu, priklausančiu tik nuo vietinio klimato (**monoklimakso samprata**), pastaraisiais dešimtmeciais buvo pakeista **poliklimakso samprata**, pagal kurią bendrijų kaitą ir jos rezultatus veikia ne tik klimatas, bet ir dirva, įvairūs atsitiktiniai pobūdžio veiksniai.

Pirminė sukcesija paprastai trunka ilgiau nei antrinė: imigrantų įsikūrimas pirmuoju atveju sunkesnis, nes nėra dirvožemio, o jo formavimasis užtrunka daugybė metų. Tad skiriiasi ir sukcesijos mechanizmai. Vykdant pirminei sukcesijai pirmieji sėkmingai įsikūrė imigrantai – melsvabakterės, kerpės, samanos ir nedaugelis žolinių augalų. Šie organizmai ilgainiui pakeičia abiotinę apsuptę, tada gali įsikurti reiklesni dirvai imigrantai, kurie po kurio laiko pakeičia aplinką taip, kad ši pasidaro tinkama vėlesnių stadijų augalams ir t. t. (**palengvinimo hipotezė**). Vykdant antrinei sukcesijai paprastai jau pradinėse stadiose įsikuria daugybė augalų, tiek žolinių, tiek ir sumedėjusių. Pastarieji augdami darosi vis agresyvesni ir konkuroidami išstumia dalį žolinių formų (**slopinimo hipotezė**). Klimakso stadijoje vyrauja pakantūs ūksmei sumedėję augalai, kurių šešėlyje auga jų žoliniai konkurentai.

Abiotinių sąlygų kryptinga arba periodiška kaita bégant laikui taip pat gali sukelti bendrijų kaitą. Pavyzdžiui, holocene laikotarpiu, klimatui šylant, vyko platus masto organizmų kraustymasis iš vienų geografinių platumų į kitas. Rūsių gebėjimas migruoti nėra vienodas, todėl susiformavo **tranzitinės bendrijos**, sudarytos iš nespėjusių migruoti, migravusių sėkmingai ir esančių pakeliui į „savo“ klimatinę zoną organizmų. Kadangi klimatas nuolat keičiasi, įtariama, jog tranzitinės bendrijos yra tikriausiai pastovūs, o ne laikina būsena. Kitas tokios abiotinių veiksnų kaitos iniciuotos sukcesijos pavyzdys – **sezoninė** fitoplanktono, bakterioplanktono ir bakteriobentoso **sukcesija**, kasmet vykstanti daugelyje vandens telkių.

Kai imigracijos sėlygos sunkesnės, pavyzdžiui, jei tik ką atsiradusi vulkaninės kilmės sala yra toli nuo artimiausio rūsių šaltinio, be imigracijos, bendrijos komplektacijoje gali dalyvauti ir evoliucija. Taip atsirado daugybė endeminių, t. y. aptinkamų tik vienoje nedidelėje teritorijoje, rūsių. Tačiau, nepriklausomai nuo surinkimo mechanizmo, ekosistemos yra linkusios supanašetė funkciniu požiūriu: visais atvejais, sukcesijai pasibaigus, mes aptinkame panašius lokalius medžiagų ciklus ir panašias gamintojų augalėdžių ir plėšrūnų proporcijas. Tai **ekosistemų funkcinės konvergencijos** reiškinys.

Deja, ekologinės sukcesijos teorija po šiai dienai nesukurta ir nuomonė šiuo klausimu yra tiek daug, kad vadovėlių autoriams tenka gana sunki užduotis: atskirti nuomonės nuo faktų, tikėtinės hipotezes nuo mažai pagrįstų spekuliacijų.

5.2. EŽERŲ UŽŽÉLIMAS

Ežerai gimsta, brėsta ir galų gale miršta, virsdami sausuma – pieva, mišku ar nevaisingu druskožemiu. Tarkim, Lietuvoje prieš 12 000 metų, po ledynmečio, būta bent keliolika kartų daugiau ežerų, ežerelių ir balų nei dabar. Panaši tendencija yra ir kituose ledynmečio paliestuose pasaulio regionuose. Tiesa, taip samprotaujant, gali susidaryti klaidingas įspūdis, kad ežerai pasmerkti visai išnykti, ypač jei ledynmečiai nesikartoja. Tačiau, be šių gamtos jėgų, esama ir kitų, kurios gausina ežerų skaičių. Tai įvairūs geologiniai procesai: Žemės plutos plokščių judėjimas, dėl kurio atsiranda įdubų ir kanjonų, požeminių vandenų iškilimas ir kiti. Taigi reikia manyti, kad ežerų būta vos ne visais geologiniai laikais, t. y. net ir prieš 3 ar kiek daugiau milijardus metų.

Ežero amžius daugiausia priklauso nuo jo gylio ir ploto. Kuo jie didesni, tuo ilgiau gyvena ežeras. Maži vos kelių hektarų ploto ir negilūs ežerėliai teišgyvena kelis šimtus ar kelis tūkstančius metų, o gilūs ir dideli egzistuoja milijonus metų. Ežero vystymosi fazės:

- „vaikystės“, arba **oligotrofinė**;
- „brandos“, arba **mezotrofinė**;
- „senatvės“, arba **eutrofinė**;
- „karšaties“, arba **distrofinė**.

Kai ežeras atsiranda, iš pradžių būna be gyvybės. Ji atkeliauja upeliais, yra atnešama vėjo, paukščių ir kitų dažnų ežero svečių, galų gale atvyksta ir apsigyvena dar kitų organizmų, priviliotų grobio, galimų slėptuvii ar lizdaviečių. Iš pradžių ežere įsikuria fitoplanktonas ir bakterioplanktonas, vėliau – makrofitai, zooplanktonas, žuvys ir kiti tipiški **oligotrofiniams**, arba mažamaisčiams, **ežerams** organizmai. Vanduo tokiam ežere visada skaidrus, nes neorganinių maisto medžiagų (biogenų) tame nedaug, tad nedaug ir fitoplanktono bei bakterioplanktono. Pirminė, antrinė ir tretinė produkcija menka, biologinė įvairovė taip pat nedidelė (5.1 lentelė), nors kai kurių stambesnių organizmų suminė biomasė gali būti nemaža. Pavyzdžiui, tokiuose vandens telkiniuose būna gausu lašišinių žuvų ir kitų gyvūnų, mėgstančių šaltą vandenį, kuriame daug deguonies. Lietuvoje oligotrofinių ežerų jau nėra, nors prieš 10–12 tūkstantmečių jų, tikriausiai, būta daugumos. Iš dabar egzistuojančių oligotrofinių ežerų galima paminėti Baikalą, Sevaną (kaip ir daugelį kitų kalnų ežerų), taip pat šimtus ežerų Skandinavijoje, Kanadoje, Aliaskoje ir kai kuriuose kituose pasaulio regionuose. Tiesa, kalbant apie kai kuriuos iš šių ežerų reikėtų vartoti ne esamajį, o būtajį laiką, nes dėl žmogaus ūkinės veiklos į juos yra patekė daug biogenų ir organinių medžiagų.

Tačiau ilgainiui biogenų atsargų oligotrofiniuose ežeruose didėja. Jų atneša upeliai, nuplauna nuo krantų lietūs (vadinamosios **ałochtoninės**, arba iš kitur atkeliausios, **medžiagos**). Visa tai paspartina biomasės kaupimo procesus ežere. Tačiau kaupiasi ne tik biomasė, iš metų į metus didėja ir detrito (dumblo) masė (5.1 pav.), nes čia, kaip ir dažnose sausumos ekosistemose, skaidymas atsilieka nuo organinės medžiagos produkcijos. Ilgainiui ežeras iš oligotrofinio virsta į **mezotrofinį**, t. y. vidutinio maistingumo (5.1 lentelė). Jo ypatumai yra tokie: palyginti su oligotrofiniu vandens telkiniu, didesnė biogenų koncentracija vandenye, platesnė makrofitų juosta priekrantėje, didesnė biologinė įvairovė ir suminė biomasė, atsiradęs, nors ir nestoras, dumblo sluoksnis. Daugelio oligotrofinei ežero vystymosi fazėi būdingų augalų ir gyvūnų rūsių mezotrofinėje fazėje jau nebėra, užtat vyrauja kitos rūšys (pavyzdžiui, iš žuvų – seliava, sykas). Lietuvoje šiai fazei atstovauja Dusia, Galvė, Plateliai ir kai kurie kiti ežerai.

5.1 lentelė. Fosforo ir chlorofilo koncentracija bei vandens drumstumas skirtingo tipo ežeruose. Pastaba: chlorofilo kiekis nurodo pirminės produkcijos dydį; vandens drumstumas matuojamas metrais ir nustatomas leidžiant į vandenį pritvirtintą prie virvės baltą diską (Sekio diską) tol, kol stebėtojas jo jau nebemato (duomenys iš Wetzel, 1983).

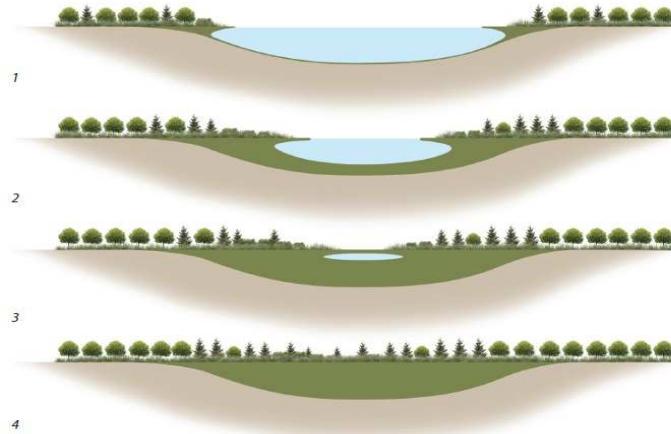
Matuotas parametras	Oligotrofinis	Mezotrofinis	Eutrofinis
Fosforo kiekis, mg m ⁻³			
Vidurkis	8	26,7	84,4
Ribos	3,0–17,7	10,9–95,6	16–386
Chlorofilo <i>a</i> , mg m ⁻³			
Vidurkis	1,7	4,7	14,3
Ribos	0,3–4,5	3–11	3–78
Drumstumas, m			
Vidurkis	9,9	4,2	2,45
Ribos	5,4–28,3	1,5–8,1	0,8–7,0

Mezotrofiniai ežerai ilgainiui tampa **eutrofiniai**, arba daugiamaisčiai. Tokių ežerų Lietuvoje, kaip ir daugelyje kitų šalių, yra daug. Šiuose ežeruose biogenų kiekis dar didesnis (5.1 lentelė), todėl po pavasarinės vandens sąmaišos kiekvienais metais pastebimas neintensyvus vandens žydėjimas, t. y. fitoplanktono pagausėja tiek, kad vanduo nusidažo žaliai ar žalsvai, tampa nelabai skaidrus. Žuvusios fitoplanktono ląstelės sėda į dugną, kur darbo imasi aerobiniai skaidytojai. Todėl vasaros pabaigoje, jei vanduo susisluoksniuoja pagal temperatūrą ir tankį, deguonies atsargas priedugnyje gerokai sumažėja. Dar blogesnė padėtis susidaro žiemą po ledu, ypač jei jis padengtas sniegu. Todėl kai kurie jautresni deguonies trūkumui gyvūnai, vyvare mezotrofinėje fazėje, eutrofinei fazai nebūdingi, jie išnyko. Skirtingai nuo mezotrofinės fazės, šioje fazėje makrofitai dažnai ežere okupuoja ne tik priekrantę, bet ir visą dugną (dabar dugnas nėra taip giliai, nes bėgant laikui susidarė storas dumblo sluoksnis).

Nors pirminė produkcija eutrofiniame ežere ir pasiekia maksimalias reikšmes, čia ilgainiui išryškėja ir kai kurie degeneracijos, senėjimo požymiai. Vandens telkinys tarsi jau pasiekė viršūnę ir priverstas leistis žemyn. Kinta cheminė vandens sudėtis, dėl besikaupiančių humino rūgščių didėja jo rūgštingumas. Skaidymo procesai lėtėja, vis intensyviau kaupiasi dumblas. I kasmetinį medžiagų ciklą išitraukia vis mažiau biogenų. Didėja plūduriuojančių augalų masė. Ilgainiui atsiranda ir plečia savo valdas vadinamoji plovà, t. y. plūduriuojančių augalų sąžalynas (5.1 pav.). Visa tai neišvengiamai sukelia eilinę augalų, žuvų ir kitų organizmų rūšių kaitą, kurią labiau tiktu vadinti išnykimu, nes biologinė įvairovė vėl pradeda mažėti. Galiausiai iš gamintojų lieka tik rūgščiai terpei pakančių kiminų ir kai kurių negausių fitoplanktono atstovų. Vanduo dėl organinių rūgščių įgauna rudą ar gelšvą arbato atspalvį ir tampa (vėl) gana skaidrus. Iš žuvų telieka tik ešerių, lydeku, karosų. Prasideda **distrofinė**, arba ežero „karšties“, **fazė**.

O kai plovòs kraštai suauga ir plyno vandens nebelieka, išnyksta visi tipiški vandens organizmai, ežerą pakeičia pelkè, iš pradžių – žemapelkè, o vėliau – aukštapelkè. Dar po kažkiek metų jos vietoje atsiranda miškas (5.1 pav.).

Apibendrinant galima teigti, kad ežerams būdinga tendencija didinti ir suminę organizmų biomasę, ir dumblo kiekį, todėl vandens masė mažėja, kol vandens telkinys visai išnyksta. Tokią įvykių eigą lemia du veiksnių: alochtoninių medžiagų pritekėjimas ir skaitymo atsilikimas nuo organinės medžiagos produkcijos. Pastarajį procesą kontroliuoja patys organizmai, taigi galima drąsiai teigti, kad ežerų užželimas yra biologinis procesas, kurio metu organizmai ne tik prisitaiko prie aplinkos sąlygų, bet ir keičia jas tam tikra linkme, o pakeitę vėl yra priversti prie jų prisitaikyti, kol galų gale sąlygos



5.1 pav. Ežero, esančio vidutinio klimato zonoje, užželimo eiga: 1 – atsiranda dumblo sluoksnis ir plovà; 2 – ežeras mažėja ir seklėja; 3 – ežeras galutinai virsta pelke; 4 – pelkë virsta mišku.

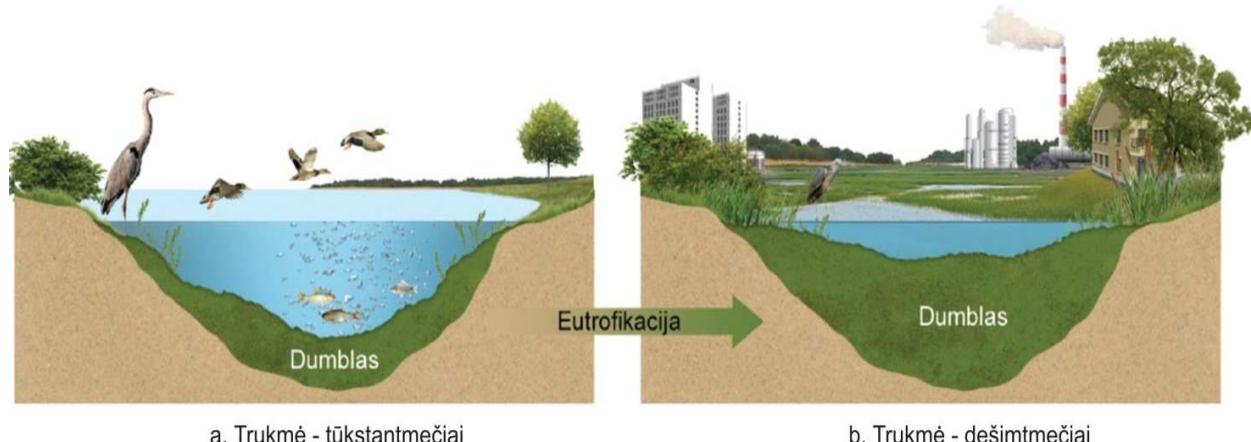
pakeičiamos taip, kad išnyksta visi iki tol gyvavę vandens organizmai. O organinių medžiagų (gyvų ir negyvų) masės augimą reikėtų sieti ne tik su alochtonine prietaka, bet ir su atmosferos anglies bei azoto perėjimu į organinę formą – dumblą ir pačius organizmus.

Ežerai yra laikini dariniai, nes atsiranda ir išnyksta. Dauguma jų dumblėja ir užželia, galų gale virsta pelke, o ši – mišku. Šį procesą lemia medžiagų pritekėjimas iš aplinkinės sausumos ir organinių medžiagų skaidymo (destrukcijos) atsilikimas nuo jų produkcijos. Keisdama savo negyvają apsuptį – vandens savybes, dumblo kiekį ir jo sudėtį – ekologinė bendrija kartu yra piversta prie šios kaitos prisaityti pati, todėl ežerams dumblėjant ir užželiant vyksta vyraujančių rūsių kaita, kol galų gale visi tipiški vandens organizmai išnyksta. Taigi ežerų užželimas ekosistemiame kontekste gali būti traktuojamas kaip saviorganizacija, kai vienos bendrijos sukuria prielaidas įsikurti kitoms. Suprantama, tokią įvykių eiga lemia ne išankstinis tikslas ar planas, o greičiau kiekvienai rūšiai būdinga tendencija didinti savo biomasę neatsižvelgiant į nieką. Be to, ežerų senėjimą lemia ir tam tikri vandens ekosistemų ypatumai (pavyzdžiu, gravitacijos veikiamų dalelių patekimas ir nusėdimas, dažnai pasitaikanti deguonies stoka priedugnyje).

Kaip jau minėta, ežerų virtimas pelke gali užtrukti šimtus, tūkstančius, o kartais – ir milijonus metų. Tačiau, įsiterpus žmogui, šis laikotarpis paprastai trumpėja (5.2 pav.). Daugiausia prie to prisideda trąšos bei organinės atliekos, patenkančios į ežerus iš gyvenviečių. Dažnai eutrofifikacija ir užželimas paspartėja iškirtus aplink ežerą augusį mišką arba jam išdegus – tokiu atveju dirva erodoja, ir joje susikaupusios medžiagos keliauja į vandens telkinius.

Tose klimato zonose, kur kritulių mažai ir karšta, ežerai pasižymi tendencija uždruskėti ir virsti druskožemiu. Toks likimas laukia, pavyzdžiu, ir gerai visiems žinomos Negyvosios jūros (Izraelis). Nors šio ežero vandeninis maitina Jordano upę, o ištekancios upės néra, jis nuolat seklėja ir darosi vis sūresnis dėl nepaprastai intensyvaus garavimo. Kažkada gausus organizmų, ežeras dabar yra virtęs negyva druskų prisotinto vandens talpykla. Druskožemiu gausa Afrikoje, Azijoje ir kituose žemynuose greičiausiai byloja apie tai, kad panašių ežerų būta ir anksčiau, tik jie, skirtingai nuo Negyvosios jūros, savo gyvenimo ciklą jau baigė.

Tiesa, uždruskėti ežeras gali dėl įvairių priežasčių: sūrymą gali tiekti mineralizuotas požemio vanduo arba druskų klodai, slūgsantys ežero baseine. Dar kitur (pavyzdžiu, Antarktidoje) jie susidaro galiniams vėjams kasmet sunešant iš vandenyno nemažus kiekius sūraus vandens purslų, kurie pirmiausiai atgula ant pakrančių ledyną ir virsta ledu. Ilgainiui, per atlydį ledynams vis patirpstant, polaidžio vanduo ir suformuoja druskingus ežerus.



5.2 pav. Ežero užželimas gali būti traktuojamas kaip gamtinė eutrofifikacija (a), t. y. savaiminis neorganinių ir organinių medžiagų gausėjimas. Žmogaus ūkinė veikla (b) paprastai spartina ežerų apaugimą ir senėjimą.

5.3. KOPŲ IR VULKANINĖS KILMĖS SALŲ APAUGIMAS

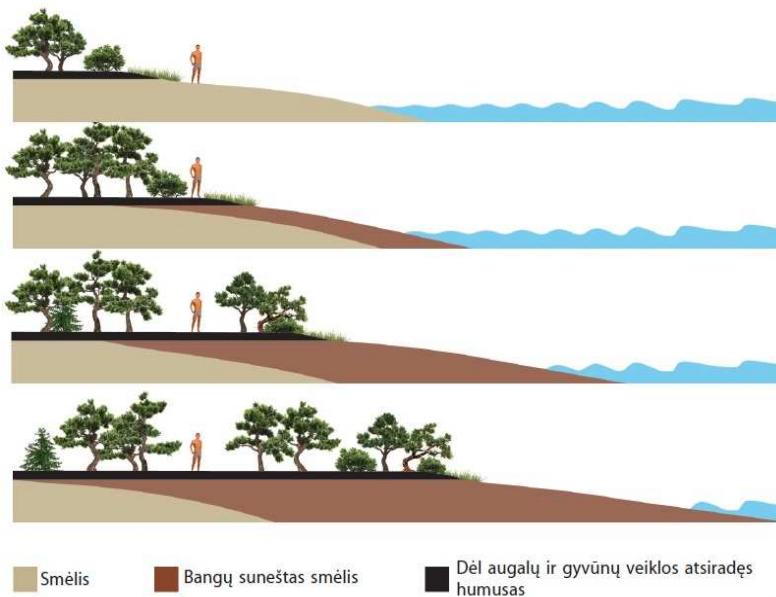
Dar 1899 metais H. C. Cowlesas iš Čikagos universiteto aprašė Mičigano ežero kopų apaugimą. Jis tyrimui pasirinko gana dékingą objektą: šioje vietovėje kiekvienais metais dėl bangavimo į kopas atnešama naujo smėlio iš ežero dugno, taigi toldamas nuo vandens tyrėjas keliauja vis senesnėmis kopomis. H. C. Cowlesas atkreipė dėmesį: kuo toliau nuo vandens, tuo augalų įvairovė gausenė. Be to, žolinius augalus, augančius netoli vandens, kiek tolėliau pakeičia krūmai, o dar toliau, be krūmų, atsiranda ir medžių (5.3 pav.).

Vienos iš pirmųjų kopose įsikuria smiltlendrės *Ammophila breviligulata* (Lietuvos pajūryje auga artima jai *Calammophila baltica*). Jos savo itin galingais šakniastiebiais stabilizuoją kopas. Tai leidžia įsikurti kilimėlius formuojantiems krūmeliams. Dar po kiek metų čia įsikuria pirmosios pušys, o vėliau – ir ąžuolai. Šie medžiai teikia ūksmę ir papildo humuso atsargas, tai sudaro sąlygas įsikurti sunkiai pakantiems drėgmės ir biogenų trūkumui medžiams: cukriniamams klevams, liepoms ir raudoniesiems ąžuolams. 1958 metais tyrėjas J. S. Olsonas nustatė: kad baigtusi pirminė sukcesija Mičigano ežero kopose, reikia ne mažiau kaip 1000 metų. Be to, jis aptiko, kad tose vietose, kur dėl topografinių ypatumų susidarydavo daugiau drėgmės, sukcesija baigdavosi vienokiu mišku, o kur drėgmės mažiau – kitokios sudėties mišku.

Čia vertėtų paminėti ir sukcesiją, vykusią Kuršių nerijoje. Jos metu tikriausiai kūrėsi tipiški pionieriniai augalai, sutvirtinantys smėlio kopas ir papildantys jas augaliniu detritu. Deja, stokojama mokslinių duomenų, kaip šis procesas vyko. Mes neblogai žinome tik tą laikotarpį, kai žmonės pradėjo aktyviai kištis į gamtą, padėdami jai susitvarkyti. Netgi sunku pasakyti, ar be žmogaus pagalbos šioje vietoje kada nors būtų savaime atsiradęs miškas. Mat vėjai čia tokie stiprūs ir destruktyvūs, kad augalamas sunku įsikurti. Žodžiu, dabartinis miškas kai kuriose Kuršių nerijos vietose greičiau byloja apie žmogaus pasiryžimą ir ryžtą negu apie neva vos ne beribį gyvosios gamtos gyvybingumą.

Tipiška ekologinė sukcesija vyksta ir tose vietovėse, kur tirpsta ledynai, apnuogindami gimtają uolinią ar sukurdamai priemolius. Kaip pavyzdį galima pateikti Glacier Bay vietovę Aliaskoje. Per pastaruosius 200 metų čia atitirpo maždaug 2500 km² ledyno, po kurio liko moreninis priemolis. Sunku pasakyti, kiek tai susiję su globalia klimato kaita: nors šioje vietovėje, kaip ir daugelyje kitų, per pastaruosius kelis dešimtmecius temperatūra kiek pakilo, panašu, kad globalus atšilimas nėra vienintelis ledynų tirpsmą sukeliantis veiksnyς. Mat šiame regione esama vietų, kur ledynai ne tik netirpsta, bet netgi plečiasi.

Jau 50 metų ekologai tyrinėja pirminę sukcesiją, vykstančią šioje vietovėje (Milner et al., 2007). Pirminė ji todėl, kad iš pradžių dirvožemio nebuvo, nors atitirpęs ledynas paliko puikų dirvodarai tinkamą priemolį ir nemažą biogenų kiekį, išskyrus azoto. Tyrimai parodė, kad šią visiškai pliką, tik ką išsilaisvinusią nuo ledyno vietovę pirmiausia apgyvendina pionieriniai (sukcesijos pradžios) organizmai, tarp kurių vyrauja kerpės ir azotą fiksuojančios melsvabakterės. Šiek tiek vėliau įsikuria asiūkliai, samanos, dar po kelerių metų – ir sunkiau plintantys augalai, būtent: driados, alksniai, karklai, tuopos ir gluosniai. O



5.3 pav. Mičigano ežero kopų apaugimas, pradedant nuo žolinių formų (viršutinė dalis) ir baigiant mišku. Paveikslas sukurtas taip, kad žiūrovas lengviau įsvaidytuotų sukcesijos eigą bégant laikui – atrodo, jog pavaizduotas žmogus drybsio tame pačiame taške šimtą ar kelis šimtus metų, todėl gerai matyti vandens atsitraukimas laikui bégant ir augalijos kaita (Wilson, 1973).

dar vėliau, praėjus daugiau nei šimtmečiui nuo sukcesijos pradžios, išivyräuja eglės (*Picea sitchensis*) ir cūgos (*Tsuga heterophylla*). Taip ilgainiui atsirado įprastas toms vietovėms miškas, kuris sukcesijos pradžioje, 1850 metais, buvo viso labo 20 km nutolęs nuo ledynų tirpsmo atlaisvinto ploto. Taigi sukcesija šiuo atveju vyko gana sparčiai ir kur kas greičiau nei Mičigano ežero kopose, nes Glacier Bay vietovėje jau pradiniu momentu būta daug priemolio ir nemažai biogenų.

Driadų ir alksnių gebėjimas augti skurdžiose dirvose lengvai paaiškinamas: jų šaknyse yra įsikūrusios gumbelinės bakterijos, fiksuojančios oro azotą. Buvo aptikta (Milner et al., 2007), kad dėl šių augalų azoto kiekis dirvoje per pirmuosius 100 sukcesijos metų padidėjo nuo beveik 0 iki daugiau nei 2000 kg ha^{-1} . Tiesa, minimalus dirvos azoto kiekis turėjo būti dar prieš įsikūrimą, nes iš pradžių turėjo susiformuoti driados ar alksnio daigas ir tik paskui jam galėjo padėti gumbelinės bakterijos. Panašu, kad būtent pirmieji atvykėliai, gebantys fiksuoti oro azotą (melsvabakterės ir kerპės), palengvina šiemis augalamams įsikurti. Susidarius ant šaknų gumbeliamams, augalas jau turi kuo „atsilyginti“ savo įnamui, jis jam tiekia organinių medžiagų.

Kai iš vandenyno gelmių išnyra salytė ir ji vis auga (povandeninio ugnikalnio išsiveržimo metu tai gali įvykti staigiai), iš pradžių joje nebūna jokios tipiškos sausumai gyvybės (5.4 pav.). Tačiau laisvų išteklių – laisvos erdvės, šviesos ir biogenų – vis dėļto esama. Pirmieji sėkmingai įsikuriantys imigrantai – bakterijos (tarp jų ir melsvabakterės), kerპės, dumbliai, samanos, taip pat kai kurie bestuburiai, dažniausiai priklausantys skaidytojams. Pirmieji gamintojai ir skaidytojai netrukus sukuria pirmajį humusą, tai sudaro sąlygas įsikurti lepesniems imigrantams, iš kurių didžiausią reikšmę bendrijos susidarymui turi pionieriniai žoliniai augalai. Jie ilgainiui suformuoja daugiau ar mažiau turtingą dirvožemį, kuris leidžia įsikurti sukcesijos vidurio ir klimakso stadijos augalamams ir juos lydintiems gyvūnams. Įsikuria ir augalėdžiai, o paskui – ir sėkmingai salas pasiekę plėšrūnai.

Bene geriausiai ištirta yra sukcesija, vykusi Krakatau saloje (Indonezija) po 1883 metų nepaprastai galingo ugnikalnio išsiveržimo, visiškai nusiaubusio ten klestėjusį atogrąžų mišką. Ši keliolikos km^2 ploto salytė nutolusi nuo Sumatros, didžiulės salos, per 50 km, o nuo artimiausios kitos salelės – 21 km. Vienos iš pirmųjų ant pelenų ir lavos sluoksnio įsikūrė, atrodo, kerპės. Vėliau, pradėjus formuotis dirvai, pasirodė ir augalų; jų sėklų iš artimiausią šaltinių atnešė vėjas ir vandenyno srovės. Dar vėliau imigracija ir kolonizacija vyko daugiausia per gyvūnus, šikšnosparnius ir paukščius. Pavyzdžiu, šikšnosparniai, mintantys fikusų vaisiais, kartu su išmatomis per pirmuosius dešimtmecius atneše 17 fikusų rūšių. Dabar šie medžiai vyrauja Krakatau ekosistemoje, kuri yra vėl įgavusi atogrąžų miško pavidalą. Dar daugiau augalų atnešė paukščiai. Šiuo metu saloje yra keli šimtai rūsių augalų, keliasdešimt paukščių rūsių, nemaža ir kitų organizmų įvairovė, nors ji nėra tokia didelė kaip Sumatros miškuose. Ypač trūksta medžių, brandinančių stambias sėklas – jie neturi beveik jokių galimybių be žmogaus pagalbos patekti į Krakatau.



5.4 pav. Pirminės sukcesijos, vykstančios vulkaninės kilmės saloje, pradiniai etapai: 1 – sustingusi lava, pelenai ir uolienu luitai; 2 – įsikuria kerპės; 3 – vietovę kolonizuja samanos ir vienmetės žolės; 4 – prasideda krūmokšnių ir medžių stadija (www.iteachbio.com/.../Ecology/Succession.png)

Kopų ir vulkaninės kilmės salų apgyvendinimas paprastai prasideda nuo kerpių ir (ar) žolinių augalų, kurie ne tik sudaro sąlygas vietovę kolonizuoti augalėdžiams ir vėliau plėšrūnams, bet ir suformuoja augalinio detrito sluoksnį, taigi padaro įmanomą skaidytojų įsikūrimą. Taip atsiranda ir lokalus medžiagų ciklas. Ilgainiui kopų ar sustingusios lavos vietoje įsikuria bendrija, panaši į tą, kuri laikoma pagrindiniu rūšių šaltiniu. Šis pirminės sukcesijos procesas gali užtrukti šimtus ir tūkstančius metų.

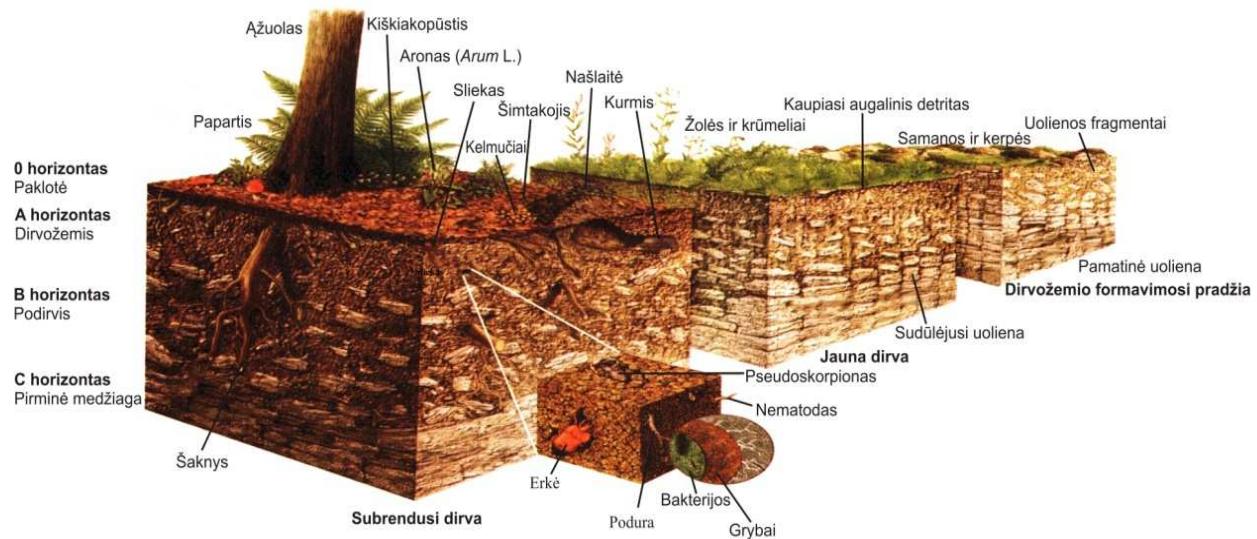
Dirvodara (dirvos susidarymas) – pusiau geologinis, pusiau biologinis procesas. Laikoma, kad negyvos uolienos virsta į gyvas (dirvožemį) per kelis etapus: pirmiausia vyrauja geologiniai ir cheminiai, o vėliau – biologiniai procesai. Pirmasis dirvodaros etapas – uolienu **dūlėjimas**. Vanduo, pakliuvęs į reduolio ar uolos plyšius, gali virsti ledu, taigi jis plečiasi ir taip skaldo uolienu. Uolos, styrančios dykumoje, paviršius dieną įkaista, nors giluminiai sluoksniai lieka vėsūs. Kadangi šildama uolienu plečiasi, susidaro mechaninis tempimas, dėl kurio uolienu pamažu pleišėja ir, slenkant amžiams, lupasi tarsi svogūno lukštai pradedant nuo viršutinio sluoksnio. Vėjas, nešdamas smėlį ir dulkes, dilina rieduliu ir uolų paviršius taip pat. Tą patį darbą atlieka ir judantys ledynai, po savęs palikdami daug susmulkintos medžiagos, kuriuoje esama beveik visų elementų iš Mendelejevo lentelės. Visa tai – **mechaninio dūlėjimo** pavyzdžiai.

Toliau dirvodaros estafetę perima **cheminis dūlėjimas**: jau suskaldytus iki akimi nematomų dalių uolienu fragmentus atakuoja deguonis, angliarūgštė (iškritusi kartu su lietumi), vanduo ir kiti gamtiniai chemikalai. Granito sudėtyje esantis lauko špatas, į kurio sudėti įeina kalio, aliuminio ir silicio oksidai, reaguoja su angliarūgštė ir vandeniu, taip atsiranda molis, labai svarbus būsimo dirvožemio komponentas. Dar kitos molio atmainos susidaro dalyvaujant deguoniui ir geležiai ar kitiems metalams, jei jų esama. Apskritai dirvožemio, kaip ir molio, atmainų suskaičiuojama bent keliasdešimt, ir skirtumus tarp jų daugiausia lemia pamatinį uolienu sudėtis. Dvivalentei geležiai reaguojant su deguonimi susidaro trivalentės geležies oksidai, rūdys, jos ištrupa iš uolienos, ir ji eižėja. Daugelyje uolienu gausūs geležies sulfido grūdeliai (piritas, kartais vadinamas kvailių auksu) greitai suyra veikiami deguonies, dėl to susidaro sulfatai ir rūdys. Kalcio sulfatas prisijungia vandens molekulių ir išsiplečia, taip plėšydamas pamatinę uolienu. Cheminio dūlėjimo metu atpalaiduojami taip pat tirpūs magnio, kalio, kalcio, natrio, fosforo ir kitų elementų jonai.

Dabar jau nekelia jokių abejonių, kad savaimė vykstančius cheminio dūlėjimo procesus išnaudoja chemoautotrofiniai mikroorganizmai. Jų fermentai šimtus kartų paspartina oksidacijos-redukcijos reakcijas, kurias mes ir vadiname cheminiu dūlėjimu. Be jų dalyvavimo dūlėjimas būtų daug lėtesnis.

Nesant augalų, dūlėjimo metu susidarę jonai yra išplaunami ar išpustomi ir kartu su netirpiomis dalelėmis nukeliauja į paviršinius vandenis ar sunkiasi gilyn į gruntą. Visos pasaulio upės dieną naktį neša milžiniškus kiekius tokios sudūlėjusios medžiagos. Šis išplovimo ir išpustymo procesas vadinamas **uolių erozija**, ji vyksta nuolat. Todėl, veikiant dar ir gravitacijai, mechaninio bei cheminio dūlėjimo produktais pasižymi tendencija kaupantis ezerų vandenyeje ir dugne, upių žiotyse ir, aišku, jūrų dugno nuosėdoose, o kalvos ir kalnai dėl tos pačios priežasties kasmet darosi vis mažesni.

Ir nors geologiniai procesai padeda dirvodarai, ji vyktų kur kas lėčiau, jei ne gyvieji organizmai. Vykdant pirminei sukcesijai, geologiniai ir cheminiai procesai tik paruošia sąlygas dirvai atsirasti, ne daugiau. Tos sąlygos atitinka tik pionierinių augalų poreikius. Tačiau, vos įsikūrė, jie tarsi niekada nepavargstantys gamtos inžinieriai ne tik perima į savo rankas dūlėjimo procesus, bet juos dar ir paspartina. I susidariusius plyšius uolienuje įsiskverbia augalų šaknys. Storėdamos jos tarsi galingas pleištas skaldo uolienu toliau. Daugelis jų per šaknis išskiria į aplinką angliarūgštę (kvėpuodamos) ir organines rūgštis, kurios spartina cheminio dūlėjimo procesą. Tą patį daro ir kerpės. Reikia turėti omenyje ir tai, kad augalai šaknimis siurbia iš giliau esančių horizontų įvairias vandenyeje ištirpusias maisto medžiagas. Taigi, vegetacijos sezonomiui pasibaigus, viršutinis dirvos sluoksnis kasmet papildomas tais biogenais, kurių paviršiuje gal net nebuvo. Tai ypač svarbu augalams, užkariaujantiems kopas ar kitą labai skurdų substratą.



5.5 pav. Idealizuotas ant pamatininių uolienu vykstančios dirvodaros vaizdas (Miller, 1996).

Augalai, vos spėjė kolonizuoti pliką gruntą, pradeda gaminti fitodetritą, arba augalinį detritą (5.5 pav.). Pastarasis leidžia įsikurti pirmiesiems skaidytojams, kurie palengvina apsigyventi kitiemis skaidytojams. Taip atsiranda humusas ir lokalus medžiagų ciklas, nors ir mažai efektyvus. Skaidytojai prigamina nemažą kiekį humino rūgščių, kurios prisideda prie tolesnio cheminio dūlėjimo. Kai vietinės augalų bendrijos gausėja, plečiasi ir skaidytojų bei gyvėdžių, galinčių šioje teritorijoje apsigyventi, ratas. Ilgainiui, ypač atsiradus velėnai, medžiagų ciklas tampa uždaresnis, efektyvesnis.

Visas ciklas, nuo pamatinės uolienos iki brandaus dirvožemio, gali užtrukti nuo kelių šimtų iki keilių ar net keliolikos tūkstančių metų, tai priklauso nuo daugelio veiksnių. Tieki laiko gali užtrukti ir pirminė sukcesija.

Apibendrinant galima pateikti vadinamąją fundamentinę dirvodaros veiksnių lygybę, kurios autoriumi laikomas amerikiečių dirvotyrininkas H. Jenny:

$$S = f(cl, o, r, p, t\dots).$$

Čia S – dirvos būsena tam tikru laiko momentu, f – funkcija, cl – klimatas, o – organizmai, r – reljefas, p – pamatinė uoliena, t – laikas. Norima pasakyti, kad dirvą formuoja skliaustuose figūruojantys veiksniai, jie lemia ir jos būseną bet kuriuo laiko momentu.

Tačiau su sukcesijos pabaiga dūlėjimas ir erozija nesibaigia. Ekosistema neužsisklendžia tarsi sraigė savo kiaute. Kažkiek organinių ir neorganinių medžiagų dirvožemis kasmet praranda netgi bendrijai pasiekus brandą, anksčiau ar vėliau jų nukeliauja į jūros dugną. Šis medžiagų išplovimas ar išpustymas vadinamas dirvos erozija. Tačiau gamtinėse ekosistemose praradimą paprastai kompensuoja maždaug prieglystantis jam pagal greitį dūlėjimas, medžiagų patekimas su krituliais ir (iš oro) biologinės fiksacijos būdu, o vandens ekosistemose – tiesiog naujų medžiagų atitekėjimas su vandens srautais. N. S. Shaleris, Harvardo geologas, kažkada taikliai pasakė: „Visa dirva – tai uoliena savo kelyje į jūros gilumas.“ Mes galime pridurti: uoliena, stabtelėjusi ir laikinai virtusi gyva savo kelyje į naujają uolieną.

5.4. PAŽEISTŲ GAMTINIŲ BENDRIJŲ ATSISTATYMAS (ANTRINĖ SUKCESIJA)

Kaip jau minėta, antrinė sukcesija vyksta sparčiau nei pirminė, nes dirvožemis ir jo gyventojai nėra išnaujinti. Ši aplinkybė yra lemianti, mat, esant dirvai, joje įsikurti gali daug daugiau augalų nei smėlyje ar ant sustingusios lavos. Skirtingai nuo pirminės sukcesijos, laikui bėgant įvairovė gali net mažėti, nes didėjant augalų įvairovei ir jiems dauginantis konkurencija tik stiprėja, o laimi stipriausieji. Antra vertus, negalima

nubrėžti griežtos ribos tarp pirminės ir antrinės bendrijų kaitos. Apleistų dirbamujų laukų dirva kartais būna tokia nualinta, kad ją ir dirva pavadinti sunku. Ko mes tokiais atvejais turėtume tikėtis – pirminės ar antrinės sukcesijos? Vargu ar kas nors mums pateiktų vienareikšmį argumentuotą atsakymą. F. H. Bormanno ir G. E. Likenso (žr. 4.2.3 skyrelį) duomenimis, miško iškirtimas taip pat skatina dirvos eroziją. Tą patį galima pasakyti ir apie miškų gaisrus, paliekančius dykvietes. Taigi ir šiais atvejais mes vargu ar turėsime tipišką antrinę sukcesiją, ji užtruks tikriausiai bent kelis šimtus metų ir miškas sugriš į pradinę būseną tik atsistačius dirvai.

Ekologai žino, kad atogrąžose iškirstas miško plotas gali vėl apaugti mišku per keliasdešimt metų tik tada, jei dirva nėra pažeista. Vidutinio klimato juosteje tam prireiks maždaug 100 metų, o gal kiek ir daugiau. Tačiau, pažeidus dirvą, netgi atogrąžų miškui atsistatyti gali prireikti tūkstantmečių. Paplitusi nuomonė, kad, pavyzdžiu, Jukatano pusiasalyje, buvusiose majų žemėse, dirva ir pirmapradis miškas nėra visiškai atsistatę po šiai dienai, nors nuo to laiko, kai majai paliko šias žemes, praėjo daugiau nei tūkstantmetis. Šis faktas aiškinamas taip: majų auginami kukurūzai taip nualino dirvą, kad aplink miestus susidarė ir kasmet plėtėsi į šonus bevaisės dykumos. Todėl gyventojams galų gale nebeliko nieko kitko, kaip tik viską mesti ir keltis gyventi kitur. Panašiai aiškinamas ir kai kurių dabar egzistuojančių dykumų ir pusdykumių atsiradimas. Ne visos jos yra žmogaus rankų darbas, bet dėl kai kurių iš jų žmogaus kaltės vis dėlto esama. Daugeliui šių dykumų ir pusdykumių suėjė ne mažiau (kai kada ir daug daugiau) kaip keili šimtai metų. Ar šios dar neatsistačiusios bendrijos byloja apie vis dar tebesitęsiantį čia sukcesijos procesą, kuris ateityje, jei niekas nesutrukdydys, baigsis stepe ar mišku, pasakyti nelengva. Ši tema nėra iš labiausiai aptariamu šiuolaikinėje ekologijoje. Turbūt todėl, kad čia susipina pirminė sukcesija su antrine, o kad ši priežasčių ir padarinių kamuolių išpainiotume, trūksta faktinių duomenų. Tad toliau mes apsiribome tipiškais antrinės sukcesijos pavyzdžiais, t. y. tais atvejais, kai dirva nėra stipriai nualinta.

Antrinė sukcesija trunka trumpiau nei pirminė, nes jau pradiniu momentu dirva egzistuoja. Tačiau kai ši dirva yra nualinta (eroduota), antrinė sukcesija supanašėja su pirmine ir gali užtrukti kur kas ilgiau, nei įprasta, nes dirvos formavimasis trunka šimtmečius, o kartais – ir tūkstantmečius.

Pateiksime klasika laikomą antrinės sukcesijos aplieistame žemės ūkio paskirties lauke Šiaurės Karolinoje (JAV) pavyzdį. Šiuos tyrimus XX amžiaus 4-ajame dešimtmetyje atliko garsus augalų ekologas D. Billingsas. Pirmaisiais metais lauke vyraovo kelios vienmečių žolinių augalų rūšys, kurių sėklų dirvoje užsiliko iš anksčiau. Dar tais pačiais metais į lauką vėjas atnešė kitų vienmečių žolinių augalų sėklų. Šie augalai greitai plito ir per kelerius metus padengė visą lauką vos ne ištisine danga. Tačiau jau trečiaisiais metais lauke pasirodė ir daugiametė žolių, tarp kurių vyraovo barzdöčius *Andropogon virginicus*. Beveik tuo pačiu metu lauke buvo pastebėta įvairių krūmokšnių ir pušų daigų. Po kelerių metų krūmokšniai pradėjo gožti barzdöčius. Tačiau ir jie įsivyravo neilgam – pušaitės išaugo ir, praslinkus maždaug porai dešimčių metų nuo sukcesijos pradžios, užtemdė dangą ne tik barzdöčiams, bet ir daugeliui krūmokšnių. Prasidėjo pušų stadija, kuri tėsėsi keliaisdešimt metų. Ilgainiui, išvirtus subrendusioms pušims, prasidėjo lapuočių, daugiausia karijos, uosio ir ažuolo, vyravimo stadija. Šie medžiai daug pakantesni ūksmei nei pušys, nors auga lėčiau. Taigi, nors pušaičių daigų ir būta, jie greitai žuvo užgožti savo vyresnių gentainių ir jau paaugusių uosių bei ažuolų. Žemesniuose arduose įsikūrė ūksmei pakantūs medžiai ir krūmai: sedula, cercis, hortenzija ir kiti. Visa tai užtruko kiek daugiau nei 100 metų, paskui vyraujančių rūšių kaita baigėsi, miškas tapo panašus į aplinkinius miškus.

Panašias tendencijas nustatė ir G. M. Woodwellas, tyrės sukcesiją Long Ailendo saloje (Niujorkas, JAV). Šioje vietovėje kažkada buvo miškai, vėliau jie paversti žemės ūkio plotais, kai kurie iš jų dar vėliau buvo aplieisti. Nustatyta, kad pirmaisiais ir antraisiais metais aplieistą ariamą dirvą užkariauja vienmetės piktžolės. Trečiaisiais metais daugiametės žolės pradeda formuoti pievą. Dar po maždaug 20–30 metų prasidėda krūmokšnių ir šiurkščiosios pušies stadija, kurios metu pradeda plisti ažuolai – purpurinis ir baltasis. Praslinkus 50 metų nuo sukcesijos pradžios, susiformuoja jaunas pušų ir ažuolų miškas. Apatiniame jo arde gausu įvairių krūmokšnių. Vėliau pušų vis mažėja, o ažuolų – daugėja. Sukcesija trunka beveik 200 metų. Tačiau tais atvejais, kai ją nutraukia gaisras, o tai dažnokai atsitikdavo šioje saloje, sukcesija gali užtrukti dar ilgiau ar nesibaigtį iš viso.

Lietuvos miškai, iškirsti ar nunio-koti gaisrų, taip pat atsistatė ne vieną kartą. Tačiau laikui bégant gamtinė sukcesija būdavo nutraukiamā vis dažniau ir dažniau, tad savo tėvynėje brandžių miškų mes turime ne tiek jau daug. Vie-nas iš jų – Vidzgirio miškas šalia Alytaus. Jame vyrauja skroblas ir ąžuolas, nors esama nemažai liepų, eglų ir kitų medžių. Su tam tikromis išlygomis ga-lima laikyti, kad tame bendrijų kaita šiuo metu nebevyksta, ji jau baigėsi ar bent jau arti pabaigos. Respublikoje ga-lima būtų atrasti dar vieną kitą miško sa-lelę, nepaliestą gaisro ar kirvio per pastaruosius 100–200 metų (5.6 pav.), bet tai, deja, ir viskas. Paprastai laiko-ma, kad Lietuvoje sukcesija turėtų baig-tis įsivyravus mišriajam miškui, kuriame turėtų vyrauti ūksmei atsparūs medžiai: eglė, skroblas, kalninė guoba, ąžuolas. Tokius miškus mes linkę vadinti giriomis.



5.6 pav. Karšuvos giria. Tai miškų masyvas Jurbarko, Šilutės ir Tauragės rajonuose, 34 km ištjės iš vakarų į rytus. Vyrauja pušys, eglės, beržai ir juodalksniai. Manoma, kad kai kuriuose šios girios fragmentuose bendrijų kaita baigėsi, taigi čia miškas yra subrendęs (Kęstučio Vanago nuotrauka).

Ką ekologai linkę laikyti brandžia, taigi nustojusia vystytis, bendrija (dažnai jos dar vadinamos klimaksinėmis), nuomonė įvairovė yra tokia didelė, kad mes negalime aptarti netgi pagrindinių. Šią įvai-rovę iš dalies lemia objektyvios priežastys. Tarkim, vidutinio klimato juosteje šiuo metu būtų sunku surasti stambesnį miško masyvą, kuris nenukentėjo nuo žmogaus sukelto gaisro ar medkirčio kirvio per pastaruosius kelis šimtus metų. Taigi retas ekologas yra matęs savo akimis pirmapradį mišką – dauguma mus supančių „gamtinį“ bendrijų tokiomis gali būti pripažintos tik su išlygomis. Kai tvirtinama, kad tas ar kitas miškas yra brandus, visada galima atrasti argumentų, prieštaraujančių šiai išvadai, ir įrodysti savo teisumą bet kuriam iš diskutuojančių šia tema būtų sunku. Tuo labiau kad niekas iš mūsų tiek neišgyvena, kad stebėtų sukcesijos procesą nuo pradžios iki galo ir galėtų faktais paremti savo nuomonę. Mokslinei tyrimui ši aplinkybė tikrai nėra palanki. Sukcesijos eiga bei jos galutinės stadijos konkrečioje vietovėje priklauso nuo tokios gausos tarpusavyje sąveikaujančių veiksnių, kad vieno specialisto nustatyti dėsnin-gumai jo oponento lūpose bematant gali virsti „spekuliacijomis, neturinčiomis realaus pagrindo“. Tiesa, ir pastarojo išdėstyti pozityvūs sprendiniai dažnai sulaukia analogiškų kaltinimų. Todėl savokomis „brandus, arba klimaksinis, miškas“, „brandi, arba klimaksinė, ekosistema“ kiekvienas ekologas paprastai įsi-viaizduoja kiek skirtinę bendriją, net jei kalbama apie konkretias konkrečias bendrijas.

Nesunku suvokti, kodėl brandžiuose miškuose (kad ir apie kokį geografinį regioną kalbėtume) vi-sada vyrauja ūksmei atsparūs medžiai. Mat po susiglaudusiomis stambių medžių lajomis gali augti tik at-sparūs ūksmei jų palikuonys. Pušys yra šviesamėgės, todėl užgožia savo palikuonis ir miške tarpsta (jei kas nors negelbsti) tik vieną generaciją ar auga properšose bei miško pakraščiuose. Štai kodėl dažname Lietuvos pušyne, kurį kartais vadiname šilu, ypač jei jo dirva gana turtinga, mes nerandame jaunų pušai-čių, užtat gausu eglaičių, skroblų, guobų, ąžuoliukų ar klevų. Tai reiškia, kad nesant trukdymų po kelias-dešimt metų pušyno vietoje turėtumėte išvysti tipišką Lietuvos mišrujį mišką. Taigi daugelis mūsų pušynų dar vystosi. Ir atvirkščiai, jei miškas brandus, viršutinis ardas, kaip ir žemutinis ardas, turėtų pri-klausyti toms pačioms sumedėjusių augalų rūšims. Toks miškas brandus, arba klimaksinis, ne todėl, kad senas, o todėl, kad išvirtus seniemis medžiams, juos pakeičia nauji tos pačios rūšies medeliai, tad vyrau-jančių rūsių kaitos nėra. Jeigu tokio perimamumo iš generacijos į generaciją nesama, tai reiškia, jog suk-cesija tebevyksta. Tokia yra teorija, ir ji nėra neteisinga. Nors, kaip jau minėta, bandant nustatyti, ar kuri nors konkreti bendrija baigė vystytis ar ne, dažnai iškyla nenumatyta sunkumų.

Pačioje antrinės sukcesijos pradžioje pirmenybe paprastai naudojasi greitai plintantys ir greitai augantys žoliniai augalai. Vėliau didžiąją jų dalį išstumia lėčiau plintantys, lėčiau augantys, bet kon-kurentiški ir ūksmei atsparūs sumedėję augalai. Sukcesijos pabaiga lengvai nustatoma pagal tai, ar jauni medeliai pomiškyje priklauso toms pačioms rūšims kaip ir seni, ar ne. Jei taip, tai reiškia, kad vyraujančių rūsių kaitos ateityje tikėtis nereikėtų.

Atsistatyti geba ne tik miško, bet ir kitos bendrijos, kurios buvo pažeistos. Dar 1917 metais H. L. Shantz as aprašė, kaip vyksta sukcesija tose prerijų vietose, kur kažkada pirmieji Amerikos vakarų kolonistai masiškai, vienas po kito traukė iš rytų, tikėdamiesi geresnio gyvenimo. Po savęs jie paliko plėčius, furgonų ratų provėžomis išraižytus kelius, kurie buvo aplieisti nutiesus geležinkelį. H. L. Shantz as aprašė tokias stadijas:

- 1) vienmečių žolių (pirmieji 2–5 metai);
- 2) trumpaamžių varpinų augalų (3–10 metų);
- 3) daugiametės varpinų augalų stadijos pradinis etapas (10–20 metų);
- 4) daugiametės varpinų stadijos paskutinis etapas (20–40 metų).

Tiesa, daug kas priklauso nuo klimatinių sąlygų. Užtenka, kad keleri vienas po kito einantys metai būtų sausringi, ir sukcesija pasuka atgal, kartais nusirisdama iki vienmečių žolių stadijos. Tokiu atveju ji gali užtrukti kur kas ilgiau.

Žaibo sukelti gaisrai vaidina labai svarbų vaidmenį kai kuriose ekosistemose. Pavyzdžiu, jie dažni Viduržemio jūros pakrančių, Meksikos ir Kalifornijos čiaparaliuose (spygliuočių krūmokšnių sąžalyne), atogrąžų savanoje, vidutinio klimato miškuose ir vidutinio klimato žolynuose (stepėse, prerijose, pampose). Visa nusiaubiantys gaisrai kai kuriose vietovėse pasikartoja kas keleri ar keliolika metų, ir tai vyksta nuo neatmenamų laikų, todėl bendrijos buvo priverstos prie jų prisitaikyti. Šis prisitaikymas pasireiškia, pavyzdžiu, tuo, jog daugelio medžių kamienai padengti sunkiai užsileipsnojančia žieve, kai kurių spygliuočių medžių daigų viršūninis pumpuras iš visų pusų apsuptas tankiu ir mažai degiu spyglių kuokštu, dar kitų augalų sėklų dygimas stimuliuojamas aukštos temperatūros ir panašiai. Ir atvirkščiai, tose vietovėse, kur gaisrai kaip gamtinis reiškinys yra nepaprastai reti, reikia tikėtis, kad jie sunkiau pažeis neprisitaikiusias prie jų bendrijas.

Gaisrai laikomi stipriu pažeidimu, kuris pakenkia daugeliui gamtinių bendrijų, nustumdamas jas į pradines sukcesijos stadijas. Tačiau ten, kur gaisrai – natūralus veiksny, nes kyla dėl gamtinių priežasčių, ir nuo neatmenamų laikų pasikartodavo palyginti dažnai, bendrijos sugebėjė prie jų prisitaikyti. Todėl su gaisrais tokiose bendrijose kovoti ne visada prasminga.

Pietvakarinėje JAV dalyje augantys natūralūs pelkinės pušies miškai, kaip išaiškėjo, yra palaikomi nuolatinių gaisrų. Mat šios pušies daigai nepaprastai atsparūs dažniems šių miškų pažemės gaisrams, o lapuočių medžių daigus šie gaisrai sunaikina. Laikotarpiai tarp gaisrų šiuose miškuose pradeda intensyviai plisti ir augti lapuočiai medžiai. Manoma, jog, nesant gaisrų, pastarieji po keliausdešimt metų užgožtų pušis ir jas visiškai išstumtų, tačiau periodiškai pasikartojantys gaisrai nuolat grąžina sukcesiją į ankstesnę stadiją. Taigi šiuo atveju gaisrai yra tapę savotišku klimato veiksniu, ir ilgainiui bendrija prie jo prisitaikė. Daug kas mano, kad būtų klaida bandyti užkirsti kelią šiuose miškuose kartais dėl žaibo kylantiems gaisram, ir jų nuomonė atrodo gana logiška.

Taigi tarp dalies miškininkų ir ekologų gana paplitusi savaiminio išdegimo (angl. *natural burn*) samprata, pagal kurią gaisrai yra toks pat natūralus veiksny, kaip ir bet kuris kitas, prie kurio gyvybė per ilgą laiką gana gerai prisitaikė, nes jis veikė dažnai ar nuolat; o tai reiškia, kad žaibo sukeltiems gaisram nereikėtų trukdyti atliliki savo darbo, jei nenorime blogesnių padarinių. Ši samprata buvo patikrinta 1988 metų vasarą, kai Jeloustono nacionaliniame parke (JAV) kilo milžiniškas miško gaisras, palikęs daugiau nei 3000 km² ploto gaisravietę. Žuvo visas miškas: ir seni, ir jauni medžiai, žoliniai augalai. Prieš gaisrą Jeloustono miškas buvo beartėjantis prie brandos, čia vyraovo suktaspaglė pušis, kėnis ir eglė. Gaisras šią ekosistemą grąžino į pačias pradines sukcesijos stadijas. Padėti kiek komplikavo tai, kad apnuogintą dirvą lengvai galėjo pažeisti erozija. Dalį dirvos ir po gaisro likusių pelenų lietus nuplovė į upelius ir upes, todėl krito daug žuvų. Tiesa, dar tais pačiais metais padėtis pradėjo gerėti: sudygė iš apdegusių kankorėžių išbirusios suktaspaglės pušies sėklas, dar po metų atsirado įvairių žolių, krūmų ir jie ėmė plisti. Pelena is patrėstoje dirvoje augimas buvo nepaprastai spartus. Nuogi, apanglėję medžių kamienai tapo kinivarpu ir kitų vabzdžių mitybos objektu, šie savo ruožtu pritraukė gausias genių populiacijas. Genių palikti uoksal greitai buvo apgyvendinti kitų paukščių. Taigi, panašu, kad miškas vėl atsistato. Ar jis bus po 100 metų toks, koks buvo prieš gaisrą, – jau kitas klausimas.

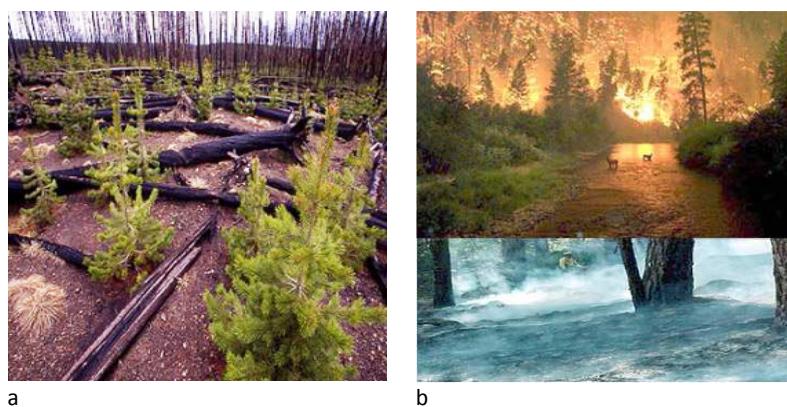
Kaip mano W. K. Stevensas (taip pat žr. Runf, [1999]), Jeloustono miškams būdingas tam tikras ciklas, inicijuojamas savaiminių gaisrų. Suktaspaglė pušis gerai prisitaikius prie tokų gaisrų kaip 1988

metais. Ji brandina dviejų tipų kankorėžius. Vieni yra įprasti ir jų būna daug; nukritę ant žemės, jie išbars-to sėklas, kurios per gaisrą žūsta. Kiti kankorėžiai su subrandintomis sėklomis kabo ant šakų ir prasiskle-džia, plačiai išsėdami sėklas, tik tada, kai gerai pakaitinami. Iš karto po gaisro sėklos išdygsta ir, sparčiai augdamos, suformuoja retą, saulės nušviestą jaunuolyną. Šiuo metu gaisravietė yra būtent šios fazės (5.7 pav.). Tai pirmoji sukcesijos stadija, kuri tėsiasi maždaug 50 metų. Gaisrai šios stadijos nerertraukia, nes miškas retas, o žolinė augalija žalia ir drėgna. Antrojoje stadijoje, kuri tėsiasi maždaug 100 metų, pušys pasiekia savo maksimalų aukštį ir lajos plotį, jos užtamsina šviesą žoliniams augalams, tad didžioji jų da-lis žūsta. Gaisrai viršutiniame arde mažai tikėtini, nes jis pernelyg aukštai. Trečiojoje stadijoje pušys jau pasenusios, jos po truputį išmiršta, taigi pažemė gauna daugiau šviesos. Tai leidžia žemutinį ardą užka-riauti jauniems kėniams ir eglaitėms. Gaisrai galimi, bet kol kėniai ir eglės mažos, liepsna negali pakenkti pušims. Galu gale, maždaug po 200–250 metų nuo sukcesijos pradžios, miškas įžengia į paskutinę stadiją: žemės paviršiuje gausu išvirtusiu (ir degiu) pušų kamienų, nors dalis pušų dar laikosi. Kėniai ir eglės ū-g-telėjo tiek, kad siekia pušų lajas. Tai pats jautriausias gaisrui laikotarpis. Tereikia tik sausros, žaibo ir stipraus vėjo, pučiančio tam tikra kryptimi. Būtent šios aplinkybės ir susiėjo į vieną 1988 metais. Šios sampratos autoriai teigia, kad panašios apimties ir padarinių gaisras Jeloustone siautė XVIII amžiuje. Įsteigę nacionalinį parką 1872 metais, amerikiečiai leido gamtai tvarkytis pačiai. Anot šių ekologų, vargu ar reikėtų griebtis kokiu nora radikalių priemonių šiam pačios gamtos sukurtam ciklui pažeisti.

Jei ši samprata teisinga, reikėtų galvoti, kad jei nebūtų gaisrų, Jeloustono miškuose ilgainiui įsivy-rautų ne suktaspyglė pušis, o kėnis ir eglė arba dar kokie kiti medžiai iš būdingų vietiniam klimatui bei dirvožemui.

Čiaparaliamas būdingas panašus dėsningumas. Po eilinio gaisro šiose ekosistemose baigiasi krū-mokšnių stadija ir įsivyräuja greitai augantys vienmečiai žoliniai augalai. Tačiau po kelerių metų juos pradeda stelbti šiai vietovei būdingi dygieji krūmokšniai. Kai kurie iš krūmokšnių tam panaudoja dar ir išskiriamus į aplinką antibiotikus, tad apie kiekvieną iš jų susidaro laisvas nuo žolių plotelis. Tačiau atsi-radę tankūs krūmokšnių sąžalybai ilgainiui tampa jautrūs gaisrams, kurie anksčiau ar vėliau padaro galą krūmokšnių viešpatavimui ir iniciuoja naujų sukcesijos raundą. Taigi rūšinė sudėtis šiose ekosistemose keičiasi cikliškai.

Dabar manoma, kad visiems gerai žinomas prerijos, kuriose kažkada ganėsi milijoninės bizonų bandos, buvo užėmusios kur kas didesnį plotą, nei joms buvo skirta pačios gamtos. Indēnai, atrodo, kai kuriose vietovėse (Ohajo, Indianos ir Ilinojaus valstijoje), kur užteko kritulių atsirasti miškams, sukeldavo dirbtinius gaisrus. Taip jie sunaikindavo pradedančius vegetuoti sumedėjusių augalų daigus, mažai pa-kenkdami daugumai žolinių formų. Tikriausiai tokiomis priemonėmis indēnai mėgino plėsti žolynus ir didinti bizonų bandas. Šiuo metu prerijų augalų bendrijos, kažkada klestėjusios milžiniškoje teritorijoje, yra visiškai sunaikintos, ir niekas negali tiksliai pasakyti, kokie augalai ir kokiomis proporcijomis atsto-vavo šiam regionui indēnų viešpatavimo laikais ir dar anksčiau, kai „gamta buvo laukinė“.



5.7 pav. Po 1988 metų gaisro Jeloustono miško gaisravietėje vėl stiebiasi suktaspyglės pušies medeliai (a) (Jim Peaco nuotrau-ka). Briedžiai Bitterrooto upėje Montanos valstijoje per 2000 metais siautėjusį gaisrą; apačioje – per šį gaisrą didžiausi medžiai išgyveno (b) (<http://marinebio.org/upload/69/fig6-2.jpg>).

5.5. SKAIDYTOJŲ IR GYVĘDŽIŲ VAIDMUO VYKSTANT BENDRIJŲ KAITAI

Iki šiol pagrindinis mūsų dėmesys buvo sutelktas į augalus, nes būtent nuo jų labai priklauso visų tos ar kitos ekosistemos organizmų išgyvenimas. Tačiau sukcesijoje ne viską lemia tik augalai.

Vykstant antrinei sukcesijai lokalūs medžiagų ciklai atskuria labai sparčiai, vos atsiradus pirmiesiems augalamams. Nors ir truputį pažeista, dirva šiuo atveju yra, taigi esama ir skaidytojų komplekto, įprasto tai vietovei. Kiek kitaip įvykiai vystosi vykstant pirminei sukcesijai. Kerpėms ir samanoms apgyvendinti sustingusią lavą nelengva, nes dirvą jos priverstos kurti pačios iš savo detrito. Tačiau jo nepakanka, reikia dar ir naujų atvykelių, skaidytojų. Priimta laikyt, kad pastarieji, su nedidelėmis išsimtimis, turi pakankamai išvystytą gebėjimą plisti erdvėje, tad kerpėms ir samanoms jų ilgai laukti neprireikia. Tačiau šiokio tokio vėlavimo greičiausiai visada esama. Juk suprantama, kad iš pradžių turi atsirasti detritas, ir tik jis suteikia galimybę skaidytojams įsikurti. Tokiais atvejais galima sakyti, kad gamintojų sukurtas detritas kurį laiką tampa ištaklumi, neturinčiu vartotojo. Kai kurie ekologai tokius ištaklius vadina **laivavaja niša**. Ji išnyksta atsiradus vartotojams, šiuo atveju – pirmiesiems skaidytojams.

Pirminė bendrijų kaita visada prasideda nuo gamintojų. Vėliau, kai jie sukuria augalinį detritą, įsikuria ir skaidytojai. Jiems veikiant, atsiranda lokalus medžiagų ciklas, garantuojantis nepertraukiamą gamintojų veiklą. Savo ruožtu augalai ir skaidytojai leidžia įsikurti kitiems vartotojams – augalėdžiams ir mintantiems skaidytojais. Vėliau atsiranda ir tipiškų plėšrūnų. Taigi ekologinių pyramidžių „statyba“ visada prasideda nuo pagrindo ir baigiasi viršunės plėšrūnu ir jų parazitų atsiradimu.

Vykstant antrinei sukcesijai lokalus ciklas atsistato iš karto įsikūrus gamintojams.

Pradėjus plisti pirmiesiems augalamams ir skaidytojams, atsiranda galimybė įsikurti ir augalėdžiams bei organizmams, mintantiems skaidytojais. Dar vėliau, ypač pradėjus plisti sumedėjusiems augalamams, jie garantuoja ne tik naujus maisto šaltinius naujiems atvykeliams, bet ir pastariesiems reikalingas lizdavietes, mikroklimatą bei slėptuvės. Slėptuvės tampa nepaprastai aktualiu veiksniu atsiradus plėšrūnam. Išsamūs antrinės sukcesijos, vykstančios apleistuose dirbamuo siuose laukuose, tyrimai parodė, kad gyvūnų rūsinė sudėtis keičiasi kartu su augalų bendrijomis: žolinių augalų stadioje vyraვę, tarkim, paukščiai ir žinduoliai paprastai užleidžia savo pozicijas kitoms rūšims, kai vietovę padengia krūmokšniai ir jauni medeliai, dar kita šiltakraujų fauna įsivyräuja brandaus miško stadioje. Bėgant laikui gyvūnų įvairovė dažniausiai didėja, nes vietovę palieka ne visos pionierinės ir tarpinių stadių rūsys. Panašūs dėsningumai būdingi ir pirminei sukcesijai.

Suprantama, augalėdžiai negali įsikurti, kol nėra augalų, o plėšrūnai – kol nėra augalėdžių ar kitų jiems būtinų mitybos objektų. Viršunės, arba stambūs, plėšrūnai įsikuria vieni paskutinių. Taigi sukcesija, ypač jei turime omenyje ne tik augalus, nėra betvarkis procesas: pirmiausia plyną vietovę, net jei ją pažeidus liko tik dirva ir joje įsikūrė skaidytojai, turi apgyvendinti augalai, ir tik paskui – augalėdžiai, dar vėliau – pirminiai ir kiti plėšrūnai. Potencialių kolonizatorių atvykimas gali būti gerokai betvarkis, ir reailiai toks paprastai yra, tačiau jis negarantuojas sėkmės. Ekologai paprastai fiksuoja tik jau įvykusio kolonizavimo faktus, nes gana sunku aptikti tai, ką gamta nepalikdama žymių išbrokavo – šimtus rūsių, kurios gal ir pasiekė tiriamą vietovę, tačiau negalėjo įsikurti arba, vos spėjusios įsikurti, buvo ištumtos konkurentų. Rūšys nėra savarankiškos funkcionavimo požiūriu, tad jų įsikūrimas toje ar kitoje vietoje priklauso ne tik nuo jų pačių, bet ir nuo kitų rūsių buvimo ar nebuvimo. Augalai negali ilgai funkcionuoti be skaidytojų, skaidytojai neišsiverčia be augalų ar kitų detrito tiekėjų, augalėdžiams reikalingi augalai ir pan. Augalai ne tik sukuria laisvąsias nišas, arba ištaklius, be kurių negali apsieti pirmieji skaidytojai, bet ir patys tampa tokiomis nišomis naujiems atvykeliams, augalėdžiams. Šie savo ruožtu tampa ištakliai, pritraukiančiaiš pirminių plėšrūnų, ir taip toliau, kol galų gale, įsikūrus viršunės plėšrūnam ir jų parazitams, laisvųjų nišų nebelieka, bendrija susikuria, sukcesija baigiasi. Kai patyrės ekologas taria „sukcesija“ arba „bendrijų kaita“, už šią jo žodžių slepiasi ne tik augalų, bet ir daugelio kitų organizmų „organizavimasis“ į ekosistemą, t. y. tokį kompleksą, kuris garantuoja ilgalaičių jo gyvybingumą.

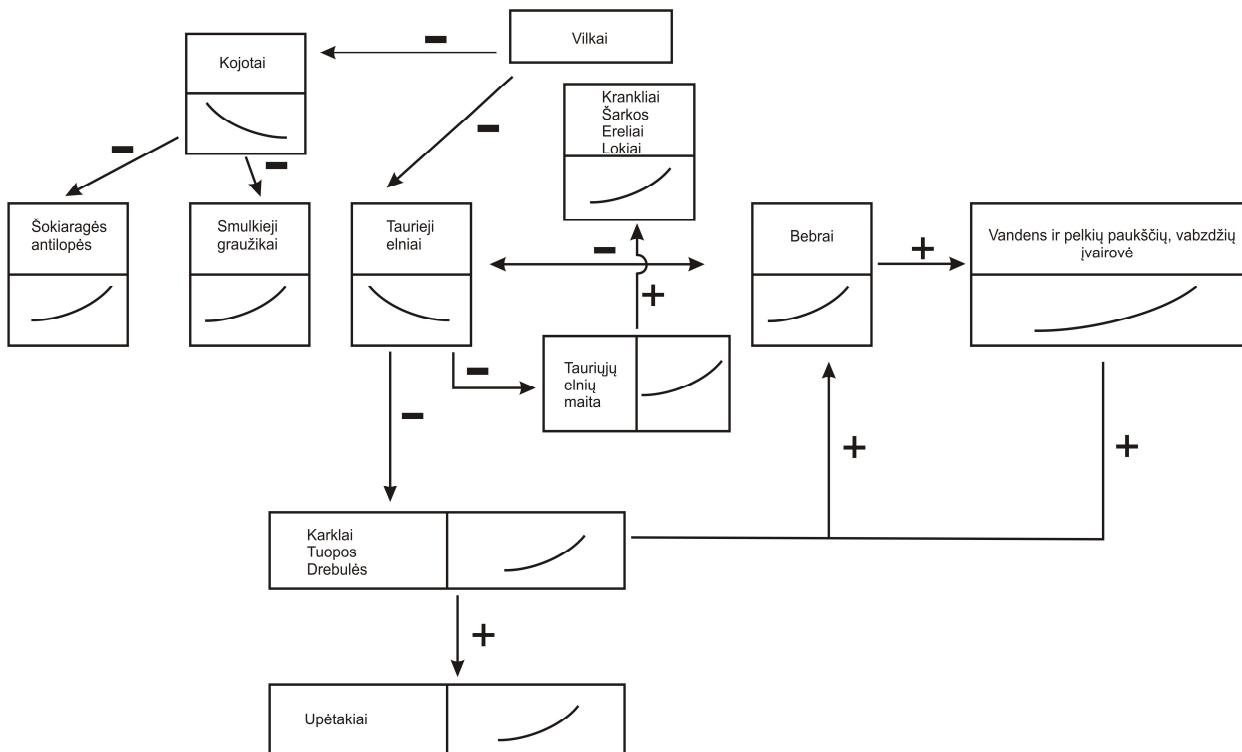
Tačiau gyvūnai ne tik pasyviai seka paskui savo maisto šaltinius. Gerai žinoma, kad daugelis iš jų platina augalų sėklas, taip spartindami sukcesijos procesą. Pavyzdžiu, daugelis iš mūsų tikriausiai žino, kad kékstai, riešutinės ir voverės, išnešiodamos po mišką giles bei riešutus, spartina ąžuolų ir lazdynų plitimą. Aplankykite bet kokį pušyną, augantį kiek derlingesnėje dirvoje, ir jūs dažname iš jų aptiksite jaunų ąžuoliukų, nors aplinkui gal nematysite nė vieno derančio ąžuolo. Pernelyg daug abejonių neturėtų kilti – šiuos medžius greičiausiai pasėjo kurie nors iš minėtų gyvūnų. Panašia veikla „užsiima“ ir kai kurie kiti paukščiai, daugelis žinduolių (zoochorijos reiškinys). Vaisėdžių paukščių ir žinduolių virškinamajame trakte sėklos savo gyvybingumo dažniausiai nepraranda, taigi kartu su šeimininku gali nukeliauti nemažą atstumą, kol išsėjamos. Kai kurių augalų sėklas turi specialių prisitaikymo ypatybų, prikimba prie paukščio ar žinduolio plunksnų ar kailio ir taip pernešamos didelius atstumus. Žodžiu, būdų, kaip gali sėklos migruoti, yra gana nemažai, ir tam augalai panaudoja ne tik vėją, upes ar vandenynų sroves.

Gyvūnai, sekdamis paskui savo maisto šaltinius, sukcesijoje atlieka ne tik pasyvų vaidmenį. Lai-koma, kad jie pagreitina bendrijų kaitą, pavyzdžiu, spartindami augalų sėklas – be jų pagalbos augalai plistų kur kas lėčiau. Kitas gyvūnų poveikis sukcesijai – reguliacinis, kai jie, imigravę į besivystančią ar klimaksinę bendriją, iniciuoja vyraujančių rūsių kaitą. Ryškus tokio poveikio pavyzdys – vilkų reintrodukcija į Jeloustono nacionalinį parką.

Pastaruoju metu kai kurie autoritetetingi gyvūnų ekologai propaguoja mintį, kad gyvūnai gali ne tik platinti sėklas ir taip spartinti sukcesiją, bet ir pakeisti pačią augalų bendrijų kaitos kryptį. Taigi siūloma priimti tezę, kad augalų diktatas nėra absolutus, kad esama ir priežastingumo, nukreipto iš viršaus į apacią (iš aukštėsnių mitybos lygmenų link žemesnių). Ši samprata įgavo ypač daug šalininkų paskelbus duomenis apie vilkų introdukcijos į Jeloustono nacionalinį parką (JAV šiaurės vakarai) padarinius. Parko plotas 9 000 km². Tai gana kalnuota miškais padengta vietovė. XIX amžiuje čia buتا bent kelių šimtų vilkų populiacijos. Tačiau 1914 metais JAV kongresas paskelbė jiems karą, ir jau 1926 metais jų šiame regione neliko nė vieno. Beje, su stambiais plėšrūnais, žinduoliais ir paukščiais beveik visą XX amžių negailestingai kariavo ne tik amerikiečiai, tokų pat pozicijų laikėsi ir daugelio kitų šalių gamtosaugininkai. Išnaikinus vilkus, po kelerių metų Jeloustono biologai atkreipė dėmesį į kai kurias nelauktas tendencijas. Pavyzdžiu, ne tik smarkiai išaugo tauriųjų elnių, pagrindinio vilkų grobio, populiacija (visa tai dar galima buvo numatyti), bet ir pasikeitė žalioji parko danga, ypač paupiuose. Nuo tauriųjų elnių labiausiai nukentėjo karklai, jaunos drebulės ir tuopos, jų mitybos objektai. Po keliasdešimties metų karklai išnyko visai, šiose vietose stypsojo tik pavieniai seni drebulių ir tuopų medžiai. Paupių slėniai apsinuogino, juose pastebėta intensyvios dirvos erozijos požymiai. Brandžias ar joms artimas augalų bendrijas pakeitė anksstyvų sukcesijos stadijų augalai. Upeliuose sumažėjo upėtakių ir kai kurių kitų įprastų šioms vietoms žuvų populiacijos. Iš parko teritorijos pamažu pasitraukė ir kažkada gausūs bebrai – jie liko be pagrindinių maisto šaltinių. Užtat suklestėjo kojotų populiacijos, jie stipriai sumažino savo pagrindinio grobio – šakiaragių antilopių ir smulkių graužikų – populiacijas.

Parko administracijai teko griebtis drastiškų priemonių: iš pradžių taurieji elniai buvo gaudomi ir išvežami į kitus regionus, vėliau juos pradėta šaudyti. Tai kažkiek pagerino situaciją, bet nedaug. Galų gale buvo ryžtasi iš naujo parke užveisti vilkų, taip ir buvo padaryta 1995 metais. Dar po 10 metų parke jų jau buvo arti 200 (keliolika gaujų). Kaip ši restauracija paveikė kai kuriuos ekosistemos komponentus, galima spręsti iš 5.8 pav. Atkreipkite dėmesį, kad po vilkų reintrodukcijos įprastos toms vietovėms augalų bendrijos vėl yra beatsistatančios. Pasiteisino kai kurių vyresnės kartos ekologų frazė: „Vilkai yra geriausi augalų draugai.“

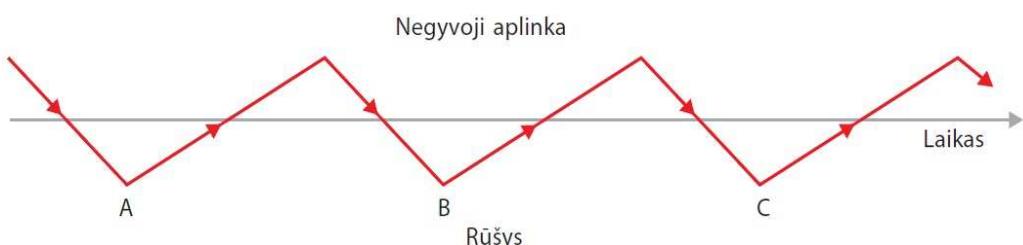
Manome, kad šie duomenys ir jų pagrindu gautos išvados yra gana svarbios ekologijos teorijai ir praktikai įvairiai aspektais, tačiau šiame vadovėlio skyriuje norisi pabrėžti dar vieną svarbią mintį: mums, ekologams, nederėtų sumenkinti ne tik skaidytojų, bet ir gyvūnų vaidmens, ypač rūsių, kurias kai kas vadina kertinėmis (angl. key) dėl jų neproporcingai didelės įtakos. Ekologinės bendrijos – gana stipriai integruotos sistemos, todėl dažnai tiesioginis poveikis, kurį patiria vienas komponentas, ne tik atsiliepia kitam, bet ir, bemaž nesilpnėdamas, išplinta po visą sistemą, gerokai ją modifikuodamas. Ekosistemose kiekvienas yra susietas su visais, ir nėra nė vieno, kurį galima būtų pavadinti nepriklausomu.



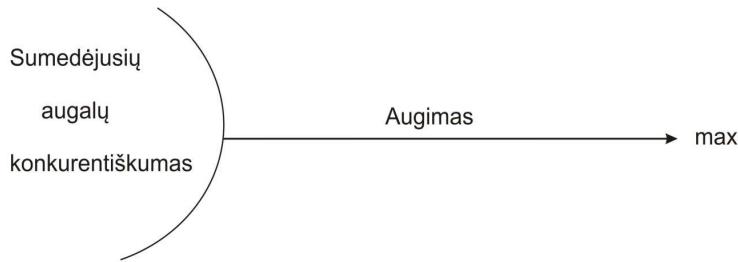
5.8 pav. Vilkų reintrodukcijos į Jeloustono parką tiesioginio poveikio tauriesiems elniams ir kojotams sklaida (konceptualusis modelis). Minusai šalia rodyklėlių žymi neigiamą, o plusai – teigiamą koreliaciją tarp sąveikaujančių sistemos dalių. Kyliančios kreivės simbolizuoją populiacijos ar (vienu atveju) rūšių įvairovės gausėjimą, o besileidžiančios kreivės – mažėjimą. Atkreipkite dėmesį, kad vilkai neigiamai paveikė tik tauriujų elnių ir kojotų populiacijas; pastarają – ne tik išstumdamai netiesioginiu būdu kaip konkurentus, vartojančius panašų maistą ir besinaudojančius ta pačia teritorija, bet ir dalį jų tiesiog išpjovę (modelis sukurtas, remiantis duomenimis iš Smith et al., 2003; Robbins, 2004).

5.6. BENDRIJU KAITOS MECHANIZMAI

Šiuo metu ekologai neturi vieningos nuomonės, kokios jėgos verčia bendrijas keistis. Daugiausia šalininkų turi, atrodo, dvi idėjos, vadintinos **palengvinimo** ir **slopinimo hipotezėmis** (Connel, Slatyer, 1977). Pirmają galima būtų apibūdinti taip (5.9 pav.): pirmieji tam tikroje vietovėje įsikūrė organizmai (pionierinės rūšys) ilgainiui pakeičia savo negyvają aplinką taip, kad ji pasidaro tinkama įsikurti naujoms rūšims; pastarosios po kiek laiko dar labiau modifikuja aplinką, taip palengvindamos naujų atvykėlių įsikūrimą, ir taip toliau. Taigi rūšių įvairovės didėjimas laikui bėgant iniciuoja dar didesnį gausėjimą, nors dalis pradinėms stadijoms būdingų rūsių yra eliminuojama.



5.9 pav. Schema, iliustruojanti palengvinimo hipotezę. Pačioje sukcesijos pradžioje aplinkos sąlygos yra tokios, kad įsikurti gali tik A rūšis. Po kurio laiko ji pakeičia negyvają aplinką taip, kad vietovę gali kolonizuoti B rūšis. Ši savo ruožtu dar labiau modifikuja aplinką, sudaromos sąlygos apsigyventi C rūšiai ir t. t.



5.10 pav. Slopinimo hipotezė tvirtina, kad vykstant sukcesijai sumedėjusių augalų konkurentiškumas didėja, kartu didėja ir jų aukštis, tad anksčiau ar vėliau kovą laimi būtent nedidelis skaičius medžių ir krūmų, išstūmusių daugelį kitų rūsių.

Slopinimo hipotezė teigia, kad jau pačioje sukcesijos pradžioje galimybe įsikurti pasinaudoja daugybė rūsių, skirtumus lemia tik nevienodi gebėjimai plisti, migruoti. O tolesnė sukcesijos eiga priklauso tik nuo kiekvienos rūšies konkurencinių savybių. Stipresni konkurentai ilgainiui išstumia silpnesnius ir suformuoja bendrijas, kurias vadiname brandžiomis (5.10 pav.).

Šios hipotezės gali kam nors atrodyti kaip alternatyvos, tačiau taip nėra. Palengvinimo hipotezė labiau tinka pirminės sukcesijos procesui paaiškinti, o slopinimas, konkurencija turbūt yra pagrindinis veiksnys, lemiantis vyraujančių rūsių kaitą antrinės sukcesijos metu. Tarkim, nėra jokių abejonių, kad kompozit ar ant sustingusios lavos gali įsikurti tik labai nedidele grupė nereiklių dirvai organizmų (pavyzdžiu, kai kurios žolės, samanos, kerpės). Šie organizmai metams bėgant pliką gruntu paverčia dirvožemiu, nors ir labai skurdžiu. Dar po kiek laiko įsikuria kiek išrankesni dirvos atžvilgiu augalai – ankstesnis jų įsikūrimas buvo neįmanomas, net jei imigracijos atvejų ir būta. Panašiai aiškinamas ir skaidytojų įsikūrimas. Augalinis detritis sudaro sąlygas, būtinas pirmiesiems skaidytojams įsikurti. Dirvai vis turtėjant, galinčių įsikurti skaidytojų ratas platėja. Tas pats pasakytina apie gyvėdžius: augalai palengvina pirmųjų augalėdžių įsikūrimą, šie sudaro sąlygas įsikurti plėšrūnams ir taip toliau iki viršūnės plėšrūnų. Antra vertus, kai žolinę stadiją pakeičia krūmų ir medžių stadijos, dalis kolonistų – tiek augalų, tiek ir gyvūnų – dažniausiai išstumiami. Taigi palengvinimo hipotezė neteigia, kad vykstant pirminei sukcesijai konkurencija nedalyvauja. Jos įtakos esama, tačiau rūsių įvairovės iš metų į metus gausėjimas rodo, kad teigiami santykiai tarp rūsių vaidina dar svarbesnį vaidmenį.

Vykstant antrinei sukcesijai susiklosto kiek kitokia situacija (5.10 pav.): dirva jau yra, tad sąlygos įsikurti tinkamai kur kas įvairesnėms rūsimis. Įsikuria ir žoliniai, ir sumedėję augalai. Todėl pradinėse stadijose, pirmaisiais sukcesijos metais, įsikūrusių augalų rūsių skaičius gali būti netgi didesnis negu vėlesnių stadijų. Ilgainiui kovą laimi būtent sumedėję augalai, nes jų konkurencinės savybės stipriėja jiems augant, individualiai vystantis. Tai iš dalies suprantama – augdamis jie vis labiau temdo šviesą savo žoliniams konkurentams, jų šaknų sistema vis kerojasi ir tampa galingesnė. Taigi sumedėję augalai irgi modifikuoja aplinką sudarydami ūksmę, tačiau toks mikroklimato pokytis neišeina į naudą kai kuriems jų „kaimynams“.

Tačiau vargu ar teisinga būtų teigti, kad antrinė sukcesija – tai vien tik besąlygiškos kovos tarp organizmų padarinys. Jei tarp organizmų būtų tik slopinamieji santykiai, akivaizdu, jog anksčiau ar vėliau tam tikroje vietovėje liktų tik viena vienintelė rūsis, išstūmusi likusias, silpnesnes. Ekologai, botanikai neabejoja, kad, be slopinimo, santykiose tarp augalų esama ir papildymo, arba **komplementacijos**, dar kitaip – specializacijos aplinkos sąlygų atžvilgiu. Vieni augalai siurbia biogenus ir vandenį iš vieno dirvos horizonto, kiti – iš kito, vieniems reikia daugiau vienų biogenų, kitiems – daugiau kitų, nes, tarkim, kai kuriuos jie pasiima iš oro (padedant azotą fiksuojančioms bakterijoms) ir t. t. Ūksmė vienoms augalų rūsimis yra prazūtinga, nes jos šviesamėgės, tačiau kitoms, ūksminėms, ji netgi išeina į naudą, nes eliminuoja dalį konkurentų, mažiau pakančių šviesos trūkumui. Kai kurie augalai (pavyzdžiu, daugelis samanų ir paparčių, kai kurie žoliniai žiediniai augalai, augantys brandžiuose miškuose, kai kurių medžių sėjinukai) tiesioginiuose Saulės spinduliuose fotosintetina blogiau nei šešelyje. Šiemis augalams būdingas apšviesstumo optimumas, lygus maždaug 10 kiloliukṣų, o šviesamėgiai medžiai pasisotina šviesa tik gavę 30–40 kiloliukṣų (Larcher, 1976). Ūksminiam augalamams būdingi žemesni **šviesos kompensacijos** ir **šviesos soties** taškai (5.11 pav.). Šviesos kompensacijos taškas – apšvietimas, kuriam esant kvėpavimo greitis priklygsta fotosintezės (asimiliacijos) greičiui, taigi augalas neauga, bet ir nežūsta. Ši būsena vadina

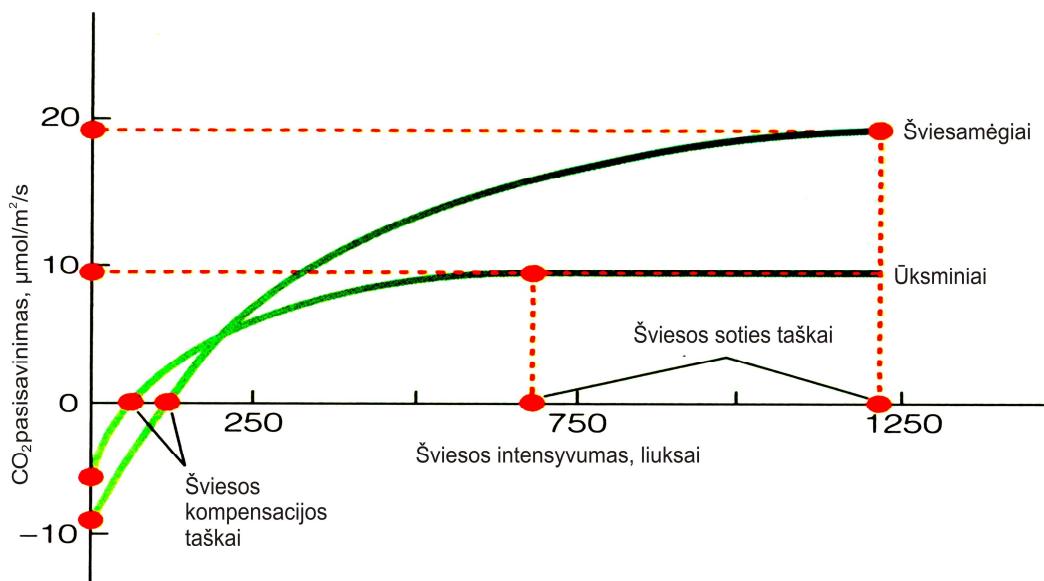
stacionariaja ($A = R; P = 0; B = \text{const}$, čia A – asimiliacija, R – kvėpavimas, P – produkcija, arba biomosės priaugis, B – biomasė). Šviesos soties taškas – apšvietimas, kuriam esant fotosintezės greitis nustoja augti ir, toliau didėjant apšvietumui, arba pradeda mažėti, arba išlieka pastovus. Ūksminiai augalai šviesos kompensacijos tašką pasiekia esant maždaug 0,5–1 % to apšvietimo, kurį gauna aukštų medžių lajos viršutinė dalis. Belieka pridurti, kad brandžiame miške pažemę pasiekia šiek tiek daugiau šviesos spinduliu, apie 2 %. Taigi ūksminiai augalai šviesą, kurios trūksta, panaudoja efektyviau negu šviesamégiai. Ir atvirkščiai, kai šviesa intensyvi, šios augalų grupės pasikeičia vaidmenimis, šiuo atveju intensyviau fotosintetina šviesamégiai. Apibendrinant galima teigti, kad komplementaciniai santykiai yra labai plačiai paplitę augalų pasaulyje, o tai reiškia, kad jie silpnina konkurenciją tarp rūšių.

Kai kurie ūksminiai augalai be pavėsio neišgyventų – jis teikia jiems reikiama mikroklimatą (didesnės drėgmės režimą, mažesnę nušalimo, perkaitimo tikimybę).

Be to, tvirtinti, kad antrinei sukcesijai besalygiškai tinka slopinimo hipotezė, negalima ir dėl daug svarbesnės aplinkybės. Tieki pirminės, tieki ir antrinės sukcesijos metu augalai palengvina įsikurti augaledžiams, o šie – kitiems gyvėdžiams. Tai irgi akivaizdi tiesa. Taigi palengvinimo hipotezė, kaip, beje, ir slopinimo hipotezė, gali būti pritaikyta abiems sukcesijos tipams.

Dirvožemio formavimasis vykstant pirminei sukcesijai iš augalų reikalauja ir komplementacijos (rūšys viena kitą papildo), ir palengvinimo (rūšys keičia negyvąją apsuptį nebūtinai sau naudinga linkme). Vykstant antrinei sukcesijai vyrauja konkurenciniai santykiai tarp augalų rūsių. Tačiau dar teisingiau būtų teigti, kad ir pirminės, ir antrinės sukcesijos metu būna visos trys santykių formas: komplementacija, konkurencija ir palengvinimas.

Matyt, čia mes susiduriame su tipiška biologijoje situacija, kai gamtinis reiškinys yra gana sudėtingas ir nepasiduoda „arba tas, arba anas“ logikai, netelpa į paskubomis sukaltas prokrustiškas lentynas. Tokiais atvejais išmintingiau pasinaudoti kita logika – „ir tas, ir anas“. Daugelis koegzistuojančių rūsių dažnai, matyt, ir konkuruoja, ir papildo viena kitą, ir kooperuoja vienu metu, todėl išskirti vienas jėgas ignoruojant kitas nėra tinkama strategija, ji negali praversti tyrejui, siekiančiam aiškumo.



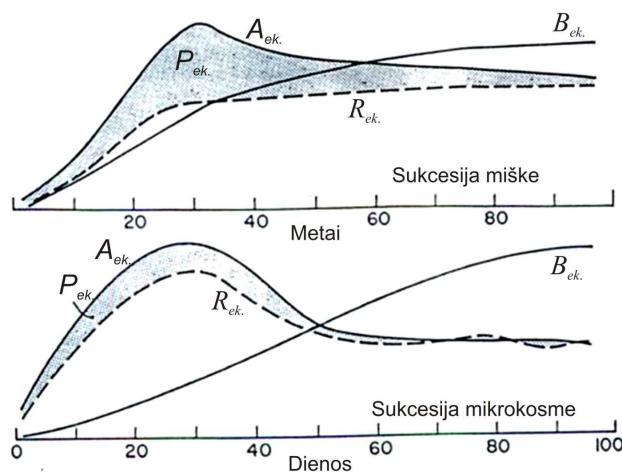
5.11 pav. Šviesamugių ir ūksminių augalų fotosintezės greičio priklausomybė nuo šviesos intensyvumo (orientacinės, idealizuotos kreivės) (pagal Larcher, 1976).

5.7. EKOSISTEMOS RODIKLIŲ KAITOS TENDENCIJOS

Prieš daugiau nei keturis dešimtmečius E. P. Odumas (1969) viename iš savo straipsnių apžvelgė pagrindines funkinių rodiklių kaitos tendencijas sukcesijos metu (5.2 lentelė). Nors darydamas išvadas E. P. Odumas rėmėsi savo ir kitų ekologų atliktu pasyviųjų stebėjimų duomenimis, taigi netaikė eksperimentinio metodo, dauguma šių išvadų, kad ir kaip būtų keista, nebuvo paneigta atliekant vėlesnius tyrimus. Tikriausiai tai byloja apie nemenką šiuolaikinės ekologijos pradininko intuiciją.

Ne tik E. P. Odumas, bet ir R. H. Whittakeris (1975), kitas ne mažiau įtakingas senosios kartos ekologas, laikosi nuomonės, kad suminės biomasės augimą ($B_{ek} \rightarrow \max$) galima laikyti vienu iš pagrindinių ir kartu nekeliančių jokių abejonių sukcesijos bruožu. Ši tendencija būdinga tiek pirminei, tiek antrinei sukcesijai, taip pat ezerų užžėlimui. Detrito kiekio didėjimas irgi nekelia didelių abejonių. Kaip jau minėjome, ši tendencija siejama su aplinkybe, kad skaidymo, arba organinės medžiagos destrukcijos, greitis paprastai būna mažesnis už jos produkovimo greitį, tad kaupiasi ir biomasė, ir detritis.

E. P. Odumo požiūrių į asimiliacijos, produkcijos ir kvėpavimo pokyčius gerai atspindi jo paties dažnai pateikiama diagrama (5.12 pav.). Atkreipkite dėmesį: didėja ir bendroji produkcija, arba asimiliacija, ir kvėpavimas. Bendriją pasi-savina per laiko vienetą vis daugiau šviesos ir kvėpuodama išskiria į aplinką vis daugiau šilumos. Tačiau asimiliacija kurį laiką didėja sparčiau nei kvėpavimas, o tai reiškia, kad didėja ir suminė biomasė ($A_{ek} = P_{ek} + R_{ek}$, čia P_{ek} yra suminės biomasės prieaugis per laiko vienetą). Dar po kurio laiko kvėpavimas vis dėlto susilygina su asimiliacija, grynoji (neto) produkcija, P_{ek} , tampa lygi nuliui. Taigi, bendrijai brėstant, ji arėja link stacionarios būsenos, kuri, kaip jau minėta, pasižymi tuo, kad asimiliacija susilygina su kvėpavimu, o biomasė nustoja kisti iš metų į metus ($A_{ek} = R_{ek}$; $P_{ek} = 0$; $B_{ek} = const$). Tokią būseną ekologai dar vadina **bendrijos klimak-su**, jos branda. Panašios tendencijos nustatytos ir eksperimentuojant su mikrokosmais (5.12 pav.).



5.12 pav. Asimiliacijos, kvėpavimo ir produkcijos pokyčių tendencijos atsistatant miškui (viršuje). Norint palyginti, pateiktos ir mikrokosme (kolbose su vandeniu ir dumblu, kurie imti iš kūdros ir papildyti biogenų) pastebėtos tendencijos (Odum, 1971).

5.2 lentelė. Ekosistemos rodiklių kaitos tendencijos(Odum, 1969).

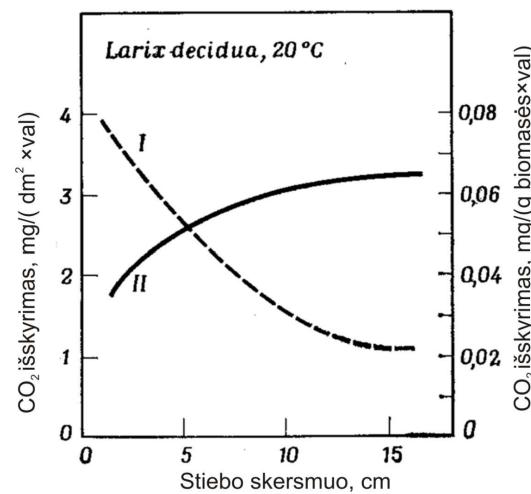
Ekosisteminis rodiklis	Tendencija
Suminė biomasė	Didėja ($B_{ek} \rightarrow \max$)
Detrito kiekis	Didėja
Bendroji produkcija, arba asimiliacija, A_{ek}	Tampa maksimali tarpinėse stadijose, vėliau šiek tiek sumažėja
Visos bendrijos grynoji produkcija, P_{ek}	Tampa maksimali tarpinėse stadijose, vėliau mažėja ir tampa nulinė ($P_{ek} \rightarrow 0$)
Visos bendrijos kvėpavimas, R_{ek}	Didėja ($R_{ek} \rightarrow \max$)
Asimiliacijos ir kvėpavimo santykis, A_{ek}/R_{ek}	Pradinėse stadijose – didesnis negu 1. Vėliau $A_{ek}/R_{ek} \rightarrow 1$
Asimiliacijos ir biomasės santykis, A_{ek}/B_{ek}	Mažėja ($A_{ek}/B_{ek} \rightarrow \min$)
Kvėpavimo intensyvumas, R_{ek}/B_{ek}	Mažėja ($R_{ek}/B_{ek} \rightarrow \min$)
Medžiagų cikly uždarumas, arba jų efektyvumas	Didėja
Mitybos grandinės	Nuo linijinių grandinių link sudėtingų mitybos tinklų
Populiacijų dydžio reguliacija	Populiacijų dydžio svyravimų amplitudės mažėja dėl neigiamų grįžtamujų ryšių gausėjimo
Konkurencijos ir mutualizmo (abipusiškai naudingų ryšių) paplitimas	Konkurencija silpnėja, daugėja mutualistinių santykių
Entropija (betvarkės matas)	Mažėja
Energinis efektyvumas	Didėja
Rūšių įvairovė	Didėja

Iš 5.2 lentelės matyti, kad visos bendrijos metabolismo intensyvumas (R_{ek}/B_{ek}) mažėja, nes vardiklis, suminė biomasė, auga sparčiau, nei didėja skaitiklis, bendrijos kvėpavimas. Kitaip tariant, vykstant sukcesijai palaipsniui mažėja energijos sąnaudos, reikalingos vieno biomasės vieneto gyvybingumui palaikyti. Su kuo galima šią tendenciją susieti? Ekologai mano, kad ją greičiausiai lemia stambių sumedėjusių augalų atsiradimas ir jų augimas. Medžių biomasė didelė, o kvėpavimas palyginti menkas. Mat seno medžio mediena pagal apibrėžtį yra biomasė, nors jos metabolizmas yra vos ne nulinis. Taigi kuo medis storesnis, tuo jo metabolismo intensyvumas mažesnis (bet ne kvėpavimo, arba metabolismo, greitis, jis didėja kartu su medžiu; žr. 5.13 pav.). Kad augalai, kaip ir kiti gyvieji organizmai, kvėpuoja, žino daugelis, tačiau pravartu žinoti, kad žolinių augalų metabolismo intensyvumas (R/B) yra maždaug du kartus didesnis už medžių lapams būdingą metabolismą. Intensyviausiai kvėpuoja žiedai ir nesunokę vaisiai, lėčiau – lapai, dar lėčiau – šaknys, lėčiausiai – stiebas, šakos ir kamienas. Medžio šakose ir kamiene daugiausia kvėpuoja žievė, brazdas ir medienos išorinio sluoksnio lastelės (Larcher, 1976).

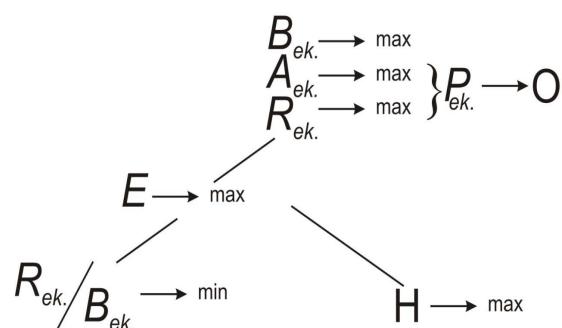
E. P. Odumas linkęs akcentuoti ir lokalaus medžiagų ciklo efektyvumo, arba jo uždarumo, didėjimą vykstant sukcesijai (5.2 lentelė). Paprastai tai siejama su dirvos erozijos silpnėjimu, kuris savo ruožtu aiškinamas augalinės dangos susiformavimu, ypač velėnos atsiradimu. Apie tai jau buvo rašyta skyriuje apie miško medžiagų ciklus, tad čia tik priminsime pagrindinę išvadą: augalai, ypač kai miškas brandus, apsaugo dirvožemį nuo medžiagų praradimo jas išplaunant ar išpustant.

E. P. Odumas (1969) ir R. H. Whittakeris (1975) linkę manyti, kad suminė biomasė vykstant sukcesijai didėja iki maksimaliai įmanomos aplinkybėmis ribos, kurią lemia specifinis vietovės klimatas, edafinė aplinka (dirvos ypatumai), potencialiai disponuojamas rūšių rinkinys. Jiems nekėlė abejoniu, kad visi kiti 5.2 lentelės rodikliai yra vienaip ar kitaip susiję su biomasės augimu (5.14 pav.). Kadangi šviesos energijos kiekis, tenkantis ploto vienetui, iš metų į metus išlieka daugmaž pastovus, belieka manyti, kad biomasės augimą galėtų lemti šios energijos pasisavinimo efektyvumo didėjimas – asimiliacijos (A/I) ir produkcijos efektyvumas (P/A). Tiesa, tokia energinio efektyvumo didėjimo tendencija 5.2 lentelėje nurodyta. Šviesos asimiliacijos efektyvumą ypač padidina atsiradimas ardų, kuriuose įsikuria augalai, besiskiriantys šviesos pasisavinimo efektyvumu: kuo šviesos srautas silpnesnis, tuo jis efektyviau pasisavinamas (žr. 5.11 pav.). Be to, vykstant sukcesijai nuolat mažėja šviesos srauto dalis, kuri iš viso nepasielia fotosintetinančio paviršiaus ir lieka be vartotojų. Taigi atitinkama augalų įvairovė būtina, kad šviesos pasisavinimo efektyvumas būtų gana didelis, turėdama vos kelias rūšis bendrija tiek šviesos neasimiliuotų.

Tačiau produkcijos efektyvumas ir jo didėjimas sukcesijos metu neįmanomas be mažinimo energijos nuostolių, susijusių su biomasės palaikymu (5.14 pav.). Kitaip tariant, didėjant produkcijos efektyvumui turi mažėti metabolismo intensyvumas (R_{ek}/B_{ek}) – bendrijai vystantis, biomasės vienetas turėtų išskirti į aplinkinę erdvę vis mažesnį šilumos kiekį. Taigi turėtų mažėti entropija. Abi pastarosios tendencijos 5.2 lente-



5.13 pav. Maumedžio šakų ir kamieno kvėpavimo intensyvumo priklausomybė nuo jų skersmens. I kreivė – metabolismo intensyvumas (kvėpavimo greitis, tenkantis vienam šakų ar kamieno sausos masės vienetui); II kreivė – kvėpavimo greitis, tenkantis vienam šakų ar kamieno ploto vienetui (Larcher, 1976; pirmasis šaltinis – Tranquillini, Schütz, 1970).



5.14 pav. Numanomas ryšys tarp pagrindinių ekosisteminių rodiklių (žr. 5.2 lentelę). Šią schemą reikėtų suprasti taip: yra keturi pagrindiniai rodikliai, jų kaita sukcesijos metu nurodyta viršuje. Tačiau ją lemia kiti, pagalbiniai, rodikliai, visų pirma – funkcionavimo efektyvumas (E), kuris gali būti didinamas tik mažinant sąnaudas gyvybingumui palaikyti (R_{ek}/B_{ek}) ir didinant rūšių įvairovę (H).

léje figūruoja taip pat. Galų gale, maksimali šiomis sąlygomis suminė biomasė turėtų koreliuoti ne tik su energijos, bet ir su medžiagų panaudojimo (ciklų) efektyvumu, kuris taip pat nurodytas 5.2 lentelėje.

Suminės biomasės didėjimas iki maksimaliai įmanomos esamomis sąlygomis gali būti laikomas pagrindine sukcesijos tendencija. Ją lemia funkcionavimo efektyvumo bei rūšių įvairovės gausėjimas ir sąnaudų gyvybingumui palaikyti mažėjimas.

Pagal E. P. Odumą, linijines mitybos grandines, būdingas pradinėms sukcesijos stadijoms, pakeičia sudėtingi mitybos tinklai, o populiacijų dydžio svyravimą amplitudė mažėja (5.2 lentelė). Šios tendencijos turi betarpiską ryšį su rūšių įvairovės gausėjimu (paskutinė eilutė 5.2 lentelėje): kai įvairovė maža, nėra galimybės vienai rūšiai maitintis skirtingu maistu, šiuo atveju mažiau yra ir reguliuojančių bet kurios populiacijos dydį rūšių. Visa tai logiška ir neprieštarauja ekologų patyrimui. Vis dėlto daugelis jų abejoja, ar iš tikrujų rūšių įvairovė yra didžiausia klimakso stadioje. Kad ji gausėja, tvirtino daugelis, tačiau tik iki tam tikro laiko – sukcesijos pabaigoje ji neabejotinai sumažėja. Manoma, jog tokia tendencija ypač būdinga antrinei sukcesijai.

Esama nemažai duomenų, kurie rodo, kad, pasiekus brandą, augalų rūšių skaičius bendrijose šiek tiek sumažėja. Tad vėlesnėse publikacijose E. P. Odumas, atsižvelgdamas į kritiką, pradinę savo nuomonę pakoregavo.

Čia reikėtų įterpti nedidelį komentarą. Šio vadovėlio autorius, kaip ir kai kurie kiti ekologai, nelininkės besąlygiškai pritarti nuolaidoms, kurias E. P. Odumas padarė spaudžiamas oponentų. Mat beveik visi jie rašė tik apie augalus ir teigdami, kad antrinės sukcesijos pabaigoje augalų įvairovė mažėja, tikriausiai buvo teisūs. Tačiau jei turėtume omenyje ne tik augalus, bet visus ekologinę bendriją sudarančius organizmus, o būtent tai iš pradžių E. P. Odumas turėjo omenyje, panašu, kad jo nuomonė, išreikšta 1969 metais, yra arčiau tiesos: rūšių skaičius didėja visą laiką, iki pat klimakso. Mat akivaizdu, kad augalų rūšių daugumoje brandžių ar artėjančių prie brandos lokalų ekosistemų yra nepalyginamai mažiau nei vabzdžių ir kitų gyvūnų rūšių, o ką ir bekalbėti apie mikroorganizmų įvairovę, kuri, turėjant dirvožeminiui, turėtų irgi didėti. Tiesa, tikslų skaičių apie mikroorganizmų ir gyvūnų įvairovės pokyčius bendrijų kaitos metu stokojama.

Ekologinė sukcesija gali būti traktuojama kaip savotiška **saviororganizacija** (angl. *self-organization*). Šia savyoka teoretikai nusako tokį sistemos vystymąsi, kai nedalyvaujant jokiam posistemui, kurį galima būtų vadinti valdymo aparatu, sistema, nukreipta nuo stacionariosios būsenos, pasižymi tendencija į ją vėl sugrižti (Ashby, 1952; Müller et al., 2000; Heylighen, 2001). Ši atsistatymo procesą užtikrina gausybė teigiamų ir neigiamų grįžtamujų ryšių, atsirandančių ekologinės bendrijos rūšims sąveikaujant tarpusavyje ir su negyvaja apsuptymi. Dėl šių sąveikų sistema vystosi link būsenos, kuriai esant rūšys yra koadaptuotos, o negyvoji aplinka pakeista taip, kad geba palaikyti maksimalų esamomis sąlygomis rūšių skaičių ir maksimalią biomasę. Tai kibernetinis sukcesijos supratimas, laikantis ją viena iš bendrijos prisitaikymo prie aplinkos formų. Šie autorai mano, kad šitaip organizuotis geba ne tik ekosistemos, bet ir smegenys, rinka, skruzdėlynas ir daugelis kitų sistemų.

5.8. MONOKLIMAKSO IR POLIKLIMAKSO SAMPRATOS. GAMTOS IR ŽMOGAUS STRATEGIJOS

Bendrijų kaita – viena iš centrinių temų ekologijoje, kuri vystoma ne mažiau kaip šimtmetį. Tačiau vargu ar atrastumėte ekologijoje kitą temą, kuria būtų taip ilgai, karštai diskutuojama ir kartu kiltų tiek daug principinio pobūdžio nesutarimų. Ypač nesutariama dėl sukcesijos galutinių stadijų, klimakso.

Vos ne prieš šimtą metų F. Clementas padarė išvadą, kad bendrijų kaitą galima nesunkiai prognozuoti, ypač paskutinę jos fazę, kurią jis pavadino klimakso stadija. Mat ją lemia vietovei būdingas klimatas. F. Clementso nuomone, determinacijos čia beveik tiek pat daug, kaip ir individualiame vystymesi, ontogenezėje. Ši požiūrių dabartiniai ekologai vadina įvairiai: vieni – superorganizmo doktrina, kiti – **mo-**

noklimakso samprata, dar kiti – klimatinio klimakso koncepcija. Vadovaujantis ja išeitų: kad ir kaip būtų pažeista pradinė bendrija, vystydamasi anksčiau ar vėliau ji įgauna pirmynkštį pavidalą, aišku, jei klimatas išliko toks pat.

Maždaug tuo pačiu laiku gyvenę du kiti F. Clementso kolegos – amerikietis H. A. Gleasonas ir rusas L. Ramenskis – tvirtino visai kitaip: ekologinės bendrijos – atsitiktinumo suburtos rūsių samplaikos, todėl bendrijų kaita nepasikartoja, jি produkuoja unikalius rūsių rinkinius ir galutinio rezultato prognozuo- ti jokiu būdu negalima. Tos pačios bendrijos rūsis mažai kas sieja tarpusavyje, nebent tik panašus atspa- rumas klimato veiksniams. Šis požiūris dažnai vadinas **individualistine samprata**.

Šiuo metu monoklimakso samprata laikoma atgyvenusia. Mat dabar jau neabejojama, jog, be kli- matinių veiksnių, bendrijų kaitai reikšmės turi ir dirvos, arba edafiniai, veiksnių. Dirva bei pamatinės uolienos gali gerokai skirtis netgi palyginti nedidelėje teritorijoje. Šie skirtumai dažnai lemia ir skirtumas tarp bendrijų, kurias galima vadinti brandžiomis, arba klimaksinėmis. Tiesa, šie skirtumai paprastai būna mažesni nei skirtumai, kuriuos lemia klimato zonas, tačiau jie gana reikšmingi, tad ignoruoti nereikėtų. Pavyzdžiui, Lietuva priklauso vidutinio klimato zonai, kurioje turėtų egzistuoti brandus mišrusis miškas, o Jame turėtų vyrauti eglė, skroblas, beržas, juodalksnis, liepa, drebulė, pušis ir dar gal viena kita medžių rūsis. Tokią nuomonę suponuoja monoklimakso samprata. Realybė, deja, yra kiek sudėtingesnė: pirma, Vakarų Lietuvos klimatas šiek tiek skiriasi nuo Rytų Lietuvai būdingo klimato – prie jūros vasaros vėsesnės, o žiemos šalčiai ne tokie aršūs; antra, dirva Lietuvos mastu taip pat gana skirtinga, nes vienur ledynai po savęs paliko beveik vien tik storą smėlio sluoksnį (daugelyje Rytų Lietuvos vietovių), kitur – smėli su gausia molio priemaiša. Todėl ir dabar, nuo ledynmečio praslinkus tūkstantmečiams, mes neturime vie- nodo visos Lietuvos brandaus miško standarto. Netgi Dzūkijos mastu galimi keli šiek tiek skirtini (pri- klausomai nuo dirvos) **subklimaksai**.

Plačiai tarp dabartinių ekologų paplitęs ir požiūris, kad monoklimakso, arba vienos stacionariosios būsenos, samprata nepasiteisina vien todėl, kad gyvojoje gamtoje nuolat būna didesnių ar mažesnių kataklizmų: gaisrų, vėjavartų, potvynių, neįprastų tai vietovei karščių ar šalčių ir panašiai. Jie neleidžia bendri- jai pasiekti vienokios ar kitokios labiausiai tikėtinės būsenos, kuri antraip gal ir egzistuotų. Stacionarioji būsena, jei tokia ir egzistuoja, yra greičiau išimtis nei subrendusios bendrijos kasdienybę. Ši principą – **nepusiausvirają bendrijos būseną** – kai kas iškelia iki paradigmų lygmens (Rohde, 2005). Tuo norima pabrėžti, kad dabartinė (nepusiausviroji) ekologija atsisako ankstesnių kartų ekologams būdingo determi- nistinio požiūrio ir laiko, jog atsitiktiniai, arba nenuspėjami, įvykiai yra tokie dažni ir tokie įtakingi, kad monoklimakso idėjos reikia nedelsiant atsisakyti. Kaip nestabilaus klimakso pavyzdį šie ekologai pateikia kai kurių klimato zonų miškus, savanas, čiaporalius – šiose ekosistemose gaisrai nuo priesistorinių laikų yra toks pat natūralus reiškinys, kaip ir kiti klimato veiksnių, tad bendrijos turėjo laiko prie jų prisitaikyti. Toliau jie klausia: kaip teiksitės šias ekosistemas vadinti – klimaksinėmis ar nuolat besivystančiomis kli- makso link, nors jo ir niekada nepasiekiančiomis? Jų teigimu, jei šioms ekosistemoms nedarytų įtakos ret- sykiais kilę savaiminiai gaisrai, jos greičiausiai virstų visiškai kitokio tipo gamtiniais dariniais.

Klimakso, ypač monoklimakso, idėja daugeliui ekologų nepriimtina dar ir todėl, kad jie savo artimoje aplinkoje niekada nėra matę brandžių bendrijų, visos jiems pažįstamos bendrijos yra daugiau ar mažiau veikiamos žmogaus veiklos. Kai kurie iš jų netgi teigia, jog klimaksas apskritai tėra tik teoretikų išsigalvojimas, neturintis jokio realaus pagrindo.

Ekosistemų vystymasi ir galutinj rezultatą – klimaksą – veikia ne tik klimatas, bet ir dirva, jvai- raus pobūdžio atsitiktiniai veiksnių. Šiai laikais prie trikdžių prisideda ir žmogus. Todėl dabartinė ekologija buvo priversta atsisakyti anksčiau didelio pritarimo sulaukusios monoklimakso sampratos ir priimti poliklimakso idėją kaip labiau atitinkančią tikrovę. Antra vertus, pripažystama, kad klimato ir dirvos veiksnių yra lemiantys, tad klimakso sampratos visiškai atsisakyti nederėtų.

Žmonės savo veikla dažnai nesuteikia gamtinėms bendrijoms galimybės subrėsti. Kaip mėgsta pa- brėžti E. P. Odumas (1971), žmogaus ir gamtos „strategijos“ nesutampa. Gamta „stengiasi“ didinti bio- masę, B_{ek} , o žmogus – produkciją, P_{ek} . Kaip aiškėja iš 5.12 pav., klimakso stadijoje biomasė ne tik didžiausia, bet ir stabili, nekintanti: nėra biomasės priaugio iš metų į metus, produkcija lygi nuliui. Di- džiausia ji paprastai būna po keliasdešimties metų (5.12 pav. – po 30) nuo antrinės sukcesijos pradžios, paskui tik mažėja. Pirmieji žmonės, ėmęsi miškininkystės verslo, susidūrė su dilema: arba kaskart, iškir-

tus brandų mišką, laukti, kol jis vėl subrės, arba kaskart iškirsti jį, kol jis dar jaunas. Pirmuoju atveju iškirtus kito derliaus reikėtų laukti po šimtmečio ar dviejų, antruoju atveju atsistatymas truktų vos kelis dešimtmečius. Kaip žinia, pasirinktas buvo antrasis variantas. Dar vėliau, jau naujaisiais amžiais, daug kur buvo pereita prie monokultūros, t. y. vienos medžių rūšies, kuriai būdingas spartus augimas. Bet ir šiuo atveju miško savininkas nelaukia, kol medžiai sulauko garbaus amžiaus.

Daugelis ekologų pabrėžia, kad tokia miškininkystės praktika nėra pati racionaliausia. Pirma, dirbtinėmis priemonėmis neleisdamas ekosistemai pasiekti brandos, žmogus užsikrauna sau ant pečių rūpesčius ir sąnaudas, susijusias su tokios nenatūralios būsenos palaikymu. Gamta nemégsta ne tik tuštumos, bet ir monokultūrų bei vienaip ar kitaip nepanaudotų išteklių. Tad sodintų miškų savininkai priversti nuolat valyti miškus, šalinti „neteisėtus“ jų gyventojus. Dėl analogiškų priežascių dirbamuosius laukus taip pat puola piktožolės bei kenkėjai, ir mes visi žinome, kiek tai žemdirbiamas atsieina. Antra, žmonijai reikalinga ne tik mediena, bet ir biologinė įvairovė kaip didesnės vertės matas. Tik ten, kur augalų įvairovės pakanka, kad susidarytų ardati ir velėna, užkertamas kelias dirvos erozijai. Dirvos sveikatingumui palaikyti dirbtiniu būdu reikia papildomų ir nemažų pastangų. Aišku, gal ateityje ir galima bus visiškai atsisakyti paslaugų, kurias mums teikia dauguma Žemėje egzistuojančių rūsių (jų dabar – 10 milijonų, o gal ir daugiau, niekas tiksliai nežino), bet daryti tai dabar, kai mes su jomis esame susiję panašiai kaip vaisius su motinos kūnu, būtų pražūtingas neatsakingumas.

Žmogus paprastai nori, kad bendrija būtų tarpinių vystymosi stadijų, nes tada produkcija didžiausia. Tačiau gamta didina biomasę, o ne produkciją. Dėl šio „strategijų“ neatitikimo žemdirbys ar miškininkas priverstas be perstojo kovoti su imigrantais ir kolonistais, kuriems priklauso pačios gamtos duota teisė gyventi būtent šioje konkretioje teritorijoje. Visa tai negali nepalikti pėdsakų: siekdamas pasukti gamtos istorijos ratą į kitą pusę, žmogus mažina ne tik klimaksui būdingą suminę bendrijos biomasę, bet ir medžiagų ciklų efektyvumą (skatina eroziją).

5.9. AR GALIMA NUMATYTI BENDRIJŲ KAITOS EIGĄ?

I Klausimą, ar sukcesijos eiga galima numatyti iš anksto, vienareikšmio atsakymo šiuolaikinė ekologija duoti, atrodo, nelinkusi. F. Clementsui atrodė, kad įmanomas gana tikslios prognozės. H. A. Gleasonas ir L. Ramenskis buvo priešingos nuomonės. Dabartiniai ekologai linkę pateikti dar neaiškesnių atsakymų, nors labiau linkstama prie pastarųjų dviejų tyrejų nuomonės. Prie to ypač prisdėjo duomenys apie bendrijų susidarymą po paskutinio ledynmečio, holocene. Daugelio manymu (žr. Davis, Shaw, 2001), jie rodo, jog, klimatui šylant ir klimato zonombs slenkant šiaurės kryptimi, kiekviena rūšis migravo individualiai, nepriklausomai nuo to, kaip elgėsi kitos koegzistavusios su ja rūšys. Tad ilgainiui atsilaisvinusiuose nuo ledynų plotuose susiformavo rūsių deriniai, kurie gerokai skyrėsi nuo derinių, egzistavusių toje pačioje klimato zonoje prieš ledynmetį. Šių tyrejų nuomone, galutinį rezultatą lemia atskiroms rūšims būdingas gebėjimas plisti, o jų lemia ne tik rūšies biologiniai ypatumai, bet ir daugelis atsitiktinio pobūdžio, sunkiai prognozuojamų veiksnių. Tos rūšys, kurios nesugebėjo migruoti paskui „savo“ klimato zonas, buvo išstumtos arba tapo reliktinėmis. Tačiau reikia pridurti, kad šie autoriai akcentuoja augalų bendrijų (fitocenozių) susidarymo ypatumus, kur kas mažiau dėmesio skirdami kitiems ekosistemų komponentams.

Vis dėlto nėra jokio pagrindo manyti, kad bendrijų kaita yra vien atsitiktinumo valdomas procesas. Kai kas nors klausia, ar sukcesiją galima prognozuoti, ar ne, visų pirma reikėtų išsiaiškinti, ką klausiantysis turi omenyje sakydamas „prognozuoti“. Mat jei turima galvoje tikslai prognozė, tai ji tikriausiai nėra galima. Jei kalbama tik apie tendencijas, apie kokybinį, o ne tikslų kiekybinį vaizdą, jų pateikti dabartinė ekologija dažniausiai turbūt galėtų. Be to, reikėtų išsiaiškinti, ar klausiantysis turi omenyje funkcinius būsimosios bendrijos rodiklius, ar jis klausia, kokie bus rūšių rinkiniai tam tikrais sukcesijos momentais. Suprantama, atsakymą į pastarajį klausimą pateikti būtų kur kas kebliau.

Imigrantų atvykimą į tą ar kitą vietovę lemia ne tik jų gebėjimas plisti, bet ir kai kurie atsitiktinio pobūdžio veiksniai. Jie ypač reikšmingi apgyvendant vulkaninės kilmės salas, iškilusias toli nuo artimiausio rūsių šaltinio. Tik vienas kitas augalas iš tų, kurie vėjo, vandenyno srovii ar gyvūnų atnešami į

salą, gali joje įsikurti, nes reikia labai specifinių savybių. Ar galima būtų *a priori* sudaryti tokį augalų – kandidatų į pirmuosius kolonistus – sąraš? Tikriausiai taip, jei turėtume išsamią informaciją apie augalus, turinčius pionierinių savybių ir įsikūrusius vietovėje, iš kurios imigracija yra labiausiai tikėtina. Deja, tokios informacijos ekologai dažniausiai ir stokoja.

Nesunku numatyti, kad gyvūnas, pasiekęs salą anksčiau, nei joje spėjo įsikurti gamintojai – dumbliai, melsvabakterės, augalai ar kerpės, neturės jokių šansų išgyventi. Bet kurioje plikoje vietovėje iš pradžių turi įsikurti gamintojai, ir tik paskui – gyvėdžiai ir skaidytojai. Ar ši bendrijų susidarymo taisykla gali būti laikoma sėkmingos prognozės įrankiu? Turbūt taip, bet, deja, tik apytikslės prognozės.

Štai dar kai kurios kitos dabartinės ekologijos taisyklos: plėšrūnai niekada neįsikurs anksčiau nei augalėdžiai; ketvirtojo mitybos lygmens atstovai – anksčiau nei trečiojo; skaidytojai negali įsikurti anksčiau nei detritis, suformuotas iš žuvusių gamintojų. Tiesa, daugelis gali pasakyti, kad ir šios taisyklos yra ganetinai abstrakčios, ir jie bus teisūs.

Organizmų imigracijos aktus lemia jų gebėjimas plisti ir gausūs atsitiktinio pobūdžio veiksniai. Todėl numatyti juos iš anksto yra gana keblu. Įsikūrimą prognozuoti kur kas lengviau, nes jį lemia aplinkos sąlygų atitiktis organizmų poreikiams.

Kaip ateityje keisis tos ar kitos bendrijos funkciniai rodikliai? Ekologijos teorija pateikia gana išsamius atsakymus (žr. 5.2 lentelę). Teorija numato, kad, nepriklausomai nuo to, kokios konkrečios rūšys dalyvaus tos ar kitos bendrijos saviorganizavimo procese ir kurios iš jų ilgainiui suformuos klimaksinę bendriją (visa tai daugiausia lemia atsitiktinumas), galutinis rezultatas funkciniu požiūriu visais atvejais bus ganetinai panašus. Jis netgi nepriklausys nuo klimato ir dirvos savybių. Panašu, kad jis mažai priklauso ir nuo bendrijos susidarymo būdo: vien tik dėl imigracijos poveikio susiformavusios šiuolaikinės bendrijos niekuo iš esmės nesiskiria nuo tų, kurios susiformavo ir dėl imigracijos, ir dėl *in situ* evoliucijos (žr. toliau, 5.11 poskyrį). Žodžiu, čia mes susiduriame su tam tikru ekologiniu dėsningumu, kurį kai kas vadina ekosistemų funkcinę konvergenciją, arba lokalų ekosistemų supanašėjimu. Ši aplinkybė, be abejo, suteikia ekologams papildomų sėkmingos prognozės garantų.

Bendrijų vystymasis turi neabejotinų determinizmo elementų, todėl jį prognozuoti galima. Tačiau reikia susitaikyti su mintimi, kad mes niekada negalėsime pateikti tikslų prognozių, ypač apie tai, kokių rūšių derinių galima tikėtis toje ar kitose vietovėje ateityje. Funkcinių rodiklių kaitos tendencijas ir sukcesinių procesų etapiškumą prognozuoti lengviau, nes jie pasikartoja, turi mokslinio dėsnio pavidalą.

Taigi dabartinė ekologija negali be gana reikšmingų išlygų priimti individualistinės sampratos, suformuotos H. A. Gleasono ir L. Ramenskio. Rūšių funkcionavimas nėra savarankiškas, tad jos negali išlikti savarankiškos ir vykstant sukcesijai. Ekologinė bendrija nėra rūšių samplaika, suburta vien atsitiktinumo, rūšių individualizmas yra stipriai apribotas. Todėl vystymosi tendencijas galima numatyti, nes jos pasikartoja ir gana žinomas. Antra vertus, negalima be išlygų pripažinti ir F. Clementso superorganizmo doktrinos, nes rūšys nėra nepamainomos, jos gali autonomiškai migruoti ir pavaduoti viena kitą, taigi jos naudojasi kur kas didesne laisve, negu jos turi to paties organizmo organai. Dėl šios priežasties rūšinės sudėties pokyčius prognozuoti labai sunku.

5.10. KLIMATO KAITA IR SUKCESIJA

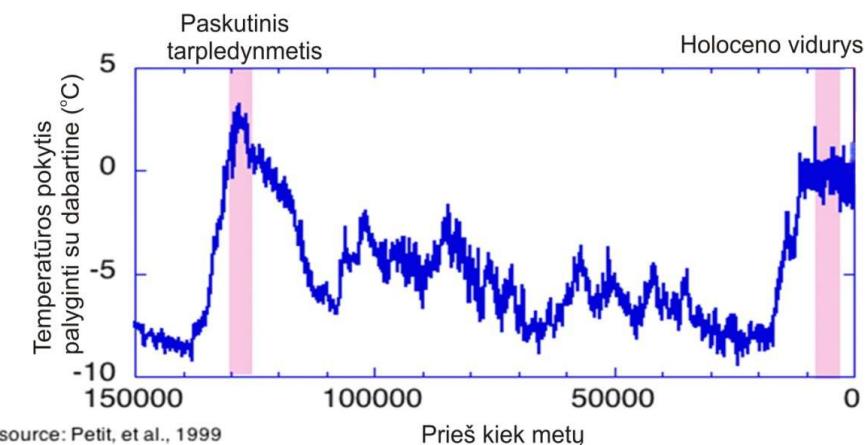
Iki šiol nagrinėjome situacijas, kai ekologinės bendrijos formuoja nekintančio ar mažai kintančio klimato sąlygomis. Todėl laikui bėgant dėl imigracijos susidaro bendrijos, panašios į tas, kurios supa pažeistą arba apnuogintą kraštovaizdį. Panašus klimatas ir panašios dirvos sąlygos sąlygoja panašias bendrijas.

Kiek kitokia situacija susidaro tada, kai tam tikra kryptimi keičiasi tai vietovei būdingas klimatas. Tarkim, prasideda arba baigiasi ledynmetis. Pasirodo, ledynmečių Žemės istorijoje būta daugybės, pasku-

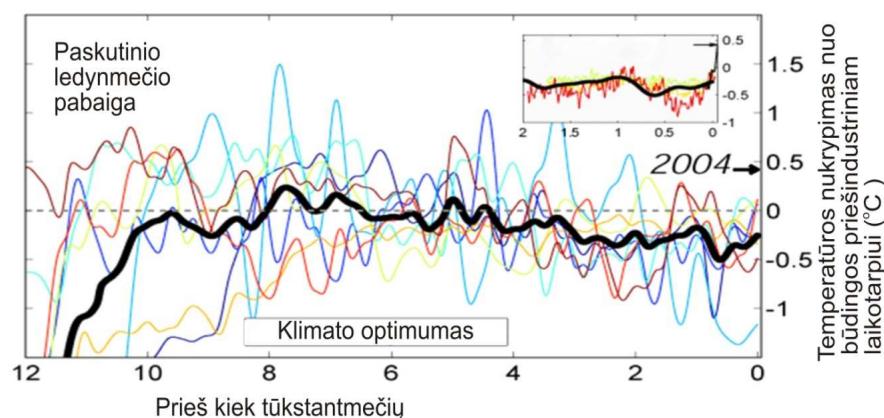
tinis iš jų – XV–XVI amžiuose („mažasis ledynmetis“). Kur kas didesnio atšalimo būta prieš keliausdešimt tūkstantmečių, kai didelė dalis Šiaurės Amerikos, Azijos ir Europos buvo palaidota po storu ledo sluoksniniu (5.15 pav.). Šis ledynmetis baigėsi prieš maždaug 12 000 metų, prasidėjus holocenui – paskutiniams poledynmečiui, kuris tęsiasi iki šiol.

Klimatui vėstant, klimato zonas šiaurės pusrutulyje slenka į pietus, o šylant – į šiaurę. Kaip jau minėta, būtent klimatas yra tas veiksnys, nuo kurio daugiausia priklauso, koks rūšių derinys įsikurs toje ar kitoje vietovėje. Kitaip tariant, ekologai neabejoja tuo, kad vietinės rūšys yra prisitaikiusios prie vietinio klimato, tad klimato zonas poslinkis viena ar kita kryptimi neišvengiamai turi stimuliuoti ir organizmų migraciją šiaurės ar pietų kryptimi. Pasilikimas tame pačiame geografiniame taške šiuo atveju reiškia perėjimą į suboptimaliąjį būseną ar netgi žūti.

Prieš 24 000 metų šiaurės pusrutulyje temperatūra buvo žemesnė maždaug 9 °C (5.15 pav.), taigi visos klimato zonas buvo pasislinkusios pietų kryptimi per 1350–2250 km, palyginti su dabartine jų padėtimi. Prieš 17 000 metų prasidėjo atšilimas ir klimato zonas kartu su bendrijomis pajudėjo iš vietas. Vidutinės temperatūros pokytis 1 °C prilygsta 150–250 kilometrų poslinkiui, kurį patiria klimato zona. Tai leidžia mums apskaičiuoti apytikrį klimato zonų slinkimo greitį. Laikotarpiu nuo 17 000 iki 10 000 metų, skaičiuojant nuo dabartinio momento, jis lygus maždaug 230 m per vienus metus, arba 230 km per 1000 metų. Šio laikotarpio pabaigoje klimatas tapo maždaug toks, kaip ir šiais laikais (5.16 pav.).



5.15 pav. Vidutinės metinės temperatūros kaita šiaurės pusrutulyje per pastaruosius 150 000 metų (Petit et al., 1999).

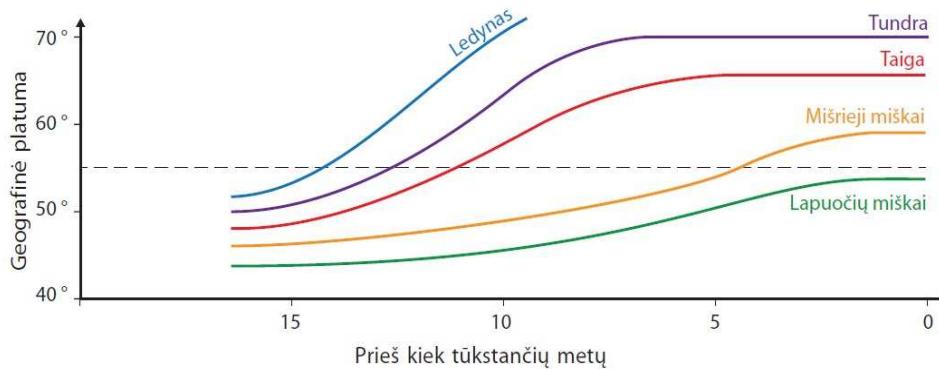


5.16 pav. Vidutinės metinės temperatūros šiaurės pusrutulio aukštutinėse platumose kaita holocene laikotarpiu. Intarpe – temperatūros pokytis per pastaruosius 2 tūkstantmečius (http://www.globalwarmingart.com/wiki/Image:Holocene_Temperature_Variations_Rev.png).

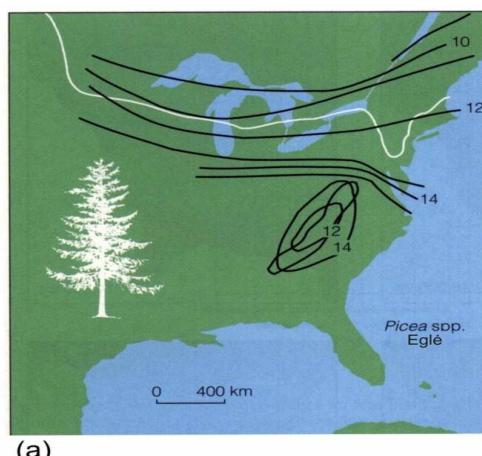
Bendrijų slinkimas buvo bent dvigubai lėtesnis. Mokslininkai, remdamiesi daugiausia palinologine (iškastinių žiedadulkių ir sporų tyrimu) medžiaga, tai įrodė. Pavyzdžiu, dabartinėje Lietuvos teritorijoje prieš 12 000 metų būta arktinės tundros, vėliau, prieš maždaug 10 000 metų, ją pakeitė miškatundrė, dar vėliau išivyravo spygliuočių miškai (taiga). Iprasti mums dabartiniai miškai Lietuvoje pasirodė tik prieš kelis tūkstančius metų (5.3 lentelė ir 5.17 pav.). Plačialapių miškų stadija aiškinama taip: prieš 7 000 – 4 000 metų būta atšilimo, kai temperatūra buvo šiek tiek aukštesnė nei dabar („klimato optimumas“; žr. 5.16 pav.). Panašią situaciją palinologai atranda ir Šiaurės Amerikoje (5.18 pav.).

5.3 lentelė. Lietuvos ekologinių bendrijų kaita holocene laikotarpiu (Kabailienė, 1990).

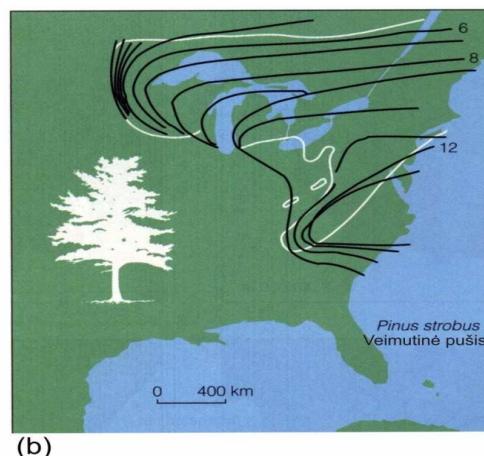
Prieš... tūks-tančių metų	Ekologinės bendrijos
12	Arktinė Tundra
11	Tipiška ir krūmokšnių tundra
9,5	Miškatundrė
7	Spygliuočių miškai (taiga)
3,5	Plačialapiai miškai
3,2–0	Mišrieji miškai



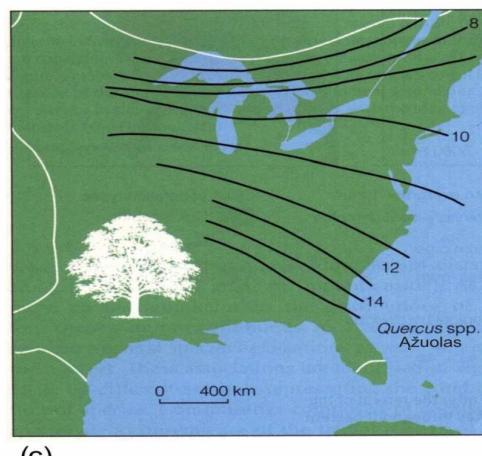
5.17 pav. Po ledynmečio Lietuvoje vyko pirminė sukcesija: iš pradžių išsikūrė daug tundrai būdingų augalų, ją vėliau pakeitė tai-gai, arba spygliuočių miškams, būdingi augalai, o šiuos – mišrieji miškai. Apytikrė Lietuvos geografinė platuma (55°) pažymėta punktyru. Kreivės žymi apytikrė to ar kito biomo (ekosistemos tipo) šiaurinio pakraščio padėtį, o ledyno atveju – pietinę.



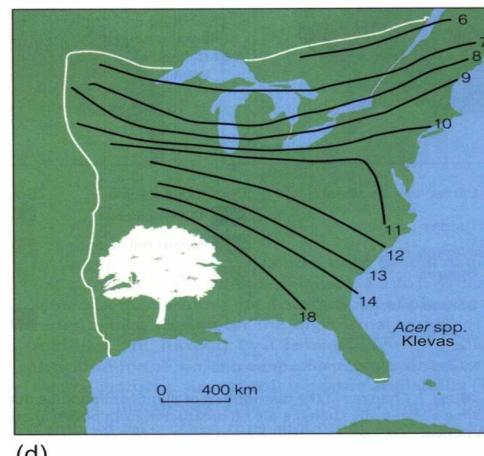
(a)



(b)



(c)



(d)

5.18 pav. Keturių medžių genčių iš Šiaurės Amerikos migracijos eiga po-ledynmečiu: a – eglė, b – veimutinė pušis, c – ažuolas, d – klevas; juodos linijos žymi šiaurines arealo ribas, o skaičiai šalia jų – prieš kiek tūkstančių metų tos ribos egzistavo; balto linijos rodo dabartinius arealus (Smith, Smith, 200; pgl. Davis, 1983).

Taigi atšilimas holoceno laikotarpiu buvo toks spartus, kad jis greičiausiai suardė harmoniją tarp klimato ir organizmų (jei jos tuo metu būta). Nesugebėjimas adekvačiu greičiu migruoti turėjo daugelį organizmų pasmerkti egzistuoti suboptimaliomis sąlygomis.

Antra vertus, būtų klaidinga galvoti, kad į klimato pokyčius ekologinė bendrija reaguoja kaip vienisas vienetas. Nors vienoje vietovėje koegzistuojantys augalai ir pasidaliję nišas, t. y. atskirų rūsių poreikiai skiriasi, bet tai nereiskia, kad jos kooperuoja, taigi negali apsieiti viena be kitos. Kiekvienna augalų rūsis, ypač viršutinio ardo medžiai, dėl palyginti didelio savarankiškumo ir skirtingo gebėjimo plisti reaguoja į klimato kaitą individualiai, tad ekologinė bendrija neslenka vienu frontu tarsi gamtos kariuomenė. Amerikiečiai, pavyzdžiu, parodė, kad holoceno laikotarpiu suktaspyglė pušis keliavo šiaurės kryptimi maždaug 180 m per metus greičiu, tuopa ir drebulė – 260 m per metus, eglės – 140 m per metus, ažuolai – 130 m per metus, karios – 120 m per metus (Barnes et al., 1998). Amerikinis bukas migravimo gerokai lėčiau nei kiti *Fagaceae* šeimai priklausantys paukščių platinami medžiai – ažuolas ir kaštaineris. Turint omenyje, kad klimato zonas judėjo maždaug 230 m per metus greičiu, reikėtų daryti išvadą, kad paskui jas galėjo spėti tik tuopos ir drebulės – jų sėklas yra lengvos ir plačiai paskleidžiamos vėjo. Kita vertus, netgi šių medžių slinkimą šiaurės kryptimi galėjo riboti lėti dirvodaros procesai, juk ledynui pasitraukus, apsinuogindavo plikos uolienos, dirvos nebuvvo.

Dėl šios priežasties – individualios reakcijos į klimato pokyčius – koadaptuoti rūsių deriniai (jei tokia koadaptacija iš viso galima nuolat kintančiomis sąlygomis) bendrijos kraustymosi iš vienos vietas į kitą laikotarpiais neišvengiamai suirdavo. Pokyčio paveiktoje teritorijoje susiformuodavo savotiška monzaika, sudaryta iš rūsių, priklausančių skirtingo tipo ekosistemoms: vienos rūsys dar neišvykusios, kitos – dar neatvykusios. Pavyzdžiu, europinis kukmedis, kažkada augęs Lietuvos miškuose, vėliau „iškeliamo“ į pietus, kur jam, šiltamēgiui, ir priklauso būti; o beržas keružis klimatui šylant „keliamo“ priešinga linkme, nes yra šalto klimato augalas. Vargu ar teisinga būtų galvoti, kad prieš 3 000 metų Lietuvoje augo tokie patys ar labai panašūs į dabartinius mišrūs miškai, o prieš 7 000 metų būta tipiškos taigos, kokios esama, tarkim, dabar Šiaurės Europoje. Todėl kai kas tokias bendrijas, besiskiriančias nuo įprastų, klimaksinių, bendrijų vadina neturinčiomis analogu (angl. *no-analog communities*), nors gal teisingiau jas būtų vadinti **tranzitinėmis bendrijomis**. Kai kurie specialistai netgi tvirtina, kad ir šiandien Šiaurės ir Šiaurės Vakarų Europoje augalija nėra nusistovėjusi: ne visos rūsys, kurioms šiame regione „priklausytų“ augti, yra pasiekusios jį iš piečiau esančių regionų, kur jos buvo atsidūrusios ledynmečiu. Visai galimas dalykas, kad būtent tuo aiškintina labai menka, palyginti su kitaip panašaus klimato regionais, sumedėjusių augalų įvairovė Europoje. Mat mūsų žemyno bėda dar ir ta, kad organizmų migracijai pietų–šiaurės kryptimi kliudo vakarų–rytu kryptimi išsidėsčiusios kalnų grandinės (Sudetų kalnai, Karpatai, Alpės), tai nebūdinga, tarkim, Šiaurės Amerikai.

Visa tai dar labiau kvestionuoja ir taip jau gerokai nukentėjusių per pastaruosius kelis dešimtmečius klimaksinės bendrijos sampratą. Jei norma yra ne klimato pastovumas, o jo nuolatinė kaita, tai ir stacionarumą pasiekti nėra taip paprasta jau vien todėl, kad tam reikėtų ilgo, bent kelių tūkstantmečių trukmės, laikotarpio, kurio metu aplinka žymiai nesikeistų. Turint omenyje tą akivaizdų faktą, kad tokio stabilumo gamta savo bendrijoms nebuvo linkusi suteikti, reikėtų padaryti visai tikėtiną išvadą, jog bendrijų kraustymasis iš vienų vietų į kitas, ypač aukštutinėse platumose, galimas dalykas, iš viso niekada nesibaigdavo, jis nepasibaigęs ir dabar.

Taigi palinologiniai ir kai kurie čia nepaminėti biogeografiniai tyrimai, atliki pastaraisiais metais, pasėjo mintį, kad tarp organizmų, ypač nesugebančių greitai migruoti (plisti), iš vienos pusės ir klimato iš kitos – nebūtinai yra visiška sankaika. Optimalios sąlygos realybėje daug rečiau pasitaiko nei suboptimalios. Nėra jokių abejonių, kad dėl nesugebėjimo sparčiai migruoti daugelis rūsių gyvena ne ten, kur jų augimas ir dauginimasis gal būtų sėkmingesnis, o ten, kur jas nulėmė gamtos istorija. Tiesa, teorija sako, kad tokios rūsys turėtų evoliucionuoti ir taip vėl atgauti optimumą, tačiau akivaizdu ir tai, kad ne visos rūsys geba tokiu būdu sparčiai prisitaikyti. Šiame kontekste darosi suprantamesnis tas faktas, kad svetimžemės rūsys kartais puikiai aklimatizuojasi ir netgi būna pranašesnės už vietines (žr. Sax et al., 2007).

Bendrijų kaitą inicijuoti gali ne tik naujo sausumos ploto ar naujo ežero atsiradimas, ne tik gaisrai ar iškirtimas (miško), bet ir klimato kaita. Kadangi klimatas keičiasi nuolat, mes neturime daug pagrindo tvirtinti, kad toje ar kitoje vietovėje sukcesija jau nebevyksta. Dėl šios aplinkybės klimakso konceptijos taikymas praktikoje tampa dar labiau komplikuotas, nei buvo viso labo prieš 20–30 metų. Tačiau dar svarbesne (bent jau ekologijos teorijai) reikėtų laikyti pastaraisiais metais gautą išvadą: daugelis rūsių gyvena suboptimaliomis klimato sąlygomis, nes negali nei reikiamu greičiu migruoti į jiems palankesnes vietoves, nei greitai evoliucionuoti.

Žymi klimato kaita turėtų sukelti ir pokyčių populiacijų genetinėje struktūroje. Gamtinėse augalų ir gyvūnų populiacijose paprastai egzistuoja išsilaikanti iš kartos į kartą genotipų įvairovė (**genetinio polimorfizmo** reiškinys). Daugelyje populiacijų, pavyzdžiui, galima aptikti sąlyginai šaltamėgių ir šiltamėgių genotipų. Ši įvairovė greičiausiai yra palaikoma metinių ir (ar) daugiametinių temperatūros svyravimų, aplinkos sąlygų erdvinio mozaikiškumo. Tikėtina, kad klimatui šylant šiltamėgių genotipų dažnis turėtų didėti, o šaltamėgių – mažėti. Taip dėl preegzistuojančios įvairovės kai kurių rūsių populiacijos gali nesunkiai pristaikyti prie klimato pokyčių niekur nemigruodamos. Tačiau kai tie pokyčiai yra labai žymūs, tinkamų genotipų gali neatsirasti, tokiu atveju rūšis gali būti išstumta iš to ar kito regiono visiškai. Tačiau klimato pokytis sąlygoja gamtinę atranką, veikiančią ir kita kryptimi, būtent, pranašumą turėtų igyti genotipai, gebantys greičiau už kitus plisti, migruoti kartu su savo klimato zona.

Visa tai verčia galvoti, kad, tarkim, ta pušų populiacija, kuri auga Čikagos apylinkėse ar Lietuvoje, nebūtinai yra genetiškai identiška tai, kuri gyvavo šiose teritorijose viso labo prieš kelis tūkstantmečius (Barnes et al., 1998).

5.11. MAŽOJI SUKCESIJA

Kai brandžiame miške seną medį nutrenkia žaibas arba kai jis žūsta nuo vėjavartos ar ligų, lapijoje susidaro ženkli properša ir santykiai tarp šešelyje augusių augalų pradeda keistis. Išdygsta ir pradeda augti tie, kurie tokios galimybės dėl šviesos ir maisto medžiagų stokos anksčiau neturėjo, taigi augalų įvairovė dažniausiai metai iš metų gausėja. Tačiau laikui bėgant vis didesnį pranašumą įgauna vienos ar kitos rūšies medelis, jis pradeda gožti šviesą, tad įvairovė vėl pradeda mažėti. Dar po kiek metų, vyraujančiam medeliui išaugus į aukštą medį, lajos susiglaudžia, ir žemutiniuose arduose vėl įsivyräuja ūksminiai augalai kaip ir kažkada, kai dar buvo gyvas senasis medis. Taigi tokiai atvejais mes matome vaizdą, labai panašų į tipišką antrinę sukcesiją. Yra tik mastelių skirtumas. Todėl tokio tipo bendrijų kaita kartais vadinama **mažaja sukcesija**.

Kai padvesia, tarkim, koks nors žinduolis, jo maitoje taip pat vyksta sukcesija (Dajoz, 1972). Pagrindinį darbą, jei niekas nesutrukdo, atlieka vabzdžiai. Pirmiausia į maitos odą kiaušinius padeda musės *Musca*, *Calliphora* ir *Cyrtoneura*, jų lertos pasirodo po savaitės. Kai maita pradeda skleisti amoniako kvapą, čia apsigyvena kitų genčių musės: *Lucilia* ir *Sarcophaga*. Paskui pasirodo vabalai *Dermestes* ir drugeliai *Aglossa*. Pastarųjų viškrai minta poodiniaisiais riebalais. Dar vėliau maitą kolonizuoją *Necrobia*, *Hister*, *Saprinus*, *Silpha*, *Necrophorus* genčių vabalai ir musės *Piophila*, *Ophrya*, *Phora*, *Lonchaea*, *Tyreophora*. Kai maita jau gerokai apirusi, ją apipuola erkės *Tyroglyphus* bei *Uropoda* ir vabalai *Attagenus* bei *Anthrenus*. Pačiose paskutinėse stadijose pasirodo vabalai *Ptinus* ir *Tenebrio*. Jie švariai nugramdo višus kaulus. Tai irgi mažoji sukcesija. Tiesa, tai jau kiek kito tipo sukcesija – vienas kitą laikui bėgant keičia skaidytojai, o ne gamintojai. Todėl tokią bendrijų kaitą kartais vadina **heterotrofine sukcesija**.

Kai medis žūsta nuo gaisro ar ligų, jo kamieną apipuola skaidytojai: vabzdžiai bei jų lertos, kiti bestuburiai, grybai. Bet ir čia esama savos tvarkos. Iš pradžių žievę ir medieną doroja vabalai, priklausantys *Pyrrhidium*, *Phymatodes*, *Anthaxia* ir *Rhagium* gentims (Dajoz, 1972). Dar po metų ar dvejų prie jų prisijungia *Morimus*, *Scolytus*, *Platypus* ir *Anobium* genčių vabalai. Jie pritraukia plėšriųjų vabalų iš *Ditoma* ir *Platysoma* genčių. Dar po kelių metų išplinta papuvusiomis kamieno dalimis mintantys vabalai: *Pyrochroa*, *Helops*, *Melasia*. Savo ruožtu šie pritraukia naujų plėšriųjų vabzdžių. Skaidytojų ir jais mintančių įvairovė paprastai gausėja, nors pradinėse stadijose vyrausios rūšys ir užleidžia vietą kitoms. Galų gale

kamienas, padedant kai kuriems kitiems bestuburiams ir grybams, suyra galutinai, ir visos tame buvusios maisto medžiagos sugrižta į dirvą ir atmosferą.

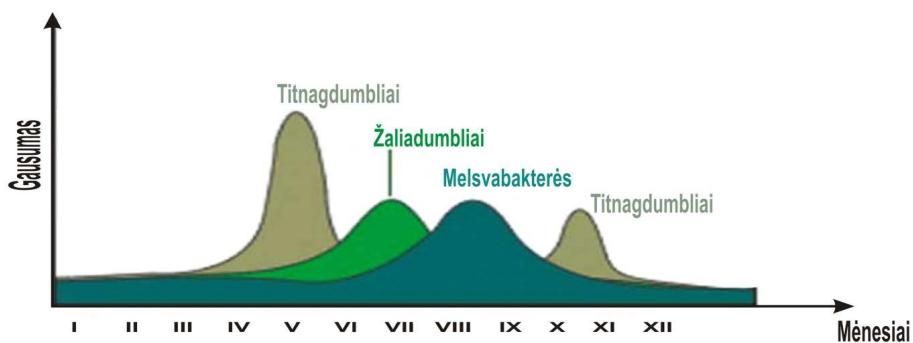
Net ir nukritęs lapas ar šakelė yra skaidomi ne iš karto, o etapais, kurių kiekvienam būdingi savi skaidytojai. Nors konkretauslapo ar šakelės virsmus nuo pradžios iki galio stebeti galima nebent atliekant eksperimentą, kuris turėtų tėstis metus ir daugiau, ši procesą dirvotyrininkai pastebi ir erdvėje, tyrinėdami dirvos horizontus (5.5 pav.). Virš dirvos esančių sluoksnį, kuriame gausu nuokritų, dirvos specialistai vadina organiniu (O) horizontu. Tai miško paklotė, jos storis siekia kelis centimetrus, ne daugiau. Joje po šviežiomis nuokritomis esama ir susmulkintų bei pusiau suskaidytų liekanų. Čia gausu gyvūnų – lapų smulkintojų (oribatidinių erkių, sliekų, vėdarėlių, dviporiakoju šimtakojų, vabzdžių ir jų lervų, nematodų, plautinių moliuskų), bakterijų, pirmuonių ir grybų, puolančių negyvus lapus ir šakeles. Po šiuo sluoksniu slypi A horizontas, dar vadinamas viršutiniu dirvos sluoksniu, arba tiesiog dirvožemiu. Jo storis gali siekti 10 cm ir netgi daugiau, iki kelių metrų. Šio sluoksnio viršutinėje dalyje lapų ar spyglių jau nerandame, jie suskaidyti iki galio, tačiau pusiau surusiu šakelių dar esama. Čia vyrauja kiti skaidytojai, daugiausia tie, kurie skaido celiuliozę ir ligniną, taigi jie yra skaidymo proceso pabaigos organizmai. Suprantama, be skaidytojų, čia gausu ir jais mintančių organizmų. A horizontas – tai sluoksnis, kuriame humuso, pusiau suskaidytų organinių medžiagų, yra daugiausia, būtent jis ir nudažo dirvą tamsiai. Tačiau humusas ne tik susidaro, jis dar ir skaidomas iki biogenų, o šiuos arba susiurbia augalų šakniaplaukai arba jie yra išplaučiami vandens ir pakliūva į gruntuvinus vandenius. Dar kita dalis palieka dirvą anglies diokso ar molekuliniu azoto pavidalu. Galų gale, skverbdamiesi dar giliau, į podirvį (B horizontą), organinės medžiagos, kaip ir skaidytojų, randame visai nedaug, nors biogenų, išplautų iš viršutinių horizontų, čia dar yra. Užtart gausu molio, smėlio, žvyro ar kitų pamatinės uolienos fragmentų.

Taigi gilyn mes aptinkame vis senesnę, anksčiau deponuotą, organinę medžiagą. Kinta ir jos kiekis, cheminė sudėtis, o šiuos pokyčius lydi vyraujančių rūšių kaita. Šviežios organinės nuokritos laikui bėgant grimzta gilyn, nes kasmet yra užklojamos vis naujomis nuokritų porcijomis. Tačiau nei O, nei A horizontas brandžioje dirvoje nestoreja, nes senesnė organinė medžiaga virsta biogenais, o šie keliauja į fotosintetinčius audinius, kad po kiek laiko vėl virštų nuokritomis. Tiesa, turtingoje, gausioje sliekų, kurmių ir kitų „purentojų“ dirvoje senesnis detritis yra nuolat permaišomas su naujesnėmis jo porcijomis, tad ribos tarp skirtingo amžiaus horizontų linkusios niveliuotis, nors ir ne tiek, kad visiškai išnyktų.

Sukcesija vyksta nuolat ir visur, ne tik po mūsų kojomis. Net obuolio graužtas, atsainiai mūsų numestas, tuo pat pavirsta sukcesijos židiniu. Žodžiu, apie bendrijų kaitą, arba sukcesiją, galima kalbėti nepriklausomai nuo to, didelį ar mažą mastą erdvėje įgautų tas ar kitas sukcesinis procesas, svarbu, kad stebėtume imigracijos ir kolonizacijos procesus, paprastai lydimus vyraujančių rūšių kaitos.

Bet kokios laisvosios nišos, arba vartotojo neturinčio ištekliaus, atsiradimas stimuliuoja įsikūrimą organizmų, kurie šiuos išteklius panaudoja savo biomasei auginti. Todėl sukcesija vyksta ne tik ežere, miško masyve ar aplieistame lauke, jos apimtys gali būti ir visai nedidelės, kartais – mikroskopinės. Sukcesiją galima stebeti praktiškai visur, ji yra nuolatinė mūsų palydovė, net ir buityje.

Dar vienas mažosios sukcesijos pavyzdys – **sezoninė sukcesija**. Ji būdinga tik bendrijoms ar gildijoms, sudarytomis iš rūsių, kurių generacijos trukmė yra nedideli, tarp 2–3 savaičių. Pavyzdžiui, gerai žinoma, kad ežeruose, esančiuose vidutinio klimato juostoje, skirtingais sezonais vyrauja skirtinges fitoplanktono rūsys (5.19 pav.). Kurį



5.19 pav. Sezoninės sukcesijos pavyzdys: keičiantis metinei vandens temperatūrai ir kitoms aplinkos sąlygomis, pranašumą įgyja kaskart kitos fitoplanktoną sudarančios rūsys, tiksliau – jų grupės.

laiką ekologams buvo ne visai aišku, kas sukelia šią sukcesiją ir kas palaiko tokią nemenką rūsių įvairovę – mat vienu metu ir vienoje vietoje gali egzistuoti keliausdešimt fitoplanktono rūsių. Dabar jau neabejojama, kad šiu rūsių poreikiai nėra vienodi. Tokiais atvejais sakoma: jų ekologinės nišos skiriasi. Vienos iš jų yra salyginai šaltamègés (titnagdubliai), kitos (melsvabakterės) – šiltamègés, o žaliadumbliai užima tarpinę poziciją. Skiriasi ir jų poreikiai biogenams, šviesai, ir šie skirtumai pasireiškia netgi kiekvienoje iš šių sistematinių grupių. Todėl, keičiantis aplinkai, dauginimosi pranašumą įgyja tai vienos, tai kitos rūsys, ir nė viena iš jų nesinaudoja absoliučia pirmenybe prieš kitas. Visa tai leidžia galvoti, kad rūsių įvairovė šiuo atveju yra savotiškas atsakas į aplinkos įvairovę, jos kintamumą bégant laikui, ir jei aplinka nesikeistų, turėtų išnykti ar sumažėti ir rūsių įvairovė. Eksperimentai su Konstancos ežero fitoplanktonu parodė, kad ši prielaida teisinga: dirbtinai panaikinus aplinkos salygą (fosforo koncentracijos vandenye) kintamumą bégant laikui, stipriai sumažėjo ir rūsių skaičius imtyje (Sommer, 1984). Autoriaus teigimu, dar mažiau rūsių iš buvusių imtyje keliausdešimties liktų, jei būtų panaikintas kitų aplinkos salygų kintumas. Panašu, kad toks pat dësningumas būdingas ne tik fitoplanktonui, bet ir bakterioplanktonui bei bakteriobentosui.

Sukcesiją sukelia ne tik ilgalaikė kryptinga klimato kaita, bet ir abiotinių salygų svyravimas apie tam tikrą vidurkį iš sezono į sezoną arba iš metų į metus. Bendrijos ir gildijos, atrodo, nebogai prisitaikiusios prie tokio keitimosi: jas sudarančios rūsys ir genotipai dažnai būna specializuoti abiotinių salygų atžvilgiu, todėl gali pavaduoti vienas kitą joms keičiantis.

Tačiau nereikėtų pamiršti, kad šalia rūsių įvairovės egzistuoja ir genotipų įvairovė (polimorfizmas). Todėl iš sezono į sezoną gali keistis ne tik populiacijų dydžiai, bet ir preegzistuojančių genotipų dažniai populiacijose. Pavasarį pranašumu turėtų naudotis šaltamègiai genotipai, jei tokį esama, o vasaros antroje pusėje – šiltamègiai. Tokia genotipų dažnio kaita – **sezoninė atranka** – iš tikrujų buvo aptikta kai kuriuose organizmuose, kurių generacijos trukmė yra per trumpa, kad populiacija iš tokios genotipų dažnio kaitos galėtų turėti kokios nors naudos (Lekevičius, 2007). Mikroevoliucijos šiuo atveju nėra (nors gamtinė atranka dirba), mat populiacijų genetinė struktūra iš metų į metus nesikeičia, ji tik svyruoja sekdamas paskui aplinkos pokyčius. Nesvarbu, vadinsime tokią kaitą ekologine sukcesija ar ne, jos reikšmingumu abejoti netenka.

5.12. KARTAIS SUKCESIJAI TALKINA EVOLIUCIJA

Rašydami apie tipiškus pirminės bei antrinės sukcesijos atvejus, mes akcentavome, kad ilgainiui sukcesija pagimdo maždaug tokias bendrijas, kaip ir tos, iš kurių atvyksta kolonistų. Jokių evoliucinių pokyčių tam nereikia. Prisiminkite, pavyzdžiu, Krakatau salos atvejį: tereikėjo vos šimto metų, ir kolonistai – iš greta esančių salų atvykę augalai, mikroorganizmai ir gyvūnai – atstatė atogrąžų mišką. Kiek kitokia situacija susidaro tada, kai dėl vienų ar kitų priežasčių imigracija tampa mažai tikétinu įvykiu. Tokiais atvejais bendrijos surinkimo procesas gali tapti labai lėtas. Pavyzdys gali būti vulkaninės kilmės salos, iškilusios toli nuo rūsių šaltinio. Tokiose salose sukcesija (imigracija ir kolonizavimas) gali netgi vykti lėčiau nei evoliucija, t. y. naujų rūsių atsiradimas *in situ*, vietoje. Kitaip tariant, jei sala yra nutolusi nuo artimiausio rūsių šaltinio, tarkim, per kelis šimtus ar kelis tūkstančius kilometrų, naujos rūšies imigracija gali tapti mažiau tikétinu įvykiu nei naujos rūšies atsiradimas iš bet kurios atvykėlės evoliucijos būdu.

Savo atsiradimo momentu visos rūsys tiesiog pagal apibrėžtį yra endeminės, nes atsiranda nedidelėje, ribotoje teritorijoje. Vėliau daugelis jų, ypač atsiradusios žemyne, plinta, plėsdamos savo arealą ir įsiliédamos į kitas bendrijas. Taip jos praranda endeminį statusą. Salose plitimą riboja gamtiniai barjerai tapęs vandenynas, tad čia atsiradusių rūsių arealas galimių plėstis turi nedaug. Atvykimas iš kitų salų ar žemyno taip pat tampa mažai tikétinu įvykiu.

Evolucionistai (Shluter, 2000; taip pat žr. Lekevičius, 2000 ir 2002) neabejoja, kad laisvujų nišų buvimas, tarkim, naujai iškilusioje saloje, stimuliuoja evoliuciją, taigi ji vyksta kur kas sparčiau, nei įprasta. Jei tokiai nišų yra daugybė (tai mes matome naujai iškilusioje saloje), kalbama apie **adaptyviajā zoną**. Bet kokia mutacija ar rekombinacija, padedanti ją okupuoti, yra skatinama gamtinės atrankos. Kai

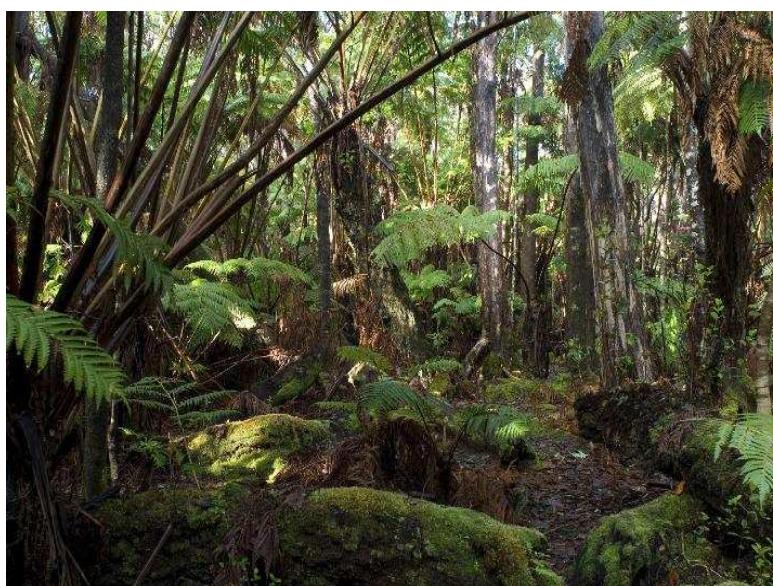
po diversifikacijos (rūšių pagausėjimo evoliucijos būdu) laisvų ištaklių nebelieka, sparčią evoliuciją pakeičia lėta, įprastinė evoliucija. Kai rūšis, imigravusi į vietovę, kurioje esama daug laisvų ištaklių, arba laisvujų nišų, per palyginti trumpą laiką prigamina nemažą skaičių naujų rūsių, tokiu atveju kalbama apie **adaptyvią radiaciją**. Kita tos rūšies populiacija, pasilikusi tėvynėje, paprastai nieko panašaus nepatiria greičiausiai todėl, kad čia nėra laisvų ištaklių, jie visi jau seniai turi savus vartotojus. Vargu ar tai reiškia, jog pastaroji populiacija prarado savybę produkuoti paveldimas variacijas; jos tiesiog yra negailestingai šalinamos atrankos, kurios vaidmenį visų pirma atlieka gausūs konkurentai.

Šios teorinės prielaidos, atrodo, visiškai pasitvirtina: endeminių rūsių skaičius pasižymi tendencija gausėti didėjant atstumui iki artimiausio rūsių šaltinio. Tokių rūsių visai nėra arti žemynų esančiose vulkaninės kilmės salose. Ir atvirkščiai, salose, nutolusiose nuo artimiausio rūsių šaltinio per šimtus kilometrų, tokių rūsių būna daug.

Šiems teiginiams iliustruoti bene geriausiai tinka Havajų salyno apgyvendinimo istorija. Šis salynas nuo artimiausio žemyno (Šiaurės Amerikos) nutolęs 4000 km, nors nedidelių salų esama ir arčiau, į pietus ir į vakarus nuo salyno. Havajų salų amžius svyruoja nuo 30 iki 0,6 mln. (Didžioji sala) metų, tiesa, dalies jų jau nebéra: kažkiek gyvavusios ir turėjusios savą biotą ilgainiui vėl paniro po vandeniu. Salų kilmė – vulkaninė; metinis kritulių kiekis, priklausomai nuo vietas, svyruoja nuo 450 mm iki 13 000 mm. Manoma, kad, esant tokiems atstumams, žiedinio žolinio augalo imigracijos ir įsikūrimo tikimybė yra viena per maždaug 100 000 metų, bestuburio – viena per maždaug 70 000 metų, paukščio – per milijoną metų. Žin duolių, kaip ir medžių, kurių dauguma, kaip žinia, plinta stambiomis sėklomis, imigracijos tikimybė dar mažesnė. Suprantama, kad apsigyventų mikroorganizmai ar sporiniai augalai, tiek daug laiko neprireikė. Pirmosios, apgyvendinusios plikas, tik ką atsiradusias salas, buvo greičiausiai melsvabakterės, kerpės, dumbliai, samanos ir paparčiai. Visai galimas dalykas, kad šie organizmai sporą ar kitu pavidalu atkeliaavo patys, palankaus galingo vėjo nešami. Iš 168 rūsių paparčių, augančių Havajuose, beveik pusė turi artimų giminaičių Indo-Malajų regione, ir tik 12 % – Amerikoje (Cox et al., 1973). Taigi paparčių tikriausiai daugiau atkeliaavo iš pietų ir vakarų pusės, pasinaudodami salomis kaip tiltais, nei iš rytu, kur už kelių tūkstančių kilometrų plyti žemynas. Panašiai keliaavo ir sėkliniai augalai: iš 1729 rūsių, porūsių ir varietetų 40 % yra artimi arba identiški Indo-Malajams, tik 18 % – Amerikos žemynui. Lengvų sporą ir sparnuojujų sėklų greičiausiai atnešdavo stiprūs vėjai, dar kita dalis patekdavo per jūros sroves arba kartu su užklydusiais paukščiais. Manoma, kad būta apie 400 savaiminių „užsėjimų“. Dar kitų paparčių ir sėklinių augalų pateko į salyną kur kas vėliau žmogaus dėka.

Ir vis dėlto „vietinės gamybos“ augalų Havajuose yra daugiau, nei būta sėkmingų atvykėlių iš kitur. Tarp vietinių samanų randama 46 % endemikų, tarp paparčių – 70 %, tarp žiedinių augalų – 91 %, tarp plikasėklių – 91 %.

Vienos pirmųjų iš augalų prieš maždaug 13 mln. metų į Havajus atsikraustė lobelijos (katilėlinių, arba *Campanulaceae*, š.). Per šį laikotarpį jos produkavo 126 endemines rūšis, tarp kurių esama skrotolinių ir sukulentinių formų, krūmų, medžių, epifitų ir vijoklių. Ir, atrodo, tam pakako vieno vienintelio kolonizacijos akto (Givnish et al., 2009), nors šio atvykėlio tapatybė ir tėvynė nėra žinoma. Neaišku netgi, ar tai buvo žolinė, ar sumedėjusi forma (pastaroji tarp katilėlinių augalų reta, nors ji atsirado anksčiau nei pats Havajų salynas).

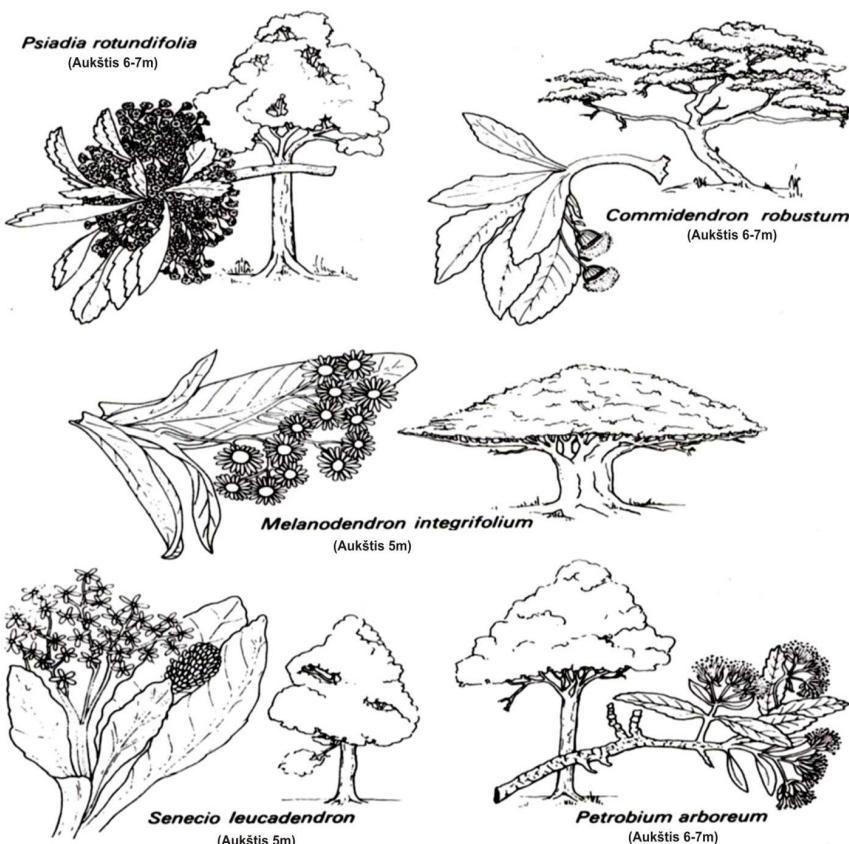


5.20 pav. Drėgnasis Havajų miškas, atsiradęs kolonizavimo (sukcesijos) ir evoliucijos *in situ* būdu.

Ilgainiui lobelijos Havajuose suformavo gana neįprastus miškus (5.20 pav.). Tokią lobelijų gausą botanikai aiškina tuo, kad į Havajus pirmiau pakliuvo jos, o ne žemynuose išplitusios jų konkurentės – orchidėjos, kurioms salyne atstovauja vos kelios rūšys. Visai galimas dalykas, kad orchidėjoms nepasisekė ne tik todėl, kad atkeliaavo vėliau, bet ir todėl, kad atkeliaudavo be būtinų joms daugintis vabzdžių apdulkintojų, tad daugintis negalėdavo. Šių gyvūnų iš tikruju Havajuose stokojama, gal todėl čia vietines lobelijas ēmėsi apdulkinti paukščiai – prieš maždaug 5 mln. metų atsiradusios gēlinukės (angl. *honeycreepers*) iš endeminės *Drepanididae* šeimos Havajuose.

Prieš kelis milijonus metų į Havajus iš Šiaurės Amerikos pakliuvo ir viena astrinių (*Astraceae*) šeimos rūšis, pirmoji atvykėlė iš šios šeimos. Per tą laiką ji produkavo 28 naujas rūšis, botanikų priskiriamas trims endeminėms gentims: *Dubautia*, *Argyroxiphium* ir *Wilkesia*. Nepaisant giminiškumo, tai labai stipriai besiskiriančios viena nuo kitos rūšys, jos varijuoją nuo gležnų žolių, panašių turbūt į hipotetinę pirmtakę, iki krūmų, skrotelinių formų, lianų ir netgi didelių medžių. Tuo labiau stebétina, kad daugelis iš šių rūšių neprarado gebėjimo produkuoti tarprūšinius ir netgi tarpgentinius hibridus – tą parodė botanikų atliliki eksperimentai. Šios 28 rūšys, panašiai kaip ir vietinės lobelijos, specializavosi augti įvairiose augavietėse, pradedant nuo vietovių, kur iškrinta labai nedaug kritulių, todėl gali tarpti tik žolės ir krūmeliai, iki kur kas gausiau lietaus maitinamų vietų, kur gali augti miškas. Taigi drėgnuosius Havajų miškus suformavo ne tik lobelijos, bet ir ramunėlės! (Žodži „ramunėlės“ botanikai šiuo atveju vartoja vaizdumo dėlei, nes néra jokio pagrindo galvoti, kad šių trijų genčių pirmtakas buvo būtent ramunė, vieną iš *Astraceae* šeimos augalų.)

Kažkas analogiško déjosi ir kitose atokiose vietovėse, pavyzdžiui, Šv. Elenos saloje (Pietų Atlantas, paatogrąžiai (subtropikai, iki vakarinio Afrikos kranto 1950 km; kilmė – vulkaninė; amžius – 14 mln. metų; metinis kritulių kiekis – 175–1050 mm). Vienos iš pirmųjų atvykėlių, pasiekusių šią salą, greičiausiai buvo 4 rūšys žolinių augalų, priklausančių astriniams. Nesutikusios konkurentų pasipriešinimo, jos divergavo, produkuodamos ne tik naujų žolinių formų, bet ir krūmų bei medžių (endeminės *Commidendron*, *Melanodendron* ir *Petrobium* gentys; endeminės rūšys, priskiriamos ne tik šioje saloje, bet ir kitose pasaulio vietose paplitusioms *Psiadia* ir *Senecio* (liet. žilė) gentims; 5.21 pav.). Naujų rūsių, tarp jų ir sumedėjusių, produka vo taip pat ir vėliau atvykę į salą kiti augalai: sumedėję paparčiai, karpažolės, sterkulijos. Iš vietinių maždaug 60 augalų rūsių endeminėmis laikomos 45. Jos ilgainiui ir suformavo nedidelio ploto, bet ryškiai besiskiriančias bendrijas: pusdykumes, sausuosius krūmynus (skrubą), sausajį mišką, šlapiajį mišką ir drėgnajį kalnų mišką (angl. *cloud forest*).



5.21 pav. Kai kurie Šv. Elenos salos medžiai, atsiradę *in situ* iš astrinių šeimos žolinių pirmtakų. Atkreipkite dėmesį į neįprastus medžiams „ramunių“ žiedus, būdingus kurioms iš šių rūsių (Cox et al., 1973).

Šiek tiek kitaip bendrijos buvo komplektuoamos Galapagų salyne (Ramusis vandenynas, pusiaujas, 972 km į vakarus nuo Ekvadoro Pietų Amerikoje; kilmė – vulkaninė; amžius – 3–5 mln. metų; klimatas – karštas ir sausas, išskyrus aukštumas, kurios gauna drėgmę iš debesų). Mat šiuo atveju sėkmės lydimų kolonizatorių, atrodo, būta mažiau. Todėl Galapaguose, skirtinėse bendrijose – nuo sausų krūmynų žemumose iki drėgno

miško aukštumose – auga sumedėjė augalai, priklausantys tai pačiai *Scalesia* (Astraceae š.) genčiai. Tai endeminė gentis. Joje – 15 rūsių, atsiradusių *in situ*, vien krūmai ir medžiai. Visos jos yra išlaikiusios kai kurias savybes, kurios néra būdingos tipiškiems sumedėjusiems augalamams, būtent: neįprastai spartų augimą, minkštą medieną, storą šerdį ir savybę suformuoti žiedus jau kitais metais po išdygimo (šiltnamijoje).

Aukštumose čia auga tankus atogrąžų miškas, bet jis labai jau netipiškas, nes yra suformuotas iš vienos vienintelės rūšies, *S. pedunculata* – gana stambaus medžio, atsiradusio iš „ramunių“ (5.22 pav.). Jis kartais vadinamas ramunių medžiu. Tai labai nepakanti ūksmei (heliofilinė) rūšis. Sparčiai augdami, medeliai produkuoja monodominantinę mišką be pomiškio, nes prasikalę daigai negali ilgai augti po tėvų lajomis. Todėl, atejus laikui, seni medžiai virsta vos ne sinchroniškai, miškas žūsta visas, be liekanos, ir tik paskui iš sėklų išdygę jauni tos pačios rūšies medeliai imasi formuoti naują mišką, tiksliau – naują generaciją. Tikriausiai kažkas panašaus dėtusi lietuviško klimato zonoje, jei vienintelis miško medis būtų, tarkim, paprastoji pušis – ūksmei nepakanti rūšis.

Nors Šv. Elenos sala, Havajai ir Galapagai yra atokiai, juos pasiekdavo ir gyvūnai, ne tik augalai. Tarp jų šiose vietovėse taip pat esama nemažai „vietinės gamybos“ rūsių. Tiesa, daugelis jų yra ant išnykimo ribos, dar kitos, deja, jau išnaikintos per pastaruosius kelių šimtus metų.

Atrodytų, ypač sėkmingai tokias salas turėtų kolonizuoti paukščiai ir vabzdžiai. Entomologai vienu metu pabandė iš laivų, plaukiojančių toli jūroje, specialiais tinkleliais patyrinėti orą. Rezultatai nustebino: į tinklelius pakliuovo išties nemažas skaičius skirtingų rūsių vabzdžių. Tačiau atviroje jūroje pasiekti vietoves, plytinčias už tūkstančių kilometrų nuo kranto, pasirodo, netgi jiems retai pavykdavo. Vienas kitas vabzdys, voras, sraigė ar koks kitas bestuburis galėjo atkeliauti jūra kartu su plūduriuojančiomis medžių šakomis ar augalų kiliomis. Kadangi tokie įvykiai buvo ypatingai reti, evoliucija šiose salose, atrodo, turėjo laiko niekieno netrikdoma savo darbą pradėti ir baigti.

Vulkaninės kilmės salų bendrijos susidaro dviem būdais: sukcesijos ir, esant išskirtinei izoliacijai, sukcesijos ir evoliucijos. Pastaruoju atveju atvykėliai būna tarsi pradinė medžiaga, iš kurios evoliucijos būdu „lipdomi“ trūkstami ekosistemos komponentai. Teorija teigia, kad kai laisvų išteklių nebelieka (tokiu atveju sakoma, kad bendrijos yra prisotintos rūsių, jose néra laisvujų nišų), tiek sukcesija, tiek evoliucija turėtų sulėtėti.

Dauguma mums žinomų dabartinių sausumos ekosistemų, atrodo, yra susidariusios abiem būdais: ir evoliucijos *in situ* (vietoje), ir kolonizavimo. Ekosistemų funkcinės konvergencijos reiskinių greičiausiai byloja apie tai, kad galutinis rezultatas – sukomplektuotos bendrijos funkcinis pavidalas – mažai priklauso nuo bendrijų surinkimo būdo.



5.22 pav. „Ramunių“ miškas Galapaguose. Vienintelis sumedėjęs šio miško augalas – *Scalesia pedunculata* (Astraceae š.) (Wikimedia commons).

Havajuose esama apie 10 000 vabzdžių rūšių, atsiradusių čia, *in situ*, iš 350–400 atvykėlių. I salas kažkaip pakliuvusios 2 tiesiasparnių (*Orthoptera*) rūsys davė pradžią 240 naujų rūšių. Vien tik vaisinių muselių (drozofilų) suskaičiuojama iki 800 rūšių, ir visos jos – endeminės, atsiradusios viso labo iš vienos vienintelės tévinės rūties, kažkokiu būdu patekusios į šias salas prieš kelis šimtus tūkstantmečių. Čia jos rado gausybę niekieno neeksploatuojamų ištaklių. Kai adaptvijoji radiacija baigėsi (o kas žino, gal ji vyksta po šiai dienai?), vaisinės muselės buvo okupavusios gausybę vietų „gamtos ekonomikoje“, tarp jų ir tas, kurios joms visai nepriklauso žemynuose. Vienos jų minta vienais Havajų augalais, kitos – kitaais, vienos eksplatuoją vienas to paties augalo dalis, kitos – kitas, vienos jų minta vaisiais, kitos – žieve, la-pais ar augalų sultimis. Tad nieko nuostabaus, kad daugelio jų išvaizda visai neprimena įprastų mums drozofilų.

Tiek Šv. Elenos saloje, tiek Havajuose ir Galapaguose aptinkama endeminių paukščių rūšių, nors bendras jų skaičius tesiekia keliai dešimt rūsių. Kai kurios iš jų, pavyzdžiu, Darvino kikiliai Galapaguose ir gėlinukės Havajuose, yra plačiai žinomos ir biologų laikomos neblogai ištirtos adaptviosios radiacijos pavyzdžiai. Deja, šie paukščiai patiria labai stiprų žmogaus ir jo introdukuotų gyvūnų spaudimą, daugelis jų jau išnyko, dar kiti yra ant išnykimo ribos.

Tų organizmų grupių, kurių atstovų į salas nepakliuvo dėl nepakankamo gebėjimo plisti, čia ir neaptinkama. Havajuose iki žmogaus pasiodymo visai nebūta sausumos roplių, varliagyvių, o žinduoliams atstovauja tik viena vienintelė šiksnosparnių rūsis. Panaši situacija yra susikloščiusi ir Galapaguose, ir Šv. Elenos saloje. Tiesa, dabar visose šiose salose gausu svetimžemių gyvūnų, pakliuvusiu čia su žmogaus pagalba.

Viena apibendrinamoji išvada yra gana pagrįsta ir aiški: panašu, kad dauguma pasaulio bendrijų buvo komplektuoamos ir sukcesijos, ir evoliucijos būdu. Skirtumas tik toks, kad žemynuose sukcesijos (imigracijos ir įsikūrimo) įnašas paprastai būdavo didesnis nei evoliucijos *in situ*, o stipriai izoliuotose vietovėse, pavyzdžiu, per šimtus kilometrų nuo artimiausio rūsių šaltinio nutolusiose salose, atvirkšciai – evoliucijos įtaka rūsių įvairovei kartais būdavo didesnė nei sukcesijos. Kad šiose salose tokia biologinė įvairovė būtų produkuota vien sukcesijos būdu, t. y. rūsimis atsitiktinai pakliūnant į šias salas iš kitur, būtų prireikę kur kas ilgesnio laikotarpio, mažiausiai – keliai dešimties milijonų metų.

Kita išvada taip pat nekelia abejonių: nors vietinės bendrijos gali būti ir buvo komplektuoamos dviej skirtingais būdais, galutinis rezultatas abiems atvejais būdavo panašus: lokalios ekosistemos yra su-panašėjusios funkciniu požiūriu. Visur mes aptinkame tuos pačius medžiagų ciklus, panašias ekologines piramides ir panašias gildijas. Bent jau niekam dar nepavyko, atrodo, aptiki kokio nors esminio bruožo, kuriuo, tarkim, Havajų ar kito salyno, ekosistemos skirtuosi nuo žemyninių ekosistemų. Skiriiasi rūsys bei jų įvairovė, bet kur kas mažiau – funkcinis ekosistemų pavidalas. Tai pačiai ekologinei funkcijai, aptinkamai žemyne, dažnai yra panaudojama kita medžiaga – endeminės rūsys, kilusios iš neįprastų (žemyno floros ar faunos specialisto akimis žiūrint) pirmtakų.

Galų gale, šie tyrimai leido specialistams padaryti dar vieną svarbią išvadą: tos pasisekimą turėjusios atvykėlės, kurios salose produkavo dešimtis ir šimtus endeminių rūsių, žemyne taip ir liko eilinės rūsys, neiškrėtusios jokių evoliucinių pokštų. Tai tikriausiai byloja apie tai, kad laisva erdvė ir, dar svarbiau – laisvi, niekieno neeksploatuojami ištakliai yra ne tik aplinkybės, lengvinančios įsikūrimą, bet ir galingas naujų rūsių susidarymo, diversifikacijos stimulas – tokių rūsių, kurios viena po kitos pradeda eksplatuoti laisvus ištaklius, ir jų skaičius auga tol, kol laisvųjų nišų nebelieka. Kai taip atsitinka, evoliucija vėl sulėtėja ir savo tempais tampa panaši į vykstančią pirmtakų tévynėje. Mat čia ji jau seniai prigamino tiek konkurentų, kad bet kuriai rūsiai tiesiog nėra kur „pasisukti“. Nėra jokio pagrindo tvirtinti, jog paveldimas kintamumas tokiomis aplinkybėmis išnyksta. Greičiau yra kitaip: tokio pat dažnio mutacijų atsiranda abiejose populiacijose – ir toje, kuri tik ką atvyko į pilną laisvų ištaklių salą, ir toje, kuri liko tévynėje, tačiau pastarojoje jos taip ir lieka nerealizuotos, jas šalina stabilizuojančioji atranka. Vieni draudimai evoliucionuoti, leidimo – nė vieno.

Dėl tos pačios priežasties, reikia manyti, evoliucinių pokštų nekrečia ir rūsys, kurios atkeliauja į salas tada, kai visą laisvą ekologinę erdvę (angl. *ecospace*) jau yra okupavę evoliuciniai kitos atvykėlės palikuonys.

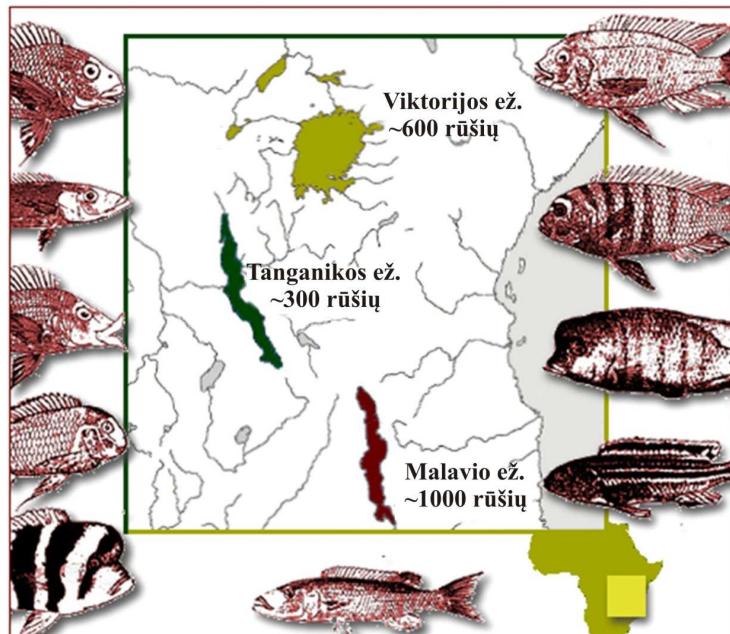
Antra vertus, nėra jokio pagrindo galvoti, kad kokie nors ypač agresyvūs atvykėliai negali tiesiog išstumti tokias naujai iškeptas iš neįprastos medžiagos rūšis iš jau užimtų pozicijų. Apie tokią galimybę vienareikšmiškai byloja, pavyzdžiu, tas faktas, jog Havajuose, Galapaguose ir Šv. Elenos saloje kai kurios žmogaus introdukuotos augalų ir gyvūnų rūšys iš tikrujų gerokai pamažino vietinių rūšių įvairovę, vienos – išstumdamos silpniesnius konkurentus, kitos – tiesiog išnaikindamas kaip maisto šaltinį ar paveikdamos vietines rūšis kitaip, netiesioginiu būdu.

Ar galima laikyti, kad mūsų čia paminėtos atokių vandenyno salų bendrijos buvo visiškai sukomplektuotos prieš jose atsirandant žmogui? Specialistai (Sax et al., 2007), atrodo, linkę į šį klausimą atsakyti greičiau „ne“ negu „taip“. Mat su žmogaus pagalba pakliuvusios į šias salas ir jose išplitusios rūšys dažniausiai neišstumia vietinių rūšių, ypač augalų. Taigi augalų introdukcija greičiau didina, o ne mažina biologinę įvairovę salose. Vadinasi, laisvų ar neviškai panaudojamų išteklių jose vis dar esama. Visai galimas dalykas, kad žmonės aptiko šias salas tebevykstant jų bendrijų savaiminio susidarymo procesui ir į jį įsikišo (o gal nutraukė?).

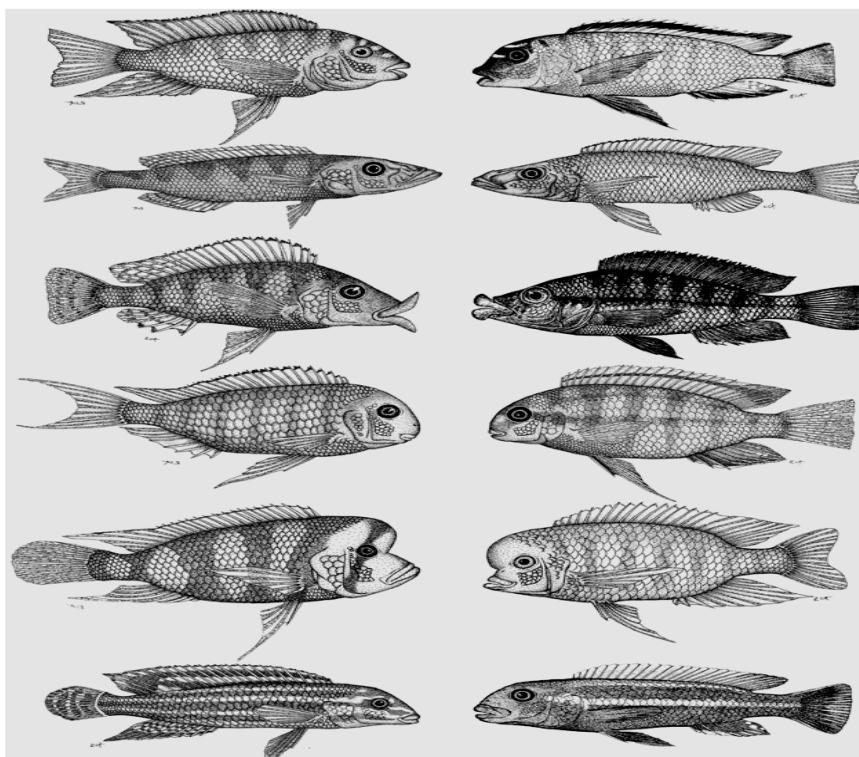
Atokių vandenyno salų apgyvendinimo istorija pateikė biologams ir ekologams stebetinų kuriozų ir privertė pakeisti daugelį nusistovėjusių dogmų. Pavyzdžiu, tapo aišku, kad, esant tam tikroms aplinkybėms, evoliucija gali vykti sparčiau už sukcesiją (kolonizavimą). Ir vis dėlto ekologų, kurie domisi ekologinių bendrijų susidarymu, laukė dar vienas ne mažesnis netikėtumas, kai išaiškėjo kai kurių faktų apie cichlidžių (artimos mūsų ešeriams žuvys) adaptyviajų radiaciją Rytų Afrikos ežeruose.

Šie ežerai atsirado prieš 9–12 mln. (Tanganika), 2–5 mln. (Malavis) ir 250 000 – 750 000 metų (Viktorija). Jie priskiriami Rytų Afrikos rifto ežerams (riftas – tai dėl Žemės plutos skrimo ir skėtimosi į šalis susidaręs platus kanjonas). Dėl geologinių procesų šie ežerai patikimai izoliuoti nuo kitų vandens telkinių, taigi jų situacija panaši į vandenyne, toli nuo artimiausios sausumos, iškilusios naujos salos padėtį. Vienos iš pirmųjų naujuose ežeruose turbūt įsikūrė bakterijos, protistai ir bestuburiai. Vėliau, spėjama, iš tolumų vandens telkinių, turbūt ikrų pavidalu, buvo atneša pirmųjų žuvų – ešeržuvių būriui priskiriamų cichlidžių (*Cichlidae* š.). Tokių „užsėjimų“ būta, atrodo, vos keli: taikant įvairius metodus nustatyta, kad Tanganikos ežero cichlidžių kilmė yra oligofiletinė (iš kelių protėvių), Malavio – monofiletinė (iš vieno protėvio), o Viktorijos – difiletinė (iš dviejų protėvių). Atneštos cichlidės buvo nedidelės višadės žuvys, mitusios turbūt daugiausia augalais ar bestuburiais. Nesutikusios nei konkurentų, nei plėšrūnų, protėvinės formos nepaprastai sparčiai diversifikavo. Prieš kelis dešimtmecius Tanganikoje dar buvo apie 300 endeminių cichlidžių rūsių, Malavio ežere – apie 1000, Viktorijos ežere – apie 600 (5.23 pav.). Nepaisant tokios žuvų gausos, jų nišos (poreikiai) nesutampa, o daugumos jų mitybinės nišos yra nepaprastai siauros. Panašu, kad šios žuvys naudoja visus prieinamus išteklius, net negaujius ir sunkiai pasisavinamus.

Visuose trijuose ežeruose randama tokį mitybinių gildijų: augalėdžių, zooplanktofagų, moliuskėdžių, uolų gramdytojų, bestuburių rinkėjų, knaisiotojų, persekiojančių plėšrūnų, pasaloje tykojančių plėšrūnų, žvynų nuédėjų, maitėdžių ir kai kurių kitų. Panaši mityba privertė supanašeti ir morfologiją (5.24 pav.). Toks gildijų supanašėjimas – jau minėtos ekosistemų funkcinės konvergencijos atvejis.



5.23 pav. Endeminių Rytų Afrikos ežerų cichlidžių įvairovė (<http://www.thisviewoflife.org/evolution/cichlid.html>).



5.24 pav. Rytų Afrikos ežerų cichlidėms būdinga stebétina konvergencija, arba supanašėjimas: skirtinguose ežeruose gyvenančios cichlidės savo išvaizda panašesnės negu to paties ežero cichlidės, nors pastarosios yra kur kas artimesnės giminės. Kai-réje parodytos kai kurios Tanganikos ežero cichlidės, dešinėje – Malavio ežero atstovės. Tokio pat laipsnio konvergencija būdinga ir gildijoms, jos beveik identiškos visuose trijuose ežeruose (Kocher, 2006).

Artimai gimininga žuvų grupė okupavo nišas, kurios kituose vandens telkiniuose paprastai priklauso bent kelioms šeimoms ar net būriams. Pavyzdžiui, tokį pat gildijų ir panašios jų gausos esama ir kituose atogrąžų ežeruose, tarkim, Centrinėje ir Pietų Amerikoje, taip pat jūrose, koralinių rifų ekosistemose, tačiau, skirtingai nuo Rytų Afrikos ežerų, skirtingoms gildijoms atstovauja mažai giminingos rūšys, atsiradusios iš skirtinės protėvių. Taigi „gamtos ekonomikoje“ (Darvino posakis, reiškiantis maždaug tą patį, ką ir ekosistema) turimos vietas, kurios daugumoje kitų ežerų, atsiradusią mažiau ekstravagantišku būdu, yra užimamos imigracijos ir kolonizavimo būdu, čia buvo okupuotos talkinant dar ir evoliucijai, šį kartą vykusiai neįprastai sparčiai. Ir nors šis gyvėdžių komplektas formavosi tūkstančius ir šimtus tūkstančių metų, jam atsirasti, reikia manyti, būtų prireikę dar daugiau laiko, jei tam nebūtų talkinusi evoliucija.

Tačiau stebina ne tik tas greitis, kuriuo vyko šis ekologinių piramidžių susidarymas. Dar labiau stebétina, kad iš pradžių smulkios, taikios žuvys produkavo ir savo eksplotatorius, t. y. stambesnes plėšriųs žuvis, kol atsirado ir tipiškų piramidės viršūnės plėšrūnų. Matyt, pirmosios atvykėlės ir jų pirmieji evoliuciniai palikuonys ne tik pasidalijo perteklinį augalinį ir smulkų gyvūninį (zooplanktonas, zoobentosas) maistą, bet ir pačios tapo stimulu, skatinančiu atsirasti iš savo tarpo tokį varietetą, kurie žudytų savo gentainius. Šie varietetai vėliau virto rūšimis, kurios savo ruožtu produkavo naujus specializuotus plėšrūnus. Šie išprovokavo dar stambesnių plėšrūnų atsiradimą. Tokiais atvejais evoliucionistai sako: pasidaliję tarpusavyje preegzistuojančias laisvąsių nišas (niekieno neekspluatuojamus išteklius), patys šių nišų okupantai tapo laisvosiomis nišomis – veiksniu, skatinančiu būsimų plėšrūnų evoliuciją. Taigi turime procesą, kuris stimuliuoja pats save, todėl jis ir vyksta taip sparčiai. Ir vyksta tol, kol laisvųjų nišų nebeleika, tada ekologinių piramidžių statyba baigiasi.

Bet kokio tipo ekologinės bendrijos (taip pat ir ežerų) gali būti komplektuoamos dviem būdais: kolonizacijos, arba sukcesijos, ir evoliucijos. Kai imigracijos aktai yra labai reti (pavyzdžiui, jei ežeras labai izoliotas), evoliucija kartais gali prigaminti daugiau rūšių nei sukcesija. Mat rūšių atsiradimas tokiais atvejais vyksta kaip pats save skatinantis (saviorganizacinis) procesas. Tačiau specialistai mano, kad, nepriklausomai nuo surinkimo būdo, abiems atvejams ilgainiui susiformuoja funkciniu požiūriu panašios bendrijos. Ryškiausia šio dėsningo iliustracija – tai cichlidžių radiaciją didžiuosiuose Rytų Afrikos ežeruose.

Teisybės dėlei reikėtų pridurti, kad šiuose trijuose ežeruose taip ir nesusiformavo tipiška produkcijos piramidė, nes jos viršūnės plėšrūnai yra ne kelis metrus siekiantys milžinai, kaip įprasta, o viso labo 1–2 kg sveriančios plėšrūnės. Gal tai turėtų reikšti, kad bendrijų susidarymo procesas čia dar nesibaigė? Gal ir taip, tačiau tikslaus atsakymo į šį klausimą mes, atrodo, taip ir nesulaiksime, tuo labiau kad į natūralius procesus šiuose ežeruose senokai kišasi žmogus. Šiuo metu daugelis endeminių cichlidžių išnaikinta, dar kitos yra ant išnykimo ribos.

Beje, į šiuos ežerus per pastaruosius kelis milijonus metų kažkokiu būdu pateko ir kitų žuvų, nepriklaušančių cichlidėms, ikrų (o gal jų pakliuvo čionai ir kitokiu pavidalu), bet per visą praėjusį laiką šios žuvys produkavo labai nedidelį skaičių naujų rūsių. Specialistams nėra žinomas priežastys, lėmusios tokius diversifikacijos intensyvumo skirtumus. Yra įvairių nuomonių. Labiausiai tikėtina, kad šios žuvys imigravo gerokai vėliau nei cichlidės, daugelis laisvujų nišų jau buvo užimta, draudimų buvo daugiau nei leidimų. Šią prielaidą iš naujo paremia ir tas faktas, kad cichlidės anaiptol ne visuose atogrąžų zonos ežeruose sukėlė tokias adaptyviosios radiacijos bangas, – juk jos gyvena taip pat ir Lotynų Amerikoje, Madagaskare, Pietų Azijoje, kai kuriuose kituose Afrikos ežeruose. Ir tokio didelio endeminių rūsių skaičiaus juose nėra. Greičiausiai šių vandens telkiniių izoliacijos laipsnis buvo kur kas mažesnis, nei susidarant dieniesiems Rytų Afrikos ežerams, tad ir imigracijos, ir sėkmingos kolonizacijos aktų būta kur kas daugiau. Tačiau kol kas, matyt, nėra duomenų, kurie leistų padaryti vienareikšmę išvadą vienos ar kitos nuomonės naudai.

6. BIOSFERA

6.1. PAGRINDINIAI TERMINAI IR SAMPRATOS

Biosfera struktūriniu požiūriu – visa Žemės gyvybė ir betarpiška negyvoji apsuptis, kurioje gyvybė egzistuoja. Funkciniu požiūriu biosfera yra pasaulinė ekosistema, globalus medžiagų ciklas bei jį lydintis energijos srautas. Šis, globalus, aspektas ekologijoje atsirado po to, kai buvo įsitikinta, jog lokalios ekosistemos nėra izoliuotos viena nuo kitos. Organizmai migruoja iš vieną ekosistemą į kitas, medžiagos yra nuolat pernešamos iš vienos vietas į kitą vėjo ir vandens srovių. Netgi dar daugiau: daugelis lokalų ekosistemų, jei mums pavyktų jas izoliuoti vieną nuo kitos dirbtiniu būdu, tikriausiai neilgai egzistuotų. Vienoms greitu laiku pritrūktų vandens, kitoms – biogenų, dar kitoms – deguonies. Tikra to žodžio prasme izoliuota ir visiškai savarankiška galima laikyti nebent pasaulinę ekosistemą, biosferą, ir tai tik salygini.

Gyvieji organizmai dalyvauja daugelio medžiagų pasauliniam ciklui: vandens, deguonies ir anglies, azoto, fosforo ir kitų elementų. Chemine prasme šie ciklai niekuo iš esmės nesiskiria nuo lokalų, nes tiesiog yra jų suma. Antra vertus, jie skiriasi nuo lokalų kur kas didesniu efektyvumu, arba uždarumu: medžiagos, judėdamos globaliai ciklais, yra beveik neprarandamos, jos neiškeliauja į kosmosą ar Žemės gelmes. Tiesa, jos gali ilgam palikti biologinį ciklą ir atsiuoti geologinėms jėgomams, pavyzdžiu, užsikonseruodamos jūros gelmėse, tačiau būtent šios jėgos anksčiau ar vėliau vėl priverčia medžiagas virsti biomase ir įsitraukti į sparčius biologinius ciklus.

Panašu, kad biosferai, kaip ir vietinėms ekosistemoms, yra būdingos tam tikros homeostatinės savybės. Kitaip tariant, joje esama neigiamų grįžtamujų ryšių, stabilizuojančių kai kuriuos visos sistemos kintamuosius nepaisant įvairių trikdžių. Pavyzdžiu, manoma, kad dėl tokių grįžtamujų ryšių biosfera geba stabilizuoti anglies diokso dioksido ir deguonies koncentraciją atmosferoje bei betarpiškos apsupties temperatūrą (**Gėjos teorija**). Savo veikla žmonės, atrodo, šią santykinę harmoniją vis dėlto yra pažeidę.

Ekologai nustatė bent keliasdešimt **biomą**, arba ekosistemų tipų. Manoma, kad biomo pobūdį lemia klimatas, dirvos ir vandens terpės (vandens ekosistemose) savybės, būtent nuo jų priklauso organizmu rūšinė sudėtis bei jų įvairovė. Pastaroji didžiausia atogrąžų zonoje ir palaipsniui mažėja polių link. Tokia pat, mažėjimo polių link, tendencija būdinga ir pirminei produkcijai. Nors biomą ypač gausu ir tarp jų yra skirtumų, funkciniu požiūriu jie visi turi nemažai panašumų, kurie leidžia jiems taikyti ekosistemos ir ekosistemų funkcinės konvergencijos sampratą.

6.2. BIOSFERO SAMPRATOS ATSIRADIMAS

Sampratos apie biosferą kūrėju pagrįstai laikomas rusas **V. Vernadskis** (6.1 pav.). Pagal išsilavinimą jis buvo daugiau geochemikas nei ekologas ar biologas, tačiau sendamas vis labiau panūdo gilintis į gyvybės reiškinius, kol galė gale sukūrė ištisies revoliucinę koncepciją. Jam buvo būdinga holistinė pasauležiūra, kurią jis, atrodo, perėmė iš G. L. de Buffono ir Humbolto, dviejų didžiųjų gamtininkų. Suprantama, jis besąlygiškai perėmė ir Humbolto credo: „Niekas neturi būti nagrinėjama atsietai.“ Taigi V. Vernadskis buvo sisteminio metodo šalininkas, nors ir taikė jį spontaniškai.

Savo pažiūras į biosferą V. Vernadskis išdėstė nedidelės apimties knygoje „Biosfera“, kuri pasirodė 1926 metais rusų, o 1929 metais – ir prancūzų kalba. Šioje knygoje autorius teigia, kad gyvybė yra galinė geologinė jėga, iš esmės pakeitusi negyvasias Žemės sferas: litosferą, hidrosferą ir atmosferą. Toks pareiškimas tais laikais buvo, be jokios abejonių, nesuprantamas daugumai, nors autorius pateikė nemažai empirinės medžiagos, lyg ir patvirtinančios ši teiginį. Mat reikia turėti omenyje ir tai, kad biologai tais laikais jau buvo nepagydomai užkrėsti Darwinu, o pastarasis juk daugiausia kalbėjo apie tai, kaip gyvybė

prisitaikė prie negyvosios apsuptyes, bet ne apie tai, kaip ji ją pakeitė ar pritaikė. V. Vernadskio nuomone, visa, kas gyva, nuolatos virsta į negyva, ir atvirkščiai. Tai, ką mes dabar vadiname medžiagų ciklais, šiam tyrėjui buvo būtina gyvybės egzistencijos sąlyga, lydėjusi ją nuo pat atsiradimo momento. V. Vernadskis taip pat tvirtino, kad ta žemė, kurią mes kasdien trypame daug negalvoda-mi, yra gyva, ir ne tik todėl, kad joje knibždėte knibžda gyvujų sutvėrimu (ši mintis nebūtų nauja), bet ir todėl, kad šie kažkada nuo pra-džios iki galo tą dirvą ir sukūrė.

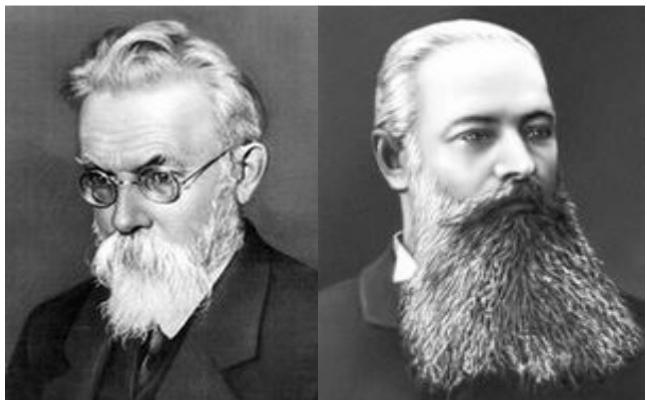
Perskaityęs šią knygelę, M. Gorkis, didysis rusų rašytojas, rašė vienam iš savo kolegų: „V. Vernadskis įrodinėja, kad derlinga žemė, dengianti mūsų akmeningą metalinę planetą, yra sukurta iš organinių medžiagų, iš gyvos materijos.“ M. Gorkiui tai buvo stulbinama naujiena, ir tokia ji buvo ne tik jam.

Teisybės dėlei reikėtų pastebėti, kad V. Vernadskis nebuvo pirmasis, prabilęs apie gyvosios ir negyvosios sferų sąveiką ir virsmą vienos į kitą. Jis daug ką perėmė iš **V. Dokučiajevo** (1846–1903), kuris teisėtai laikomas dirvotyros pradininku (6.1 pav.). Šis mokslininkas knygoje „Rusijos juodžemis“ (1883) ne tik teigė, kad dirvožemį formuoja gyvieji organizmai, bet ir apraše, kaip tai vyksta. Be to, jis pateikė dirvožemių klasifikaciją, kuri su nedidelėmis modifikacijomis visose pasaulio šalyse taikoma po šiai die-nai. Reikėtų pasakyti, kad JAV šio ruso darbais buvo susidomėta ir jie įgavo pagreitį tik po keliausdešimties metų. Juos vainikavo H. Jenny monografija „Dirvožemį formuojantys veiksniai“ (1941).

V. Dokučiajevas ir V. Vernadskis pirmieji į ekologiją ėmė diegti neįprastą mintį, jog gyvybė yra galinga jėga, iš esmės pakeitusi savo negyvają apsuptį. Su šia apsuptimi gyvybė sąveikauja ir lokaliu, ir globaliu mastu, tvirtino jie. Taip buvo sukurtas dabartinės sampratos apie biosferą teorinis branduolys.

V. Vernadskio idėjos buvo tokios revoliucingos, kad niekas nebuvo linkęs be skausmo jų priimti. Šis originalus mąstytojas ir mokslininkas netgi savo šalyje tapo pripažintu autoritetu tik po mirties (1945) praslinkus keliems dešimtmečiams. Buvusioje Sovietų Sajungoje jis netgi tapo kultine figūra, kuri, atrodė, savo grandiožiskumu galėtų užtemdyti saulę visiems be išimties Vakarų ekologams. Toks šiek tiek ne-sveikas kai kurių, ypač jau mirusių, korifėjų garbinimas buvo įprastas reiškinys anų laikų Rusijoje. Antra vertus, netgi vakariečiai nediskutuodami po šiai dienai pripažista V. Vernadskį kaip teisėtą biosferos sampratos kūrėją. Prie jo idėjų populiarinimo ypač prisdėjo jau minėtas **G. E. Hutchinsonas** (1.3 pav.), vienas iš ekosistemos sampratos kūrėjų, laikęs save didžiojo rusų mokslininko pasekėju. Taigi V. Vernadskis, atrodo, padarė stiprią įtaką ne tik ekosistemos sampratai, bet ir jos išplėstinei versijai – ru-siškajai paradigmai ekologijoje ir evoliuciinėje biologijoje (žr. 1.2.4 skyrelio intarpą).

G. Hutchinsonas ir kiti ekosistemos sampratos kūrėjai, nors ir perėmė iš V. Vernadskio pagrindines idėjas, biosferos sampratą šiek tiek modifikavo, visų pirma ją sugriežtinę, kaip tai įprasta vakarietiškoje mokslo tradicijoje. Be to, buvo pradėta kaupti tikslėsius empirinius duomenis apie biosferoje vykstančius procesus, jiems aprašyti buvo pasitelkta sistemų teorijos metodų, konceptualusis ir matematinis modeliavimas. Todėl mes dabar turime kur kas išsamesnį biosferos kaip ekosistemos vaizdą nei tas, kuriuo tenkinosi savo laiku V. Vernadskis. Tačiau šios srities specialistai pripažista, kad daugelis reikšmingų aspektų dar nežinoma ir nėra jokios vilties, kad greitu laiku mes galėsime pasakyti: taip, dabar mes iš tikrujų žinome, kaip funkcionuoja globalus gamtos mechanizmas. Šis mechanizmas, matyt, gana sudėtingas, nors ir patikimas. Savo patikimumą jis įrodė per daugelį milijonų metų, bet, deja, ne visai aišku, kaip jis dirba. Tuo labiau apmaudu, kad mes su jumis esame šio mechanizmo dalyviai. Ir netgi nesame tikri, kas įvyks pirmiau: ar mes galėtame, po kelių dešimčių ar šimtų metų, ištirsime gamtos organizmą, suprasime jo darbo „logiką“, ar to tiesiog nespėsime padaryti, nes jis sunaikinsime dar anksčiau.



6.1 pav. Vladimiras Vernadskis (1863–1945), sampratos apie biosferą autorius, ir Vasilijus Dokučiajevas (1846–1903), dirvožemio mokslo pradininkas.

6.3. PASAULINIS VANDENS APYTAKOS RATAS

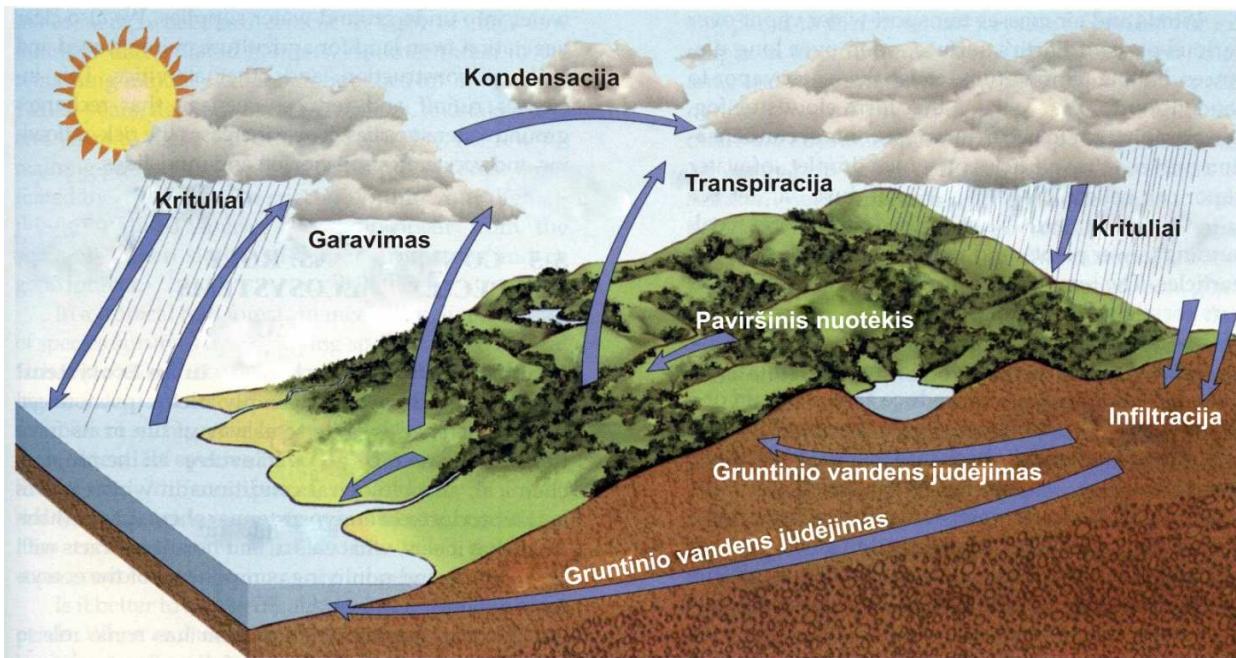
Pagrindiniai procesai, iš kurių susideda pasaulinis vandens apytakos ratas (hidrologinis ciklas), yra šie (6.2. pav.):

- **evaporacija**, arba garavimas nuo vandens telkinių bei sausumos paviršių;
- **transpiracija** (vandens garinimas per augalų lapų žioleles);
- **kondensacija** (vandens garų virtimas lašais);
- **krituliai** (lietaus, sniego ar krušos iškritimas);
- **infiltracija** (vandens prasiskverbimas ir judėjimas dirvoje bei vandeniu laidžiose uolienose);
- **nuotekis** (vandens kelionė iš sausumos atgal į jūrą upių ar išsklaidytų srovelių būdu).

Vandens ciklą palaiko dvi jėgos: Saulės energija ir gravitacija. Saulė garina vandenį iš jūrų, ežerų, upių, dirvos bei augalų, taip jis papuola į atmosferą. Apie 84 % visų garų, esančių atmosferoje, atkeliauja iš vandenynų ir jūrų. Dauguma jų kritulių pavidalu vėl grįžta į vandenį aplenkdamis sausumą, tačiau 23 % sausumą vis dėlto pasiekia. To kiekio daugiaž pakanka sausumos ekosistemoms pagirdyti, nors, kaip žinia, kai kurios ekosistemos vandens gauna per mažai, kad jas galima būtų pavadinti vietomis, kur klesti gyvybė.

Vandens ciklo svarba sausumos gyvybei akivaizdi. Kiek sunkiau suvokti, kad krituliai atlieka ir kraštovaizdžio (landšafto) formavimo vaidmenį sukeldami uolienų ir dirvos eroziją. Nors garuojančių susidarę vandens garai yra be priemaišų, distiliuoti, to negalima pasakyti apie rūką, debesis ar tuo labiau kritulius. Kartu su krituliais iškrinta ir juose ištirpęs anglies dioksidas, arba angliarūgštė, azoto ir sieros oksidai, azoto ir sieros rūgštys, kai kurie kiti junginiai, taip pat dulkių pavidalu keliaujančios ore medžiai. Šitaip krituliai skatina uolienų dūlėjimą ir tiesiogiai papildo biogenų atsargas dirvoje. Tiesa, anksčiau ar vėliau dėl erozijos atpalaiduotos metalų druskos nukeliauja į jūras, iš kur jų kelias atgal per atmosferą yra sunkesnis. Tai viena iš priežasčių, lėmusių druskų susikaupimą jūrose.

Vandens apytakos ratus gyvybiškai svarbus sausumos gyvybei ne tik todėl, kad jas pagirdo, bet ir todėl, kad dėl jo vyksta uolienų dūlėjimas ir biogenų transportas iš vienų pasaulio ekosistemų į kitas.



6.2 pav. Vandens apytaka biosferoje (hidrologinis ciklas). Konceptualusis modelis (Miller, 1996).

Dalis kritulių vandens pavidalu patenka į gruntuinius vandenis (infiltracija), kur jis ištirpina kai kuriuos mineralus. Iš lėto skverbdamas per porėtas uoliens, vanduo dažnai susikaupia požeminiuose vandens telkiniuose, kuriuos mes vadiname vandeninguoju horizontu. Tai prisotintas vandens smėlis ar kitos uolienos. Iš apačios vandeninguojį horizontą riboja molio sluoksnis ar kitos nelaidžios vandeniu uolienos. Apskaičiuota, kad gruntuinio vandens kiekis viršija paviršinio gėlo vandens atsargas 40 kartų.

Tačiau ir čia vanduo nėra ramybės būsenos. Sausrū metu vandeninguasis horizontas plonėja, o lietingu laikotarpiu pasipildo ir pasikelia. Šis vanduo juda ir horizontaliai kryptimi. Nors labai lėtai, gravitacijos bei slėgio veikiamas, jis keliauja tol, kol kažkur, kitoje vietoje, pasiekia paviršių, virsdamas šaltiniai, arba įsilieja į ežerus ar upes. Šio judėjimo greitis paprastai tesiekia vos vieną ar kelis metrus per metus. Anksčiau ar vėliau šis vanduo pasiekia jūrą arba išgaruoja, kad savo kelionę pradėtu iš naujo.

Taigi, pakliuvęs į vandeninguosių horizontus, vanduo juose gali išbūti kelis šimtus ar net kelis tūkstančius metų. Visai kitokia atsinaujinimo, arba gyvavimo, trukmė (žr. 4.2.1 skyrelį) būdinga ežero ar tuo labiau upės vandeniu – jis čia užsibūna vidutiniškai 13 metų (ežeruose) ar 13 parų (upėse). Garų, rūko ar debesų pavidalu vanduo, prieš virsdamas krituliais, teišbūna vos kelias dienas ar savaitę. Vandenvyno vandens gyvavimo trukmė yra apie 37 000 metų, ledynų ledo – apie 16 000 metų.

Nors sausumos, šlapynių, ežerų ir upių gyvybei vandens apytakos ratas yra būtina egzistavimo sąlyga, pati gyvybė, atrodytų, šiam ratui daug įtakos neturi. Tačiau taip teigti būtų klaida. Jos įtaka pasireiškia keliais pavidalais. Pirma, sausumos augalija yra tarsi kempinė, kuri sugeria lietaus vandenį, kartu sumažindama paviršinio nuotekio srautus, taip neleidžiama kilti potvyniams. Iškirtus miškus ir išnaikinus natūralią žolinę dangą ne tik padidėja paviršinis nuotekis ir potvynių tikimybė, bet ir suintensyvėja dirvos erozija, sumažėja gruntuinio vandens atsargos.

Nors pasaulinis vandens apytakos ratas atsirado, kai Žemėje dar nebuvo gyvybės, pastaroji yra ne tik prisitaikiusi prie Žemės klimato (temperatūros ir kritulių), bet geba klimatui turėti šiek tiek poveikio. Gėjos teorija tvirtina, kad gyvybė geba netgi reguliuoti kai kuriuos klimato rodiklius, kad jie taptų gyvybei palankesni.

Kitas ženklus gyvybės poveikis vandens apytakai pasireiškia tuo, kad lapai ir kamienai daug kartų padidina garavimo paviršių, o transpiracija dar ir suaktyvina garavimą bent kelionika kartu. Apskaičiuota, kad daugiau nei pusė lietaus vandens, išskrantančio atogrąžose, atsiranda dėl transpiracijos. Kitaip tariant, atogrąžų liūtys – daugiausia tas pats vanduo, kuris prieš tai perėjo per vietinių augalų audinius. Ir tik mažiau nei pusė viso lietaus vandens yra grynai fizinio garavimo padarinys arba atkeliavusi iš vandens telkinį. Todėl tuose atogrąžų regionuose, kuriuose buvo visiškai iškirsti miškai, gerokai sumažėjo kritulių (nors padažnėjo potvynių).

Augalija, sugerdama vandenį ir iš lėto garindama jį tiesiogiai (nuo paviršių) bei per lapų žiotelės, sukuria savo mikroklimatą, palanką ne tik augalamams, bet ir kitiems bendrijos organizmams. Mat šie procesai veikia panašiai kaip ir prakaitavimas, jie vėsina augalus ir mišką. Augalai kartu skatina debesų susiformavimą, o šie atspindi šviesą, grąžindami ją kosmosui. Taip temperatūra prie Žemės paviršiaus dar labiau sumažėja. Dėl viso to oro temperatūra, tarkim, atogrąžų miškuose, yra bent 4–5 °C žemesnė, palyginti su temperatūra, kuri toje vietovėje būna iškirtus miškus.

Šis poveikis būtų dar didesnis, jei augalai nesugertų daug ultravioleto, infraraudonosios ir matomosios šviesos. Tokiais atvejais sakoma, kad augalais padengtai Žemei būdingas kur kas mažesnis **albedas** (atspindėtosios elektromagnetinės spinduliuotės dalis), palyginti, tarkim, su sniegu ar smėliu padengtais laukais. Šis bei kiti gyvybės poveikio klimatui aspektai plačiai nagrinėjami Gėjos teorijoje (Lovelock, Margulis, 1974; Lovelock, 1991): teigama, jog gyvybė geba reguliuoti klimatą taip, kad jis taptų jai palankesnis.

6.4. ANGLIES IR DEGUONIES CIKLAS

6.4.1. Biologinis anglies ir deguonies ciklas

Žemėje nėra reikšmingesnių cheminių reakcijų už oksigeninės fotosintezės ir aerobinio kvėpavimo reakcijas:

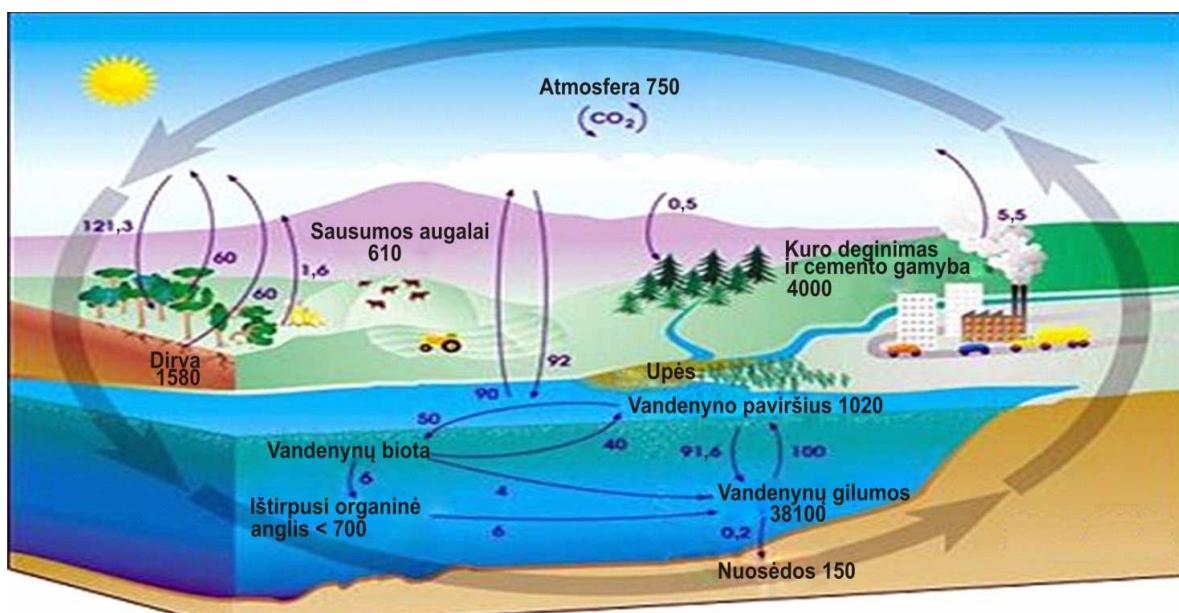


Čia tiesioginė reakcija – fotosintezė, o grįžtamoji reakcija – kvėpavimas; formulė figūriniuose skliaustuose simbolizuoją anglavandenius. Šios dvi reakcijos yra esminės anglies bei deguonies cikle, nors suprantama, kad beveik visos biocheminės reakcijos – o jų skaičius neapibréžtai didelis – vienokiu ar kitokiu būdu yra susietos su šiuo ciklu. Būsimė savaip teisūs sakydami, kad fotosintezė greta chemosintezės – tai visos biosintezės, vykstančios ne tik fotoautotrofų ir chemoautotrofų organizmuose, pagrindas, nes gamintojų susintetintoje gliukozėje ar kitoje pradinėje organinėje medžiagoje sukaupiama cheminė energija, kuri toliau gali būti ir yra panaudojama kitų medžiagų sintezei, tarp jų ir baltymų, riebalų bei nukleorūgščių.

Anglies ir deguonies ciklai – tai iš esmės vienas ciklas: fotosintezės metu CO_2 asimiliacija yra lydimą O_2 atlaisvinimo, o kvėpuojant O_2 virsta CO_2 . Netgi stechiometrinės proporcijos išlaikomos (vienam molui sunaudoto CO_2 pasigamina vienas molis O_2 ; ir atvirkščiai, kvėpuojant vienas molis O_2 virsta vienu moliu CO_2).

Esminiai pasaulinio anglies ciklo bruožai parodyti 6.3 pav. Būtų keblu pavaizduoti ir anglies, ir deguonies srautus viena skaitmeninė diagrama, ypač kai skaičiai žymi ne molius, o masę, todėl paprastai vadovėliuose figūruoja vienas iš elementų, dažniausiai anglis kaip pagrindinis gyvybės nešėjas. Norint iš skaitmeninio anglies ciklo modelio, parodyto 6.3 pav., gauti deguonies ciklą (jei skaičiai žymi molius), treikia rodykles nukreipti į priešingą pusę. Tiesa, daugmaž sutaps tik C ir O metinių srautų dydžiai, greičiai, o vieno ir kito elemento kiekiai tame ar kitame biosferos bloke, aišku, gerokai skirsis.

Anglies ir deguonies ciklai – tai iš esmės vienas ciklas, kurio pagrindą sudaro viso labo dvi reakcijos: oksigeninė fotosintezė ir (jai priešinga) aerobinio kvėpavimo reakcija. Pirmąją vykdo augalai, dumbliai ir melsvabakterės, antrają – jie kartu su aerobiniais vartotojais. Kiti gamintojai ir vartotojai atlieka kiek menkesnį vaidmenį.



6.3 pav. Pasaulinis anglies ciklas industrinėje epochoje (skaitmeninis modelis). Skaičiai greta rodyklių žymi anglies srautus (Gt per metus; 1 Gt = 10^{15} g); kiti skaičiai rodo anglies kiekį toje ar kitoje biosferos dalyje (Gt) (Field, Chiariello, 2000; cit. pirmasis šaltinis – Schimel, 1995).

Atmosferoje CO₂ pavidalu yra 750 Gt anglies (6.3 pav.). Tai prilygsta apie 400 ppm (milijoninių dalį, angl. *parts per million*), arba 0,04 % visų atmosferos dujų tūrio. Biotoje daugiausia angliavandeniu pavidalu yra 613 Gt anglies (610 Gt sausumoje ir tik 3 Gt vandenye). Dirvoje šio elemento yra apie 1600 Gt nuokritų, humuso ir biomasés pavidalu. Vandenye neorganinė anglis susikaupusi daugiausia ištirpusio CO₂, hidrokarbonato (HCO₃⁻) ir karbonato (CO₃²⁻) jonų pavidalais, jos kiekis čia siekia vos ne 40 000 Gt; detrito pavidalu – dar maždaug 850 Gt (kitais duomenimis, 1000 Gt). Tačiau daugiausia anglies yra dugno nuosėdose netirpių karbonatų pavidalu, daug mažiau – kerogenu (organinės liekanos, iš kurių ilgainiui galėtų susidaryti nafta) ir iškastinio kuro pavidalais. Bendrasis dugne susikaupusios C kiekis gali siekti 100 ir daugiau milijonų Gt.

Kasmet sausumos ir vandenėlės biota asimiliuoja iš atmosferos maždaug 210 (121,3 + 92, žr. 6.3 pav.) Gt anglies CO₂ pavidalu. Maždaug tokį pat CO₂ kiekį biota ir pagamina kvėpuodama (ir skaidydam) bei savaiminių gaisrų metu. Išeina tokia atmosferinės anglies atsinaujinimo trukmė: 750/210 = 3,6 metų. Jei nebūtų nuolatinio papildymo dėl aerobinio kvėpavimo ir gaisrų, visas atmosferinis CO₂ būtų sunaudotas gamintojų per kelerius metus. Deguonies mūsų planetos atmosferoje esama maždaug 540 kartų daugiau (21×10^4 ppm, arba 21 %) nei CO₂, tad ir atsinaujinimo trukmė, teoriškai galvojant, turėtų būti tiek pat kartų didesnė, t. y. beveik 2000 metų. Toki ar artimą skaičių ir nurodo daugelis ekologų. Taigi beveik visas atmosferos O₂, kuriuo kvėpavo senovės Romos laikų žmonės ir visa biota, mūsų laikais yra atsinaujinęs, t. y. sudarytas iš naujų molekulių.

Sąlyginis deguonies ir anglies dioksido kiekiečių atmosferoje pastovumas pagal ekologinio ir geologinio laiko skales anaipolt nereiškia, jog jis būdingas ir individualių atomų lygmeniui. CO₂ be perstojo yra verčiamas organine C, O₂ virsta CO₂, tačiau kiek šių dujų iš atmosferos per laiko vienetą paimama, maždaug tiek vykstant metabolismui jų ir grąžinama. Visas atmosferos CO₂ atsinaujina per kelerius metus, o O₂ – per porą tūkstantmečių. Tiesa, šis sąlyginis balansas dabartiniais laikais pažeistas žmogaus veiklos.

Kasmet sausumos biota asimiliuoja 121,3 Gt anglies, beveik tiek pat jos ir pašalina kvėpuodama. Taigi sausumos biotoje esančios C atsinaujinimo trukmė yra 613/121,3 ≈ 5 metai. Atitinkamas vandenyno biotos rodiklis – maždaug 12 parų (3/90 metų).

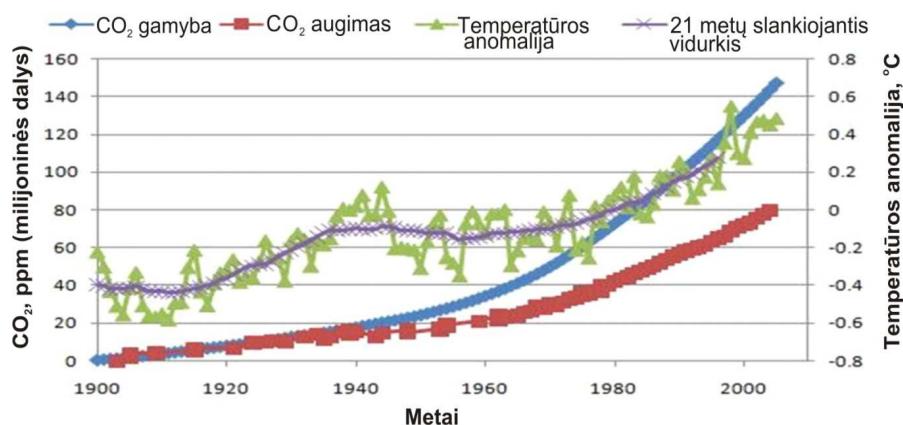
Atkreipkite dėmesį ir į skaičius, bylojančius apie tiesioginės (fotosintezės) bei grįžtamosios (kvėpavimo) reakcijos greičius (6.3 pav.): netgi tik biologiniu požiūriu, ignoruojančiu žmogaus poveikį, anglies ciklas dabar nėra subalansuotas, koks jis greičiausiai buvo vos prieš kelis šimtus metų. Mat biosferos bendroji produkcija, arba asimiliacija (A_{biost}), gauta susumavus metinę anglies asimiliaciją sausumos ekosistemose (121,3), metinę asimiliaciją atsodintuose miškuose (0,5) ir metinę asimiliaciją vandenės ekosistemose (92), dabar yra šiek tiek didesnė už biosferos organizmų kvėpavimą (R_{biost}), gautą susumavus kvėpavimą (ir skaidymą) sausumoje (120) ir kvėpavimą (ir skaidymą) vandenye (90). Deja, tai vargu ar byloja apie teigiamą biosferos suminės biomasės prieaugį, dėl intensyvaus miškų kirtimo suminė biomasė tik mažėja. Tad kuo, jei ne biomasės prieaugiu, virsta šis pervažis?

Situaciją sudėtingesnę daro ir tas faktas, kad atmosferos O₂ naudojamas ne tik organizmų kvėpavimui, jo kiekis aplinkoje mažėja (o anglies dioksido didėja) taip pat ir savaiminių gaisrų metu bei oksiduojantis vulkaninėms dujoms, kurių sudėtyje esama ir anglies, daugiausia CO ir CH₄ pavidalais. Anglies dioksidą šiai laikais produkuoja, o deguonies kiekį mažina dar ir miškų kirtimas bei deginimas – papildomai 1,6 Gt anglies kasmet (žr. 6.3 pav.). Pridėkite prie to 5,5 Gt anglies, kuri susidaro deginant iškastinių kurų ir gaminant cementą. Mat cemento gamyklose klintys (CaCO₃) kaitinamos tol, kol iš jų atspalaiduoja CO₂ ir taip susidaro kalkės, kalcio oksidas, vienas iš cemento komponentų.

Vis dėlto reikia pažymėti, kad visi 6.3 pav. pateikti skaičiai, apibūdinantys „dabartinį“ anglies ciklą, yra apytikriaiai, be to, jie kasmet šiek tiek keičiasi daugiausia dėl žmogaus veiklos. Nepaisant to, jais remiantis, bendrą vaizdą, manome, susidaryti galima.

Nors yra asimiliacijos pervažis, palyginti su kvėpavimu, anglies dioksido koncentracija atmosferoje ne tik nemažėja, bet, kaip žinia, kasmet didėja (6.4 pav.). Kaip matyti iš 6.3 pav., dabartiniu laiku kasmet į atmosferą išmetama apie 7 Gt antropogeninės anglies CO₂ pavidalu. Tačiau iš 6.4 pav. aiškėja, kad CO₂ koncentracija atmosferoje didėja kur kas lėčiau, kasmet pasipildydama tik maždaug po 3,5 Gt. Ne-

paisant to, šis papildymas kelia didelį rūpestį, nes CO₂ sukelia šiltnamio efektą, taigi vidutinė atmosferos temperatūra kyla. Tad kur dingsta dar 3,5 Gt, kurias žmogus produkuoja savo veikloje? Manoma, kad dažnis šio kiekio turėtų tiesiog nukeliauti į vandenynus, pereiti į ištirpusią būseną. Tai lyg ir suprantama, didėjant CO₂ kiekiui atmosferoje, jo vis daugiau ištirpssta vandenye, tuo labiau kad šios dujos tirpsta puieliai. Tiesa, jei jos sukelia klimato atšilimą, tai efektas gali būti ir priešingas – kylant temperatūrai duju tirpumas mažėja, vyksta degazacija. Žodžiu, kol kas sunku pasakyti, kiek anglies diokso vandenys sugėrė papildomai, virš to kiekio, kurį absorbuodavo prieš kelis šimtus metų.



6.4 pav. Žmogaus veiklos salygojama CO₂ gamyba, CO₂ kiekio atmosferoje didėjimas ir klimato šilimas globaliu mastu per pastaruosius 100 su trupučiu metų. Čia figūruoja vandenyno paviršiaus temperatūra, Hadley centro (Didžioji Britanija) duomenimis. Temperatūros anomalija čia vadinamas nukrypimas nuo 2004 metų vidutinės temperatūros. CO₂ augimas iki 1959 metų apskaičiuotas iš oro sudėties ledynų storymėje matavimų, pradinis taškas (1900 metų) čia prilygsta 300 ppm (0,03 % pagal tūrį); vėlesni matavimai – tiesioginiai (www.ferdinand-engelbeen.be/klimaat/co2_measur...).

Kitas paaiškinimas apeliuoja į biologinius mechanizmus. Dalis šio pervaizio, o gal ir visas jis, kaip teigia kai kurie specialistai, deponuojanas organinėje medžiagoje, tačiau ne biomasės, o detrito pavidalu. Jų duomenimis, per vienus metus apie 2 Gt anglies šiuo pavidalu atgula vandenynų dugne, susikaupia priedugnyje ir dar 1,5 Gt ar net daugiau – kitų vandens telkiniių dugne bei dirvoje.

Tačiau šia nuomone ir skaičiais, kaip ir pateiktais 6.3 pav., pasitiki anaiptol ne visi ekologai, nes nepaprastai sunku nustatyti, tarkim, tą C kiekį, kuris kiekvienais metais susikaupia vandenynų priedugnyje detrito arba ištirpusio CO₂ pavidalu. Su dideliais sunkumais susiduriama ir įvertinant kitus anglies ir deguonies ciklo parametrus. Kur kas daugiau pritarimo sulaukia remiantis šiais ir kitais duomenimis darama bendresnė išvada, kad atmosferos „patrėsimas“ CO₂ stimuliuoja pirminę produkciją, ypač sausumoje, mažiau paveikdamas kvėpavimo (ir skaidymo) procesų greitį. Ypač jautriai į CO₂ koncentracijos didėjimą reaguoja C₃ augalai: jie didina fotosintezės intensyvumą tol, kol šių duju koncentracija pasiekia maždaug 1000 ppm.

Šis „biologinis siurblys“, asimiliuodamas perteklinę anglį iš atmosferos ir paversdamas ją deponuoto detrito pertekliumi, matyt, realiai egzistuoja, nors vargu ar jis pajėgus perdirbtį visą virš natūralaus lygio CO₂ pervaizį, kurį pagamina žmonija. O konkretūs skaičiai, apibūdinantys kiekius ir srautus, šiandien negali būti pateikti be nuorodos, jog tai viso labo tik preliminarūs rezultatai, labiau padedantys orientuotis, nei daryti konkrečias išvadas.

Žmogus, degindamas iškastinį kurą ir miškus, paspartino reakciją, kurios metu atsipalaudoja CO₂ ir sumažėja O₂. Todėl pastaraisiais šimtmečiais CO₂ kiekis atmosferoje didėja, o O₂ mažėja. Taip buvo pažeistas globaliu mastu nusistovėjęs balansas tarp fotosintezės ir skaidymo (kvėpavimo).

Jei CO₂ kiekis atmosferoje pastaraisiais šimtmečiais didėja, tai O₂ turėtų mažėti. Juk reakcijose, kurioms vykstant susidaro CO₂, paprastai (nors ne visada ir ne visur) dalyvauja deguonis, taigi būtent jis ir virsta anglies dioksidu. Anglies diokso koncentracija atmosferoje padidėjo per pastaruosius kelis šimtus

metų maždaug 100 ppm, t. y. trečdaliu. Panašus kiekis deguonies per tą patį laiką iš atmosferos pasišalino, nors tai sudaro ne 33 %, o viso labo 0,005 % bendro O₂ kiekio atmosferoje. Panašų efektą turėtume, jei iš vonios prisipiltume kibirą vandens ir išpiltume jį į pilną vandens plaukimo baseiną: vonioje vandens lygis stipriai nukristų, o baseine jokių pokyčių nepastebėtume.

Kaip toks O₂ koncentracijos pokytis galejo atsiliepti, tarkim, kvėpavimo procesui bei savaiminiams gaisrams, nėra aišku. Greičiausiai jo poveikis pernelyg menkas, kad jį užfiksotume taikydami tuos anaiptol netobulus metodus, o gal ir metodologiją, kurią šiandien turime.

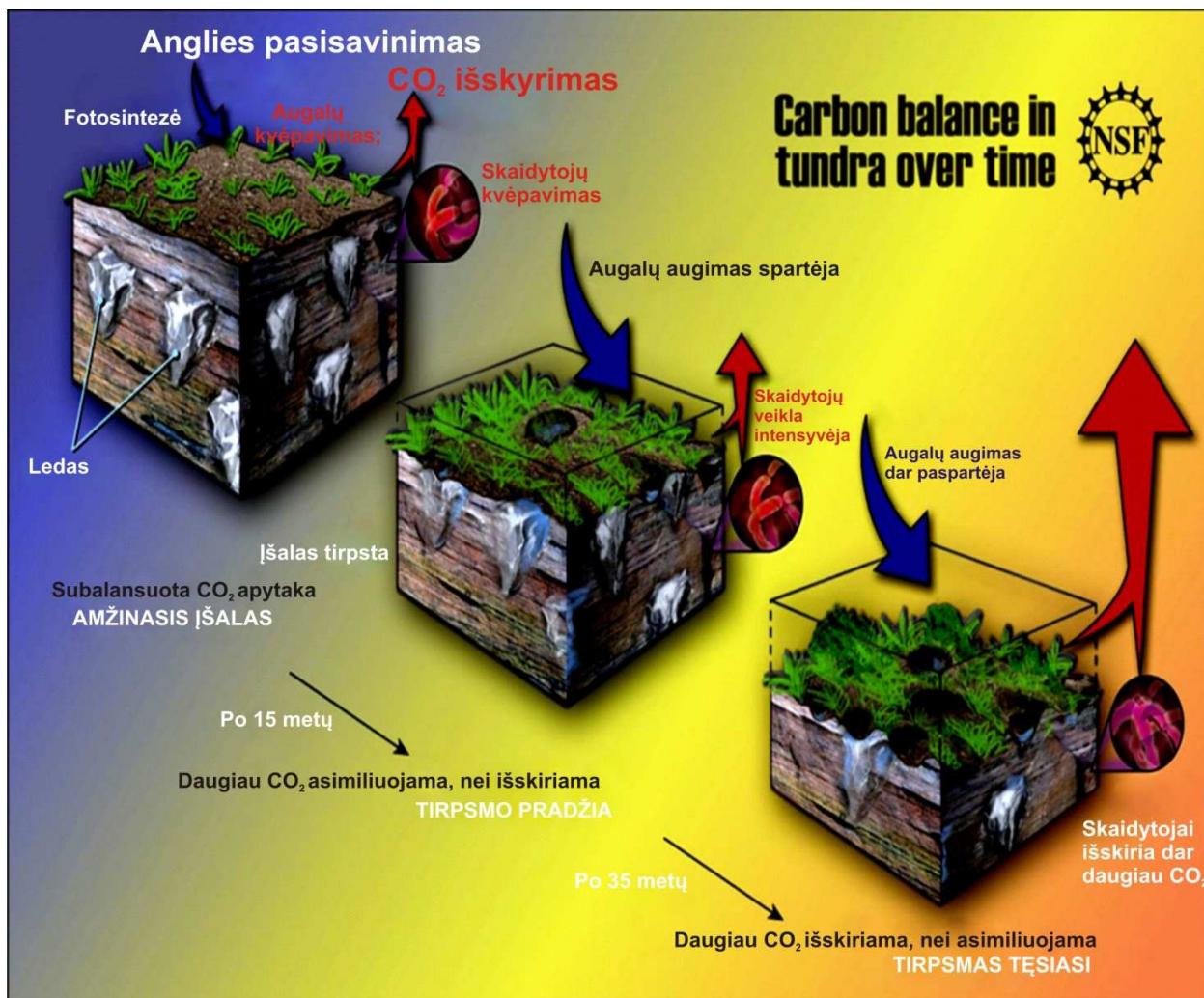
Biota turi lemiamą įtaką anglies dioksidu ir molekuliniu deguoniu koncentracijos svyravimams atmosferoje, ypač jei kalbama apie valandas, mėnesius, metus ir tūkstantmečius. Vasaros mėnesiais dienos metu, ypač ramiomis dienomis, miške O₂ koncentracija ore didėja, o CO₂ krinta. Naktį būna atvirkštinė situacija. Biotos įtaka pasireiškia ir tuo, kad šiaurės pusrutulyje kasmet vasarą O₂ koncentracija šiek tiek padidėja, o žiemą augalijai baigus vegetacijos sezono – sumažėja. Su anglies dioksidu būna atvirkščiai: atogrąžose jo koncentracija ore yra apie 380 ppm, o vidutinėse platumose – apie 390 ppm. Šiame kontekste tampa aiški ir prasmė dažnai girdimo teiginio, neva atogrąžų miškai yra planetos plaučiai, mums visiems, kaip ir kitiems gyvūnams, tiekiantys deguonį. Šis teiginys teisingas tik vienu požiūriu. Taip, atogrąžų miškai per laiko vienetą pagamina kur kas daugiau biomasęs, taigi ir O₂ (žr. fotosintezės lygtį), nei kitų zonų augalija. Tačiau beveik tokį patį kiekį O₂ suvartoja atogrąžose įsikūrę organizmai, tarp jų ir augalai. Kitas dalykas, kad dalis jų pagaminto deguonies pučiant vėjams patenka į kitas platumas, kur jo parcialinis slėgis mažesnis, nes jose pirminė produkcija mažesnė, taigi mažiau pagaminama ir deguonies. Galimas daiktas, kad atogrąžos turi nedidelį gamintojų, o vidutinio klimato zona – nedidelį vartotojų perteklių. Šis skirtumas dar labiau išryškėja, palyginus šias zonas su poliarinių sričių bendrijomis. Jeigu taip, tai vėsesnių sričių organizmai doro gal net dar didesnę paslaugą atogrąžoms, nes tiekia medžiagą (CO₂), kuri greta azoto ir fosforo yra žinoma kaip ribojanti sausumos ekosistemų pirmynė produkciją. Tuo tarpu bent kiek didesnio deguonies trūkumo, kaip žinia, nei sausumos augalai, nei gyvūnai nepatiria.

Akivaizdu ir tai, jog dirbtinai atitvėrus vienas sausumos ekosistemas nuo kitų, kad vėjai negalėtų permaišyti atmosferos, dujų koncentracijos lokaliose ekosistemose diverguotų, bet nežymiai. Tai nereiškia, kad požiūris, pagal kurį nepažeistoms lokaliomis ekosistemoms būdinga panaši į stacionariją būseną, yra klaidingas, bet jis, atrodo, teisingesnis, kai kalbama apie nepažeistą, priešindustriinę biosferą, bet ne apie jos sudėties dalis. Apie tai byloja ir tas faktas, jog štai jau ne vieną milijoną metų CO₂ ir O₂ koncentracija atmosferoje išlieka gana stabili, nors ir nežymiai svyruoja apie anksčiau nurodytus vidurkius.

Anglies dioksidas laikomas vienomis iš šiltnamio duju. Būtent jo koncentracijos didėjimas, kaip daugelis mano, prie dabartinio klimato atšilimo prisideda daugiausia. Tačiau specialistai nurodo ir galimą atvirkštinių poveikjų: klimato atšilimas greičiausiai salygos plotų, apimtų amžinojo įšalo, mažėjimą, o tai savo ruožtu pažadins iš tūkstantmečius trukusio įšalo organinę medžiagą (6.5 pav.). Ji atšils ir taps skaidytojų grobiu, o šie atlikis savo darbą iki galo, papildydami CO₂ ir CH₄ atsargas ir sumažindami O₂ kiekį atmosferoje. Kaip teigia T. Schuuras, ekologas iš Floridos universiteto, šis papildas sudarys apie 1 Gt anglies per metus. Tokiu būdu atšilimas padidins CO₂ kiekį, o šis sukels dar didesnį atšilimą. Tokius atvejus ekologai vadina teigiamu grįžtamuoju ryšiu, kuris ne stabilizuoją, o destabilizuoją padėtį.

Apskritai anglies ir deguonies ciklas pasirodė esąs kur kas sudėtingesnis, nei buvo manyta anksčiau, tad kol kas ekologams sunkiai sekasi kurti matematiškai tikslius šio ciklo modelius. Štai ką rašo viename iš programinio pobūdžio straipsnių, aptariančių padėtį šioje srityje, 17 plačiai žinomų autoritetingų autorų (Falkowski et al., 2000): „<...> mes turime gana daug informacijos apie specifinius anglies ciklo aspektus, tačiau apie daugelį sąryšių ir grįžtamujų ryšių mūsų supratimas yra menkas. Kuo daugiau tolstame nuo anksčiau susikurto priešindustriinės Žemės sistemos įvaizdžio, tuo labiau suvokiame, kiek mažai žinome apie tai, kaip ši sistema reaguos. <...> Aprašydam tam tikrą fenomeną kiekybiškai, mes susiduriame su didžiuliais sunkumais, ypač tada, kai procesai sąveikauja. Matyt, mums prireiks sisteminių požiūrio.“

Šie autorai nedviprasmiškai pripažsta, kad didžiausių sunkumų jiems kelia ne tiek atskiri biologinių, hidrologinių, meteorologinių ir geologinių ciklų aspektai, kiek sąveika tarp jų. Aišku, trukdo ir ta aplinkybė, kad mes čia turime reikalą su globalia sistema, kurią tirti galima tik aprašymo, o ne eksperimentavimo būdu, kaip įprasta dirbant, tarkim, su atskirais organizmais ar populiacijomis.



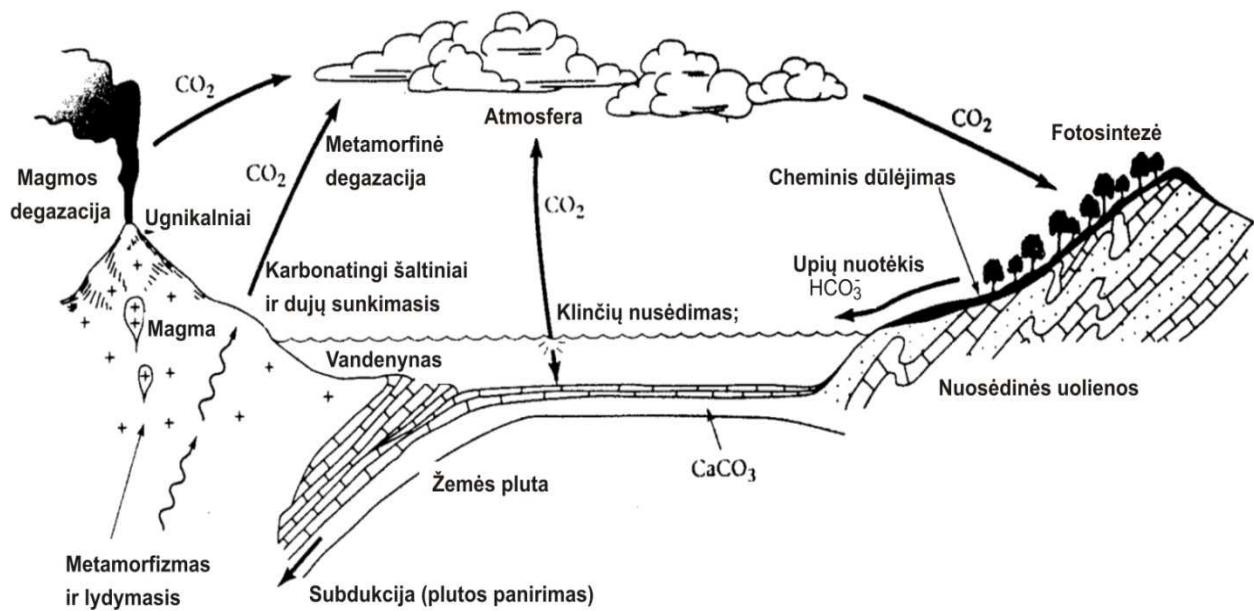
6.5 pav. Kai kurie ekologai linkę manyti, kad klimato atšilimas dar XXI amžiuje lems amžinojo jšalo išnykimą milžiniškuose tundros plotuose. Nedidelis atšilimas iš pradžių stimuliuos pirmę produkciją, tačiau, klimatui atšilus dar labiau, skaidytojai ilgai trukusio amžinojo jšalo organinę medžiagą pradės versti į biogenus, kartu ir į CO₂. Galų gale organinių medžiagų skaidymas (plati raudona rodyklė dešinėje) pagal intensyvumą gerokai viršys produkciją (mėlyna rodyklė) (*climatechangepsychology.blogspot.com/2009/05/...*).

6.4.2. Sąveika su geologiniu anglies ciklu

Net ir nedalyvaujant gyvybei, CO₂ gali virsti hidrokarbonato jonu, o šis – netirpiais karbonatais. Atgulės jūros dugne kalcio karbonatas po milijonų metų, veikiamas milžiniško slėgio ir aukštos temperatūros, gali suurti ir vykstant **degazacijai** vėl pagaminti CO₂ (6.6 pav.). Realioje situacijoje šie virsmai truputį sudėtingesni. CO₂ reaguojant su vandeniu, susidaro vandenilio jonai, kurie reaguoja su karbonatinėmis ir sili-katinėmis uolienomis, taip atlaisvinami hidrokarbonato (HCO₃⁻) ir metalų (Na⁺, K⁺, Ca²⁺ ir kt.) jonai. Šis procesas vadinamas **cheminiu dūlėjimu**, tame dalyvauja ir gyvieji organizmai, išskirdami į dirvą CO₂ bei organines rūgštis. Atpalauduoti tirpūs jonai keliauja su upių ir gruntu vandeniu į jūras. Čia jūros organizmai (daugiausia foraminiferai, priskiriami protistams, ir kokolitoforai, priskiriami vienalaščiams dumbliams ir laikomi pagrindiniais gamintojais vandenynuose) juos panaudoja išorinio skeleto gamybai:



Šis procesas vadinamas **kalcifikacija**. Žuvus šiemis organizmams, jų skeletų CaCO₃ atsiduria vandenyno dugne, kur jis ir kaupiasi, ilgainiui suformuodamas karbonatines uolienas (6.6 pav.). Tai vadina **litifikacija**. Netirpus CaCO₃ (kalcitas) jūrose susidaro ir grynai cheminiu būdu iš hidrokarbonato ir kalcio jonų, ši reakcija ypač paspartėja, kai terpė yra pašarminama, tarkim, fotoautotrofams išsekinus CO₂ atsargas paviršiniuose vandenye.

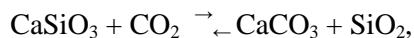


6.6 pav. Geologinis anglies ciklas. Augalai čia figūruoja kaip reikšminga geologinė jėga, ne tik kaupianti anglį, bet ir skatinanti dūlėjimą (Johnsson, 2000).

Galima sakyti, kad geologinis anglies ciklas – tai lėtas CaCO₃ virtimas CO₂, ir atvirkščiai. Yra šio klio tokio pagrindo galvoti, kad abu šie virsmai atsveria vienas kitą. Gyvybė tikriausiai veikia abi reakcijas, jas spartindama. Dėl savo lėtumo grynai geologiniai procesai – litifikacija ir metamorfizmas – ekologams neatrodo labai reikšmingi jų kasdienėje praktikoje. To turbūt negali teigti evoliucionistai.

Nuosédiniai karbonatai įtraukiami į lėtus **metamorfizmo** procesus, kurių metu CaCO₃, dalyvaujant silicio dioksidui (kvarcui), skyla vėl produkuodamas CO₂. Kitas CaCO₃ skilimo ir CO₂ sugrįžimo į atmosferą keliai – tai magmos degazacija, lydima ugnikalnių išsiveržimų.

Geologinio anglies ciklo suminis pavidalas atrodo taip:



čia tiesioginė reakcija – dūlėjimas, o atvirkštinė – metamorfizmas.

Kadangi dalyvaujančios geologiniame cikle anglies kiekis yra nepalyginamai didesnis nei jos kiekis, kasmet įtraukiama į fotosintezės ir kvėpavimo procesus, mažiausias geologinio ciklo sutrikimas gali drastiškai pakeisti anglies dioksido koncentraciją atmosferoje. Tačiau geologai ramina biologus: geologiniai procesai tūkstančius kartų lėtesni nei biologiniai, tad bet kokios permanentos anglies ir deguonies cikle neivyks staiga. Be to, visi jų turimi duomenys rodo, jog bent jau pastaruju kelių šimtų milijonų metų laikotarpiu būta apytikrio balanso tarp anglies dioksido produkcijos dėl degazacijos ir jo pasišalinimo iš atmosferos dėl dūlėjimo ir klinčių susidarymo. Matyt, ir geologiniame cikle esama savų neigiamų grįžtamųjų ryšių, stabilizuojančių medžiagų virsmus bei jų kiekius atskirose Žemės sistemos dalyse.

Vienu iš tokų neigiamų grįžtamųjų ryšių tikriausiai yra spējamas CO₂ koncentracijos didėjimo poveikis klimatui ir dūlėjimui, o pastarojo – CO₂ augimui. CO₂ koncentracijai didėjant, klimatas šyla, o temperatūros klimas uolienų dūlėjimą, kaip ir bet kurias kitas chemines reakcijas, spartina. Taigi, kuo ore daugiau CO₂, tuo jis intensyviau šalinamas iš jo. Ir atvirkščiai, dėl kokių nors priežascių sumažėjus šių dujų koncentracijai ore, cheminis dūlėjimas yra pristabdomas, nes krinta ne tik reaguojančių medžiagų koncentracija, bet ir temperatūra. Kuo mažiau CO₂, tuo mažiau jo sunaudojama dūlėjimui, taigi galu gale jo koncentracijos kritimas sustabdomas.

Anot geologų, panašiai gali būti stabilizuojama ir O₂ koncentracija atmosferoje bei vandenye. Kai ji mažėja, organinių liekanų skaidymas lėtėja, jų daugiau susikaupia dirvoje ir vandenynų dugne. Tad tas deguonis, kuris vykstant fotosintezei buvo produkuotas kartu su šia organine medžiaga, lieka nepanaudo-

tas, grįžtamoji reakcija neįvyksta. Visa tai didina deguonies koncentraciją, taigi ją stabilizuja. Ir atvirkščiai, kai deguonies daugėja, grįžtamoji reakcija (šiuo atveju – skaidymas) spartėja, taip mažindamas O₂ atsargas aplinkoje.

6.4.3. Gėjos teorija

XX amžiaus 8-ajame dešimtmetyje ekologus šokiravo britų fiziko J. Lovelocko (6.7 pav.) iškelta hipotezė, kad gyvybė ne tik yra prisitaikiusi prie savo negyvosios apsuties, bet ir ją pritaikiusi, t. y. padariusi iš jos optimalią terpę gyvybei palaikyti ir klesteti.

J. Lovelockas labai nustebė susipažinęs su pirmaisiais duomenimis, surinktais kosminiais aparatais, apie Žemės kaimynų atmosferą. Tieki Marse, tiek Veneroje vyravo CO₂ (95–96 %) ir N₂ (2–3 %), deguonies, metano ir vandenilio tebuvo rasta tik pėdsakų. Jo samprotavimų logika buvo maždaug tokia:

- planeta, įsiterpusi tarp Marso ir Veneros, kažkodėl turi visai kitokią, anomaliją (nepaaiškinamą paprasta logika) atmosferą;
- atmosferos anomalumas aiškinamas vos ne sprogstamojo mišinio sudarymu: Žemėje gausu anglavandeniu ir angliavandenilių, kurie tiesiogiai kontaktuoja su ne mažiau gausiu deguonimi, stipriu oksidatoriumi;
- šios cheminės anomalijos priežastis greičiausiai yra gyvybės egzistavimas Žemėje ir jos nebuvinės kaimynėse, gyvybė tokią atmosferą pati ir sukūrė;
- Žemės atmosfera yra optimali žemiškajai gyvybei, nes tiek aukštesnė, tiek žemesnė O₂ ir CO₂ koncentracija slopintų gyvybinius procesus;
- gyvybė, matyt, geba palaikyti jai tinkamą atmosferos sudėtį bei kitus abiotinius rodiklius (pavyzdžiui, atmosferos temperatūrą, vandenynų druskingumą) dėl gausių neigiamų grįžtamujų ryšių.

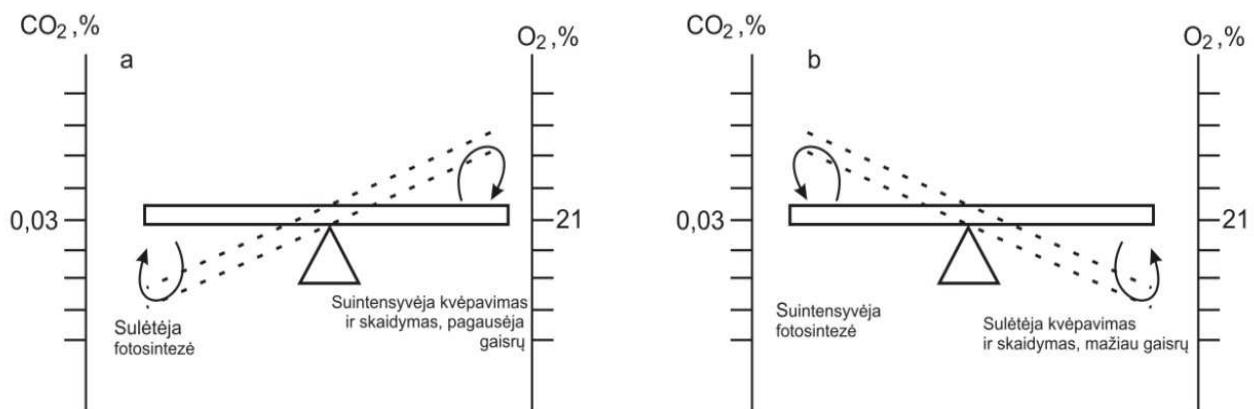
Kurį laiką J. Lovelockas savo idėjas skleidė vienas, kiek vėliau prie jo prisijungė garsi savo endosimbiozės teorija biologė L. Margulis. Tais laikais ši teorija jau buvo laikoma panašia į tiesą, nors jos keiliai link pripažinimo nebuvo trumpas ir lengvas. Be abejų, tokios autoritetingos asmenybės pagalba J. Lovelockui labai pravertė, ir daugeliui skeptikų bei pašaipūnų teko suklusti ir laukti, kas bus toliau. Labiausiai visus šokiravo ta mintis, kad gyvybė, pasirodo, evoliucionuodama galėjo pertvarkyti atmosferą taip, kad ši pasidarė tinkamiausia iš visų galimų. Tarsi ji turėjo tokį tikslą ar išankstinį planą. To daugeliui jau buvo per daug, nes vedė link vitalizmo, teleologijos ir pan. Todėl atrodė, kad šiai hipotezei nėra jokių šansų tapti oficialia ekologijos ir evoliucijos teorijos dalimi.

Savo hipotezę J. Lovelockas pavadino, vieno garsaus rašytojo (William Golding) patartas, Gėjos vardu. Gėja, arba Gaja, – tai senovės graikų motinystės ir vaisingumo deivė, Motina žemė, maždaug atitinkanti lietuviškąją Žemyną. Reikia pasakyti, tai buvo puikus sprendimas, ir taip pavadinta hipotezė dar aštuntajame dešimtmetyje sparčiai užkarioavo Žaliųjų pasaulėvaizdį. Taigi J. Lovelockas sulaukė pripažinimo, nors ir ne visai tarp tų, iš kurių tikėjosi.

Vis dėlto laikui bėgant Gėjos hipotezės šalininkų gretos augo ir tarp mokslininkų, XX amžiaus pabaigoje ją pripažino kai kurie autoritetingi ekologai ir evoliucionistai. Tad kai kas ją jau vadina ne hipoteze, o teorija, nors netgi šalininkai aptinka nemažai kontraversiškų teiginių. Kritikų nebūtų tiek daug, jei hipotezės autorius nevartotų, daugumos nuomone, tiesiog šokiruojančių epitetų. Pavyzdžiui, Gėją jis atvirai vadina superorganizmu, lokalias ekosistemas – to superorganizmo organais, savo pasiūlymus išvengti ekologinės katastrofos – planetine medicina ir pan. Antra vertus, neatsiranda tokių, kurie atvirai kritikuotų plačiai J. Lovelocko taikomą sisteminį požiūrį. I pasaulį jis žiūri per visuotinio sąryšio akinius, ir tai tikrai nėra trūkumas, o greičiau jo pozicijos privalumas, jo jėga. Kita vertus, kaip jau minėta, ekologai tokią metodologiją taiko retai.



6.7 pav. Jamesas Lovelockas (g. 1919), Gėjos teorijos autorius.



6.8 pav. Atmosferos homeostazė. I O_2 (a) ar CO_2 (b) koncentracijos augimą biota, Gėja, automatiškai reaguoja taip, kad susiformuoja priešingos krypties tendencija, anksčiau ar vėliau grąžinant situaciją į pradinę padėtį (pagal Margulis, Lovelock, 1974).

J. Lovelockas, kad ir kaip būtų keista, ilgą laiką nieko nežinojo apie V. Vernadskio sukurtą biosferos sampratą. Joje esama nemažai minčių, kurios iš esmės gerokai panašios į J. Lovelocko. Tiesa, palyginti su V. Vernadskio principais, J. Lovelocko idėjos išdėstyotos griežčiau, todėl jei reikia, jas galima lengvai falsifikuoti (paneigti) ar įrodyti.

Atmosferos sudėtis yra homeostazuojama, arba stabilizuojama, tokiu būdu (Lovelock, Margulis, 1974; Margulis, Lovelock, 1974). Pagrindiniai regulatoriai yra biota, fotosintezės ir aerobinio kvépavimo reakcijos. Dėl kokių nors priežasčių didėjant O_2 koncentracijai ore, o CO_2 koncentracijai mažėjant, fotosintezės greitis mažėja, o kvépavimas, atvirkščiai, spartėja; didėja ir savaiminių gaisrų tikimybė (6.8 pav., a). Visa tai savo ruožtu neleidžia kaupantis O_2 ir didina CO_2 atsargas atmosferoje. Priešingu atveju (6.8 pav., b), kai dėl kokių nors priežasčių, tarkim, dėl iškastinio kuro gavybos ir deginimo, kaupiasi CO_2 , o deguonies atsargos mažėja, fotosintezė yra skatinama, o kvépavimas bei skaidymas lėtėja, be to, mažėja gaisrų. Be to, gyvybė optimizuoja atmosferos sudėtį ir kitais būdais: tiesiogiai ar per poveikį klimatui sparindama arba lėtindama dūlėjimo bei kalcifikacijos procesus.

Šios idėjos niekada niekieno nebuvo paneigtos, nors tai nereiškia, kad visų jų korektiškumas įrodytas. Pavyzdžiui, daugiau nei akivaizdu, kad didėjant reagentų, tarkim, CO_2 ir H_2O ar O_2 ir $\{CH_2O\}$, koncentracijai, reakcija negali nespartėti, kitoms sąlygomis esant vienodomis. Bandymai parodė, kad CO_2 gausėjimas dažniausiai skatina fotosintezę, o O_2 gausėjimas – gaisrus. Kvépavimas bei skaidymas taip pat vyksta sparčiau tada, kai deguonies koncentracija terpėje didėja.

Gėjos hipotezė reikšminga ekologijai visų pirmą dviem aspektais: konkretiais teiginiais ir metodologine nuostata. Konkretūs teiginiai turi realų pagrindą ir nebuvo paneigti, o metodologinė nuostata paskatino ekologus daugiau domėtis holizmu, sisteminiu metodu ir intensyvinti ryšių tarp gyvosios ir negyvosios gamtos tyrimus.

Taigi J. Lovelocko ir L. Margulis hipotezė apie atmosferos dujų reguliavimą, atrodo, išvengė empiriško paneigimo. Nors daugeliui ekologų yra nepriimtinė sisteminis, tiksliau – holistinis, požiūris, kurį taip drastiškai eksplloatuoja šių idėjų autoriai. Apskritai reikėtų pasakyti, kad Gėjos hipotezė sudavė stiprų smūgį iki tol vyravusiai, ypač Vakarų šalyse, analitinei metodologijai (žr. 1.2.3 skyrelį), kai akivaizdžiai susietos tam tikrais ryšiais dalys yra tiriamos taip, tarsi jos būtų nepriklausomos viena nuo kitos arba neturėtų viena kitai jokios įtakos. J. Lovelockas tarsi sako: atmosferos ir vandenynų chemija, kaip ir šių biosferos dalių fizika, nėra atsitaeta nuo jų biologijos, šios dalys ne tik sąveikauja, bet ir sudaro vieną visumą, globalią sistemą. J. Lovelockas dar priduria: organizuotą sistemą, superorganizmą, aprūpintą efektyviai dirbančiais neigiamais grįztamaisiais ryšiais.

I oponentų dažnai keliamą klausimą, kodėl CO_2 koncentracija atmosferoje pastaraisiais šimtmečiais didėja, o O_2 – mažėja, J. Lovelockas atsako taip: ko jūs tikite, gerbiamieji, juk mes visi tik visaip žudome Gėją; juk mažiausiai pusės atogrąžų miškų jau nebéra, ne geresnė ir kitų gamtinių ekosistemų situacija;

Gėja pažeista, ji serga, ir aš nenustebsiu, jei ją greitu laiku ištiks kolapsas. Deja, šiuolaikinė ekologija beveik negali šio pesimizmo atremti, nes šiuose žodžiuose esama daug karčios tiesos.

Gėjos hipotezei bus, atrodo, dar sunkiau susirasti šalininkų tarp evoliucionistų, nei buvo tarp ekologų. Dabartiniai Darvino pasekėjai gal dar mažiau linkę į sisteminį, arba holistinį, mąstymą nei jų bendraamžiai ekologai. Tačiau šiuolaikiniai darvinistai Gėjos idėjai turi papildomą priekaištą: sunku ar net neįmanoma įsivaizduoti, kaip atranka, veikianti individualių lygmeniu, taigi brokuojanti individus, o ne ekosistemas, gali, tarkim, padaryti taip, kad atmosfera ar apskritai visa negyvoji apsuptis būtų organizmų pritaikyta, o ne prie jos prisitaikyta. Sakote, atrenkami individai, o evoliucionuoja atmosferos ir biosferos, ne tik atskirų individų požymiai? Tačiau leiskite paklausti, koks gali būti tokios netradicinės, nedarvinistinės evoliucijos mechanizmas?

Panašu, kad atremti tokį priekaištą nėra lengva, ir ne tik J. Lovelockui. Taigi samprata apie Gėją, daugumos evoliucionistų supratimu, nesiderina su darvinizmu, todėl nėra priimtina. Tas kelias, kuris privedė prie galutinio rezultato, J. Lovelocko žodžiai – prie abiotinių sąlygų optimumo Žemėje, jam pačiam nėra iki galo aiškus. Nors pastaraisiais metais, atrodo, tarp jo jaunų pasekėjų vis daugiau atsiranda bandančių suraikyti šią hipotezę su tradiciniu darvinizmu. Ypatingų vaisių jų pastangos, tenka pripažinti, kol kas nedavė. Gal kiek daugiau galima tikėtis iš vadinamosios rusiškosios paradigmos (žr. 1.2.4 skyrelio interpa) evoliucionistų. Apie tai dar bus rašoma skyriuje, skirtame ekosistemų evoliucijai.

6.5. PASAULINIS AZOTO CIKLAS

Azotas, kaip ir anglis bei deguonis, yra makroelementas: organizmams jo reikia dideliais kiekiais, nes jis įeina į baltymų ir nukleorūgščių sudėtį. Vartotojai šio elemento gauna iš gamintojų, o šie asimiliuoja jį amonio (NH_4^+) arba nitrato jono (NO_3^-) pavidalu. Melsvabakterės yra išskirtinės, nes kaip azoto šaltinių gali naudoti ne tik nitratus ir amonių, bet ir nitritus, ir netgi šlapalą, kai kurias aminorūgštis.

Molekulinio azoto (N_2) Žemėje yra nepaprastai daug – jis sudaro apie 78 % visos atmosferos duju, jo yra ir ištirpusio vandenye, tačiau dauguma organizmų tokia forma jo pasisavinti negali. Vietiniai azoto ciklai iš pirmo žvilgsnio atrodo labai paprasti: iš pradžių gamintojai asimiliuoja amonių ir nitratus, paversdami juos organiniu azotu. Tam reikiams energijos gaunama iš jau susintetintos organinės medžiagos. Vartotojai, skaidydami organines medžiagas, organinį azotą vėl verčia į neorganinį, paprastai – į amonio jonus, kurie vėl gali būti įtraukti į ciklą. Taigi etapai viso labo lyg ir du: **asimiliacija** ir amoniako (amonio) produkavimas. Pastarasis yra vadinamas **amonifikacija**, arba tiesiog mineralizacija. Tai priešingos krypties procesai, brandžiose, arba stacionariosiose, ekosistemose vykstantys maždaug vienodu greičiu, todėl amonio, kaip ir biomasėje susikaupusio azoto, atsargos tokiose ekosistemose laikui bėgant nei kaupiasi, nei mažėja.

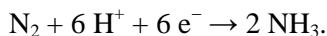
Tačiau tai labai supaprastintas azoto ciklo įsivaizdavimas. Dalis azoto yra prarandama, jis išplauumas, išpustomas arba detrito pavidalu ilgam užsikonservuoja vandens telkiniių dugne. Dėl amonifikacijos susidariusios dujos, amoniakas, nebūtinai visas be likučio virsta amonio jonas ir atitenka gamintojams. Dalis jo patenka į atmosferą. Tai irgi ekosistemos nuostolis. Tiesa, amoniakas ir amonio jonas su krituliais greitai vėl grižta į ekosistemas.

Tad kiekvienoje vietinėje ekosistemoje turėtų rastis ir išorinių azoto šaltinių. Motininėse uolienose azoto dažniausiai yra labai nedaug, tad dūlėjimas negali būti svarbus šio elemento papildymo mechanizmas.

Kažkiek azoto gamintojams tiekia žaibai, kai atmosferos azotas reaguoja su atmosferos deguonimi. Taip susidaro azoto oksidai, azoto rūgštis, nitratai. Žaibas šiuo atveju yra energijos šaltinis, reikalingas ypač atspariai bet kokiam poveikiui trigubai jungčiai tarp azoto atomų ($\text{N} \equiv \text{N}$) suskaldyti. Kažkiek gamintojams prieinamo azoto panašiu būdu pasigamina veikiant kosminiams spinduliams ir meteoritams. Pasigaminę biogenai pasiekia vandens ar sausumos paviršių kartu su lietaus vandeniu. Šis paprastai būna silpnai rūgštus ne tik dėl tame esančios azoto rūgšties, bet ir dėl ištirpusio CO_2 ir sieros rūgšties, susidarančios reagujant su vandeniu sieros oksidams, kurių ore visada irgi yra.

Šie oro azoto virtimo biogenais būdai vadinami **atmosferine fiksacija**. Apskaičiuota, kad tokiu būdu kasmet pasaulio ekosistemos biogenų pavidalu azoto gauna beveik 400 g ha^{-1} .

Tačiau kažkuriuo evoliucijos momentu gyvybė apsirūpino savu azoto fiksacijos būdu. Greičiausiai tai įvyko tada, kai amoniako atsargos atmosferoje buvo išsemtos ir azotas tapo pagrindinis pirminę produkciją ribojantis veiksny. Taip atsirado **biologinė fiksacija**, kuriai vykstant molekuliniis azotas jungiamas su vandeniliu ir susidaro amoniakas.



Molekuliniis azotas redukuojamas iki amoniakinio azoto. Kaip reduktorius ir energijos šaltinis šioje reakcijoje panaudojama organinė medžiaga, kuri oksiduoja iki anglies dioksido.

Šitokiu būdu ekosistemose esančios azoto atsargos kasmet pasipildo maždaug 10 kg ha^{-1} , taigi bent 20 kartų sparčiau nei abiotiniu būdu. Šis kiekis kai kuriose ekosistemose, pavyzdžiui, koralinių rifų, atrodo, gali siekti ir kelis šimtus kg ha^{-1} , tiek azoto per metus sukaupia šią vandenų gyventojos melsvabakterės.

Nors azotą fiksuojančių organizmų yra nedaug, ekosistemoms jų tiekiamo azoto visai pakanka. Mat neorganinis, tinkamas gamintojams azotas po fiksatorių žūties lieka dirvoje ar vandenye, taip atitekdomas ir tiems organizmams, kurie azoto fiksuti nesugeba. Svarbu pažymeti ir tai, kad Žemėje nėra ekosistemų, kurios neturėtų savų azoto fiksatorių.

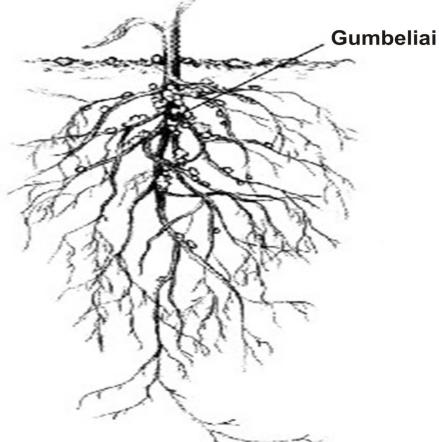
Šiai endeterminei reakcijai vykti reikia cheminės energijos sąnaudų, paprastai – gliukozės pavidalu. Be to, ją šiuo atveju pagreitina specifinis fermentas, nitrogenazė. Dar viena šios reakcijos ypatybė: ji gali vykti tik bedeguonėmis salygomis, t. y. aplinkoje, kurioje nėra deguonies. Greičiausiai šios ypatybės byloja apie tai, jog biologinė fiksacija atsirado jau tada, kai hidrosferoje ir atmosferoje deguonies dar nebuvo arba jo buvo labai nedaug. Tačiau daugelis biologinė fiksaciją atliekančių organizmų yra aerobai, todėl jie turi specialių organų, vadinančių heterocistomis (būdinga melsvabakterėms), kuriose ir vykdoma fiksacijos reakcija ir į kurių vidų deguonis nepatenka. Ankštiniai ir kai kurie kiti augalai, apsirūpinę aerobiniais fiksatoriais, patys tiekia jiems deguonį, bet ne gryną, o surištą su molekule, panašia į hemoglobiną. Laisvai gyvenanti *Azotobacter vinelandii* įsigudrino apeiti nitrogenazei būdingą jautrumą deguoniui dar kitaip, išties ekstravagantiškai: turėdama ypatingų citochromų ji vykdo aerobinį kvėpavimą taip sparčiai, kad ląstelės viduje deguonies koncentracija niekada nepakyla tiek, kad trukdytų azoto fiksacijai.

Apie tai, kad biologinė fiksacija buvo „išrasta“ labai seniai, byloja ir tas faktas, kad visi azoto fiksatoriai yra prokariotai, bakterijos (6.1 lentelė).

Sausumoje pagrindinis vaidmuo tiekiant azotą tenka *Rhizobium* ir *Frankia* genties („gumbelinės“) bakterijoms (6.9 pav.). Jos gyvena kartu su maždaug 200 rūšių augalų, daugiausia ankštinių, nors tarp jų esama ir neankštinių (šunobelė, sotvaras, alksnis ir daugelis kitų). Aptikta virš 20 gentių, priklausančių 8 skirtingoms šeimoms augalų, gebančių sudaryti tokią naudingą sau ir sugyventiniams sajungą.

6.1 lentelė. Kai kurie azotą fiksujantys organizmai

Organizmai	Aerobai ar anaerobai	Gyvenamoji aplinka
<i>Rhizobium</i> , <i>Frankia</i> genties („gumbelinės“) bakterijos	Aerobai	Sausuma; mutualizmas su augalais
<i>Azotobacter</i> genties bakterijos	Aerobai	Beveik visos ekosistemos; gali gyventi laisvai
Kai kurios kerpės, tiksliau – jų sudėtyje esančios melsvabakterės	Aerobai	Sausuma
Melsvabakterės (<i>Oscillatoria</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Calothrix</i> ir kt. gentys) ir fotosintetinančios sierabakterės	Aerobai ir anaerobai	Vandenye; mažesniais kiekiuose sausumoje
<i>Clostridium</i> , <i>Desulfovibrio</i> gentių bakterijos	Anaerobai	Beveik visos ekosistemos

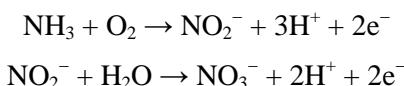


6.9 pav. Azotą fiksujančios *Rhizobium* ir *Frankia* bakterijos gyvena gumbeliuose ant kai kurio augalų šaknų (<http://content.answers.com/main/content/img/Gardeners/f0173.jpg>).

Visi laisvai gyvenantys azoto fiksatoriai, išskyrus melsvabakteres, kerpes ir 6.1 lentelėje nenurodytas kai kurias kitas grupes, yra skaidytojai, o tai reiškia, jog gali gyventi ir daugintis skaidydamis detritą, kurio sudėtyje nėra azoto. Tai gana naudinga savybė, suteikianti fiksatoriams privalumą ir netgi pirmenybę ten, kur susikaupia celiuliozė, ligninas ar kitos azoto neturinčios atliekos. Tad nenuostabu, jog, tarkim, mediena mintantys bestuburiai (pavyzdžiu, termitai) žarnyne taip pat turi prokariotinių simbiontų, gebančių fiksoti molekulinių azotą.

Gyvybei būdingas gebėjimas pasisavinti molekulinių azotų gerokai papildė ekosistemas prieinamu azotu ir leido joms padidinti suminę biomasę. Manoma, kad šis gebėjimas atsirado prieš kelis mlrd. metų, kai išseko atmosferos amoniako atsargos.

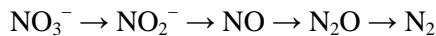
Greta asimiliacijos, amonifikacijos ir fiksacijos azoto cikle dalyvauja dar dvi svarbios reakcijos – **nitrifikacija** ir **denitrifikacija**. Pirmoji iš jų susideda iš dviejų etapų: 1) amoniako ar amonio oksidacijos iki nitritų, 2) nitritų – iki nitratų. Jas vykdo bakterijos (*Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrobacter* ir kai kurios kitos gentys) ir archėjos (*Nitrosopumilus* gentis).



Abi reakcijos yra egzoterminės, taigi cheminė energija yra sukaupama ATP pavidalu. Šią energiją **nitrifikatorių** panaudoja ne bet kam, o CO_2 asimiliacijai. Taigi jie yra chemolitoautrofai (energijos šaltinis – cheminė medžiaga, NH_3 , chemo-; elektronų šaltinis – NH_3 , lito-; anglies šaltinis – CO_2 , auto-). Galima juos vadinti ir autotrofais azoto atžvilgiu. Antra vertus, nitrifikacija – tai ir skaidymo, arba amonifikacijos, tēsinys. Mat skaidymas, kaip ir kvėpavimas, yra cheminės energijos, sukauptos organiniuose junginiuose, pavertimas šilumine energija. Skaidymas šiuo konkrečiu atveju vyksta tol, kol susidaro galutinis produktas, amoniakas arba amonis. Azoto junginių skaidymas kažkada, prieš kelis mlrd. metų, baigdavosi amonio susidarymu, ir jis vėl būdavo neklidomai asimiliuojamas gamintojų. Taip tėsėsi tol, kol prieš maždaug 2,5 mlrd. metų dėl melsvabakterių veiklos aplinkoje pradėjo kauptis deguonis. Žaibuojant jis reaguodavo su amoniaku ir molekuliniu azotu. Taip susidarydavo azoto oksidai bei nitratai. Vykstant evoliucijai, vėliau atsirado organizmų, vykdančių nitrifikacijos reakcijas.

Nuo to laiko, atrodo, ir pradėjo kauptis vandenye nitratai kaip galutiniai nitrifikatorių veiklos produktai. Iki tol nitratų kiekis vandenye buvo, panašu, labai mažas. Melsvabakterės, to meto vyraujantys gamintojai, ilgainiui prisitaikė asimiliuoti ne tik amonij, bet ir nitratus, nors pastarieji taip ir netapo gaminantį geidžiamiausiu azoto šaltiniu, mat juos po asimiliacijos vis tiek reikia redukuoti iki amonij.

Savo ruožtu nitratų kaupimasis sudarė salygas atsirasti dar vieniems azoto ciklo dalyviams – **denitrifikatoriams**. Mat nitratai, kaip ir deguonis, yra geri oksidatoriai, lengvai oksiduojančios vandenilį, metaną ir organines medžiagas. Šios reakcijos ilgainiui buvo užvaldytos vandenilį ir metaną oksiduojančių prokariotų – chemoautotrofų ir denitrifikuojančių bakterijų. Pastarosios yra skaidytojai, tačiau skaido negyvą organinę medžiagą pasitelkdamis ne deguonį, kaip iprasta, o nitratus. Taigi šioms bakterijoms būdingas **nitratinis kvėpavimas**. Organinė medžiaga oksiduojama, kol virsta anglies dioksidu, o oksidatorius redukuojamas, taigi azoto oksidacijos laipsnis mažėja tol, kol jis virsta nitritais, azoto oksidais ir, galu gale, molekuliniu azotu, N_2 , o šis išlekia į orą.



Tiesa, ne visada šis procesas vyksta nuo pradžios iki galo, tad į aplinką išsiskiria ir nemaži kiekiai tarpinių produktų, daugiausia – diazoto monoksido, N_2O . Tačiau pagrindiniu denitrifikatorių veiklos produkту vis dėlto reikia laikyti N_2 , jo pagaminama daugiausia.

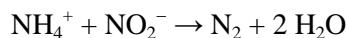
Gamtoje yra ne tik salyginis balansas tarp amonio ir nitratų asimiliacijos iš vienos pusės ir amonifikacijos iš kitos (vietiniuose cikluose), bet ir tarp molekulinių azoto fiksacijos iš vienos pusės ir denitrifikacijos bei anamoksinės reakcijos iš kitos (pasauliniame cikle). Šis balansas greičiausiai buvo pasiektas prieš daugybę milijonų metų, galutinai susiformavus dabartinio tipo ciklui.

Taigi denitrifikacija baigia tai, ką pradeda azoto fiksacija, ciklas užsidaro (6.10 pav.). Šią reakciją (nors tai greičiau kelios reakcijos) vykdo skaidytojai, priklausantys pseudomonadoms ir kai kurioms kitoms bakterijoms (pavyzdžiu, *Paracoccus gentis*).

Denitrifikacija nevyksta ten, kur daug deguonies, netgi kai nitratų kiekiai yra dideli. Mat deguonis yra geresnis oksidatorius, duodantis didesnę energijos išeigą, tad šiomis sąlygomis obligatiniai aerobai laimi. Denitrifikatoriai – tai fakultatyvieji anaerobai. Tai reiškia, kad dauguma jų yra pakantūs nedidelei deguonies koncentracijai, jie gali vykdyti ir aerobinį, ir, visai nesant deguonies, anaerobinį metabolismą. Tokia plati reakcijos norma praverčia tiems, kurie įsikuria ne kur kitur, o šalia nitrifikatorių, tikrų aerobų. Tipiškos denitrifikatorių buveinės – suslēgtos ar apsemtos dirvos, šlapynės, vandenyno gilumos bei nuosėdos.

Denitrifikacijos reakcijas žmogus panaudoja tam, kad pašalintų azoto junginių perteklių buitinėse nuotekose ir apskritai organine medžiaga užterštuose vandenye. Šlapynėse, kuriose dėl šalia esančių dirbamujų laukų trėšimo kartais susikaupia nemažas nitratų kiekis, taip pat visokeriopai skatinama denitrifikacija.

Tačiau denitrifikacijos reakcijos nėra vienintelės, kuriomis uždaromas azoto ciklas, tą geba ir **anamoksinę reakciją** vykdančios bakterijos. Šios reakcijos metu amonis reaguoja su nitritais ir abu junginiai be tarpininkų virsta molekuliniu azotu.



Reakcijos pavadinimas yra iššifruojamas taip: **anaerobinė amonio oksidacija**. Kaip sako pats pavadinimas, šis procesas vyksta bedeguonėmis sąlygomis, paprastai – jūrose ir vandenye (žr. 4.3 pav. ir 4.2.5 skyrelij).

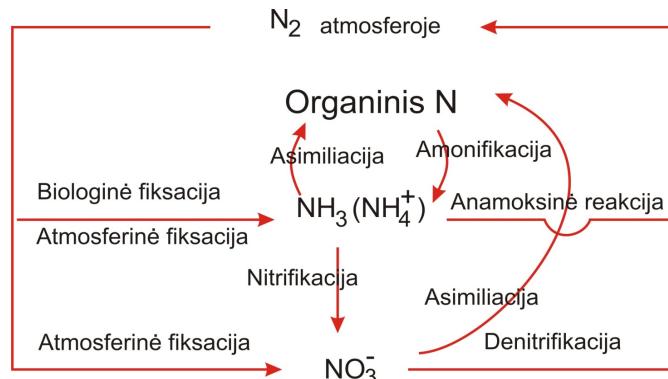
Anamoksinės bakterijos – tai *Planctomyces* ir *Pirellula* genčių bakterijos, nors mokslininkai atrodo vis naujų bakterijų genčių, priklausantių šiai grupei. Tai tikrų tikriausiai chemolitoautotrofai, taigi amonis jiems yra energijos ir elektronų šaltinis, o CO_2 – anglies. Kvėpuoja nitritais (**nitritinis kvėpavimas**). Nemažas nitritų kiekis susidaro vandenye, kelių šimtų metrų gylyje, kaip tarpinis nitrifikacijos ir denitrifikacijos produktas. Kai kurie specialistai mano, kad šie organizmai, bent jau vandenye ir jūrose, pagamina vos ne tiek pat molekuliniu azoto kiek ir denitrifikatoriai. Nesenai buvo aptikta ir kitų reakcijas vykdančių chemoautotrofinių denitrifikatorių.

Beje, anamoksinė reakcija taip pat pradėta intensyviai naudoti praktikoje, šalinant iš nuotekų amonio perteklių.

Pastaraisiais metais buvo aptikta bakterijų, kurios amonių oksiduoja deguonimi arba azoto dioksidu, NO_2 , ir produkuoja kaip galutinį produktą N_2 (žr. Megonigal et al., 2004). Reakcija buvo pavadinota **nitrifikatorių denitrifikacija** (angl. *nitrifier denitrification*) norint pabrėžti, kad vienas organizmas vykdo ir nitrifikaciją, ir denitrifikaciją. Svarbu pažymeti, kad šis organizmas, skirtingai nuo tipiškų denitrifikatorių ir anamoksinų bakterijų, gali produkuoti N_2 ir bedeguonėje, ir deguoninėje zonose. Be to, tipiški denitrifikatoriai oksiduoja organines medžiagas, o šios bakterijos kaip energijos ir elektronų šaltinių naudoja amonių. Taigi, kaip ir tipiški nitrifikatoriai, jos tikriausiai priskirtinos chemoautotrofams.

Tuo azoto ciklo dalyvių sąrašas nesibaigia. Nesenai buvo surasta bakterijų, kurios atlieka atvirščią nitrifikacijai reakciją: vėl verčia nitrifikatorių produkuojamus nitratus į amonių, taip regeneruodamos biogeną, kuris augalams ir kitiems gamintojams yra tinkamesnis nei nitratai. Ši reakcija buvo pavadinota **nitratų ammonifikacija** (žr. Megonigal et al., 2004).

Nitratų ammonifikacija, atrodo, vyksta įvairiose ekosistemose, ypač sausumos. Kai kuriuose drėgnuosiuose atogrąžų miškuose, jų dirvoje, šią reakciją atliekančios bakterijos redukuoja iki amonio apie



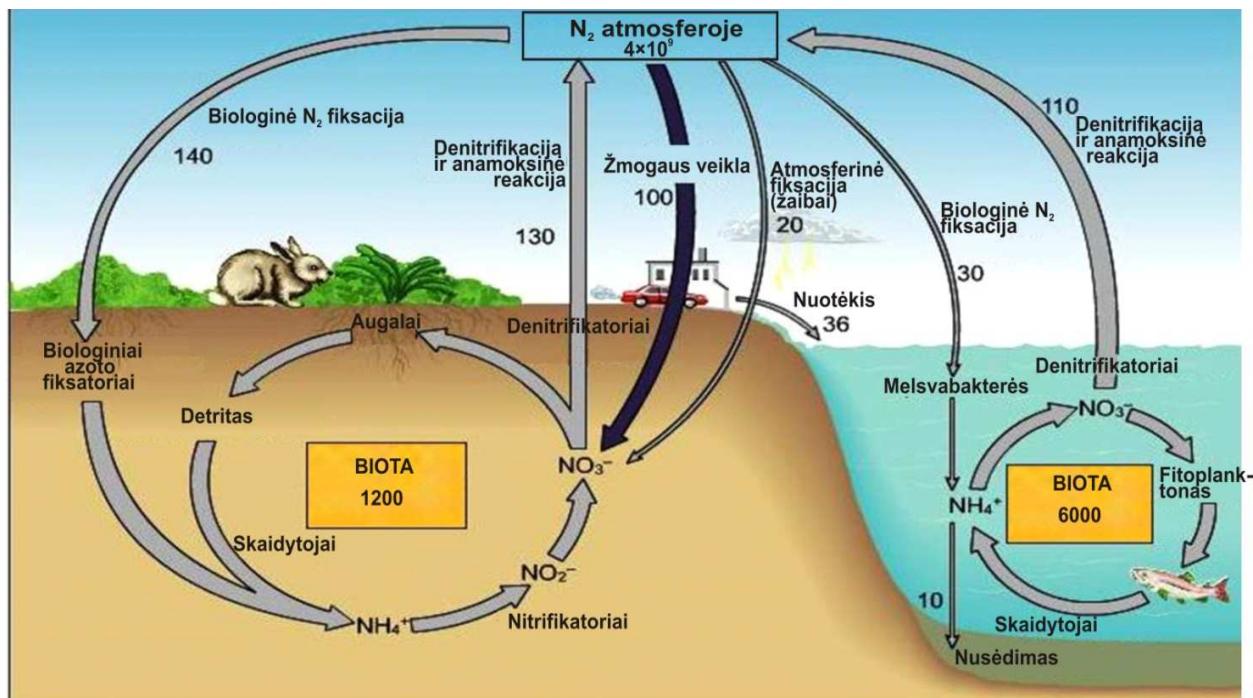
6.10 pav. Azoto ciklas prieistoriniai laikais (konceptualusis modelis).

tris ketvirtadalius visų nitrifikacijos metu pasigaminančių nitratų. Šitaip dirvos azotas apsaugomas nuo denitrifikacijos, ir, iš anijono virtės katijonu, yra sunkiau išplaunamas liūčių.

Iš viso to susiklosto įtaigus jspūdis, jog azoto ciklas susideda ne iš kelių reakcijų (6.10 pav.), o bent iš keliolikos ar kelių dešimčių. Turbūt nespecialistus labiausiai stebina chemoautotrofų funkcinė įvairovė: rodos, nėra nė vienos termodinamiškai galimos arba savaime vykstančios, reakcijos, kuri nebūtų užvaldyta gyvybės. Tad neturėtų kelti nuostabos tas akivaizdus faktas, jog visi potencialūs energijos šaltiniai, jeigu tik nėra ypatingai nepalankią sąlygą, turi savo vartotojus. Yra vykdomos netgi reakcijos, reikalaujančios išorinio energijos šaltinio (organinės medžiagos ar šviesos), jei jo prieikia, kad būtų pasi-savinamos gyvybiškai svarbios medžiagos. Vienų atliekos kitiems yra ištakliai, todėl iki žmogaus atsiradimo atliekų, panašu, gamta nežinojo.

Žmogaus veikla stipriai paveikė biogenų ciklus. Azotas šiuo atžvilgiu nėra išimtis. Dar XX amžiaus viduryje buvo pradėta masinė **azoto trąšų gamyba**. Šis procesas cheminiu požiūriu labai panašus į tą, kurį vykdo biologiniai azoto fiksatoriai: aukšto slėgio ir aukštos temperatūros sąlygomis, panaudojant katalizatorius, oro azotas jungiamas su vandenilio (kartais – ir deguonimi). Vienokio ar kitokio pavidalo trąšos praturtina ne tik sausumos ekosistemas, bet ir vandens telkinius, upėmis pasiekdamos jūras ir vandenyną.

Trąšų gamyba – irgi atmosferinė molekulinio azoto fiksacija, kaip ir vykstanti žaibuojuant. Tai technologinis procesas, kurio metu oro azoto ir vandenilio mišinys veikiamas aukšta temperatūra ir slėgiu. Nemažai atmosferos N_2 virsta azoto oksidais vidaus degimo varikliuose: cilindre, veikiant slėgiui ir elektros iškrovai, oro azotas reaguoja su oro deguonimi, panašiai, kaip tai vyksta žaibuojuant. Antra vertus, nemažai azoto oksidų pasigamina ne iš oro azoto, o degant biomasei ar iškastiniams kurui, kurio sudėtyje yra azoto. Vėliau šie oksidai tampa smogo komponentais, azoto rūgštimi ir iškrinta su krituliais. Kai kas mano, kad šiuo metu žmogus atmosferinės fiksacijos būdu per metus trąšomis ir azoto teršalais paverčia beveik pusę to oro azoto kieko, kurį fiksuoja laisvai gyvenantys ir simbiontiniai mikroorganizmai. Tačiau dėl šios išvados specialistai nesutaria, kitais duomenimis (Falkowski et al., 2000), žmogus išima iš atmosferos šiek tiek daugiau molekulinio azoto (140 Mt per metus) nei azoto fiksatoriai (130 Mt per metus). Dar kitus skaičius matome 6.11 pav.



6.11 pav. Dabartinio pasaulinio azoto ciklo supaprastintas skaitmeninis modelis. Skaičiai žymi azoto srauto dydį arba kiekį (staciakampiuose) Mt per metus ($1 \text{ Mt} = 10^{12} \text{ g}$) (<http://i724.photobucket.com/album/ww245/MohsinShah11/NitrogenCycle.jpg>).

Šiame paveiksle parodytas dabartinis azoto ciklo vaizdas. Vadovėlio autorius šiais duomenimis ne rekomenduočiai aklai tikėti – tokio tipo duomenų gavimas yra nepaprastai sudėtingas netgi šiais laikais, tad visi šie modeliai yra preliminarūs, o vėliau dažnai pasirodo – dar ir klaudinantys. Ir vis dėlto mes nieko geresnio šiandien neturime, tad pabandykime iš šio modelio gauti kokią nors preliminaraus pobūdžio išvadą.

Neabejojama, kad žmogus suintensyvino azoto fiksacijos procesus ir gerokai papildė gamtines ekosistemas prieinamu azotu. Tačiau dabartiniu metu ekologai negali neabejodami teigti, jog per milijonus metų nusistovėjęs balansas šiuo metu pažeistas. Tarkim, neaišku, kaip pasikeitė dėl žmogaus įtakos biologinės fiksacijos, denitrifikacijos ir anamoksiniai procesai.

Balanso tarp azoto fiksacijos iš vienos pusės ir denitrifikacijos, anamoksinės reakcijos iš kitos pusės, atrodo, nėra: N_2 fiksuojama 290 Mt per metus, o grąžinama atmosferai atgal tik 240 Mt (nors abu šie skaičiai, kaip jau minėta, ypač abejotini). Tačiau jei neįskaičiuotume žmogaus vykdomos fiksacijos (100 Mt), gautume atvirkščią rezultatą: denitrifikacija ir anamoksinė reakcija vyksta sparčiau nei N_2 išėmimas iš atmosferos. Jeigu *a priori* laikytume, kad prieistoriniai laikais būta balanso, tenka konstatuoti, jog per pastaruosius šimtus metų pasaulio biotos išmetamas į atmosferą N_2 kiekis tik didėjo. Paaškinimas galėtų būti labai paprastas: trąšų ir teršalų pavidalu mes tiekiame vis daugiau maisto medžiagų ir oksidatorių denitrifikatoriams bei anamoksinėms bakterijoms, tad jos ir dauginasi, priaugindamos daugiau nuosavos biomasės, daugiau N_2 . Tačiau biologinių azoto fiksatorių tokia mūsų veikla tikriausiai neskatina: kam gaminti tokius labai imlius energijai biogenus iš oro dujų, kai jų gauni veltui gatavus iš žmonių. Tačiau, jeigu net šie samprotavimai ir pagrįsti, lieka neaišku, kodėl šiuo metu atmosferai grąžinama mažiau N_2 , nei iš jos paimama.

Atkreikite dėmesį, kad atmosferos azoto kiekis yra milžiniškas – maždaug 4×10^9 Mt, o jo atsinaujinimo trukmė – vos ne 20 mln. metų. Tad visai suprantama, kodėl niekas nešneka apie azoto kieko atmosferoje mažėjimą, nors tokią tendenciją ir numato 6.11 pav. pateikti skaičiai.

6.6. PASAULINIS SIEROS CIKLAS

Palyginti su kitaip elementais, sieros biomasėje nėra daug, ji jeina į baltymų, vieno kito vitamino, kai kurių metabolitų sudėtį. Nepaisant to, be jos negali apsieiti joks organizmas.

Vadovėlio autorui vėl tenka su apgailestavimu konstatuoti, kad ir globalus sieros ciklas tebėra menkai ištirtas, ypač daug nesutarimų ir abejonių kyla dėl sieros srautų, jų dydžio, bet kokybiniai, arba konceptualieji, šio ciklo aspektai didelių abejonių nekelia.

Kaip ir anglies ar azoto cikluose, sieros cikle taip pat dalyvauja dujos, tad lokalių ciklų pasitaiko greičiau teorijoje nei praktikoje. Pagrindinės sieros cikle dalyvaujančios dujos – sieros dioksidas (SO_2) ir vandenilio sulfidas (H_2S). Pagrindinis nedujinis ciklo dalyvis – sulfatai (SO_4^{2-}).

Nemažai sieros yra uolienose, daugiausia pirito (geležies disulfido) ir gipso (hidratuoto kalcio sulfato) pavidalu. Be to, daugiausia SO_2 ir H_2S pavidalu, nemažai jos išmeta ir ugnikalniai, tiek antžeminiai, tiek ir povandeniniai. Greičiausiai šie sieros junginiai susidaro iš gelmėse glūdinčių metalų sulfidų. Oksiduodamasis SO_2 virsta sieros triksidu, SO_3 , o šis – sieros rūgštimi, kuri atmosferoje, dirvoje ar vandens telkiniuose suformuoja sulfatus (SO_4^{2-}). Tai tas jonas, kurį augalai, melsvabakterės, dumbliai asimiliuoja ir paverčia organine siera.

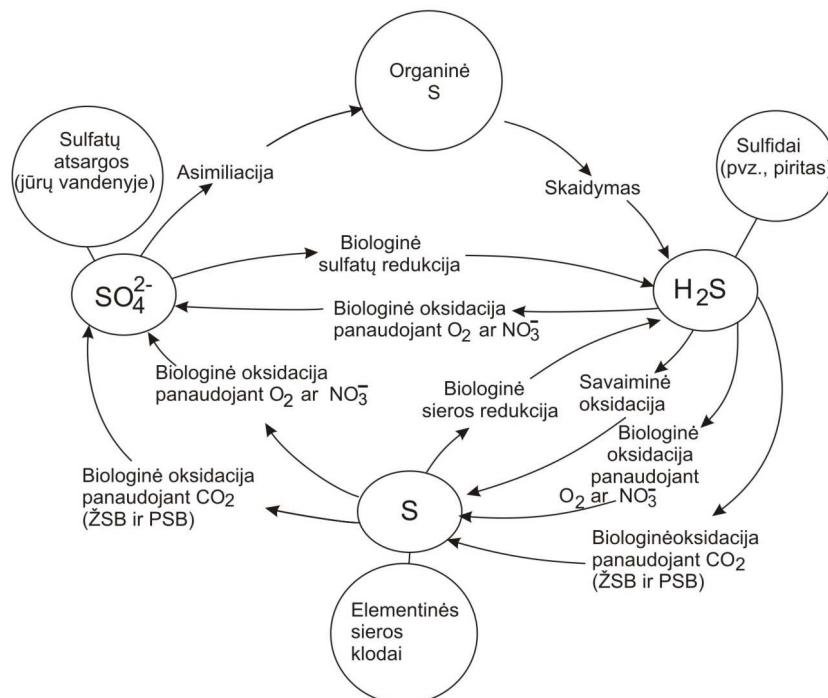
Tiesa, prieš ijjungdami į baltymus, gamintojai sulfatus priversti redukuoti iki SH grupių. Vėliau ši siera keliauja per mitybos grandines, kol skaidytojai pagamina galutinį skaidymo produktą – vandenilio sulfidą (H_2S). Atrodytų, kas gali būti paprasčiau: galutinis skaidymo produktas turėtų tapti ir tuo biogenu, kurį turėtų asimilioti gamintojai, tuo labiau kad jo redukuoti iki sulfhidrilinės grupės (-SH) jau nereikia. Tačiau realybėje yra kiek kitaip: pagrindiniu biogenu tapo sulfato jonas, o ne S^{2-} (vandenilio sulfidas vandenye tirpsta). Mat vandenilio sulfidas – gana reaktyvios dujos, kurios vėl, kontaktuodamos su deguonimi dirvoje ar vandenye, lengvai oksiduoja iki sieros ar net sulfatų. O pastarieji yra iš naujo

panaudojami nurodytų gamintojų. Todėl vandenilio sulfido į atmosferą per metus biota išskiria palyginti nedaug, dešimtis kartų mažiau, nei jo pasigamina per skaidymą. Tieki pat sieros įvairiais pavidalais sugrįžta atgal į vandenį ir dirvą.

Didelė dalis skaidymo metu susidariusio H_2S bedeguonėje ar jai artimoje terpėje spėja sureaguoti su dirvoje ar vandenye gausiais metalais, sudarydami jų sulfidus, pavyzdžiui, piritą (FeS_2). Piritas praktiškai netirpsta vandenye, ypač jei terpė rūgšti ar neutrali. Dumble ir šlapioje dirvoje šio junginio daug kur susikaupia milžiniški kiekiai. Tačiau pirus, kontaktuodamas su oru ir vandeniu, lengvai virsta geležies sulfatu ($FeSO_4$) ir sieros rūgštimi (H_2SO_4), taigi tampa biogenu ir yra įtraukiamas į biologinį ciklą.

Tačiau tos savaimės ir lengvai vykstančios reakcijos, kuriose atsipalaudoja šiluma, negali likti be eksploatatorių. Turima galvoje savaiminis, nebiologinis H_2S oksidavimas. Ir tikrai, esama mažiausiai dviejų grupių mikroorganizmų, besinaudojančių šia „niša“. Viena iš jų – **bespalvės sierabakterės** (pavyzdžiui, *Beggiatoa*, *Thiobacillus*). Pavadinimas šiek tiek klaudinantis, nes be bakterijų į šią grupę jeina ir nemažai archejų. Šie mikroorganizmai panaudoja H_2S ne tik kaip elektronų (vandenilio), bet ir kaip energijos šaltinį. Tam, kad asimiliuoči CO_2 . Taigi jie yra chemolitoautotrofai. Panaudodami deguonį ar nitratus, jie geba oksiduoti ne tik H_2S , bet ir elementinę sierą. Kaip galutinis produktas susidaro sieros rūgštis ir sulfatai. Taigi bespalvės sierabakterės yra gyvybiškai svarbus ekosistemų komponentas, nes ir bedeguonėje aplinkoje, ir deguonies turinčioje aplinkoje, tiek dirvoje, tiek ir vandenye, produkuoja taip reikalingą gamintojams biogeną, sulfato joną. Tad šias bakterijas galima laikyti ir skaidytojais (jos, kaip ir visi skaidytojai, toliau oksiduoja skaidymo proceso atliekas, šiuo atveju – H_2S ir S), skirtumas tik toks, kad jos skaido ne organinę medžiagą, o H_2S ir S ir ne produkuoja CO_2 , o jų vartoja kaip anglies šaltinį.

Kita grupė – **žaliasios sierabakterės (ŽSB)** ir **purpurinės sierabakterės (PSB)**, autotrofai, kurie panaudoja H_2S kaip elektronų ir vandenilio šaltinį, o iš Saulės gauna energiją, ją absorbuojant bakteriochlorofilams. Žinomiausios gentys: *Chlorobium*, *Pelodictyon* (ŽSB), *Chromatium*, *Thiospirillum* (PSB). Dėl šių bakterijų poveikio H_2S molekulė disocijuoja, ji oksiduojama iki elementinės sieros arba sulfatų (6.12 pav.), o oksidatorius, CO_2 , redukuojamas iki organinės medžiagos. Taigi šios bakterijos vykdo anoksigeninę fotosintezę. Nors jos galėtų konkuruoti su bespalvėmis sierabakterėmis dėl H_2S , tačiau ši konkurenčija gamtoje beveik nepasireiškia, nes vienos yra anaerobai, o kitos – aerobai, taigi kartu negyvena. Jas, kaip ir bespalves jų giminaites, taip pat galima laikyti skaidytojais, mat jos gamina kitiems gamintojams būtiną biogeną, sulfatus bedeguonėse zonose, kur tipiški skaidytojai teguli produkuoti tik H_2S . Tiesa, kaip minėta, daugelis ekosistemų turbūt apskritai galėtų apsieiti be sierabakterių paslaugų, nes H_2S gali oksiduotis iki sulfatų ir savaimė, nors šių reakcijų greitis būtų kur kas mažesnis.



6.12 pav. Pagrindiniai sieros ciklo elementai (konceptualusis modelis).

Žaliujų sierabakterių ir purpurinių sierabakterių gamtoje nėra labai gausu, nes jos negali apsieiti be šviesos, tačiau ten, kur šviesa, paprastai būna daug ir deguonies, o deguoniu iš jų nėra pakančios. Joms tinkamą buveinių Žemėje nėra daug, nors jų dažnai randama susisluoksniausiuose vandenye, zonose, kur deguonies mažai, o šviesos šiek tiek yra. Tokios salygos šiltuoju metų laiku, pavyzdžiu, susidaro ypač produktyviuose ežeruose (Wetzel, 1983). Purpurinių sierabakterių gana gausu sekliose dumblėtose estuarijose (angl. *mudflats*) ir druskingose pelkėse (ang. *salt marshes*).

Kartu su organizmais, oksiduojančiais H_2S (arba šalia jų), paprastai randama ir jų pagalbininkų – **sierą ir sulfatus redukuojančią bakterijų** (pavyzdžiu, *Desulforomonas*, *Desulfovibrio*). Tai skaidytojai, detritui skaidyti naudojantys ne deguonį, bet sierą ir sulfatus (sierinis ir sulfatinis kvėpavimas). Taigi jos vykdo atvirkštinę reakciją ir pagamina H_2S , taip uždarydamos sieros ciklą. Tarp jų ir sierabakterių, sieros ir sulfatų produkuotojų, esama grynu gryniausios abipusiškai naudingos kooperacijos. Tad jei aptikote vieną iš šių grupių, ieškokite čia pat ir kitos, tikriausiai rasite.

Šios bakterijos klesti kai kuriose organinėmis medžiagomis užterštose stratifikuotose jūrose, pavyzdžiu, Juodojoje ir Baltijos, Meksikos įlankoje; čia bedeguonėse (anoksinėse) ir deguonies stygiaus (hipoksinėse) zonose jos kartu su kitaais anaerobiniais skaidytojais prigamina didžiulį kiekį vandenilio sulfido. Yra jų ir daugelyje ežerų, tiek vandenye, tiek ir dugno nuosėdose.

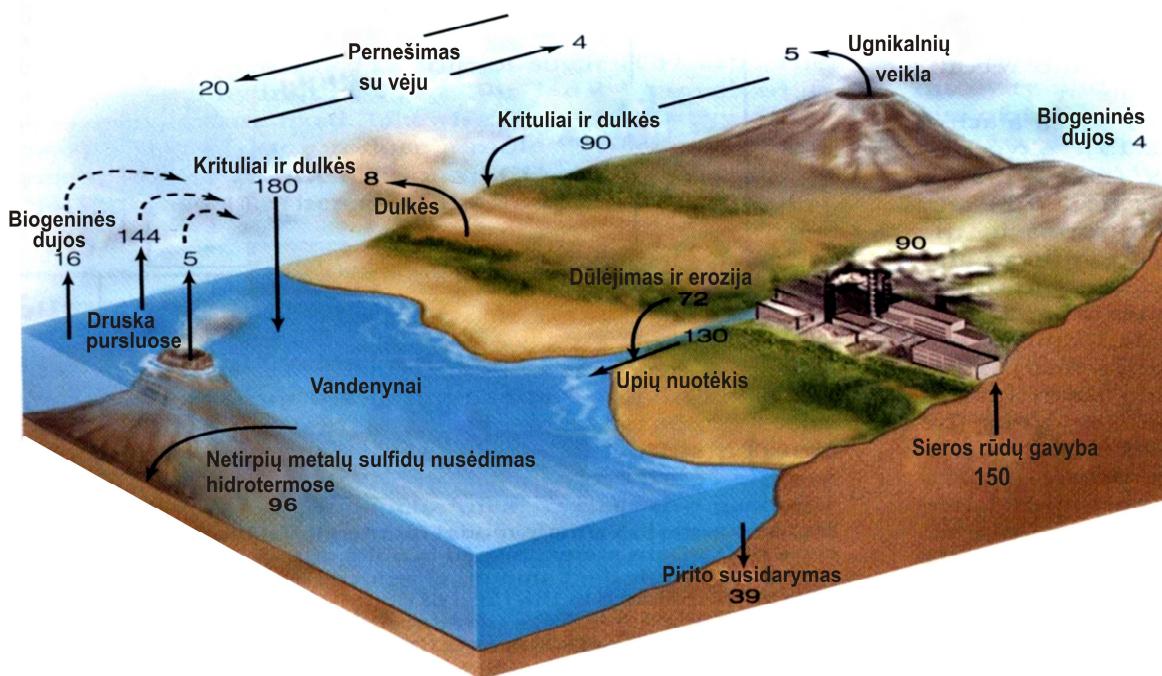
Schema, pavaizduota 6.12 pav., kai kam visai pagrįstai gali asocijuotis su įmantriais drugio sparno ornamentais. Dar kitam ji gal primena voratinklį ar mūsų jau aptartą mitybos grandinių raizgalynę. Pastaroji analogija gal ne visai tikslė, nes tos pačios ekosistemos mitybos tinklas yra gana nepastovi, dinamiška struktūra, ko nepasakysi apie medžiagų ciklus. Taip, vykstant evoliucijai keitėsi jų dalyviai, bet patys cheminiai virsmai yra kur kas konservatyvesni.

Šiaip ar taip, neabejotinas vienas dalykas: kiekvienam nuodugniai mąstančiam ekologui knieti išsi-aiškinti, kaip ir kokioms jėgomis veikiant susidarė 6.12 pav. pavaizduota ar panaši į ją, pavyzdžiu, azoto ciklo, konstrukcija, panašiai kaip zoologui rūpi suprasti, kaip atsirado drugių spalvos bei jiems būdingi ornamentai. Kitaip tariant, sieros ar azoto ciklo konstrukcija yra tokas pat ekosistemos požymis, perduodamas iš vieno tūkstantmečio į kitą (beveik be pokyčių), kaip sparno ornamentas – iš vienos generacijos į kitą. Deja, atsakymu į tokio tipo klausimus, atrodo, sulauksite negreit.

Sieros apytaka, jos virsmai gali būti pavyzdys gana sudėtingos sistemas, kurioje, nepaisant to ar gal būtent dėl to, priešingos krypties reakcijos subalansuotos ir kurioje susidaro mažai ar nesusidaro visai jokių nepanaudojamų atliekų. Netgi ilgam iš ciklo išėjusios medžiagos anksčiau ar vėliau vėl į ją įtraukiomas.

Jūrų ir vandenyno biota į atmosferą išskiria nemažus **dimetilsulfido**, $(CH_3)_2S$, kiekius. Tai bakterijų skaidytojų veiklos produktas, teisingiau – nevisiskai suskaidytas, arba tarpinis, produktas. Jis gali būti ir yra skaidomas kai kurių bakterijų toliau, tačiau, būdamas dujinis, spėja palikti vandenį ir patekti į atmosferą. Manoma, kad kasmet tokiu būdu vandenis palieka 28 Mt S (Armalis, 2009), t. y. dvigubai daugiau nei H_2S . Be dimetilsulfido, į orą patenka ir kai kurių kitų biogeninių medžiagų, nors ir daug mažesniais kiekiais. Būtent organiniai sulfidai suteikia pajūrio orui specifinių jūros kvapų. Ore jie greitai oksiduoja iki sulfatinio aerosolio. Šie aerosolai tampa debesų kondensacijos centrais ir gerai atspindi Saulės spindulius, todėl stipriai veikia klimatą.

Pasauliniai sieros srautai, egzistuojantys dabartiniais laikais, parodyti 6.13 pav. Horizontalios rodyklės žymi sieros (daugiausia sieros rūgštis, sieros dioksido, dimetilsulfido ir sulfatų pavidalu) pernašas su oro srautais. Pavyzdžiu, kasmet į jūras bei vandenynus iš oro su krituliais ir dulkėmis patenka apie 180 Mt S, dalis kurios (apie 15 Mt) atkeliauja nuo sausumos, o kita dalis (16 + 144 + 5 Mt) yra vietinės kilmės. Su upių nuotekiu kasmet jūras ir vandenyną pasiekia 130 Mt S, daugiausia gamtinių sulfatų ir sulfatinių trąšų pavidalu (iš šių skaičių jeina ir išplauti iš sausumos ekosistemų sulfatai, 72 Mt S). Tačiau vandenye S kiekis neauga taip, kaip galima būtų tikėtis, nes netirpių metalų sulfidų ir sulfatų pavidalu kasmet dugno nuosėdose atgula irgi apie tiek S (135 Mt). Iškastinį kurą vartojančios pramonės įmonės ir transportas kasmet išmeta 90 Mt S, daugiausia sieros oksidų pavidalu, ir arti tiek jos iškrinta su rūgštiais krituliais bei dulkėmis.



6.13 pav. Dabartinis pasaulinis sieros ciklas (skaitmeninis modelis). Skaičiai – sieros srautus, Mt per metus ($1 \text{ Mt} = 10^6 \text{ t} = 10^{12} \text{ g}$) (Smith, Smith, 2009).

Per pastaruosius tūkstantmečius žmogus gerokai modifikavo sieros srautus, eksplatuodamas sie-ringus Žemės plutos mineralus – piritą, molibdenitą, chalkopiritą, gipsą, degindamas akmens anglį, valydamas, degindamas naftą ir jos produktus – šiose gamtos dovanoto kuro rūsyse yra nemažas sieros kiekis. Užtenka pasakyti, kad 80–90 % (kitais duomenimis, apie 50 %) viso sieros dioksido kiekio, išmetamo kasmet į atmosferą, yra žmogaus veiklos pagimdyti. Tai ypač skaudi tema, nes dėl sieros oksidų ir iš jų atsirandančios sieros rūgštis smarkiai nukrito kritulių pH (rūgštieji lietūs), dėl to kenčia žmonių sveikata, dirvos, miškai, gėlų vandenų organizmai.

Iš iškastinių mineralų yra gaminama sieros rūgštis, trąšos, dažai, cementas ir daugelis kitų produktų. Daug jų papuola į upes, gruntuinius vandenis ir atmosferą.

Sieros ciklą žmonija modifikavo labiausiai, kai paskleidė aplinkoje oksidų ir sulfatų pavidalu didžiulus iš gelmių išgaautos sieros kiekius. Manoma, kad biosferos mastu gamtiniai sieros srautai dėl to galėjo padidėti dvigubai, o kai kuriose industrinėse vietovėse – dešimtis ir šimtus kartų. Visa tai sukelia katastrofiškus gamtininių ekosistemų pokyčius.

Vyrauja nuomonė, kad sieros srautų dydis buvo mažų mažiausiai padvigubintas, palyginti su gamtiniais, priešindustriiniai srautais (Falkowski et al., 2000). Tačiau ši išvada ir konkretūs skaičiai, įvertinantys srautų dydžius, kvestionuojami daugelio specialistų. Efektyvių metodų, tinkamų kiekybiškai tirti tokias sudėtingas ir griozdiškas sistemas kaip pasauliniai biogeninių elementų ciklai, kol kas stokojama, tad vaizdo, kurį matote 6.13 pav., nereikėtų priimti kaip neginčytinos tiesos.

6.7. PASAULINIS FOSFORO CIKLAS

Šiame cikle nėra dujinių komponentų, ir tuo jis iš esmės skiriasi nuo anksčiau aptartų ciklų. Todėl vietiniai fosforo ciklai yra gana savarankiški, ir juos tarpusavyje sieja šiuo atveju tik organizmų tarsi fosforo talpyklų migracija bei fosforo pernaša su vandens srautais, purslais ar dulkėmis.

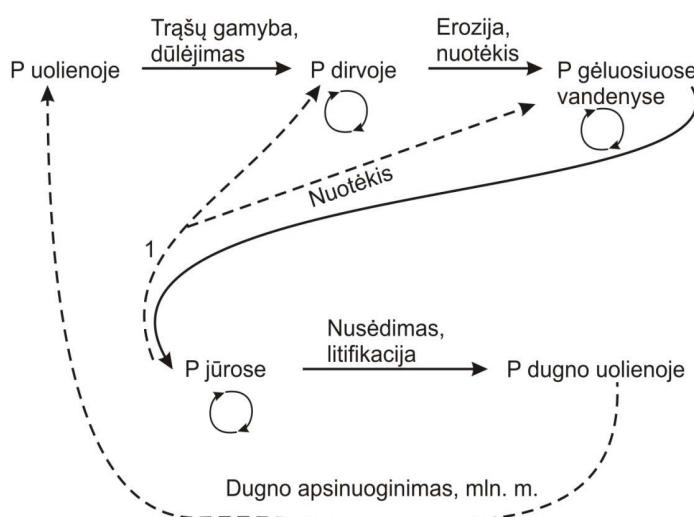
Fosforas yra gyvybiškai svarbus visiems organizmams jau vien todėl, kad jeina į nukleino rūgščių, fosfolipidų, ATP – universalios energinės „valiutos“ – sudėtį. Tačiau daugumai gamintojų jis prieinamas tik neorganinio fosfato (PO_4^{3-}), paprastai – kalcio fosfato ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) pavidalu.

Palyginti daug fosfatų yra motininėse uolienose, vidutiniškai 1200 mg kg^{-1} (Tiessen, 2001). Tai pirmenis jų šaltinis. Kaip jau buvo rašyta, uolienų dūlėjimas vyksta gana lėtai. Tačiau gamintojai geba cheminio dūlėjimo procesą paspartinti išskirdami į aplinką angliarūgštę, arba anglies dioksidą (tą daro, pavyzdžiui, augalų šaknys, jos kvėpuoja), organines rūgštis ir kai kuriais kitais būdais.

Atpalaaiduoti fosfatai lengvai sudaro mažai tirpius kompleksus su geležimi ar aliuminiu ir tampa sunkiai prieinami augalamams. Todėl prieinamo fosforo atsargos dirvoje niekada nebūna didelės.

Ypač svarbū vaidmenį susiurbiant fosfatus atlieka mikorizė, arba grybašknė. Tipiška fosforo koncentracija dirvoje yra apie $0,1 \text{ mg l}^{-1}$ dirvos tirpalui. Augalai ne tik susiurbia, bet ir koncentruoja fosfatus (iki 100 mg l^{-1} augalinį sulčių ir net iki 4000 mg kg^{-1} sausose sėklose ar grūduose). Gyvūnų kūnuose fosforo yra dar daugiau (iki $25\,000 \text{ mg kg}^{-1}$ sauso svorio). Taigi gyvybę galima laikyti jėga, kuri biomasėje kaupia fosforą ir kitus biogeninius elementus, taip apsaugodama juos nuo erozijos.

Tačiau fosfatus, kaip ir kitus jonus, lietaus vanduo iš dirvos išplauna. Taip jų anksčiau ar vėliau patenka į ežerus, upes, gruntinius vandenis (6.14 pav.). Viename litre upių vandens esama vidutiniškai apie 10 mikrogramų (10^{-6} g) tirpaus ir 1000 mikrogramų (1 mg) netirpaus (daugiausia – organinių dalelių pavidalu) fosforo (Tiessen, 2001). Kaip jau minėta, ši fosforo kelionė yra labai svarbi vandens, ypač gėlo, ekosistemoms – jose būtent šis elementas dažniausiai riboja pirmę produkciją. Tačiau jo trūksta ne tik gėliems vandenims, bei ir kai kurioms sausumos ekosistemoms. Ypač didelį fosforo badą jaučia atogrąžų ir paatogrąžių ekosistemos, tiek gamtinės, tiek ir agroekosistemos. Paradokslu, tačiau atogrąžų miškai klesti visai mažai fosforo turinčioje dirvoje, tai paaškinama tik tuo, kad šiose ekosistemose fosforas, kaip ir kiti būtini elementai, recirkuliuoja nepaprastai sparčiai, ir retas fosforo atomas yra prarandamas nepaisant galingų ir dažnų liūčių.



6.14 pav. Pasaulinis fosforo ciklas dabartiniais laikais (konceptualusis modelis). 1 – žvejyba ir jūrinių organizmų migracija į sausumą ir gėlus vandenis. Kai kurie fosforo keliai pažymėti punktyru, norint pabrėžti jų palyginti menką mastą ekologinio laiko skėles globaliame kontekste.

Taigi fosforas keliauja iš uolienu į dirvą, iš dirvos – į gėlus ir požeminius vandenis. Galų gale jis atsiduria jūroje ar vandenye. Kai kuriose jūrose jo koncentracija paviršiniame vandenye tesiekia vos 10 mikrogramų (0,01 mg) litre, tad ir čia jis yra ribojantis produkčią veiksnys. Belieka pridurti, kad ištirpusių fosfatų atsinaujinimo trukmė jūrų paviršiniuose vandenye tėra kelios ar keliolika valandų, taigi recirkuliacija sparti, nors ji dar spartesnė ežeruose, kur atsinaujinimo trukmė neretais atvejais tesiekia vos kelias ar keliausdešimt minučių. Tačiau galutinis (?) fosforo kelionės punktas vis dėlto yra ne vandenys, o dugno nuosėdos, susidariusios iš organizmų liekanų. Čia jis vėl koncentruojasi iki 100 000 ir net daugiau mg kg^{-1} (Tiessen, 2001) ir pamažu litifikuojasi (virsta uoliena). Praeis milijonai metų, kol jis virs uoliiena, ir gal net dar daugiau laiko prieikis, kol jūros dugnas virs sausuma, kad visą fosforo kelionę pradėtų nuo pradžių. Gamtos mašinos krumpliaračiai sukasi išties létai, nors ir be sutrikimų.

Skirtingai nuo kitų biogeninių elementų, fosforo kelias ekologinio laiko skale yra vienakryptis – nuo uolienu sausumoje link nuosėdų vandenye. Todėl uolienu dūlėjimas – pagrindinis fosforą papildanties veiksnys. Kaip gamtai nepritrūksta šio elemento, esama ar ne šiuose virsmuose kokios nors savireguliacijos, nėra aišku. Žmonija, išgaudama gelmėse slypintį fosforą ir paskleisdama jį biosferoje, papildo gamtinės ekosistemas trūkstamu elementu. Taip sukeliama nepageidautinų eutrofikacijos reiškinį.

Tiesa, visą laiką egzistavo menkas fosforo srautas iš jūrų į sausumą ir gėlo vandens telkinius (6.14 pav.). Mat daugelis vadinamųjų jūrų organizmų, ypač paukščių, tik maitinasi vandenye, o gyvena ir veisi salose ir pakrantėse. Tokiu būdu kai kur susikaupia nemaži gamtiniai azoto ir fosforo trašų kladai (guanas Čilės, Peru ir Pietų Afrikos pakrantėse). Dalis jūrinių žuvų migruoja į gėlus vandenis (pavyzdžiui, žiobris, kai kurios lašišinės žuvys, ungurys), taip pernešdamos azotą ir kitus elementus. Dabartiniais laikais šį fosforo transportą iš jūrų į sausumą ir gėlus vandenis daug kartų paspartino pramoninė žvejyba.

Daryti didesnį poveikį fosforo ciklui žmogus pradėjo gana anksti, dar tais laikais, kai pradėjo kirsti ir deginti miškus, taip paspartindamas eroziją dešimtis kartų. Taigi dirbtinės vandenų **eutrofikacijos** problemai – ne šimtai, bet tūkstančiai metų. Kai atsirado miestų ir iš jų tekancių atliekų „upelių“, fosforo kiekis vandenye dar labiau padidėjo. Padėtis ypač komplikavosi XX amžiuje, atsiradus ir išplitus galvijų „fabrikams“, sukurusiems gamtiniam kraštovaizdyje tūkstančius srutų upių. Dar didesnį poveikį turėjo gamyba, panaudojimas ir išplitimas mineralinių fosforo trašų bei turinčių fosforo detergentų, arba skalbiimo priemonių. Pirmenis šių cheminės pramonės produktų šaltinis – uolienos. Taigi žmonės, atrodo, nieko naujo nesiémė, jie tiesiog iki stebėtino lygio suintensyvino ir taip gamtai būdingus dūlėjimo ir erozijos procesus. Pasekmės buvo apverktinos. Vandenų eutrofifikacija ir jos sukeltos pasekmės tapo viena iš pagrindinių priežasčių, inicijavusių masinių gyventojų protestą išsvyčiusiose šalyse XX amžiaus 8-ajame dešimtmetyje.

Netgi šiuo metu, po tiek metų trukusios kovos su tarša, iš gelmių išgaunama ir paskleidžiama po biosferą 10–12 Mt fosforo per metus (Falkowski et al., 2000; Tiessen, 2001), t. y. keturis kartus daugiau (!) nei gamtiniu būdu dėl fizikinio ir cheminio dūlėjimo. Organinio fosforo išejimo iš globalaus ciklo ir užsikonservavimo vandenyno dugno nuosėdose greitis tėra tik apie 2 Mt per metus. Taigi panašu, kad prieinamo augalams ir kitiems gamintojams fosforo atsargos, paskleistos žmogaus, iš metų į metus gana sparčiai didėja, tai rodo ir gausūs faktai apie eutrofikacijos mastus. Deja, visais šiais skaičiais nereikėtų pernelyg pasitikėti, tikslesnių duomenų stokojama.

6.8. METALŲ CIKLAI

Kai kurie metalai (K, Ca ir Mg) yra priskiriami makroelementams, nes jų gyviesiems organizmams reikia palyginti daug, o kitų (Fe, Mn, Cu, Zn, B, Mo) reikia mažesniais kiekiais, tad jie vadinami mikroelementais. Dar kiti (Al, Co, Ni, Na) nėra būtini, nors skatina gyvybinius procesus (Chapin, Eviner, 2004).

Visi šie biogenai atsilaisvina dūlėjant uoliennoms, o erozija, išpustymas ir nuotekis juos paskirsto po visą Žemės rutulį. Gamintojai juos asimiliuoja Jonų ar kitu pavidalu, o vartotojai gauna su maistu, t. y. organine forma. Skaidytojai, skaidydami detritą, atpalaiduoja ir tame esančius metalus. Paskui jie vėl gali

būti įtraukti į eilinį ciklą. Jų kelionė mitybos grandinėmis ir vietiniais ciklais anksčiau ar vėliau baigiasi užsikonservavimu nuosėdose ir litifikacija, kol viskas prasideda iš naujo, nuo uolienų apsinuoginimo. Taigi šių elementų cikluose panašumo turėtų būti daug.

Tačiau tai pernelyg supaprastintas požiūris. Ekologiniame kontekste bene svarbiausia yra ta aplinkybė, kad kai kurie metalai recirkuliuoja nekeisdami savo valentingumo. Tai būdinga K, Ca, B, Al, Zn, Mg. Šie elementai gyvybei reikalingi, bet jie atlieka daugiau statinė funkciją, į redokso reakcijas jie tiesiogiai neįtraukiama. Taigi nėra panaudojami nei kaip reduktoriai, nei kaip oksidatoriai. Dar kitų (Cu, Mo) cheminis aktyvumas iš viso menkas. Galų gale ne mažiau svarbus ir to ar kito metalo kiekis Žemės plutoje: suprantama, kad tie elementai, kurių kiekis mažas, negali tarnauti organizmams kaip nuolatinis energijos šaltinis ar kaip oksidatorius. Gausiausiai Žemės plutoje yra Al, Fe, Ca, K, Mg ir Mn, o kitų metalų kiekis mažesnis 50–10 000 kartų. Tad mus neturėtų stebinti, kad gyvybė kaip oksidatorius, taip pat energijos ir (ar) elektronų šaltinių kažkada pasirinko ne bet ką, o Fe ir Mn ir juos eksplloatuoja po šiai dienai. Abiejų šių elementų gana gausu, jie lengvai dalyvauja cheminėse reakcijose keisdami savo valentingumą (oksidacijos laipsni). Vieni organizmai juos oksiduoja, kiti – redukuoja, tad gali atsirasti ne paprastas, pavyzdžiui, K ar Ca ciklas, kuriame metalas recirkuliuoja keisdamas valentingumą.

Kiek smulkiau aptarsime Fe ciklą. Tai gyvybiškai svarbus biogenas jau vien todėl, kad be jo nevyksta chlorofilo sintezė, jis įeina į elektronų pernašos sistemas. Ekologams jis ypač svarbus dar ir todėl, kad, kaip minėta, riboja pirminę produkciją kai kuriose sūriavandenėse ekosistemose arba tiesiogiai, arba per biologinę azoto fiksaciją, kuriai vykti šis elementas yra būtinės.

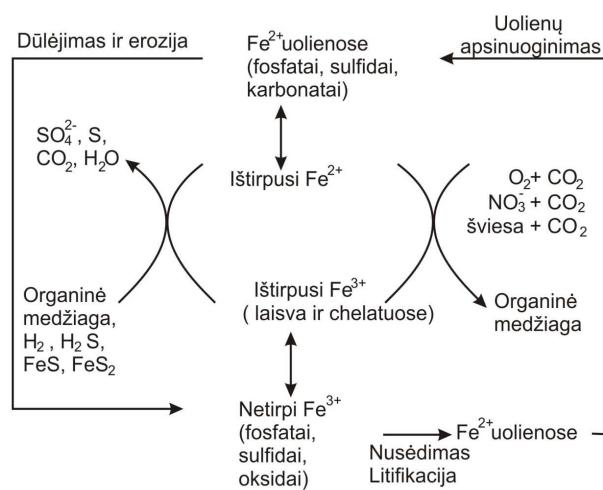
Šis faktas gali atrodyti gana keistas, ypač turint omenyje, kad geležies Žemės plutoje tikrai netrūkssta. Pavyzdžiui, geležies esama vidutiniškai 40 mg g^{-1} sausos dirvos, o vandenyno vandenye – tik $0,01 \mu\text{g g}^{-1}$, t. y. 4 000 000 kartų mažiau.

Tik atsilaisvinusi iš uolienų geležis iškart oksiduoja ir kurį laiką būna mažai tirpaus vandenye hidroksido (Fe(OH)_3) pavidalu. Tai iprastos visiems mums rūdys. Kaip tik šio pavidalo geleži ir produkuoja geleži oksidujantys mikroorganizmai. Tačiau, jei hidroksidai lieka nepanaudoti, po kelių savaičių ar mėnesių gali virsti kitais oksidais – hematito ar getito kristalais, gana stabiliais mineralais. Dar kiti virsta netirpiais arba mažai tirpiais sulfidais, fosfatais ir karbonatais. Tokios netirpios ar menkai tirpios būklės ir yra dauguma geležies. Tirpūs yra tik kai kurie dvivalentės ir trivalentės geležies neorganiniai junginiai, pavyzdžiui, sulfatas (FeSO_4), chloridai (FeCl_2 , FeCl_3). Geleži oksidujančios bakterijos būtent ir oksiduoja dvivalentę formą į trivalentę, o geleži redukuojančios vykdo atvirkštinę reakciją.

Daugelis bakterijų išskiria į aplinką ligandus – organines medžiagas, gebančias surišti mažai tirpius metalų junginius ir taip padaryti juos kur kas tirpesnius vandenye. Tokie kompleksai vadinami chelatais, arba žnypliniai junginiai. Tokios būklės mažai tirpi kitomis sąlygomis trivalentė geležis (Fe(OH)_3) tampa prieinama geleži redukuojančioms bakterijoms.

Literatūroje nesama geležies ciklo skaitmeninio modelio, nes šiuo elementu ekologai rimčiau susidomėjo neseniai, kai buvo pademonstruota, kad jis gali riboti pirminę produkciją vandenye. Todėl pateiksime tik konceptualųjį modelį (6.15 pav.).

Esama nuomonės (žr. Megonigal et al., 2004), kad geleži oksidujančios ir ją redukuojančios bakterijos ne tik gyvena šalia viena kitos, bet ir sukibusios erdviniu požiūriu: sudaro tam tikrus agregatus. Dėl redukcijos aggregato centre susidariusi dvivalentė geležis neišsiskiria į terpę, ji tiesiog difunduoja į aggregato periferiją, kur yra oksiduojama, o susidariusi trivalentė forma difunduoja į centrą. Taigi geležis tiesiog juda ratu, jos niekur ne-



6.15 pav. Geležies ciklas (konceptualusis modelis). 1 – geleži redukuojančios bakterijos (pavyzdžiui, *Geobacteraceae* šeima), kaip energijos šaltinių naudojančios organinę medžią ar kai kuriuos neorganinius junginius; 2 – geleži oksidujančios bakterijos: kai kurie chemoautotrofai ir fotoautotrofai (pagal Megonigal et al., 2004).

prarandama. Analogišką vaizdą mes dažnai matome tais atvejais, kai kokio nors elemento kiekis ekosistemoje yra ribotas, ir netgi mažo kieko praradimas gali turėti skaudžių padarinių.

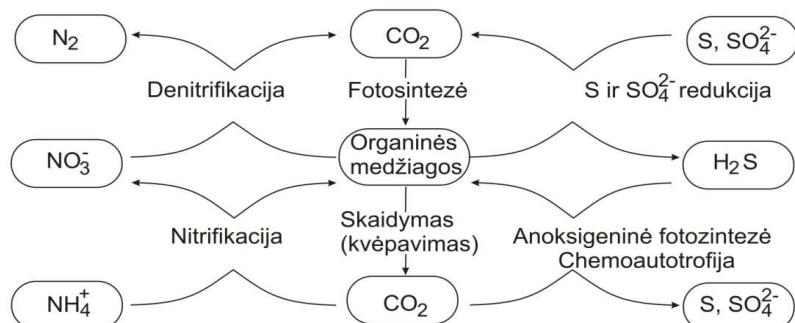
6.9. APIE SĄVEIKĄ TARP VIENO CIKLO DALYVIŲ IR TARP ATSKIRŲ CIKLŲ

Iš anksčiau pateiktų schemų, vaizduojančių anglies, azoto, fosforo ir kitus ciklus, dažnas gali padaryti ne visai korektišką išvadą: jei ryšys bei priklausomybė tarp gamintojų bei vartotojų ir yra, tai ji tikriausiai apsiriboja tik tais organizmais, kurie dalyvauja vieno kurio elemento apytakoje. Realybėje yra kiek kitaip, nes visiems organizmams, kad ir kokia veikla jie užsiimtų, reikalingi beveik tie patys elementai, nors ir skirtingomis proporcijomis. O tai reiškia, kad, tarkim, anoksigeninė fotosintezė vykdančios sierabakterės yra beveik vienodai priklausomos ne tik nuo sierų ir sulfatus redukuojančių bakterijų, regeneruojančių H_2S , bet ir nuo tų, kurios prieinama neorganinė forma tiekia joms C, N, P ir dar bent keliolika elementų. Po autotrofų sąvoka dažniausiai slepiasi ne tik nepriklausomybė nuo organinės anglies, bet ir nuo kitų organinių junginių. Tik vartotojai beveik visas jiems būtinės medžiagos gali pasisavinti ir organiniu pavada-
lu. Dėl šių priežasčių turbūt reikėtų pripažinti, kad visi Žemės organizmai nesuskaičiuojama daugybe ryšių susieti į vieną milžinišką kamuolį. Išnariplioti jį galima tik taikant sistemų mokslo siūlomus metodus (Kaplan, Bartley, 2000; Falkowski et al., 2000).

Biogeninių elementų atžvilgiu, kaip jau minėta, taikytinas principas „visi arba nė vieno“, nes organizmams reikalingi visi jiems būtinės elementai, ir nė vienas iš jų negali visiškai atstoti kito (**minimumo dėsnis**, žr. 4.2.1 skyrelį). Tai automatiškai reiškia, jog ciklai negali būti nepriklausomi: jeigu vieno kurio nors elemento ciklas „sukasi“, tai drąsiai galime *a priori* teigti, kad yra realizuojami ir kitų būtinų gyvybei elementų ciklai. Ir niekada nesuklysimė.

Pabandykite įsivaizduoti tokią situaciją: jūs išpylėte į kokį nors vandens telkinį nemažą kiekį biogeno, ribojančio pirminę produkciją šioje ekosistemoje, tarkim, fosforo ar geležies. Yra žinoma, kad tokias atvejas paprastai pradeda žydėti vanduo, prisidaugina fitoplanktono. Tačiau tokiu būdu jūs kiekybiškai modifikuojate ne tik fosforo ar geležies, bet ir visus kitus ciklus, nes į fitoplanktono biomasę įjina ne vienas ir ne du elementai; kad biomasė didėtų, reikia ne tik fosforo ir geležies.

Kam nors gali atrodyti, kad bespalvės ir fotosintetinančios sierabakterės dalyvauja tik sieros cikle, o melvabakterės, dumbliai ir augalai – tik anglies ir deguonies cikle. Tačiau taip galvoti būtų klaida (6.16 pav.). Fotosintetinančios sierabakterės (ŽSB ir PSB) iš H_2S produkuoja sulfatus, t. y. biogeną, kuris vienintelis deguonių išskiriantiems fotoautotrofams tinkta kaip sieros šaltinis. Taip stimuliuojama organinės anglies gamyba ekosistemose. Taigi viena gamintojų grupė padeda kitai, bent jau šiuo atžvilgiu. Be to, fotosintetinančios sierabakterės (ŽSB ir PSB) vartoja skaidytojų pagamintą CO_2 ir produkuoja organinę C. Dalyvauja jos ir azoto cikle, nes geba fiksuoti N_2 .



6.16 pav. Sąveika tarp anglies, azoto ir sieros ciklų (pagal Kaplan, Bartley, 2000).

Pastarieji keli dešimtmečiai leido ekologams padaryti fundamentalią išvadą: niekas nesieja organizmų į vieną visumą taip, kaip tai daro medžiagų ciklai. Nors jie nėra pakankamai ištirti, jau dabar aišku, jog biosferos samprata, kurią pradėjo kurti V. Vernadskis, G. E. Hutchinsonas ir J. Lovelockas, nėra realios situacijos iškraipymas. Ekosisteminis metabolismas – beveik tiek pat pateisinama sąvoka, kaip ir biocheminis, organizmo ar laštelės metabolismas. Gaila tik, kad ekologai taip ir nespėjo reikiama ištirti „foninių“, arba gamtinių, ciklų, šiuo metu visi jie daugiau ar mažiau modifikuoti žmogaus.

Iš šios schemos (6.16 pav.) neblogai matyti, tarkim, kokie procesai įtraukti į organinės medžiagos produkciją. Tai oksigeninė ir anoksigeninė fotosintezė, chemosintezė, tarp jų ir nitrifikacija. Visi šie autotrofai ima CO₂, verčia jį į organinę medžiagą, biomasę, o tai reiškia, kad asimiliuojami ne tik C, N ir S, bet ir kiti būtini gamintojams elementai. Kitaip biomasė nekuriamą. Dalyvaujant skaidytojams vėl pagaminami tie patys biogenai, ratas pradedamas sukti nuo pradžios.

Bespalvės sierabakterės bei nitrifikatoriai, kaip ir kiti aerobiniai chemoautotrofai, asimiliuoja CO₂, o kvėpavimui naudoja O₂, taigi vienu metu dalyvauja sieros, anglies, deguonies, azoto ir, reikia manyti, dar bent keliuose cikluose.

Ir vis dėlto visi organizmai nėra „lygūs“. Medžiagų ciklams varinėti reikalinga energija. Ji ateina iš Saulės ir iš Žemės gelmių, kurios tiekia ekosistemoms kurą – redukuotas neorganines medžiagas. Bet be tarpininkų, kuriuos mes vadiname gamintojais, ši energija taip ir liktų potenciali. Būtent jie yra didieji astrofizikinės energijos pasisavintojai ir cheminės energijos tiekėjai. Kitas dalykas, kad visi gamintojai yra specializuoti, jie neblogai naudoja biogenus, paversdami juos biomase, o štai produkuoti juos, kai jų pri-trūksta, gamintojams sekasi sunkiau. Tada jiems reikalingi pagalbininkai, antraip medžiagų pakaks neilgam. Tada ir energija nepagelbės.

6.10. PASAULIO BIOMAI

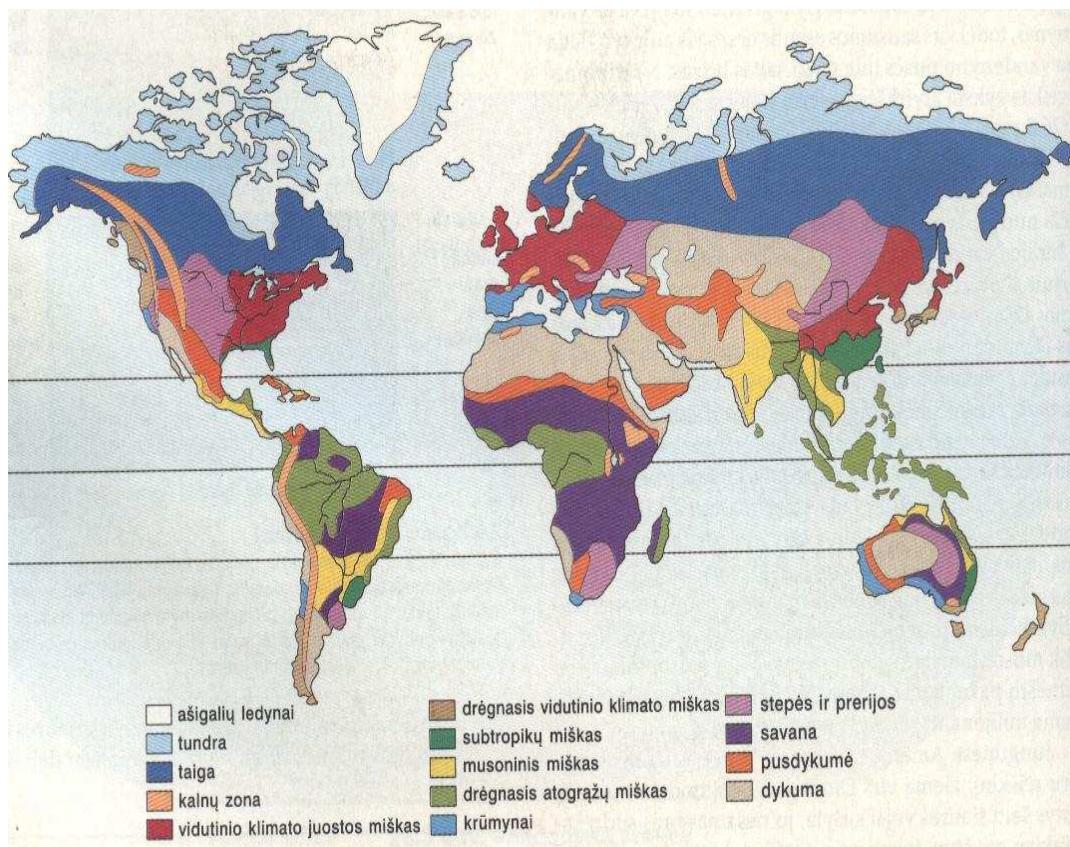
Kaip žinia, gyvieji organizmai prisitaikę ne tik prie savos biotinės apsuptyes, bet ir prie įprasto jiems klimato. Todėl skirtingo klimato juostose auga skirtingi organizmai (prisitaikymo specifišumas). Atsižvelgdami į vyraujančius organizmus (paprastai augalus), ekologai skirsto visas pasaulio ekosistemas į tipus, kuriuos jie vadina **biomais** (6.17 pav.).

Biomų pasiskirstymą lemia klimatas, tačiau savo ruožtu klimatas tiksliai nekoreliuoja su geografine platuma (6.17 pav.): tas pats biomas skirtinguose žemynuose kartais yra išsidėstęs kiek kitose platumose. Taip yra todėl, kad klimatą lemia ne tik platumą ir su ja susietas Saulės spinduliuotės kiekis, bet ir vandenynų srovės, vyraujantys vėjai, nuotolis nuo vandenyno, regiono reljefas.

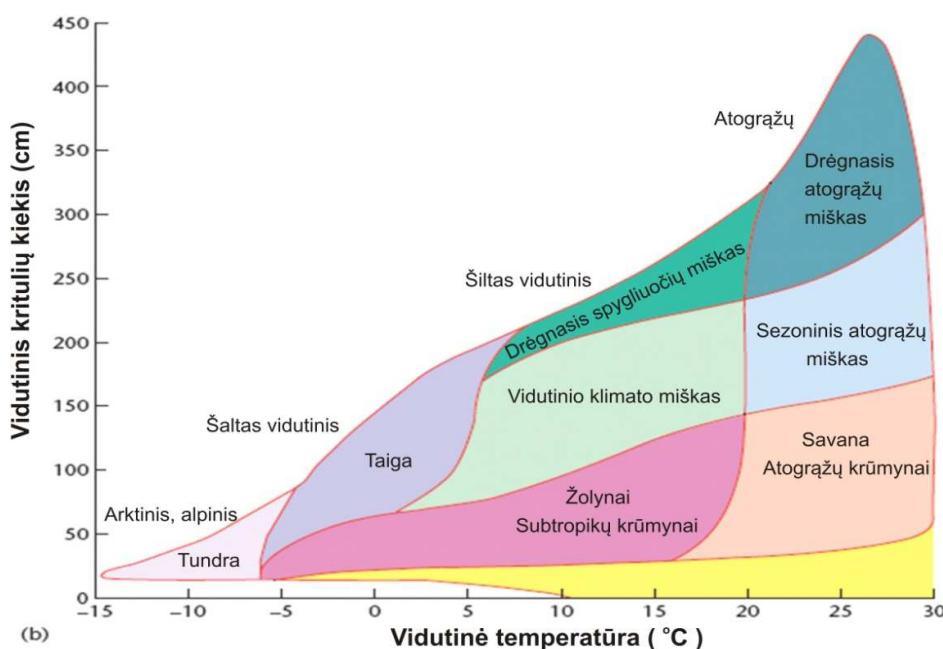
Iš klimato veiksnių svarbiausi sausumos gyvybei yra vidutinė metinė temperatūra ir vidutinis metinis kritulių kiekis (6.18 pav.), todėl koordinacių sistemoje, sudarytoje iš šių dviejų rodiklių, biomai išsi-dėsto gana dėsningai. Atkreipkite dėmesį, kad šios diagramos viršutinėje kairėje pusėje nefigūruoja jokių biomų, nes tokio klimato Žemėje iš viso nėra. Jei šilta, tai ir gausiai lyja, o jei šalta, tai kritulių mažai. Mat kritulių kiekį lemia ne tik nuotolis nuo vandenyno ar jūros, ne tik vyraujančių vėjų kryptis ir reljefas, bet ir jšilimo laipsnis bei nuo jo priklausantis garavimo intensyvumas.

Siūlome atidžiai išstudiuoti šią diagramą (6.18 pav.). Mintyse nutieskite iš kairės į dešinę horizontalią liniją ties, pavyzdžiui, 50 ar 150 cm kritulių, ir jūs rasite atsakymą į klausimą, kaip augalų bendrijas veikia vien temperatūra. Nutiesę vertikalias linijas, nustatysite gyvybės formų priklausomybę nuo kritulių kiekio.

Ekosistemos tipą (biomą) lemia vidutinė metinė temperatūra bei vidutinis kritulių kiekis, nors yra ir ne tokų reikšmingų veiksnių. Vidutinės metinės temperatūros didėjimą nuo maždaug -15 iki +30 °C lydi ir kritulių kiekio didėjimas, tai teigiamai veikia tiek rūšių įvairovę, tiek ekosistemų produktyvumą (išimtis – dykumos, išsidėsčiusios 25–40° šiaurės bei pietų platumose).



6.17 pav. Pagrindinių sausumos biomų pasiskirstymas (Mader, 1998).



6.18 pav. Biomų priklauso mybė nuo klimato. Erdvės taupymo sumetimais neparodyta sritis, kurioje metinė temperatūra apie 25°C , išskinta 450–1000 cm kritulių ir kurioje taip pat auga drėgnasis atogrąžų miškas.

Be pagrindinių rodiklių – temperatūros ir kritulių – biomui įtakos turi ir modifikuojantys veiksnių, ypač temperatūros ir kritulių pasiskirstymo tolydumas per metus. Žiemos speigai ir vasaros sausros riboja augalų paplitimą, taigi daro įtaką to ar kito biomo išplitimui. Pavyzdžiu, daugelyje vietų, kuriose aptinkame savaną, galėtų augti ir miškas, jei krituliai šiuose regionuose pasiskirstytų tolygiai, nebūtų ilgai besitęsiančių sausrų. Panašiai yra ir su sezominiais atogrąžų miškais: kai kurie iš jų galėtų virsti drėgnaisiais atogrąžų miškais – vidutiniai metiniai krituliai ir vidutinė metinė temperatūra tą leidžia. Tačiau tokiam re-

zultatui kelią užkerta šaltieji ar sąlyginai sausi sezonai. Daugelyje vietų, kur auga taiga, ypač giliai žemynuose, galėtų augti mišrusis vidutinio klimato miškas, jei ne aršūs žiemos šalčiai, kurių daugelis lapuočių neištveria.

Iš 6.17 ir 6.18 pav. gali susidaryti klaidingas įspūdis, kad biomų ribos yra aiškiai pastebimos. Iš tikrujų vienas biomas į kitą dažniausiai pereina nepastebimai, per tarpinius pavidalus, taip keičiasi ir pats klimatas.

Vidutinė metinė temperatūra Lietuvoje yra apie +6 °C, o metinis kritulių kiekis – apie 75 cm. Pagal šiuos rodiklius Lietuva atsiduria vos ne sandūroje tarp taigos ir stepės: jei temperatūra nukristų dar bent 2 °C, čia augtų taiga, o jei kritulių sumažėtų bent 20 cm – gyventume stepėje. Vakarų Europoje ir žiemos ne tokios šaltos, ir kritulių šiek tiek daugiau, todėl ten, žemumose, vyrauja vidutinio klimato lapuočių miškas. Tiesa, klimatologai mums prognozuoja ne atšalimą, o atšilimą bent 2 °C ir kritulių pagausėjimą XXI amžiuje. Jei to sulaiksime, mūsiškis biomas ilgainiui virs vidutinio klimato lapuočių mišku, taigi supanašės su dabartiniams Vakarų Europos miškais.

To paties biomo lokaliose ekosistemose dažnai nėra nė vienos bendros rūšies, nors ekvivalentų gausu.

Kai kas suskaičiuoja beveik 100 biomą. Mes apsiribosime tik stambiaisiais, aiškiai suvokdami, kad nė vienas iš jų nėra vienalytis, kiekviename iš šių biomų savo ruožtu esama bent kelių artimų, bet ne identiškų bendrijų. Tai tuo labiau teisinga, kad netgi, atrodytų, visiškai vienodiems biomams priskirtinos bendrijos, esančios skirtinguose žemynuose, yra sudarytos iš skirtingų rūsių organizmų. Sugretinę šias bendrijas, rastumėte daugybę išvaizda ir gyvenimo būdu panašių rūsių (ekologinių ekvivalentų), bet gal nė vienos bendros. Tai ypač pasakyti apie atogrąžas.

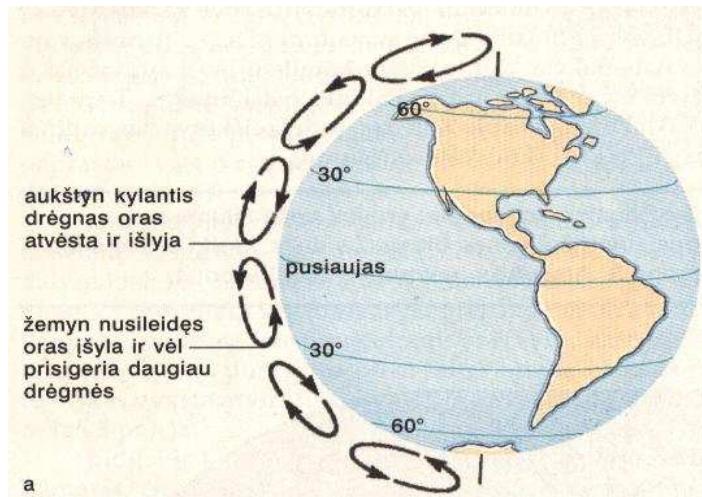
Štai stambiausi sausumos biomai:

- **Tundra.** Aptinkama tik šiaurės pusrutulyje. Išskirtiniai bruožai: užpelkėjusios bemiškės lygumos, amžinasis išolas, maža rūsių įvairovė. Kritulių labai nedaug (kaip dykumose), bet labai menkas ir garavimas (evapotranspiracija).
- **Taiga.** Dar vadinama šiaurės spygliuočių (borealiniu) mišku. Aptinkama tik šiaurės pusrutulyje. Dirvožemis rūgštus, organinių atliekų skaidymas lėtas.
- **Vidutinio klimato miškas.** Tai labai nevienalytis biomas.
- **Vidutinio klimato drėgnasis miškas.** Dar vadinamas drėgnuoju spygliuočių mišku. Tai vienas iš retesnių biomų. Vieta – pakrantė nuo centrinės Kalifornijos iki Aliaskos. Kritulių 150–300 cm, vidutinė metinė temperatūra 10–20 °C (žr. diagramą). Garsėja stambiausiais pasaulyje medžiais – mamutiniais medžiais, sekvojomis. Kėniai, cūgos, tujos – taip pat milžiniškos.
- **Sezoninis atogrąžų miškas.** Dar vadinamas musoniniu mišku. Drėgnasis (musonų) ir sausasis sezoni. Medžiai meta lapus sausuoju sezonu.
- **Paatogrąžių miškas.** Žiemos ir vasaros sezoni (vidutinė metinė temperatūra – 15–20 °C). Kritulių – 100–150 cm, per metus jie pasiskirstę daugmaž tolydžiai. Medžiai meta lapus šaltuoju periodu.
- **Žolynai** (angl. grasslands). Skirstomi į vidutinio klimato (**stepė, prerija, pampa**) žolynus ir atogrąžų žolynus (**savana**). Miškui atsirasti kritulių neužtenka. Vyrauja varpinės žolės, dirvožemis labai derlingas (humusingas).
- **Dykumos.** Pasitaiko tarp 25 ir 40° platumos abiejuose pusrutuliuose, ypač žemynų gilumoje. Skiriamos **karštosioms dykumoms** (pavyzdžiui, Sacharos dykuma Afrikoje) ir **šaltosioms dykumoms** (pavyzdžiui, Azijoje esanti Gobio dykuma, kurios vidutinė metų temperatūra tėra vos +3 °C). Augalija skurdi, vyrauja krūmai ir sukulentai, pavyzdžiui, kaktusai. Kilmė – nebūtinai susieta su žmogaus veikla. Mat būtent šitose platumose plūstančios nuo pusiaujo aukščuminės oro srovės, atnešusios atvésusį sausą (išlytą) orą, leidžiasi, išyla ir apsisukusios pažeminio vėjo pavidalu keiliuja atgal (6.19 pav.).

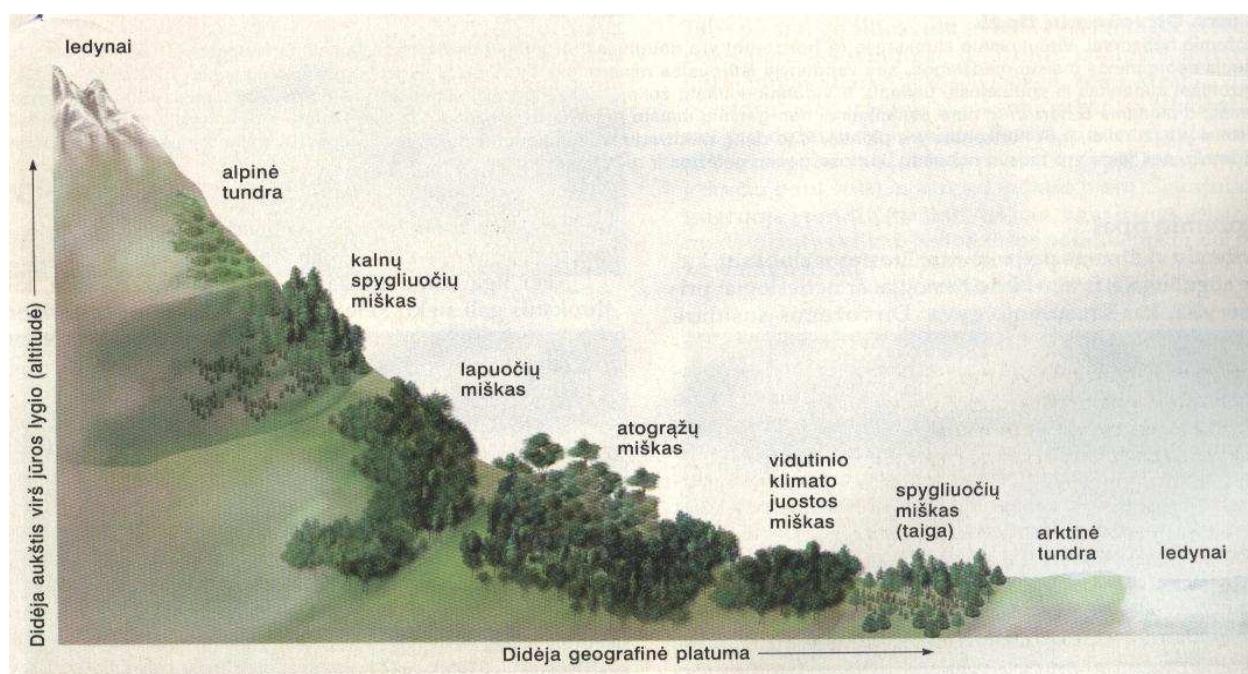
- Atogrąžų ir paatogrąžių krūmynai.** Vyrauja sausi žemi krūmai, kurių daugelis spygliuoti. Jų vegetacija trumpa, pavasarinė, nes vasaros karštos ir sausos, o žiemos vėsios ir drėgnos. Nukenčia nuo dažnų savaiminių ir žmogaus sukeltų gaisrų. Šis biomas randamas aplink Viduržemio jūrą, Kalifornijoje, Čilėje, pietvakarių Afrikoje, kai kuriose Australijos dalyse ir kitur. Vietinių gyventojų duoti pavadinimai skiriasi (skrubas, makija, čiaparalis, *matoralé*, *finbos*), nors pačios bendrijos stebetinai panašios, yra nemažai ekologinių ekvivalentų.
- Drėgnasis atogrąžų miškas.** Sezonų nėra ar jie silpnai išreikštū. Išsiskiria pačia didžiausia biomase ir didžiausia rūšių įvairove. Dirvožemis skurdus, skaidymas labai greitas.

Be šių sausumos biomų, skiriami dar **alpiniai**, arba kalnų, **biomai**: alpinė tundra, alpinė taiga ir panašiai (6.20 pav.). Mat, didėjant aukščiui virš jūros lygio, klimatas keičiasi panašiai, kaip ir didėjant geografinei platumai. Panašiai, bet ne lygiai taip pat. Pavyzdžiu, atogrąžų kalnuose vertikalia kryptimi mažėja ir temperatūra, ir kritulių, kaip ir didėjant platumai, bet neatsiranda sezono. Be to, atogrąžų kalnuose, kelių kilometrų aukštupyje, intensyvesnė ultravioletinė spinduliuotė, mažesnis nei žemumose parcialinis O₂ slėgis (mažiau O₂ molekulių tame pačiame oro tūryje), didesni vėjai ir didesni paros temperatūros svyravimai (rytinės šalnos). Visa tai reikalauja specifinių prisitaikymo būdų. Todėl tokiam aukštyje galite rasti tik augalų, artimų žemumų augalams, bet tai nebus tos pačios rūšys.

Kopdami į kalnus, matome biomų kaitą, panašią į pastebimą keliaujant polių link. Randame daug ekvivalentų, bet nė vienos rūšies, kuri augtų ir kalnuose, ir žemumose.



6.19 pav. Vadinamosios konvekcinės ląstelės, rodančios vyraujančias prie žemės paviršiaus ir aukštesniuose atmosferos sluoksniuose vėjo kryptis.



6.20 pav. Biomai keičia vienas kitą didėjant platumai panašia tvarka, kaip ir didėjant aukščiui virš jūros lygio (Mader, 1998).

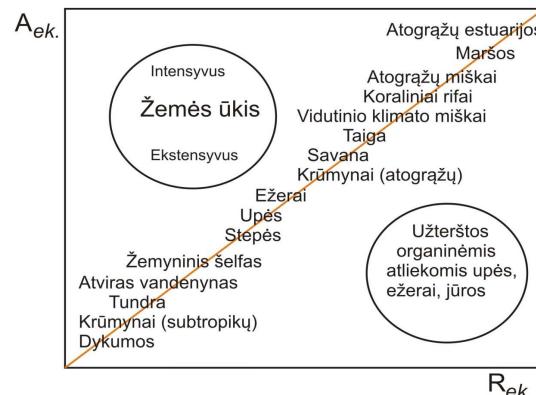
Biomo savoka vartojama ir apibūdinant vandens ekosistemas. Tačiau šiuo atveju daugiau įtakos bendrijoms turi ne klimatas, o kiti veiksniai: vandens telkinio druskingumas, gylis, dydis, maisto medžiagų kiekis. Skiriami tokie pagrindiniai vandens biomai:

- **Kūdros ir tvenkiniai.**
- **Ežerai.**
- **Upės.**
- **Šlapynės** (angl. *wetlands*). Tai **pelkės** ir **máršos** (vok. *Marsch* (vns.) – žemų jūros pakrančių viršutinė juosta, užliejama tik aukščiausių potvynių ir didžiausių sampūtų periodais.
- **Estuarijos**, arba limanai: **įlankos, lagūnos** (pavyzdžiui, Kuršių marios), **deltos, mangrovių pelkės**. Pagrindiniai bruožai – gėlo ir sūraus vandens maišymasis, maisto medžiagų gausa. Gausu rūšių, labai produktyvios ekosistemos, ypač atogrąžų zonoje.
- **Žemyninis šelfas** (žalieji vandenys). Vandenyno ar jūros priekrantės zona, kai kur – maitinama apvelingo. Gausu rūšių, produktyvios ekosistemos.
- **Atviras vandenynas** (žydrieli vandenys). Rūšių palyginti negausu, mažai produktyvios ekosistemos.
- **Koraliniai rifai**. Skiriami **atogrąžų** (seklumų) ir **vidutinio klimato** (giliavandenai) **koraliniai rifai**. Atogrąžų rifų pasitaiko abipus pusiaujo, tarp 30° šiaurės ir 30° pietų platumos. Vidutinio klimato (giliavandenai) koraliniai rifai susidaro didesniame negu 50 m gylyje (iki 2 km), kur vandens temperatūra nukrinta iki kelių laipsnių – tokių koralinių rifų randama, pavyzdžiui, prie Norvegijos krantų. Tai mažai ištirtos ekosistemos. Atogrąžų koraliniai rifai – gausios rūšių ir produktyviausios vandens ekosistemos. Neorganinių maisto medžiagų atsargos vandenye, kaip ir drėgnujų atogrąžų miškų dirvoje, yra nedidelės.

Biomai stipriai skiriasi vienas nuo kito produktyvumu. Pavyzdžiui, pirminė produkcija atogrąžų estuarijose, máršose ir atogrąžų miške siekia maždaug 9000 kcal m⁻² per metus, tundroje ji tesiekia vos 600, o dykumoje – apie 40 kcal m⁻² per metus. Kiti biomai užima tarpinę padėtį (6.21 pav.).

Vargu ar galima teigti, kad gyvybės gebėjimui prisitaikyti prie žemiškųjų sąlygų nėra ribų. Net ir milijonų metų nepakako, kad gyvybė suklestėtų dykumų klimato sąlygomis ir poliarinėse srityse.

Daug diskutuojama, kodėl daugiausia rūšių yra atogrąžose, o didėjant geografinei platumai mažėja. Pavyzdžiui, drėgnojo atogrąžų miško 0,1 ha plote gali rasti 100 ir daugiau medžių rūšių, vidutinio klimato miške – 10–30, o taigoje – vos 1–5. Panaši tendencija matoma ir lyginant bestuburių ir stuburinių gyvūnų įvairovę. Viena iš hipotezių tvirtina, kad didelę biologinę įvairovę atogrąžose lemia didelis kritulių kiekis, palanki gyvybei temperatūra bei sezonų nebuvinimas. Pastebėta, kad keičiantis (prilausomai nuo nuotolio iki vandenyno) metinių kritulių kiekiui nuo maždaug 100 iki 600 cm, medžių rūšių skaičius pusiaujo miškuose padidėja kelis kartus, o atšiaurus klimatas, sezoniškai jo kaita – bruožai, būdingi vidutiniams klimatui, taigai, tundrai ir sniegynams – sukuria sunkiai įveikiamas prisitaikymo procesui kliūtis. Šiai hipotezai pritaria daugelis. Norint ją paremti, galima pasitelkti ir faktą, kad neigiamo priklausomybė tarp biologinės įvairovės ir platumos ties 25–40° yra pažeidžiama: dykumose įvairovė yra menka. Greičiausiai tai irgi susiję su atšiauriomis aplinkos sąlygomis (nedideliu kritulių kiekiu, vėsiomis naktimis ir atšiauriomis žiemomis, smėlio audromis, ilgai trunkančiomis sausromis ir karščiais, siekiančiais 45–50 °C).



6.21 pav. Kai kurių biomų santykinė padėtis produktyvumo skalėje. A_{ek} – ekosistemos asimiliacija, arba jos bendroji produkcija; R_{ek} – ekosistemos kvėpavimas; abiejų rodiklių dimensija ta pati – kcal m⁻² per metus ar J m⁻² per metus. Istrižainė – aibė taškų, kuriuose $A_{ek} = R_{ek}$, taigi čia rodomas nusistovėjusiu (stacionarijai) ekosistemų produktyvumas. Žemės ūkiui skirtuose plotuose $A_{ek} > R_{ek}$, o užterštose vandens telkiniuose $A_{ek} < R_{ek}$. Atkreipkite dėmesį į gana aukštą intensyvaus žemės ūkio produktyvumą.

7. EKOSISTEMŲ EVOLIUCIJA

7.1. PAGRINDINIAI TERMINAI IR SAMPRATOS

Ekosistemų evoliucija – medžiagų ciklų ir bendrijų struktūros kaita geologinio laiko požiūriu. Nors ji lydima rūšių susidarymo, arba **filogenezės**, ir rūšių išmirimo, nuo filogenezės ji skiriasi tuo, jog šiuo atveju kalbama ne apie fenotipinių požymių, o apie bendrijų ir ekosisteminių rodiklių kaitą. Esama duomenų, kad medžiagų ciklai atsirado kartu su gyvybe, tačiau jie tada gerokai skyrėsi nuo dabartinių ciklų. Nėra abejonės, kad pirmosios Žemėje bendrijos buvo sudarytos viso labo iš dviejų funkcinių karalysčių – gamintojų ir skaidytojų, taigi jų struktūra taip pat nepriminė dabartinės. Kaip ir kada atsirado dabartiniai medžiagų ciklai, kaip ir kada atsirado gyvėdžių ir susiformavo ekologinės piramidės – tai pagrindiniai klausimai, kurie aptarinėjami ekosistemų evoliucijos kaip disciplinos kontekste.

Nuo filogenezės ekosistemų evoliucijos tematika skiriasi ir tuo, kad pastarojoje kalbama ir apie **biosferos**, kaip pasaulinės ekosistemos, **evoliuciją**. Turima omenyje gyvybės poveikio negyvosioms sferoms – **hidrosferai, atmosferai ir litosferai** – kaita, taip pat šių sferų grįztamasis poveikis gyvybei, jos prisitaikymas prie pakeistos apsuptyes. Taigi manoma, kad gyvybė ir negyvoji apsuptys **koevoliucionavo**, kitaip tariant, veikė viena kitos evoliuciją.

Manoma, kad gyvybės aušroje, prieš 3,8–3,5 mlrd. metų, atmosferoje ir vandenyno būta daug redukuotų ir nevisiškai oksiduotų neorganinių medžiagų, o deguonies nebūta. Todėl pirmose ekosistemose svarbiausią vaidmenį vaidino **anaerobiniai chemoautotrofai** – autotrofiniai organizmai, kurių energijos ir elektronų šaltinis buvo neorganinės medžiagos. Gautą energiją jie panaudodavo CO₂ asimiliacijai. Šiemis gamintojams talkino **anaerobiniai skaidytojai**. Vėliau atsirado ir anaerobinių **fotoautotrofų**, vykdžiusių **anoksigeninę fotosintezę**. Greičiausiai tai buvo sierabakterės. Senkant elektronų šaltiniui – laisvojo H₂S atsargoms, genetinis kintamumas produkavo melsvabakteres, kurios vietoj H₂S šiemis tikslams naudojo H₂O, taigi į aplinką kaip atlieką išskirdavo O₂. Todėl ši reakcija vadina **oksigenine fotosintezę**. Vėliau atsirado ir **aerobinis kvėpavimas**, jis būdingas ne tik melsvabaterėms, bet ir daugeliui joms talkinančių skaidytojų.

Augant biosferos biomasei ir kaupiantis negyvos organinės medžiagos atsargoms, neišvengiamai mažėjo neorganinių maisto medžiagų (H₂, CO₂, NH₃, H₂S) kiekis aplinkoje. Išsekus vienoms medžiagoms, gyvybė pradėdavo pasisavinti naujas energijos, elektronų ar cheminių elementų šaltinius (šviesą, H₂O, N₂).

Beatliekių medžiagų ciklų atsradimą reikėtų aiškinti tuo, kad vienų organizmų veiklos atliekos tapdavo **laisvosiomis nišomis**; šios stimuliuodavo evoliuciją taip, kad nišas užpildydavo naujai atsiradę organizmai, kol galų gale atliekų nebelikdavo, atsirasdavo beatliekis ciklas. Laisvaja niša vadinami ištakliai, neturintys vartotojo. Ja gali būti energijos, elektronų ar cheminio elemento šaltiniai, taigi – net ir gyvieji organizmai, jei jų niekas neeksplauja. Kai laisvujų nišų daug, evoliucija paprastai vyksta taip greitai, kad kalbama apie **adaptyviają radiaciją**. Būtent tuo aiškinama adaptyvioji vandens organizmų radiacija kambro pradžioje, ordoviko laikotarpiu ir sausumos organizmų radiacija karbono periodu. Kai nišos užpildomos, evoliucijos greitis sulėtėja.

Ekosistemų supanašėjimas, arba jų **funkcinė konvergencija**, greičiausiai byloja apie tai, kad ekosistemos lygmeniu esama gana specifiškų aprūpoinimų, mažai priklausančių nuo vietos ir laiko, jie kreipia rūšių evoliuciją (beje, ir sukcesiją) kaskart panašia kryptimi. Ekosistemų evoliucijos specialistai neneigia gamtinės atrankos vaidmens, jie tik pabrėžia, kad kryptį rūšies evoliucijai užduoda ne tik negyvoji aplinka, bet ir kitos tos pačios ekologinės bendrijos rūšys. Rūšys negali evoliucionuoti nepriklausomai viena nuo kitos, nes jos nėra nepriklausomos ir funkcionavimo prasme. Ši organizmų tarpusavio priklausomybė evoliucionuojant irgi yra vadinama koevoliucija, ji veda link **koadaptacijos**, t. y. stabilių rūšių derinių suformavimo ir išsaugojimo. Šiame kontekste evoliucija virsta palyginti lėta, tačiau daugmaž dėsninga ekologinių bendrijų ir ekosistemų **saviorganizacijos** forma.

7.2. ŠIEK TIEK ISTORIJOS

Ekosistemų evoliucijos tematika nėra nauja, ji ypač domino brolius Odumus ir kitus ekosistemos sampratos kūrėjus, jai tais laikais, prieš 30–50 metų, buvo skiriama nemažai vietas ir ekologijos vadovėliuose. Iš autoriu, kurie tada bandė modeliuoti tolimos geologinės praeities ekosistemas, galima išskirti tokius tada garsius autorius kaip P. E. Cloudas, Jr. M. Schidlovskis, S. M. Stanley, L. Margulis, J. C. G. Walkeris.

Per pastaruosius 1–2 dešimtmečius šioje srityje pasiekta nemaža pažanga. Ypač daug nuveikta tiriant koevoliucijos, adaptyviosios radiacijos, medžiagų ciklų ir ekologinių piramidžių evoliuciinės komplektacijos mechanizmus. Galima tikėtis, kad greitu laiku mes turėsime ir gana išsamią ekosistemų evoliucijos teoriją, kuri turėtų esmingai papildyti dabartinę evoliucijos teoriją. Ši uždavinį sau kėlė ar vis dar kelia bent keli tyrejai, pavyzdžiui, J. C. G. Walkeris (1980), E. Lekevičius (1986; 2000; 2002; 2009a; 2011), G. J. Vermeijus (1998; 2004), E. G. Jr. Leigh'as (Leigh, Vermeij, 2002). Kaip ir Darvinas ar jo pasėkėjai, šie autoriai taip pat taiko deduktyvųjį metodą, nes šioje srityje fosilijos, molekuliniai metodai ir eksperimentai dar mažiau gali pagelbėti, nei tiriant rūšių evoliuciją.

Deja, šių autorų darbai sunkiai pritampa prie štai jau bent 30 metų vyraujančio, ypač evoliucijos teorijoje, požiūrio į gyvybės evoliuciją (žr. intarpą 1.2.4 skyrelyje ir 1 lentelę 1.2.3 skyrelyje). Tarkim, netgi stebėtinai novatorišku J. C. G. Walkerio (1980) straipsniu nebuvo susidomėta tais laikais, jis beveik necituojamas kolegų JAV ar kitose Vakarų šalyse ir šiuo metu (greičiausiai todėl, kad pasirodė ne laiku: tuo metu bent jau šioje pasaulio dalyje pradėjo vyrauti analitinis požiūris, pakeitęs sisteminį, arba holistinį). Nepakankamai dėmesio sulaukia ir visai nesenai E. G. Jr. Leigh'o, G. J. Vermeijaus darbai šioje srityje. Užtat šių mokslininkų indėlį teigiamai vertina sisteminiam požiūriui ištikimi rusiškosios paradigmos atstovai.

Dauguma Vakarų šalių evoliucionistų tvirtina, kad ekosistemų evoliucijos tiesiogine prasme būti iš viso negali (pavyzdžiui, Golley, 1993): jos „evoliucionuoja“, jei apskritai galima tokį žodį vartoti, tik tiek, kiek evoliucionuoja jas sudarančios rūšys; ekosistemos evoliucionuoti negali todėl, kad joms nebūdingas paveldimumas bei paveldimas kintamumas, jos nėra įtrauktos į tarpusavio kovą už būvę, todėl negali būti ir atrankos vienetai.

Atsakydami į tai, ekosistemų evoliucijos tyrejai pastebi, kad žodis „evoliucija“ šiame kontekste reiškia ekosistemų vystymąsi – medžiagų ciklų, bendrijų struktūros ir ekosistemos parametrų pokyčius, kurių atsiranda vykstant gyvybės evoliucijai. Niekas turbūt neabejoja, kad tokią pokyčių būta, o ar tinką vadinti juos evoliucija, priklauso nuo susitarimo. Šie tyrejai aiškiai suvokia, jog ekosistemų evoliucijai būdingi savi ypatumai, skiriantys ją nuo įprastos visiems rūšių evoliucijos, bet tai turbūt nereiškia, kad ji nenusipelno mūsų dėmesio.

Šių tyrejų supratimu (Leigh, Vermeij, 2002; Vermeij, 2004; Lekevičius, 2009b), ekosistemos evoliucionuoja panašiai kaip kažkada (XVII–XVIII amžiai Anglijoje) vystėsi laisvaja rinka pagrįsta kapitalinė ekonomika. Ekosistema ir šalies ekonomika, kaip labai sudėtingos organizuotos sistemas, turi daug panašumų: ir viena, ir kita neturi apibrėžto valdymo aparato, konkurencija ir kooperacija čia suformavo dinaminę pusiausvyrą. Individuali iniciatyva ir santykinių individuų laisvė suteikia ir ekosistemoms, ir ekonomikai galimybę prisitaikyti praktiškai prie bet kokių netikėtumų, tačiau vienai biologinei rūšiai (ar vienai kuriai nors firmai ar kompanijai) įsigalėti kelią užkerta siaura rūšių (firmų, kompanijų) specializacija, funkcinė tarpusavio priklausomybė. Rūšių evoliuciją kreipia ne tik negyvoji apsuptis ir būtinybė prie jos prisitaikyti: jos taip veikia viena kitos evoliuciją, kad susiformuoja ir yra palaikoma „emeržentinė“ savybė – medžiagų ciklas, visų rūšių ilgalaičio egzistavimo garantas. Žodžiu, kad evoliucionuotų, rūšis ar lokali ekosistema nebūtinai turiapti atrankos vienetu, atrankos vienetas nėra ir firma ar šalies ekonomika. Atrenkami individai, o evoliucionuoja rūšys ir bendrijos.

Beje, dalį šių analogijų pastebėjo ir Darvinas, jam, atrodo, ypač aktualu buvo išsiaiškinti, kodėl, nors visi kovoja su visais už būvę, gamtoje kažkodėl mes matome ir priešingai – didžiuolę biologinę įvairovę, bendradarbiavimą, harmoniją. Atsakymą į šį klausimą jis aptiko skaitydamas A. Smito, kapitalistinės ekonomikos teorijos pradininko, veikalus; tai išaiškėjo nuodugniai išstudijavus Darvino užrašų knygutes (žr. Lekevičius, 2009b).

Rusų evoliucionistai, skirtingai nuo jų vakariečių kolegų, niekada neneigė, kad ekosistemos gali evoliucionuoti (žr. Lekevičius, 2006). Pavyzdžiui, štai kas buvo rašoma viename iš populiariausių savo laiku evoliucinės biologijos vadovelių (Jablokov, Jusufov, 1981, 31; išskirta autoriu): „Mūsų akyse vyks ta naujas procesas – mikroevoliucinio mokymo, biogeocenologijos, ekologijos ir populiacijų biologijos sintezė, kurios rezultatu turėtų būti biogeocenozių evoliucijos dësingumų aptikimas <...>. Kol kas šis evoliucinės biologijos skyrius nėra parengtas, tačiau jo parengimas yra svarbiausias mūsų dienų uždavinys siekiant toliau vystyti evoliucinę teoriją.“

Būtent rusų mokslininkai buvo vieni iš pirmųjų, kurie prieš daugiau nei pusšimtį metų priėjo prie išvados, kad gyvybės aušroje medžiagų ciklai buvo kur kas paprastesni ir kitokie nei dabartiniai; jie keitėsi ir darėsi vis sudėtingesni ir globalesni, kartu darydami vis didesnę įtaką atmosferai, hidrosferai bei litosferai.

Iki šiol nesutariama, ekosistemos gali evoliucionuoti ar ne. Pasaulio ekologų susiskaldymą į mažiausiai dvi nesutariančias stovyklas ypač parodo požiūris į ekosistemų evoliuciją. Tačiau visi sutaria, kad ekologinių bendrijų struktūra ir medžiagų ciklai geologinėje praeityje buvo kitokie nei dabar, taigi jie keitėsi, vystėsi.

Kad ir kaip baigtuši ši užsitemposi schizma, mums turbūt svarbiau čia akcentuoti: ekosistemų evoliucijos tematika ir toliau domimasi, šioje srityje dirba gausus būrys specialistų, tačiau ji yra tarsi niekieno žemė. Evoliucionistai nesuteikia jai evoliucinės disciplinos statuso, nors kai kurias jai priklausančias temas, pavyzdžiui, koevoliuciją, svarsto gana plačiai. Dabartiniuose ekologijos vadoveliuose ši tematika dažniausiai taip pat nesulaukia reikiamo dėmesio. Susidaro įtaigus įspūdis, kad daugelis ekologų pripažįsta ekosistemų evoliucinę raidą, bet nėra linkę nuodugniai tirti jos mechanizmų, o evoliucionistai, atvirkščiai – nelabai domisi ekosistemų evoliuciniu vystymusi, nes ji „negalima“ – gamtoje „neegzistuoja“ tam tinkamų mechanizmų.

Šio vadovėlio autorius laiko savo pareiga skaitytojui pateikti svarbiausius, jo nuomone, pastarojo laikotarpio pasiekimus šioje neabejotinai intriguojančioje ekologijos mokslo srityje. Be abejon, daugelis toliau dėstomų minčių yra hipotetinės, nes įrodyti, kad kažkas prieš milijonus metų dėjosi taip, o ne kitaip, nėra lengva. Vis dėlto mes linkę daugeliu faktų iš tų, kuriuos pateikia specialistai, tikėti, nes šie faktai nebilogai dera tarpusavyje ir neprieštarauja jau įsitvirtinusiomis mokslo tiesoms.

7.3. MEDŽIAGŲ CIKLŲ SUSIFORMAVIMAS

7.3.1. Pirmųjų ekosistemų atsiradimas

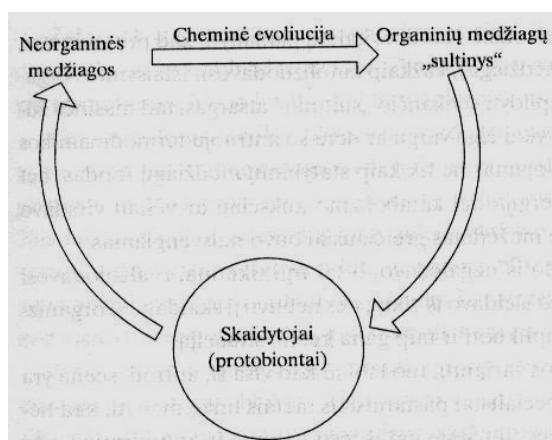
Kažkada H. H. Pattee (1968), žymus teorinės biologijos specialistas, yra pasakęs: „Nėra tokio gyvo vieneto, kurį galima būtų vadinti „gyvu“ atsietai nuo jo ryšio su aplinka. <...> Biologai turi kartoti dar ir dar kartą, kad savybė būti „gyvam“ priklauso ne izoliuotam makromolekulių rinkiniui, o visai ekosistemai. Man atrodo, kad pagrindinis klausimas kalbant apie gyvybės atsiradimą yra ne „Kas atsirado anksčiau – DNR ar balytmai?“, bet greičiau „Kaip atrodo paprasčiausia ekosistema?“

Čia H. H. Pattee puikiai suformulavo mintį, kad gyvybė gali egzistuoti tik medžiagų ciklo, arba ekosistemos, pavidalu. Faktai tam lyg ir neprieštarauja (žr. 4.1 poskyri). Taigi „gyva tik ekosistema“? Jei taip, ar tai reiškia, kad medžiagų ciklai **turėjo** atsirasti kartu su gyvybe? Deduktyvioji logika sako, kad taip. O ką sako faktai?

Duomenis apie tai, kaip atsirado gyvybė, sunku pavadinti faktais vien todėl, kad nuomonė yra beveik tiek pat, kiek ir tyrėjų. Vis dėlto linkstama galvoti, kad ji atsirado vandenyne maždaug prieš 4–3,8 mlrd. metų. Tuo laiku atmosferoje ir vandenye greičiausiai būta svarbių gyvybei atsirasti medžiagų: CO₂, CO, NH₃, CH₄, H₂, N₂, SO₂, H₂S, N_mO_n. Tai ugnikalnių dujos bei medžiagos, kurios susidarydavo ugnikalnių dujoms reagujant su hidroksilo radikalais, taip pat veikiant trumpabangei spinduliuotei (žr. Armalis, 2009).

Priimta galvoti, kad iš pradžių cheminės polimerizacijos būdu iš šių neorganinių medžiagų susidarė pirminis „sultinis“, t. y. organinių medžiagų tirpalas. Vėliau šios medžiagos dėl saviorganizacijos virto pirmosiomis ląstelėmis, **protobiontais**. Šie jau galėjo augti, daugintis ir mutuoti, taigi – ir evolucionuoti. Greičiausiai jie maitinosi „sultiniu“, taigi buvo skaidytojai, o tiksliau – chemoorganoheterotrofai.

Visai logiška galvoti, kad šie pirmynkščiai organizmai „sultini“ vartojo greičiau, nei jis galėjo chemiškai atsigaminti (7.1 pav.). Todėl gana greitai gyvybę ištiko **pirmoji ekologinė krizė**: skaidytojai neturėjo ką skaidyti. Manoma, kad būtent tai ir išprovokavo pirmųjų gamintojų atsiradimą.



7.1 pav. Tikėtina, kad pirmasis žemėje lokalus medžiagų ciklas buvo labai netobulas, nes cheminė polimerizacija vyko kur kas lečiau nei pirmųjų organizmų vykdomas „sultinio“ skaidymas (Lekevičius, 2000).

Pirmieji Žemės organizmai greičiausiai buvo heterotrofai, skaidę „pirminj sultinj“. Jeigu taip, tai „sultiniui“ išsekus, turėjo kilti pirmoji ekologinė krizė; ji baigėsi atsiradus pirmiesiems gamintojams. Spėjama, kad jais tapo chemosintezę vykdantys metanogenai.

Dabar dauguma specialistų linkę galvoti, kad jais tapo ne fotoautotrofai, o chemoautotrofai, t. y. organizmai, kurie kaip energijos, elektronų ir anglies šaltinių naudoja neorganines medžiagas (taigi jie yra chemolitoautotrofai). To meto vandenye neorganinių energijos ir elektronų šaltinių būta pakankamai. Tai visų pirma H_2 , Fe^{2+} , H_2S , S^0 , Mn^{2+} . Tačiau kvėpavimui ir skaidymui reikalingų oksidatorių, arba galutinių elektronų akceptorių, pasirinkimas, atrodo, buvo menkas. Dauguma specialistų mano, kad prieš 3,8–3,5 mlrd. metų deguonies ir nitratų nebuvvo visai ar buvo labai mažai, tad gyvybei teko pasinaudoti prastesniais elektronų akceptoriais: kai kuriomis organinėmis medžiagomis, Fe^{3+} , CO_2 , SO_4^{2-} . Daug kas mano, kad pirmaisiais Žemėje gamintojais tapo **metanogenai**, priskiriami archėjoms. Jie energijos ir elektronų gauna iš vandenilio, o anglies – iš CO_2 , taigi vieną iš geriausių „kuro“ rūsių oksiduoja pasitelkdami vieną iš prasčiausiai gamtinių oksidatorių. Be metanogenų, prieš 3,8–3,5 mlrd. metų galėjo būti ir kitokių chemoautotrofų bei naujo tipo skaidytojų, atsiradusių iš protobiontų.

Turbūt galima teigti, kad net ankstyvosiose evoliucijos stadijose vieni šalia kitų gyveno ir organizmai, priskirtini gamintojams, ir tie, kurie vykdė organinių atliekų (detrito) skaidymą. Tokio laikotarpio, kai būta tik gamintojų ar vien tik skaidytojų, gyvybės metraštis neatskleidžia, nors manoma, kad pirmieji organizmai, protobiontai, tikriausiai buvo heterotrofai.

Filogenetiniai medžiai, sudaryti taikant molekulinius metodus (Battistuzzi et al., 2004; Stetter, 2006; Madigan et al., 2011), lyg ir liudija, jog prieš 3,8–3,5 mlrd. metų galėjo egzistuoti šios išlikusios iki šių dienų archėjų ir bakterijų gentys:

- *Methanococcus*, *Methanothermus*, *Methnotrix*, *Methanopyrus*, *Pyrodictium*, *Pyrolobus*, *Pyrodium*, *Thermoproteus*, *Archaeoglobus*, *Sulfolobus*, *Desulfurobacterium* (visos – anaerobiniai chemoautotrofai);
- *Pyrobaculum*, *Pyrococcus*, *Thermococcus*, *Staphylothermus*, *Desulfurococcus*, *Thermotoga* (visos – anaerobiniai skaidytojai).

Šie organizmai – anaerobiniai termofilai ir hipertermofilai, t. y. geriausiai funkcionuojantys bedeiguonėje terpėje ir aukštoje temperatūroje (iki 100 ir daugiau °C). Tokia temperatūra ir tokį organizmų dabar randama tik hidroterminėse versmėse, tačiau prieš 4–3,8 mlrd. metų šios sąlygos galėjo būti visuotinos (**karštojo lopšio hipotezė**; pavyzdžiu, žr.: Stetter, 2006; Madigan et al., 2011). Manoma, kad netgi tokiomis sąlygomis, turint tokius prastus oksidatorius, skaidymas vykdavo iki galo, t. y. produkuojant biogenus, tinkamus naujiems chemosintezės aktams. Visa tai leidžia galvoti, kad medžiagų ciklai, kaip ir numato ekosistemos koncepcija, ne tik **turėjo** atsirasti, bet ir atsirado netrukus po to, kai atsirado ir pati gyvybė.

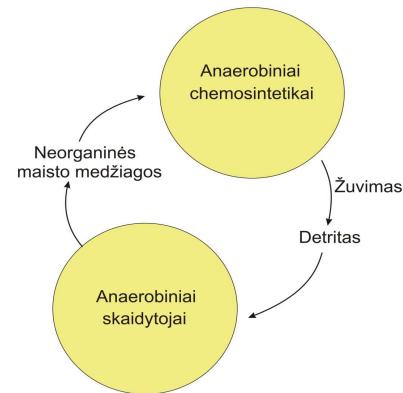
Tokio laikotarpio gyvybės istorijoje, kai būta tik vienos iš funkinių karalysčių – vien gamintojų ar vien skaidytojų, evoliucinis metraštis neatskleidžia. Išimtį sudaro nebent gyvybės atsiradimo momentas. Tikriausiai tai rodo, kad medžiagų ciklai susiformavo netrukus po to, kai išsirutuliojo ir pati gyvybė.

7.1 lentelė. Ekosistemų, spėjamai egzistavusių prieš 3,8–3,5 mlrd. metų, metabolizmas (pagal Stetter, 2006; Canfield et al., 2006; Madigan et al., 2011). Atkreipkite dėmesį: skaidytojų veiklos produktais virsta būtiniais chemoautotrofams biogenais.

Organizmai	Metabolizmas
Anaerobiniai chemoautotrofai	C šaltinis – CO_2 ; N šaltinis – NH_4^+ ; energijos iš šaltiniai – H_2 , Fe^{2+} , Mn^{2+} , H_2S , S^0 ; galutiniai produktai – biomasė, CH_4 , Fe^{3+} , Mn^{4+} , S^0 , SO_4^{2-}
Anaerobiniai skaidytojai	C šaltiniai – CH_4 , organinės medžiagos; N šaltinis – organinės medžiagos; galutiniai e ⁻ akceptorai – organinė medžiaga, Fe^{3+} , Mn^{4+} , S^0 , SO_4^{2-} ; galutiniai produktai – CO_2 , H_2 , NH_4^+ , Fe^{2+} , Mn^{2+} , H_2S , S^0

Anksčiau nurodyti organizmai, jei spręstume iš jieims dabar būdingų biocheminių ypatumų, buvo sukūrė tokį ar panašų ekosisteminį metabolismą (7.1 lentelė ir 7.2 pav.).

Apibendrinant vis dėlto galima teigti, kad ekosistemų būta dar prieš atsirandant fotoautotrofams (7.2 pav.). Dabar tiniai netgi patys primityviausi organizmai gali sėkmingai funkcionuoti tik tada, jeigu netrikdomai recirkuliuoja bent keliolika cheminių elementų, todėl darytina tokia išvada: tikriausiai tiek elementų turėjo recirkuliuoti ir tais tolimalis laikais.



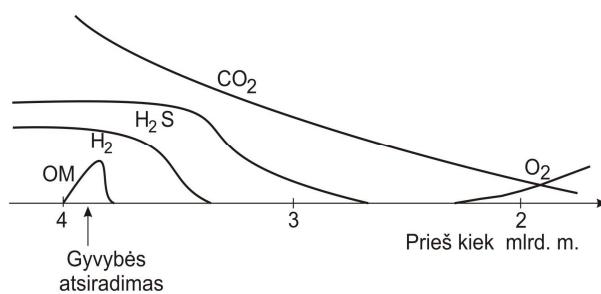
7.2 pav. Apibendrintas modelis ekosistemų, galimai egzistavusių prieš 3,8–3,5 mlrd. metų, t. y. prieš atsirandant fotosintezei.

7.3.2. Fotoautotrofų atsiradimas. Didysis aplinkos oksidavimas

Minėtasis J. C. G. Walkeris (1980) pabandė rekonstruoti praeities ekosistemas taikydamas ekologijos principus, taigi dedukcijos būdu. Iš pradžių jis įvedė aksiomas, arba premisas:

- medžiagos juda ratais, arba ciklais;
- medžiagų ciklai nėra uždari – dalis medžiagų iš ciklų išeina ir užsikonservuoja;
- „patenkinti sutvėrimai nesikeičia“ – J. C. G. Walkerio metafora, reiškianti, kad organizmai neįgyja savybės pasisavinti naujus ištaklius, jei seni nėra išsekę;
- „organizmai yra rajūs“ – metafora, reiškianti, kad gyvybė linkusi didinti suminę biomasę bet kokia kaina.

Vadovaudamasis šiomis premisomis, J. C. G. Walkeris (1980) padarė išvadą, jog evoliucinių naujadarų atsirasdavo dėsningai, dažniausiai – kai senos gyvybės formos išsekindavo kokius nors svarbius ištaklius (7.3 pav.). O tai anksčiau ar vėliau išykdamo, nes „organizmai yra rajūs“. Tada kildavo ekologinė krizė, ir gyvybė būdavo priversta išrasti būdų, kaip eksplotuoti naujus ištaklius, iki tol nepanaudotus. Pavyzdžiu, pirmųjų autotrofų (J. C. G. Walkerio nuomone, jais galėjo būti metaną gaminančios bakterijos, arba metanogenai) atsiradimą greičiausiai išprovokavo ta aplinkybė, kad protobiontai suvartojo abiotiškai sintetinamų organinių medžiagų fondą.



7.3 pav. Naujų funkinių grupių atsiradimą galėjo išprovokuoti ištaklių išsekimas, sukeldavęs ekologinių krizių. Pirmoji iš jų kilio išsekus „sultinius“, antroji – pasibaigus H_2 atsargoms, trečioji – sumažėjus H_2S kiekiui. OM – organinės medžiagos (cheminės polimerizacijos produktas – pirminis „sultinis“) (pagal Walker, 1980).

Metanogenai vartojo H_2 kaip energijos ir e⁻ šaltinį, o CO_2 – kaip C šaltinį, taigi buvo chemolitoautotrofai. Tačiau po kurio laiko ir metanogenus ištiko krizė: išseko H_2 atsargos. Tada ir tik tada („patenkinti sutvėrimai nesikeičia“) galėjo atsirasti naujų autotrofų, nepriklausomų nuo H_2 atsargų. Tai greičiausiai buvo **foto-sintetinančios sierabakterės**, vietoj vandenilio kaip e⁻ šaltinį naudojančios vandenilio sulfidą, H_2S . Jos taip pat buvo „rajos“, augino biosferos masę, kurios sukurta organinė medžiaga taip pat užsikonservuodavo, tad po kurio laiko išsekino H_2S atsargas. Kilo dar viena krizė, kuri išsisprendė tik atsiradus **melsvabakterėms**, oksigeninei fotosintezei. Šios bakterijos pradėjo naudoti H_2O kaip elektronų šaltinį.

Šis J. C. G. Walkerio (1980) požiūris atrodo gana pagristas ir dabar. Mat anaerobine chemosinteze pagrįstai gyvybei vystantis, didėjo ir to meto biosferos suminė biomasė, tad vis daugiau biogenų pereidavo į organinius junginius, terpjė jų turėdavo neišvengiamai mažėti. Be to, dalis organinių atliekų išeidavo iš ciklo, virsdamos dumblu ir nafta. Kaip spėja J. C. G. Walkeris, pasibaigus H_2 atsargoms, kilo **antroji ekologinė krizė**. Tada ir atsirado naujų autotrofų – žaliųjų ir purpurinių sierabakterių. Kaip elektronų šaltinį jos naudoja ne tik H_2 , bet ir H_2S , kai kurios – ir Fe^{2+} , o CO_2 yra joms C šaltinis. Kaip fotosintezės reakcijos produktai susidaro siera (S^0), SO_4^{2-} ir Fe^{3+} . Šiuos produktus sierabakterės panaudoja kvėpavimui kaip oksidatorius, arba galutinius e⁻ akceptorius, tad šios sierabakterės vykdo ir grįztamają reakciją.

Kadangi šių bakterijų biomasė nuo pat jų atsradimo momento turbūt augo, galima galvoti, kad tie-sioginė reakcija vyko intensyviau nei grįztamoji, todėl aplinkoje kaupėsi sieros ir oksiduotos netirpios geležies (Fe (III)) klodai, vandenye padaugėjo sulfatų jonų. Prie to prisdėjo ir organinių medžiagų užsikonservavimas naftos ar kitu pavidalu.

Suminė biomasė, detrito ir organinės kilmės iškastinio kuro masė, atrodo, pasižymėjo tendencija didėti vykstant evoliucijai. Todėl vandenye ir atmosferoje turėjo mažėti neorganinių maisto medžiagų (H_2 , H_2S , NH_3 (NH_4^+), Fe^{2+} , Mn^{2+}) kiekiei. Tai matyt ir buvo pagrindinė priežastis, lėmusi atsiradimą gamintojų, vartojančių praktiškai neišsemiamus energijos (šviesa) ir biogenų (CO_2 , H_2O , N_2) šaltinius.

Tačiau H_2 , H_2S ir Fe^{2+} atsargos ilgainiui turbūt gerokai apmažėjo. Tai galėjo sukelti **trečiąją ekologinę krizę**. Kaip teigė J. C. G. Walkeris, gyvybė atsidūrė ties dilema: arba pasitenkinti turima biomase, arba atrasti naujų e⁻ šaltinių. Jo nuomone, gyvybė pasižymi „rajumu“, tad natūralu, kad ji pasirinko antrajį kelią. Atsirado naujų fotoautotrofų – **melsvabakterių**. Tai įvyko prieš maždaug 2,7 mlrd. metų. Jos įgijo savybę kaip e⁻ šaltinį panaudoti H_2O , kitaip tariant, su CO_2 ji oksiduoti. Iš pirmo žvilgsnio atrodytų, kad tai gana keistas pasirinkimas: oksidatorius nekoks, o reduktorius dar prastesnis. Gerai nebent tai, kad abiejų jų atsargos milžiniškos. Žodžiu, ši fotosintezė reikalavo dar daugiau Saulės energijos sąnaudų nei anoksigeninė, kurią vykdė melsvabakterių pirmtakės sierabakterės, tačiau šviesos juk tais laikais, kaip ir šiais, buvo pakankamai, ypač paviršiniuose vandenye. Ten melsvabakterės ir išskirė, išstumdamos į periferiją (eufotinės zonas apačią) sierabakteres. Pastarosios gali tenkintis ir mažesniu šviesos intensyvumu. Tą patį galima pasakyti apie ūksminius augalus miške.

Dėl oksigeninės reakcijos į aplinką išsiskirdavo ne siera ar sulfatai, ir ne Fe^{3+} , o nauja medžiaga – O_2 (iš čia – ir fotosintezės pavadinimas). Deguonis neblogai tirpsta vandenye, be to, jis yra stiprus oksidatorius, taigi – nuodas, jei nuo jo nėra atitinkamos apsaugos. Tais laikais, prieš 2,7 mlrd. metų, šios apsaugos nebūta: pirmosios deguoninė fotosintezė pradėjusios vykdyti bakterijos neabejotinai buvo anaerobai, kaip ir visi to meto organizmai.

Didėjant melsvabakterių suminei biomasei bei negyvos organinės medžiagos masei, neišvengiamai turėjo didėti ir išskiriamo į aplinką deguonies kiekis (Grula, 2012; taip pat žr. Armalis, 2009). Prasidėjo **didysis aplinkos oksidavimas** (angl. *great oxidation event*). Būdamas stiprus oksidatorius, vandenye ištirpės deguonis dalyvaudavo reakcijose su redukuotomis ir neviškai oksiduotomis medžiagomis: H_2 , Fe^{2+} , NH_3 , H_2S , Mn^{2+} , S^0 , CO . Gali atrodyti, kad ši aplinkybė buvo lengvinanti, nes po reakcijos su deguonimi, pastarasis virsdavo mažiau toksiškomis medžiagomis (oksidais ir hidroksidais, netirpiais geležies junginiais, sulfatais, karbonatais, nitratais). Ypač daug būta Fe^{2+} , kuri oksiduodavosi virsdama netirpiais trivalentės geležies junginiais – oksidais ir hidroksidais, taip susiformavo didžiuliai dabar ekspluoojamos geležies rūdos klodai (magnetitai ir hematitai).

Visa tai tiesa, tačiau būtent čia išvardytose redukuotose ir nevisiškai oksiduotose medžiagose vos ne nuo pat gyvybės atsiradimo momento buvo maisto medžiagos anaerobiniams chemoautotrofams, vėliau – ir fotoautotrofams. Tad šių medžiagų atsargoms mažėjant, neišvengiamai turėjo mažėti ir šių gamintojų galimybės kovoti su naujomis konkurentėmis. Taigi tą laiką melsvabakteres galima turbūt laikyti ypatingai stipriomis konkurentėmis. Su kitais gamintojais susidoroti joms galėjo pagelbėti ne tik perėjimas prie neišsenkamo elektronų šaltinio, bet ir vandens tarša deguonimi. Tai galėjo sukelti **ketvirtąją** pagal eilę **ekologinę krizę**.

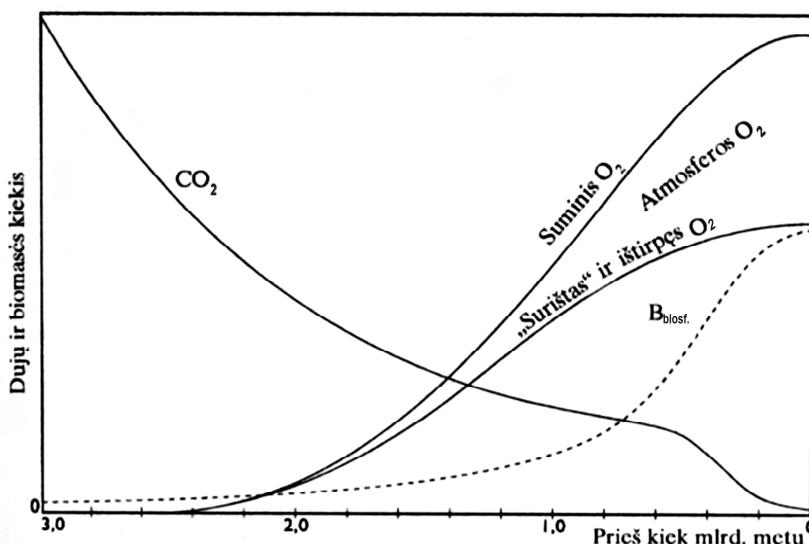
Tačiau sulaukta ir teigiamų pokyčių. Spėjama, kad iš pradžių melsvabakterės įgijo atsparumą deguoniui ir tik gerokai vėliau – priklausomybę nuo jo (**aerobinį kvėpavimą**). Aerobiniu kvėpavimu po kuriuo laiko apsirūpino ir daugelis skaidytojų, taigi jie tapo melsvabakterių palydovais ir netiesioginiai jų mutualistais, sukūrusiais aerobinius medžiagų ciklus. Be šių mutualistų melsvabakterės geriausiu atveju būtų tenkinusios antraeilialias vaidmenimis vandens ekosistemose. Prieš maždaug 2,2 mlrd. metų vandenys susisluksniaavo į deguoninę ir bedeguonę zonas, kurioms būdingi savi gamintojų ir skaidytojų deriniai.

Vandenye pradėjo gausėti nitratų, taigi atsirado galimybė (vėliau realizuota) šiuos efektyvius elektronų akceptorius panaudoti kvėpavimui bei skaidymui tose zonose, kuriose deguonies koncentracija yra nedidelė arba jo visai nėra. Melsvabakterės dabar galėjo nitratus naudoti kaip papildomą (šalia amonio jonų) azoto šaltinį. Vėliau šią savybę perims ir dumbliai bei augalai.

Kai prieš daugiau nei 2 mlrd. metų vandenye pradėjo kauptis O₂, prasidėjo skaidytojų adaptivoji radiacija, kurią stimuliuavo galybės jiems tinkamų laisvujų nišų atsiradimas. Taip buvo produkuota tūkstančiai naujų rūsių, pasižymintių aerobiniu metabolismu.

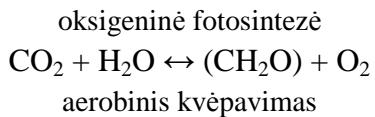
Iš redukuotos aplinka palengva darësi vis labiau oksiduota. Manoma, prieikė maždaug 500 mln. metų, kad deguonis sureaguotų su dideliu kiekiu anksčiau nurodytų redukuotų ir nevisiškai oksiduotų neorganinių medžiagų, susikaupusių vandenynuose. Tad atmosferoje jis pradėjo kauptis tik tada, kai vandenynai tapo jo prisotinti, t. y. maždaug prieš 2,2 mlrd. metų (7.4 pav.). Specialistai tvirtina, kad šiek tiek vėliau, prieš maždaug 1,8 mlrd. metų, planetos paviršiumi tekėjo raudonos nuo rūdžių upės. Mat prasidėjo atmosferos deguonies reakcija su sausumoje susikaupusia ir iš gelmių į paviršių patenkančia geležimi (šis procesas, beje, vyksta po šiai dienai). Taip susikaupė naujos geležies rūdos – ferihidritai ir getitai, kurie taip pat yra žmonių ekspluatuojami, vėl redukuojant juos iki elementinės geležies.

Dauguma tyrėjų sutaria, kad CO₂ kiekis pirmynkštėje atmosferoje buvo maždaug 2000 kartų didesnis nei dabar, jo bûta netgi daugiau nei N₂ (žr. Motuza, 2008; Armalis, 2009). Vėliau CO₂ nuolat mažėjo (7.3 ir 7.4 pav.), nes vis daugiau jo pereidavo į organinę formą, dar kita dalis jungësi su Ca²⁺ ir virto kalcitu (CaCO₃), tad azoto masës dalis atmosferoje didėjo.

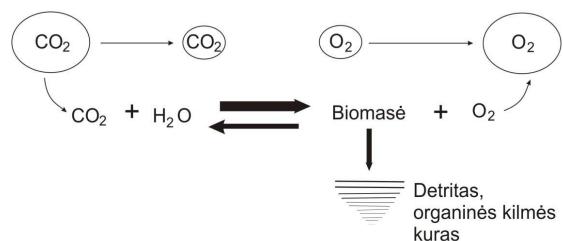


7.4 pav. Pagrindinės atmosferos evoliucijos tendencijos, kaip jas įsivaizduoja kai kurie ekosistemų evoliucijos specialistai. Jų supratimu, deguonies kaupimasi aplinkoje ir CO₂ kieko mažėjimą turėjo lydëti suminés biomasés (B_{biost.}) didéjimas ir (ar) negyvos organinės medžiagos kaupimasis (pastarojo diagrama neparodo) (Lekevičius, 2000).

Prieš 2,0 mlrd. metų anglies ir deguonies ciklas tikriausiai jau buvo įgavęs artimą dabartiniams pavidalą:

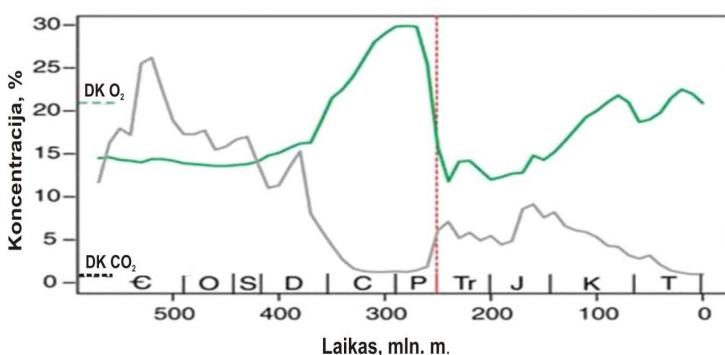


Tiesioginę reakciją tais laikais vykdė melsvabakterės, o gržtamają – visi aerobiniai biosferos organizmai, tarp jų ir melsvabakterės. O_2 buvo ne tik produkuojamas fotoautotrofų, bet ir naudojamas kvėpavimui bei skaidymui. Ir, reikia manyti, būta artimos stacionariajai būsenai situacijos. Tačiau geologinio, ne ekologinio, laiko kontekste tokios būsenos greičiausiai nebūta, kitaip deguonies kiekis nebūtų augęs (Grula, 2012). O_2 koncentracija aplinkoje galėjo didėti tik tada, jei kartu didėjo ir organinės medžiagos masė. Tą diktuoja oksigeninės fotosintezės ir aerobinio kvėpavimo lygtys (7.5 pav.).



7.5 pav. Per pastaruosius 2,5–2,0 mlrd. metų, gyvybei darant įtaką, CO_2 kiekis atmosferoje mažėjo, o O_2 , atvirkščiai – didėjo: visą šį laikotarpį dėl oksigeninės fotosintezės didėjo suminė biomasė, detrito ir organinės kilmės kuro atsargos, taigi gržtamoji reakcija (aerobinis kvėpavimas ir skaidymas) atsilikdavo nuo fotosintezės.

Prieš daugiau nei 2 mlrd. metų prasidėjusi deguonies kaupimasis aplinkoje turbūt galima paaiškinti tik darant prielaidą, kad per visą tą laikotarpį didėjo arba suminė biosferos biomasė, arba detrito kiekis, arba organinio kuro atsargos (labiausiai tikėtina – visi trys rodikliai drauge). Panašu, kad geologinio (ne ekologinio) laiko kontekste niekada nebuvo biosferos ir jos aplinkos pusiausvyros: biosfera augino biomasę ir kartu darė įtaką hidrosferai, atmosferai ir litosferai, tačiau paskui būdavo priversta prie pakeistos negyvosios apsuptyties prisitaikyti pati. Šitaip koevolucionavo negyvoji apsuptytis ir gyvybė.



7.6 pav. O_2 (žalia kreivė) ir CO_2 (pilka kreivė) koncentracijos (%) atmosferoje pokyčiai per pastaruosius 600 mln. metų. DK – dabartinė koncentracija. Atkreipkite dėmesį į atvirkštinę priklausomybę tarp abiejų dujų kiekių pokyčių (Huey, Ward, 2005).

Kadangi mums žinoma, kad deguonis, tiek laisvu, tiek ir cheminių junginių pavidalu, kaupėsi vandenye ir atmosferoje iki pat karbono periodo pabaigos, galime drąsiai teigti, jog tai buvo organinės medžiagos kaupimasis Žemėje padarinys. Ypač sparčiai suminis organinių medžiagų kiekis didėjo būtent karbono periodu, atsiradus ir išplitus miškams, ir būtent tada deguonies koncentracija atmosferoje pasiekė dabartinį lygi ir netgi jį viršijo (7.6 pav.), pasiekdama 30–35 %; tuo tarpu CO_2 koncentracija nukrito beveik iki dabartinio lygio (0,04 %). Ši faktą, jei jis tikrai neabejotinas, paaiškinti nelengva, ypač Gėjos teorijos kontekste. Egzistuoja trys hipotezės. Viena teigia, kad karbono periodu būta labai daug pelkėtų miškų, negyvi medžių kamienai vandenye buvo lėtai skaidomi, todėl jie virsdavo iš pradžių durpėmis, o vėliau – akmens anglimi. Taigi atvirkštinė fotosintezei reakcija šiuo atveju nevykdavo, fotosintezės atpalaiduotas deguonis taip ir likdavo nepanaudotas atmosferoje. Kita hipotezė apeliuoja ne į gausias pelkes, o į tai, kad greičiausiai tik karbono pabaigoje atsirado grybų, skaidančių ligniną – organinį polimerą, iš kurio sudaryta mediena. Tad netgi ir sausesnėse vietovėse negyvi kamienai likdavo gulėti ant žemės tūks-

tančius metų, kol virsavo durpėmis ir galų gale akmens anglimi. Yra duomenų, kad ligniną skaidančius fermentus grybai įgijo tik prieš 300 mln. metų, ir būtent nuo to laiko O₂ koncentracija atmosferoje pradėjo mažėti. Šis sutapimas aiškinamas kaip priežastinis ryšys. Dar kiti tyrėjai mano, kad karbono laikotarpiu labai pagausėjo ne tik durpių ir akmens anglies atsargos (greičiausiai dėl to, kad vėlavo ligniną skaidančių grybų evoliucija), bet ir suminė biomasė (kvėpavimas vyko lėčiau nei fotosintezė, P > O; A_{ek} > R_{ek}), taigi ir dėl šios aplinkybės galėjo mažėti CO₂ ir didėti O₂ kiekis aplinkoje. Pastarąją hipotezę palaiko ir šių eilučių autorius. Lieka neaišku dar ir tai, kodėl šiuo atveju Gėja „leido“ taip stipriai padidinti O₂ kiekį. Negi turėjė padažnėti savaiminiai gaisrai, sulėtėjusi fotosintezė ir suintensyvėjęs aerobinis kvėpavimas negalėjo grąžinti šių dujų koncentracijos į dabartinį lygį? Atsakymo į šį klausimą kol kas neturime (žr. 6.8 pav.).

Per pastaruosius kelis šimtus milijonų metų O₂ koncentracija atmosferoje keitėsi nedaug, palyginti su CO₂ (7.4 pav.): prieš keliolika milijonų metų ji, atrodo, pasiekė minimalią ribą – maždaug 0,03 %. Todėl kai kurie ekologai linkę tvirtinti, kad biosferos biomasės augimą O₂ riboja iš viršaus, o CO₂ – iš apačios. Dar didesnė biomasė reikštų ir didesnę deguonies koncentraciją, o tai padidintų savaiminių gaisrų tikimybę, tad biomasė mažėtų (Gėjos teorija). Todėl visai galimas dalykas, kad biosfera yra pasiekusi aplinkos talpą, ir nei ekstensyvus, nei intensyvus biomasės augimas néra galimas dėl neigiamų grįžtamųjų ryšių. Šią stagnaciją gali nutraukti nebent žmonės: degindami organinės kilmės kurą, jie didina CO₂, kartu mažindami O₂ kiekį aplinkoje. Deja, miškų ir kitų gamtinių bendrijų naikinimas užkerta kelią šiai potencijai realizuotis.

Visa Žemės istorija byloja apie tai, kad gyvybė neprognozavo aplinkos pokyčių ir kad ji negalejo veikti tikslinai. Pagrindinis jos „rūpestis“ gal ir buvo suminės biomasės didinimas, bet link šio tikslų ji ėjo aklai, pasikliaudama bandymų ir klaidų metodu. Suminei visos biosferos biomasei augant, gyvybės poveikis atmosferai, hidrosferai ir litosferai darėsi vis intensyvesnis; pakeitusi aplinką, ji būdavo **privertė** prie jos prisitaikyti, taigi – su ja koevoliucionuoti, o nesugebėjus to padaryti – žūti. Pavyzdžiuui, melsvabakterės, vos atsiradusios, išskyrinėjo deguonį į aplinką ne todėl, kad įtiktų kitiems, ne todėl, kad nujautė, jog jis ateityje pravers joms pačioms, o todėl, kad gebėjimas skaidyti vandens molekules, o ne H₂S, joms padėjo įveikti konkurentus ir auginti biomasę. Vėliau atsiradę neigiami grįžtamieji ryšiai **pritaikė** apsirūpinti aerobiniu kvėpavimu, o dar vėliau – stabilizuoti deguonies koncentraciją atmosferoje ties 21 % riba. Kai žvelgiame į galutinį rezultatą, gali atrodyti, kad gyvybė **pritaikė** atmosferą savo tikslams, tačiau jei taip ir atsitiko, tai be numatymo ir išankstinio plano. Žodžiu, jokios mistikos Gėjos istorijoje nebūta, vien bandymai ir klaidos, teigiami ir neigiami ryšiai.

Kai kurie ekologai linkę manyti, kad prieš kelis ar keliolika milijonų metų biosfera pasiekė aplinkos talpą, tad jos biomasė daugiau augti neburi galimybių.

Turėdamas šią informaciją omenyje, ne vienas skaitytojas galėtų daryti stulbinamą išvadą: turint duomenis apie laisvo ir cheminių junginių pavidalo deguonies atsargas Žemėje iš vienos pusės ir biomasės bei detrito atsargas iš kitos, galima nesunkiai apskaičiuoti ir organinio kuro išteklius (turbūt nedetalizuojant, kokio kuro); tam tereikia, atseit, prisilaikyti nurodytų lygčių stechiometrijos. Arba dažnas skaitytojas galėtų teigti, kad deguonies (laisvo ir cheminiuose junginiuose) aplinkoje yra susikaupę tiek, kad jei kiltų visa apimantis gaisras, deguonis be liekanos sureaguotų su Žemėje esančia organine medžiaga, ir atmosfera vėl grįžtų į būklę, jai būdingą prieš didijį oksidavimąsi.

Kažkada panaši idėja tikrai buvo pareikšta plačiai žinomame P. Cludo ir A. Giboro straipsnyje, paskelbtame „Scientific American“ žurnale 1970 metais. Nors ši idėja tariamai logiška, ja pasinaudoti nėra paprasta. Pirma, jei tokius duomenis kas nors ir galėtų surinkti, jie būtų labai netikslūs. Antra, vargu ar teisinga galvoti, kad visa dabartinė organinė medžiaga susikaupė oksigeninės fotosintezės būdu. Kaip žinia, daugelis gamintojų didino biomasę neprodukuodami deguonies, dar kiti (pavyzdžiuui, aerobiniai chemoaerotrofai) deguonį tik vartoja. Taigi, jei būtų minėtasis apokaliptinis scenarius, deguonis gal ir sureaguotų be liekanos, bet organinės medžiagos dar liktų, o kokia dalis – neaišku. Yra ir kitų nežinomųjų, kurių ignoruoti nedera.

Kur kas mums svarbiau turbūt įsisąmoninti kitką: organinis kuras, detritas ir pati biomasė – tai sautiški biosferos užstatai, garantuojantys nekintamą atmosferos sudėtį. Degindami kurą, mes palyginti labai greitai kuriame atmosferą, kuri buvo būdinga laikotarpiui prieš karboną. Tokių pat padarinių sukeliama ir naikinant miškus, mažinant dumblo ir humuso atsargas. Ar mums to reikia, ar žmonija pasruošusi apsigyventi tolimos geologinės praeities atmosferoje? Susimąstyti apie tai turbūt reikėtų dabar.

7.3.3. Medžiagų ciklų formavimasis

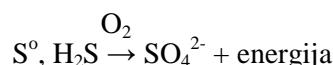
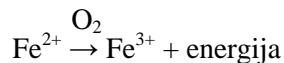
Medžiagų ciklų formavimasis turbūt vyko pagal tokį scenarijų: vienų organizmų metabolizmo metu produkuojamos atliekos virsdavo ištekliais kitiems organizmams, arba, jei tokiu organizmu neatsirasdavo tarp jau egzistuojančių, gamta juos neišvengiamai produkuodavo evoliucijos būdu. Žodžiu, laisvosios nišos anksčiau ar vėliau būdavo užimamos. Taip atsirado beatliekiai, nors ir neuždari, medžiagų ciklai.

Ciklų atsiradimą dabar linkstama aiškinti taip: vienų organizmų metabolizmo atliekos ilgainiui virsdavo laisvosiomis nišomis, taigi – energijos ir (ar) medžiagų šaltiniaiems būsimiems naujiems organizmams, kol galų gale atlieku nebelikdavo, atsirasdavo beatliekis ciklas.

Manoma, kad naujų medžiagų ciklų atsiradimą paprastai pradeda gamintojai. Pavyzdžiui, manoma, kad pirmaisiais Žemėje fotoautotrofais ir pirmaisiais azoto fiksatoriais tapo fotosintetinančios sierabakterės. Jos užėmė preegzistavusias laisvąsių nišas: Saulės šviesą kaip energijos šaltinį ir molekulinį azotą kaip azoto šaltinį atitinkamai. Savo ruožtu kaip atliekas jos šalindavo sierą bei sulfatus, taigi sukūrė sąlygas atsirasti sierą ir sulfatus redukuojančioms bakterijoms. Taip atliekos pavirto įrankiais, kuriais šios skaidančios organines atliekas bakterijos galejo išgauti daugiau energijos, nei panaudodamas prastesnius oksidatorius (CO_2 ar organines medžiagas). Dėl šių skaidytojų veiklos siera ir sulfatai virsdavo H_2S , tai reiškė sieros ciklo susidarymą.

Išsamesnį vaizdą, kaip buvo užimamos preegzistavusios nišos ir sukuriama naujų, galima susidaryti iš 7.2 lentelės. Primename, kad adaptyviosios zonas terminas vartojamas, norint nusakyti tą atvejį, kai laisvųjų nišų yra daug.

Šiuolaikinio tipo medžiagų ciklo susiformavimą sunku suvokti neaptarus, kaip atsirado **aerobiniai chemoautotrofai**. Dabartinis požiūris šiuo klausimu yra maždaug tokis. Kaip buvo minėta, melsvabakterių išskiriamas deguonis reaguodavo su redukuotomis ar neviškai oksiduotomis medžiagomis: su dvivalentė geležimi, dvivalentių mangano, vandenilio, anglies monoksidu, siera, vandenilio sulfidu, amoniaku ir metanu. Išsiskyrusi šių reakcijų metu energija virsdavo šiluma, taigi organizmai ja nepasinaudodavo:



Tačiau tokia padėtis negalėjo ilgai trukti. Redukuotos ar neviškai oksiduotos neorganinės medžiagos, atsiradus aplinkoje deguonies, tapo laisvosiomis nišomis, potencialiai energijos ir elektronų šaltiniaiems jų vartotojams (šiuo atveju laisvosiomis nišomis reikia laikyti ne pačias redukuotas ar neviškai oksiduotas medžiagas, o kiekvieną jų poroje su nauju oksidatoriumi, deguonimi; 7.2 lentelėje

aprašyti ir kiti, analogiški, atvejai). Todėl reikia manyti, kad net ir menkiausios paveldimos variacijos, su- teikiančios galimybę šiais laisvais ištakliais pasinaudoti, buvo nedelsiant pagriebiamos atrankos ir multiplikuoojamos. Praėjo kiek laiko ir visos šios nišos buvo užimtos naujai atsiradusių organizmų. Taip prieš daugiau nei 2 mlrd. metų iškilo ir iki mūsų dienų išliko chemoautotrofų grupė: gelžbakterės; bakterijos, specializuotos deguonies aplinkoje oksiduoti manganą, vandenilį, anglies monoksidą, sierą ir metaną; bespalvės sierabakterės bei nitrifikatoriai (žr. 7.2 lentelę).

7.2 lentelė. Kai kurios laisvosios nišos ankstyvojoje gyvybės evoliucijoje ir jas užėmę organizmai. Atkreipkite dėmesį, kad dalis nišų preegzistavo, kitas nišas sukūrė patys organizmai. Gamintojams atliekamos medžiagos (pavyzdžiu, Fe (III), Mn (IV), S⁰ ir SO₄²⁻) surasdavo savo vartotojus naujai atsiradusių skaidytojų pavidalu; po redukcijos jos vėl tapdavo tinkamos gamintojams (pagal Lekevičius, 2009).

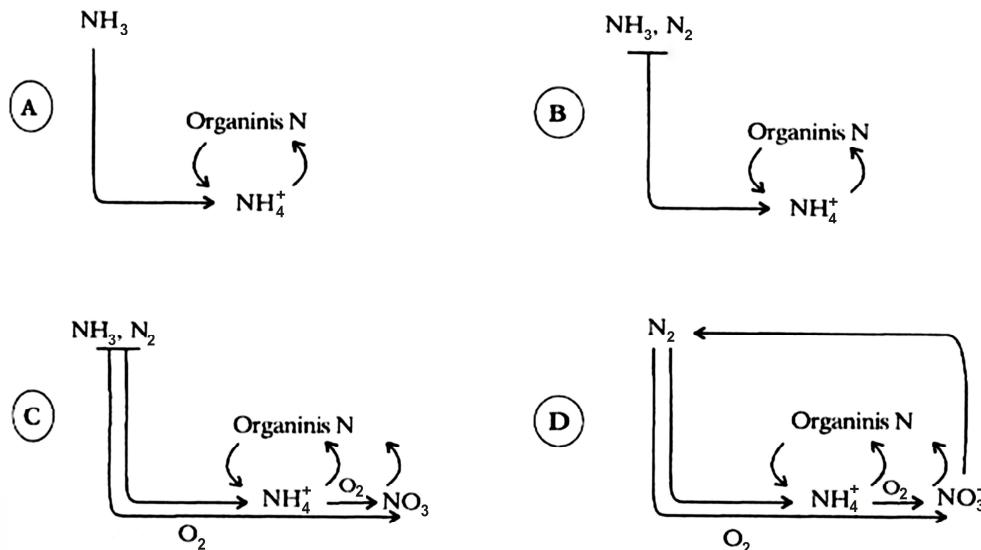
Prieš kiek mlrd. metų	Laisvujų nišų / adaptyviosios zonas aprašymas	Nišų užėmėjai
3,8 (?)	Organinės medžiagos kaip energijos, elektronų ir C donorai. Organinės medžiagos kaip galutiniai elektronų akceptorai	Protobiontai
3,8 (?)	H ₂ , Fe (II), Mn (II), H ₂ S kaip energijos ir elektronų, CO ₂ – kaip C šaltinis	Anaerobiniai chemolitoautotrofai
3,7 (?)	Detritas kaip energijos, elektronų ir C donoras. Fe (III), Mn (IV), S ⁰ ir SO ₄ ²⁻ kaip galutiniai elektronų akceptorai	Geleži, manganą, sierą ir sulfatus redukuojančios bakterijos
3,5–2,7	Šviesa kaip energijos, Fe ²⁺ , H ₂ S / H ₂ O kaip elektronų, CO ₂ – kaip C šaltiniai	Žaliasios ir purpurinės sierabakterės, melsvabakterės
2,5–2,0	H ₂ , Fe (II), Mn (II), H ₂ S, CO, NH ₃ kaip energijos ir elektronų šaltiniai. O ₂ kaip galutinis elektronų akceptorius	Aerobiniai chemolitoautotrofai
2,5–2,0	Detritas kaip energijos, elektronų ir C donoras. NO ₃ ⁻ kaip galutinis elektronų akceptorius	Denitrifikuojančios bakterijos
2,5–2,0	Detritas kaip energijos, elektronų ir C donoras. O ₂ kaip galutinis elektronų akceptorius	Aerobiniai skaidytojai

Ištirpusio deguonies pasiodymas vandenye prieš daugiau nei 2 mlrd. metų sukūrė laisvąsias nišas būsimiems aerobiniams chemoautotrofams, ir jų po kurio laiko atsirado. Tai gerokai pakeitė ligtolinius medžiagų ciklus.

Susiklostė tam tikra nuomonė ir apie tai, kaip galėjo evoliucionuoti azoto ciklas. Viena iš versijų parodyta 7.7 pav. Yra duomenų, jog gyvybės aušroje azoto junginių, ypač amonio jonų, vandenye būta daugiau nei dabar. Tad gal kuri laiką ir nebuvo atrankos spaudimo, prievertaujančio organizmus igyti gebėjimą fiksuoti molekulinių azotą. Tačiau yra pagrindo manyti, kad vėliau amonio jonų kiekis aplinkoje sumažėjo iki minimumo. Tad turėjo atsirasti atrankos spaudimas, paskatinęs azoto fiksatorių atsiradimą (turbūt fotosintetinančių sierabakterių). Jų ir atsirado, tai įvyko maždaug prieš 3,5 mlrd. metų (7.7 pav., B). Gerokai vėliau, prieš 2,5–2,2 mlrd. metų, aplinkoje besikaupiant deguoniui, atsirado ir atmosferinė fiksacija (dėl žaibų) bei nitrifikuojančių bakterijų (chemoautotrofai). Taip vandenye pradėjo kauptis nitritai ir nitratai. Jie turėjo tapti laisvosiomis nišomis, išprovokavusiomis anamoksinių bakterijų ir denitrifikatorių atsiradimą. Šie panaudojo oksiduoto azoto formas kaip nepakeičiamus anaerobinėmis sąlygomis amonio ionų (anamoksinė reakcija) ir detrito (denitrifikacija) oksidatorius. Tokiu būdu nitritai ir nitratai virsdavo laisvu azotu. Globalus azoto ciklas tapo beatliekis ir nuo tų laikų iš esmės nepasikeitė. Dar vėliau, prieš maždaug 400 mln. metų, pagal jau aprobuotą šabloną azoto ciklas susidarė ir sausumoje.

Spėjama, kad šiuolaikinio tipo medžiagų ciklai atsirado prieš maždaug 2 mlrd. metų. Gyvybei apgyvendinus sausumą, panašūs ciklai susiformavo ir čia.

Lieka pridurti, kad 7.7 pav. parodyta eiga – tik viena iš hipotezių, nors ir turinti nemenką pagrindą. Kiek kitokį medžiagų ciklų evoliucijos vaizdą, nors ir taikydami panašią metodologiją, piešia, pavyzdžiu, D. E. Canfieldas su bendraautoriais (2006). Deja, šiuo metu nėra jokių efektyvių būdų, kaip šias konkurruojančias hipotezes falsifikuoti.



7.7 pav. Viena iš azoto ciklo evoliucijos versijų. A – gyvybė tik ką atsiradusi; susiformuoja lokalūs ciklai, susidedantys iš asimiliacijos ir amonifikacijos; B – amonio atsargos sumažėja; atsiranda biologinė azoto fiksacija; C – vandenye ir atmosferoje atsiranda deguonies; dėl žaibų ir nitrifikatorių veiklos pradeda kauptis nitratatai, juos asimiliuoja gamintojai; D – atsiranda denitrifikacija ir anamoksinė reakcija (Lekevičius, 2000).

Antra vertus, turbūt ne taip svarbu, daugiau ar mažiau bus patvirtintas tas ar kitas hipotetinis modelis, kur kas svarbiau – pačių modeliavimo premisų (pradinių teiginių, skirtų dedukcijai) korektyšumas. Jeigu tvirtinimas, kad laisvoji niša, nukreipdama genetinį kintamumą tam tikra linkme, skatina ją eksplatuojančių organizmų atsiradimą, yra teisingas, evoliucionistai įgyja galingą įrankį, kuriuo pirmą kartą savo praktikoje gali bandyti aiškinti, kodėl tam tikrų organizmų atsirado tuo ar kitu metu, toje, o ne kitoje vietoje. Anksčiau tokio tipo klausimai buvo laikomi geriausiu atveju nekorektyškais, o dažniausiai – tie siog kvailais. Tad ir atsakymų į juos ieškoti niekas nebandė. Tokį darvinizmą kai kas vadina ekologiniu.

7.4. EKOLOGINIŲ PIRAMIDŽIŲ SUSIDARYMAS

Eukariotų atsirado prieš kiek daugiau nei 2 mlrd. metų iš prokariotų. Iš pradžių jie visi buvo vienaląsciai. Spėjama, kad ląstelės branduolys galėjo išsivystyti iš plazminės membranos įdubimo. Pagal visuotinai pripažintą **endosimbiozės teoriją**, mitochondrijų atsirado iš kažkokio aerobinio prokariotinio vartotojo (heterotrofo), kuris iš pradžių parazitavo šeimininko ląstelėje. Vėliau parazitas prarado savarankiškumą ir virto organele, vykdantia kvėpavimo funkcijas. Dar kiti šeimininkai panašiai pasielgė ne tik su inkorporuotu vartotoju, bet ir su kažkokia smulkesne už save melsvabakterė – ji ilgainiui prarado daug genų ir virto chloroplastu. Taip galėjo atsirasti pirmųjų dumblių, iš pradžių – vienaląscių. Taigi prieš 2 mlrd. metų greičiausiai jau būta **gyvėdystės**, o tiksliau – parazitizmo. Pirmieji parazitai užėmė ilgai buvusią laisvąją nišą – biomasaę.

Plačiai paplitusi nuomonė, kad eukariotų atsirado maždaug prieš 2 mlrd. metų, kai pusiau savarankiški sugyventiniai (simbiontai) virto organelėmis: chloroplastais ir mitochondrijomis. Greičiausiai tais laikais kai kurie organizmai jau buvo perėję prie parazitinio gyvenimo būdo. Taigi pirmieji gyvėdziai turbūt buvo parazitai.

Organizmų, kuriuos mes vadiname augalėdžiais (šiame kontekste – ryjančiais vienaląscius gaminčius ir tokius pat skaidytojus), atrodo, atsirado gerokai vėliau, maždaug prieš 1,2 mlrd. metų. Kalbama apie pirmuonis: amebas, peranemas ir kitus. Kai kurie iš jų išliko iki šių dienų. Tarp jų yra tokiai, kuriuos galima vadinti augalėdžiais, ir tokiai, kurie priskirtini pirminiams plėšrūnams, nes ryja už save mažesnius pirmuonis. Suprantama, kad pirmiau turėjo atsirasti augalėdžių (antrasis mitybos lygmuo), o paskui jie

automatiškai tapo laisvosiomis nišomis būsimiems pirminiams plėšrūnams (trečiojo mitybos lygmens organizmams).

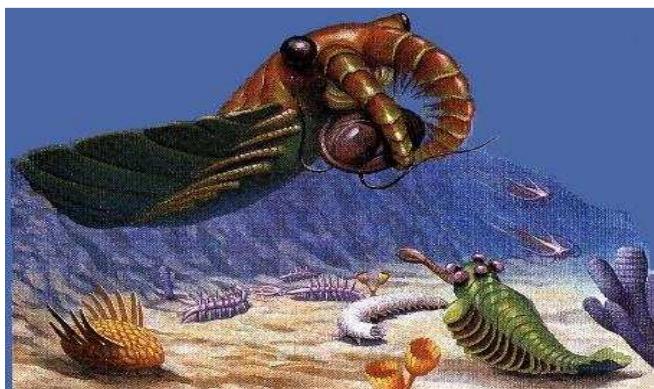
Manoma, kad pirmaisiais augalėdžiais ir plėšrūnais tapo prieš maždaug 1,2 mlrd. metų atsiradę pirmuonys.

Pirmieji daugiausčiai – tai raudondumbliai, pintys, dilginantieji, arba duobagyviai (*Cnidaria*), šukuočiai (*Ctenophora*), kirmėlės. Jų atsirado prieš 1,0–0,6 mlrd. metų. Dabartiniai dilginantieji ir šukuočiai – tipiški plėšrūnai. Manoma, kad panašiai jie mito ir tais tolimais laikais, nors tada gyveno kitos jų gentys ir rūšys. Augalėdžiais ir plėšrūnais reikėtų turbūt laikyti ir to meto pintis bei dalį kirmėlių. Taigi prieš 600 mln. metų greičiausiai jau būta keturių mitybos lygmenų, ekologinės piramidės viršūnė buvo užėmusios medūzos, koralai ir šukuočiai, mintantys mažesniais už save vartotojais.

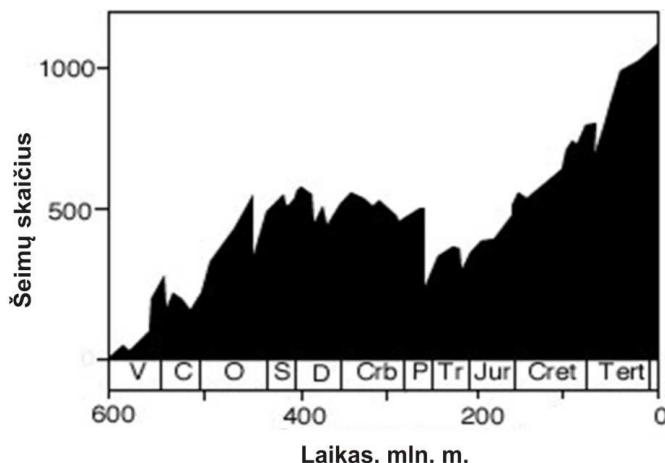
Kambro periodu (prieš 540–500 mln. metų) atsiranda moliuskų, pečiakoju, trilobitų, vėžiagyvių, dygiaodžių bei kai kurių kitų bestuburių grupių ir susiformuoja beveik šiuolaikinė ekologinė piramidė (7.8 pav.). Penktajam mitybos lygmenui turbūt tada priklausė stambūs ir judrūs cheliceriniai plėšrūnai (*Anomalocaris*, *Sydneyia*, *Sanctacaris* gentys).

Tačiau šiuolaikinės 6–7 mitybos lygmenų ekologinės piramidės atsiranda tik ordovike, t. y. prieš maždaug 450 milijonų metų, išplitus labai stambiems galvakojams moliuskams. Nuo šio laikotarpio laisvujų nišų labai sumažėja, tad rūšių susidarymas sulėtėja (7.9 pav.), o vėliau atsiradę vandens organizmai (pavyzdžiui, žuvys) bus priverstos įsitvirtinti tik išstumdamos kai kuriuos konkurentus. Ypač nukentės galvakojai moliuskai, cheliceriniai, trilobitai.

Šiuolaikinio tipo ekologinės piramidės, turinčios 6–7 mitybos lygmenis, vandenye susiformavo ordoviko laikotarpiu, prieš maždaug 450 mln. metų, kai atsirado stambių plėšrūnų (galvakojai moliuskai).



7.8 pav. Prieš maždaug 520 mln. metų egzistavusios ekologinės bendrijos rekonstrukcija; viršuje – *Anomalocaris*, traiškantis beginklį trilobitą (<http://www.starcourse.org/Burgess1.jpg>).



7.9 pav. Jūrinių bestuburių gyvūnų įvairovė, ordoviko (O) periodu pasiekusi ribą, vėliau beveik nesikeitė, o iš naujo pradėjo gausėti tik po masinio išmirimo permo (P) pačiai.

7.3 lentelė. Gyvédžių bloko susiformavimas sausumoje greičiausiai vyko pagal tą pačią schemą kaip ir vandenye.

Prieš kiek mln. metų	Laisvoji niša / adaptyvioji zona	Nišeje iškūrė organizmai
450 (?)	Saulės šviesa, biogenai	Kerpės, pirmieji augalai
440–420	Augalinės nuokritos	Pirmieji sausumoje skaidytojai
420–400	Kerpės, pirmieji augalai	Pirmieji (sausumoje) augalėdžiai
420–380	Augalėdžiai, skaidytojai	Augalėdžiai ir skaidytojais mintantys gyvūnai: vorai, skorpionai, plėšrūs šimtakojai ir vabzdžiai
350–310	Augalėdžiai, skaidytojais mintantys gyvūnai, pirminiai plėšrūnai	Varliagyviai (trečiasis, ketvirtasis ir penktasis mitybos lygmenys)

Sausumoje ekologinės piramidės buvo „statomos“ pagal panašų scenarijų (7.3 lentelė). Iš pradžių sausesnėse buveinėse iškūrė kerpės ir augalai. Nei tikros dirvos, nei skaidytojų, nei augalėdžių iš pradžių nebūta. Savo negyvomis atliekomis kerpės ir augalai tręsė nevaisingą žemę, tarsi kviesdami iš vandens į sausumą keltis skaidytojus. Taigi augalai ir jų liekanos tapo laisvosiomis nišomis, tinkamomis būsimiems augalėdžiams ir skaidytojams.

Ir jų atsirado. Atrodo, pirmiausiai, devono pradžioje, prieš maždaug 420–410 mln. metų, išsivysto **dirvožemis** su tame gyvenančiais mutualistais ir skaidytojais: grybais, pirmosiomis kirmėlėmis, podūromis, sausumos pirmuonimis, oribatidinėmis erkėmis, diplopodais. Sausumoje susiformuoja **medžiagų ciklai**, analogiški tiems, kurie kur kas anksčiau susidarė vandenye.

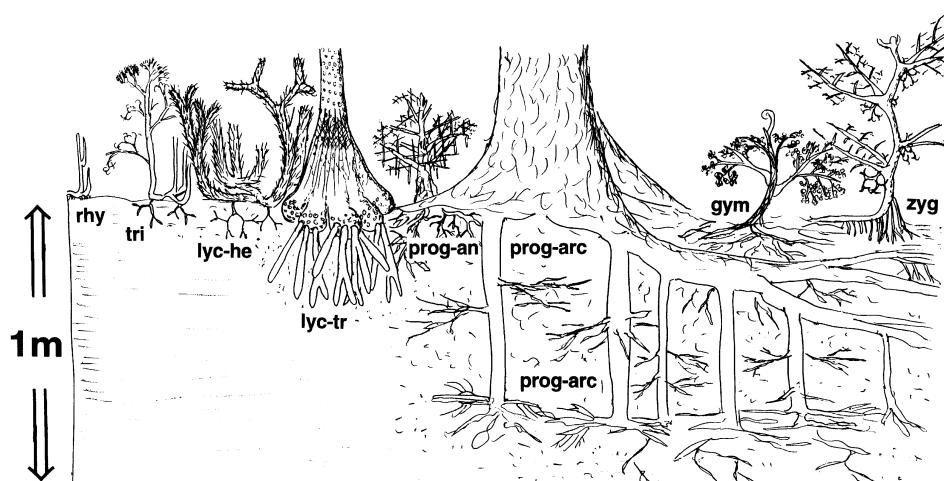
Sausumoje dirvožemis ir medžiagų ciklai susiformavo prieš maždaug 420–410 mln. metų, kai skaidytojai užėmė laisvąsias nišas, sukurtas pirmųjų augalų.

Maždaug kartu su pirmaisiais skaidytojais išsivysto ir pirmieji **augalėdžiai**. Šią nišą užėmė turbūt šimtakojai – artopleuridai (7.10 pav.), vėliau tapę ypač stambūs. Skaidytojai ir augalėdžiai, būdami adaptyviaja zona, sukelia savo prieš, **pirminį plėšrūnų**, evoliuciją. Atsiranda vorų, skorpionų ir plėšriųjų šimtakojų. Taigi šiuo laikotarpiu būta mažiausiai trijų mitybos lygmenų. Visi šie įvykiai vyksta maždaug prieš 410–390 mln. metų.

Devono viduryje, prieš 390–380 mln. metų, susiformuoja **velėna**, atsiranda krūmų ir pirmųjų medžių, išplinta tikrų tikriausių **miškų**, kuriuose vyrauja sumedėję paparčiai, asiūkliai ir pataisai (7.11 pav.). Išsivysto progimnospermai – pirmieji sėkliniai augalai (daugiau apie šį laikotarpių žr., parvardžiu, Lekevičius, 2000; Labandeira, 2006).



7.10 pav. Paleontologai prie artropleurido, gyvenusio prieš maždaug 320 mln. metų, muliažo (<http://www.geology.cz/aplikace/fotoarchiv/sobr.php?r=300&id=14570>).



7.11 pav. Dirvožemio, šaknų sistemos ir velėnos formavimasis, vykës devono periodu (prieš 410–355 mln. metų; iš kairės į dešinę). Nurodyti augalų lotyniškų pavadinimų trumpiniai ir apytikris šaknų prasiskverbimo gylis. Kairėje – pirmieji augalai, dešiniau – žoliniai ir sumedėję pataisai, dešinėje – paparčiai, plikasėklių pirmtakai ir pirmieji plikasėkliai. Velėna atsirado kartu su pirmaisiais sporiniais induočiais, t. y. prieš maždaug 390 mln. metų (Algeo, Scheckler, 1998).

Vėliau, karbono periodu (354–290 mln. m.), labai padaugėja taikių bei plėšrių nariuotakoju – šimtakojų ir vabzdžių. Nenuostabu, kad būtent šiuo laikotarpiu, esant tokiai gausiai mitybinei basei, atsiranda ir išplinta dar viena plėšrūnų grupė – varliagyviai. Anksčiau, tarkim, ordoviko ar silūro laikotarpiais, jiems atsirasti galimybų nebuvo. Iš pradžių smulkūs, karbono pabaigoje jie pasiekia kelių metrų ilgį, taip suformuodami ketvirtąjį ir penktąjį mitybos lygmenis. Prasideda jų dominavimo sausumoje laikotarpis. Nuo šio momento laisvujų nišų nebelieka, tad piramidė vėliau mažai keisis, nors iki mūsų dienų pasikeis didelė sausumos rūšių rinkinio dalis, o iš to laikotarpio augalų ir gyvūnų rūsių išliks tik viena kita.

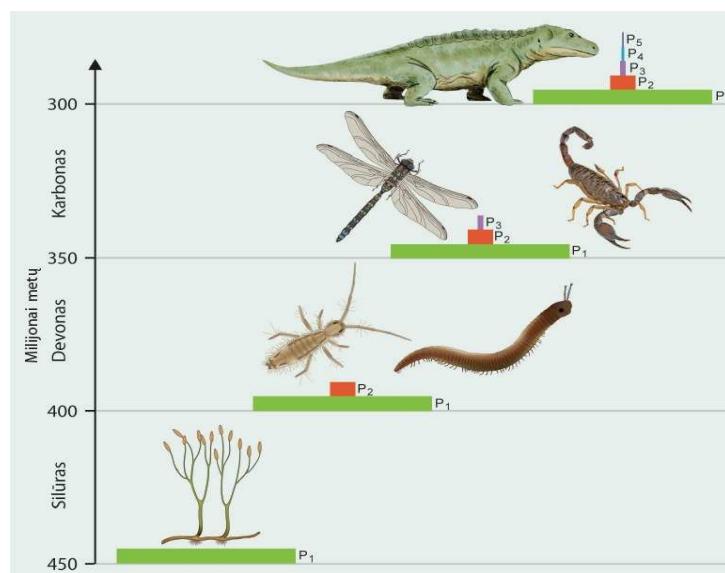
Tam, kad sausumoje būtų sukurti šiuolaikinio tipo medžiagų ciklai ir ekologinės piramidės, nuo gamintojoj (kerpių ir augalų) įsikūrimo momento prieikė viso labo kiek daugiau nei 100 milijonų metų. Per šį laikotarpį gamta sukūrė šimtus tūkstančių naujų rūsių, prisitaikiusių gyventi sausumoje. Pasibaigus šiai adaptvijaajai radiacijai, laisvujų nišų apmažėjo, tad vėliau atsiradusios rūšys (pavyzdžiui, roplių) galėjo įsitvirtinti ekosistemose tik išstumdamos anksčiau atsiradusius konkurentus (pavyzdžiui, dalį varliagyvių).

Taigi piramidžių „statymas“ sausumoje vyko kur kas sparčiau nei vandenyne ir truko kiek daugiau nei 100 milijonų metų. Nepaisant to, ši „statyba“ vyko pagal tą patį šabloną: pradėdavo gamintojai, pasukui juos sek davano skaidytojai ir augalėdžiai, dar vėliau atsirasdavo pirminiai plėšrūnai, kol galu gale susiformuodavo viršūnės plėšrūnai (7.3 lentelė ir 7.12 pav.).

Linkstama galvoti, kad sausumos užkariavimas buvo lydimas milžiniško masto **adaptviosios radiacijos**, t. y. gausybės rūsių susidarymo per palyginti trumpą laikotarpį. Niekas tiksliai nežino, kiek naujų rūsių ši radiacija pagimdė, bet panašu, kad ne mažiau kaip kelis šimtus tūkstančių. Spėjama, pavyzdžiui, kad vien tik dirvos organizmų tais laikais galėjo būti ne mažiau kaip keliasdešimt tūkstančių rūsių, panaši biologinė įvairovė būdinga ir šiuolaikinėms dirvoms.

Apibendrinant turbūt galima teigti, kad ekosistemų evoliucija iš esmės nedaug kuo skiriasi nuo to, ką mes vadiname rūsių evoliucija, arba filogeneze. Neįprasta ekosistemų evoliucijos teorioje gal tik tai, kad rūsis čia laikoma gamtinės atrankos veiksniu, ne tik jos objektu, kaip mes įpratę galvoti. Ekologinio požiūrio į evoliuciją šalininkai linkę manyti, kad rūsys nėra savarankiškos nei funkciniu, nei evoliuciniu požiūriu, jos priverstos **koevoliucionuoti**. Jos veikia viena kitos evoliuciją gana deterministiškai, todėl kaskart susidaro **koadaptuoti** rūsių deriniai, panašūs medžiagų ciklai ir panašios ekologinės piramidės (**ekosistemų funkcinės konvergencijos** reiškinys; žr. 2.4 poskyri). Preegzistavusios laisvosios nišos ne tik užimamos, bet ir sukuriamas pačių organizmų, todėl ekosistemų evoliucija dažnai vyksta su pagreičiu, jis virsta savotiška ekologinių bendrijų saviororganizacijos forma. Antra vertus, būtų klaida visą evoliuciją laikyti vien tik laisvujų nišų užėmimo ir jų sukūrimo procesu. Lygiai taip pat kažkada buvo suklysta palaikius ją tik genų dažnio kaita populiacijose. Tačiau dabar turbūt jau nė vienas šios srities specialistas neabejoja, kad laisvosios nišos sampratos įvedimas į evoliucinę biologiją bei pastarosios sintezė su ekosistemos koncepcija žada mūsų supratimo apie gyvybės raidą Žemėje perversmą.

Ekosistemų evoliucijos pagrindinių įvykių seka, su kuria sutinka daugelis šios srities specialistų, parodyta 7.4 lentelėje.



7.12 pav. Produkcijos (*P*) piramidžių formavimosi etapai sausumoje. Per šį 100-150 mln. metų laikotarpį susidarė šimtai tūkstančių naujų rūsių, užėmusių preegzistavusias ir pačių organizmų sukurtas nišas.

7.4 lentelė. Ekosisteminis požiūris į gyvybės raidą Žemėje (apibendrinimas).

Prieš kiek mln. metų	Jvykis
4000–3700	Cheminė polimerizacija. Gyvybė, pirmoji ekologinė krizė. Anaerobinė chemosintezė, pirmieji beatliekiai medžiagų ciklai
3700–3500	Antroji ekologinė krizė. Anoksigeninė fotosintezė
3700–3000	Biologinė azoto fiksacija
2700	Trečioji ekologinė krizė. Oksigeninė fotosintezė
2700–2200	Didysis aplinkos aksidavimas (jūrose). Ketvirtoji ekologinė krizė
2200–2000	Aerobinis kvėpavimas ir toks pat skaidymas. Aerobinė chemosintezė. Gyvédystė (parazitizmas). Šiuolaikinio tipo medžiagų ciklai (jūrose)
2200–1700	Didysis aplinkos aksidavimas (atmosferoje ir litosferoje)
1200	Gyvédystė („augalėdžiai“ ir plėšrūnai jūrose)
450	Šiuolaikinio tipo ekologinės piramidės (jūrose). Gyvybės kėlimasis į sausumą
400–350	Dirvožemis, pirmieji sausumoje medžiagų ciklai, velėna, miškai. Šiuolaikinė atmosfera
300	Šiuolaikinio tipo ekologinės piramidės (sausumoje)
20–10	Biosfera pasieka aplinkos talpą
3–0	Žmogus. Gamtinių ekosistemų degradacija

7.5. KURLINK NUKREIPTA BENDRIJU IR EKOSISTEMŲ KAITA?

Darvino manymu, gyvybė vystėsi nuo primityvių vienaląščių organizmų link aukštesne organizacija pasižyminčių formų. Ypač ryški yra su gyvūnų evoliucija susijusi tendencija igyti vis tobulesnių psichinių gebėjimų. Gyvūnai evoliucionavo céfalizacijos ir stipresnės socializacijos kryptimi. Darwinui buvo akiavaizdu, jog intelekto išsivystymo atžvilgiu žmogus yra pati organizuočiausia Žemės būtybė, evoliucijos viršūnė. Tačiau ir augalams, ne tik gyvūnams, būdinga kita tendencija: organizmai laikui bégant darësi vis sudëtingesni, jų audiniai ir organai – labiau diferencijuoti ir specializuoti, geriau pritaikyti atitinkamai funkcijai.

Šiame vadovelyje autorius bando išryškinti dar vieną rūšių evoliucijos tendenciją: dauginimosi efektyvumas (bent jau evoliucionuojant gyvūnams) pasižymėjo tendencija augti, kol žmogaus populiacijoje pasiekë rekordiškai aukštą lygį (daugiau nei 90 %).

Ekologai, skirtingai nuo daugelio evoliucionistų, linkę galvoti, kad, be tų tendencijų, kurios būdingos rūšių evoliucijai ir kurias nurodė Darvinas ar jo vėlesni pasekėjai, būta ir kitokių. Pavyzdžiu, E. P. Odumas (1969) ir R. H. Whittakeris (1975) teigë, kad galima jžiūrëti daug bendrų ekologinės sukcesijos ir žemiškosios gyvybės evoliucinio vystymosi bruožą, nors ir yra vystymosi greičių neatitikimo bei mechanizmų skirtumų: greičiausiai ir vienu, ir kitu atveju gausėjo rūšių įvairovė, suminė biomasė, pirminė produkcija, medžiagų ciklų efektyvumas, o medžiagų apykaitos intensyvumas (R_{ek}/B_{ek}) mažėjo. Apie tai buvo rašyta šio vadovėlio 5.7 poskyryje, o 5.12 poskyryje, remiantis gana gausiais duomenimis apie adaptyviosios radiacijos epizodus Havajų ir Galapagų salynuose, šv. Elenos saloje, Rytų Afrikos ežeruose, buvo prieita prie išvados, kad galutinis rezultatas – ekosistemos funkcinis pavidalas – nepriklauso nuo to, ar bendrija buvo suk komplektuota vien sukcesijos būdu, t. y. dël imigrantų, ar negausūs imigrantai buvo tik sparčiai vykusios evoliucijos žaliava, o pati evoliucija produkavo trūkstamus mitybos lygmenis, gildijas ir rūšis.

Šioms idėjoms simpatizuoja ir jas toliau vysto kai kurie naujosios kartos ekologai, ekologiškai masantys evoliucionistai (pavyzdžiu, Loreau, 1998; Solé et al., 2002). Šie ir kai kurie kiti autoriai (pavyzdžiu, Lekevičius, 1986, 2000, 2002) teigia, kad gyvybės evoliuciją, kaip ir ekologinę sukcesiją, kreipia iš esmës tos pačios jėgos, tad ekosistemų esminių parametrų kaitos tendencijos abiem atvejais ir negali skirtis; ekosistemų „ontogenezė“ (sukcesija) kažkokiu laipsniu ir atkartoja jų „filogenezę“ (evoliuciją).

Autoritetingų ekologų teigimu, pirminė sukcesija ir ekosistemų susidarymas evoliucijos būdu (pavyzdžiu, apgyvendant sausumą devono ir karbono periodais) turi nemažą bendrų bruožų: panaušą etapiškumą, panašią ekosistemos parametru – suminės biomasės, rūšių įvairovės, medžiagų ciklų efektyvumo ir kt. – kaitą. Matyt, abiem atvejais pasireiškia tos pačios prigimties apribojimai.

Kaip gana įtikinamą gyvybės istorijos epizodą, rodantį, kaip didėjo suminė ekosistemų biomasę, specialistai pateikia sumedėjusių augalų atsiradimą devono periodu. Tikėtina, kad pradžią davė viena ar kelios sėkmingos mutacijos ar rekombinacijos, suteikusios žoliniam augalui savybę suformuoti sumedėjusių audinių, sudarytą beveik vien tik iš lignino, hemiceliuliozės ir celiuliozės. Dėl to sustiprėjo mutanto ar rekombinančio konkurencingumas, jis galėjo išauginti tvirtesnį ir aukštesnį stiebą, taip užtemdydamas Saulės šviesą savo žoliniams gentainiams. Šie nauji genotipai plito, suformuodami naują rūšį ir naujas, miškų, ekosistemas. Ilgainiui iš jos atsirado kitų rūsių, pritaikytų vegetuoti kitomis aplinkos sąlygomis. Ši plitimą turbūt lydėjo daugelio žolinių formų išmirimas.

Tačiau gana greitai sumedėjė augalai turėjo susidurti su viena nemenka problema. Mat ligninu vadinas labai sudėtingas organinis polimeras, neturintis fiksujotos (taigi vienintelės) pirmynės cheminės sudėties, nes jis surenkamas atsitiktiniu būdu iš smulkesnių dalių, oligomerų. Todėl genetiniams kintamumui ir atrankai sunku atitaikyti fermentus, efektyviai skaldančius šiuos junginius. Nesant tinkamų fermentų, dirvoje medžio kamienas gali pragulėti tūkstančius metų nesuiręs. Taip greičiausiai ir atsitiko devono pabaigoje ir karbono pradžioje. Kai kas mano, kad ši aplinkybė privedė prie akmens anglies kłodų formavimosi. Mums svarbu pažymėti kitką: susiklosčius tokiai situacijai, medžiagų cikle atsirado daug atliekų – nesuskaidyto medienos. Kamienai virto vienas ant kito, kol užgriodino visą dirvos paviršių, didelė dalis medžiagų negalėdavo grįžti į ciklą. Ši laisvoji niša lignino pavidalu, kaip rodo duomenys, buvo užimta tik po kelių ar keliasdešimt milijonų metų, karbono laikotarpiu, atsiradus specializuotiems ligniną skaidantiems grybams, greičiausiai iš papédgrybių. Taip grybai, kaip netiesioginiai mutualistai, pagelbėjo sumedėjusiems augalamams, gal net išgelbėjo juos nuo pražūties. Kad ir kaip būtų, išplitus miškams, suminė sausumos ekosistemų biomasę per keliasdešimt milijonų metų padidėjo bent keliasdešimt kartų. Analogiškų situacijų gamtos istorijoje, matyt, būta ne vienos (pavyzdžiui, ketvirtoji ekologinė krizė ir jos likvidavimas).

Kiekviena rūšis naudojasi menkiausia galimybe, kurią suteikia mutacijos ir rekombinacijos, išstumti konkurentus, padidinti savo arealą ir suminę biomasę. Tačiau, taip didindamos savo įtaką ekosistemose, dėl savarankiškumo stokos jos anksčiau ar vėliau sukuria neigiamą gržtamajį ryšį ir priverčiamos stabdyti biomasés didėjimą, kol bus sudarytos tiesioginės ar netiesioginės mutualistinės sajungos su kitomis, paprastai negiminingomis, rūsimis. Tik tokiu būdu gali didėti suminė visos ekosistemų biomasė. Šis apibendrinimas atsirado smulkiau išstudijavus tikėtinus likimus kai kurių organizmų, įgijusių ypač naudingų jiems savybių, vadinamų inovacijomis.

Apibendrinus galima teigti, jog ekosistemų evoliucijoje būta tokų tendencijų:

- Suminės (pasaulinės) biomasės augimas. Užgimus tam tikroje vietovėje, greičiausiai kažkurioje iš tuometinių jūrų, gyvybė laikui bėgant užimdavo vis didesnius plotus. Atrodo, didėjo ir gyvosioms masės kiekis ploto vienete.
- Rūsių įvairovės gausėjimas. Rūsys dažnai išmirdavo, bet paskui jų paprastai atsirasdavo dar daugiau, nei prieš tai buvo. Naujai atsiradusios rūsys dažnai išstumdavo anksčiau atsiradusias, tačiau dalis pastarųjų vis dėlto išlikdavo (daugelis – iki šių dienų). Matyt, aukštesnė organizacija neteikė jokių privalumų varžantis dėl tų ekologinių nišų, kurias ir dabar užima primityvūs organizmai.
- Rūsių specializacijos didėjimas. Turint omenyje tą faktą, kad medžiagų ciklai ir produkcijos piramidžių forma mažai pasikeitė per pastaruosius kelis šimtus milijonų metų, nors rūsių įvairovė per tą laiką smarkiai pagausėjo, galima daryti tokią tiketiną išvadą: rūsys darësi vis labiau specializuotos (mitybinės nišos – vis siauresnės). Didelę rūsių įvairovę vidutinio klimato zonoje reikėtų turbūt aiškinti ne tik mitybine specializacija, bet ir rūsių prisitaikymu prie abiotinių (klimato, apšvietimo, dirvožemio ir kt.) sąlygų kintamumo laike ir erdvėje. Visa tai galėtų reikštati, kad būtent aplinkos sąlygų, tiek biotinių, tiek abiotinių, įvairovė yra būtina ir pakankama sąlyga, be kurios rūsių įvairovė arba sumažėtų iki minimumo, arba ir visai išnyktų.
- Energijos ir medžiagų pasisavinimo efektyvumo didėjimas. Tai būtina intensyvaus suminės biomasės augimo sąlyga. Abi šias tendencijas savo ruožtu greičiausiai lėmė su rūsių daugėjimu susijusi jų specializacija, taip pat R_{ek}/B_{ek} mažėjimas (žr. 5.14 pav. ir komentarus 5.7 poskyryje).

Rūšių evoliucija – tai jų raida, prasidėjusi nuo primityvių prokariotų ir pasibaigusi (?) homini-dais, o ekosistemų evoliucija – tai palyginti paprastos, mažai produktyvios biosferos virsmas į sudė-tingą, galinčią sukaupti milžinišką cheminės energijos kiekį.

Taigi suminės biomasės didėjimas ir ji sąlygojės funkcionavimo efektyvumo didėjimas, kaip teigia nurodyti autoriai, gali būti laikomi pagrindiniai žemiškosios gyvybės „tikslais“. Kartą užgimus, gyvybė plito vis plačiau ir plačiau, skverbdamasi netgi į pačias atokiausias ir atšiauriausias vietoves, kol ekstensyvų augimą ilgainiui pakeisdavo intensyvus, ir prioritetas greičiui užleisdavo vietą efektyvumui.

8. EKOLOGIJOS METODOLOGIJA

8.1. PAGRINDINIAI TERMINAI IR SAMPRATOS

Gamtos mokslo uždavinys – aiškinti gamtos reiškinius, juos prognozuoti ir valdyti. Šiam tikslui pasitelkiami stebėjimai, bandymai, modeliavimas ir teoriniai metodai. Mokslas apie metodus, kuriais remdamiesi mokslininkai kaupia ir apdoroja duomenis, argumentuoja savo išvadas, vadinamas **metodologija**. Metodai – mokslo širdis ir kartu silpniausia jo vieta: nėra blogų rezultatų, tėra tik netinkami metodai. Plačiai paplitusi nuomonė, kad ekologijos atsilikimą nuo kitų biologijos sričių lemia ne tik tiriamų objektų (populiacijų ir ekosistemų) sudėtingumas, bet ir neadekvatūs jiems metodai.

Ekologijai tik atsiradus, vyravo gamtos reiškinį ir procesų aprašymai, stebėjimas. Kartais tam būdavo naudojama įvairių matavimo prietaisų. Iš šiuo būdu gautų duomenų buvo daromi **induktyvieji apibendrinimai**. Kartais jie įgaudavo ir matematinių modelių pavidalą. Šių apibendrinimų silpniausia vieta – menka aiškinamojo vertė, nes stebėjimo būdu gauti duomenys atspindi **koreliacinius ryšius**, o priežastinių ryšių gali ir neparodyti. Vėliau, siekiant panaikinti ši trūkumą, ekologijoje vis plačiau pradėta taikyti laboratorinius ir lauko eksperimentus. Kai kurie iš jų, pavyzdžiui, eksperimentas su Hubbard Brooko miško ekosistema, buvo atlikti nepriekaištingai ir davė daug naudos, o kiti, pavyzdžiui, C. J. Krebsio bandymai su baltojo kiškio ir kanadinės lūšies populiacijomis, nebuvę sėkmingi – liko skaudi metodologinė pamoka.

Induktyvieji apibendrinimai ir dėsningumų paieškos – pirmasis žingsnis nuo nuogų faktų link jų sintezės, žinių sistemos. Kitas žingsnis – bandymas paaiškinti gautos induktyviuosius apibendrinimus ir dėsningumus. Šiam tikslui keliamos **hipotezės**. Toliau hipotezės tikrinamos kaupiant naujus faktus, dažniausiai – stebėjimo ir (ar) eksperimento būdu. Ilgainiui jos arba atmetamos, arba paverčiamos **dėsniais** ar **teorijomis**. Pastarasis etapas ekologams yra sunkiausias, jis dažniausiai stringa.

Perėmę iš fizikų ir chemikų kai kuriuos matematinio aprašymo būdus, ekologai vis dar kratosi fizi-kams įprasto **deduktyviojo** aiškinimo ir teorijų kūrimo **metodo**, o bandymus tą daryti vadina niekam vertomis spekuliacijomis. Ypač retai ekologai taiko **loginius eksperimentus**, **analogijų** metodą.

Taikant deduktyvųjį metodą, daroma prielaida: „Kas būtų, jei...“ Taigi pradedama nuo hipotezės, kuri nebūtinai paremta jau surinktais faktais. Paskui stebėjimu ar eksperimentu tikrinamos deduktyviuoju būdu iš šios hipotezės išplaukiančios konkretesnės išvados. Jei išvados pasiteisina, kartu įgauna jėgos ir pradinė hipotezė, ji tampa teorija. Tik tokiu būdu, kaip teigia fizikai, galima paaiškinti, kodėl realioje situacijoje buvo realizuota ši, o ne kita galimybė.

Dedukcija praverčia tada, kai dėl kokių nors priežasčių kiti metodai (stebėjimo, bandymo) negali būti pritaikyti. Ji ypač daug gali duoti kuriant sampratą apie ekosistemų evoliuciją.

8.2. MES GYVENAME POZITYVIZMO AMŽIUJE

8.2.1. Ekologijos metodologijos tikslai

Kai tvirtinama, jog ekologija vis dar negali būti laikoma tokia gerai išvystyta mokslo sritimi, kaip fizika, chemija ir molekulinė biologija (žr. 1.2.4 skyrelį), galbūt norima pasakyti, kad atsilikimo priežastys gali būti ir ne visai adekvatūs tyrimo objektui metodai?

Antra vertus, dažnai tenka išgirsti ir nuomonę, kad metodologija su tuo nesusijusi, neva ekologijos tyrimo objektai (ekosistemos ir populiacijos) labai sudėtingi, juos tirti sunku, todėl ši mokslo šaka kiek

atsilikusi. Dažnai galima išgirsti, kad populiacijų ir ekosistemų sudėtingumą lemia ne tik individų (genotipų) bei rūsių įvairovę, bet ir astronominė juos siejančių ryšių gausa. Ir su tuo negalima nesutikti. Skaitytojai turbūt gerai atsimena, kaip atrodo kai kurių ekosistemų mitybos tinklai, nors popieriuje pavyksta atspindėti tik mikroskopiskai mažą realaus tinklo dalį. Jei ekologų sukurtame gyvosios gamtos paveikslė atispindėtų dar ir sąveikaujančią individų fiziologiją bei jų ląstelinis metabolizmas, gautas vaizdas taptų toks sudėtingas, kad daugeliui gal virstų chaosu, kurį perprasti mums neduota.

Gal ir taip, tačiau mes neturime teisės *a priori* atmesti alternatyvaus aiškinimo, būtent: ekologijos objekto sudėtingumas yra tariamas, bent iš dalies subjektyvus, jis kyla iš to, kad ekologai taiko netinkamas tyrimo strategijas ir neadekvaciškas metodus; kai bus pritaikyta efektyvesnių metodų, didelė dalis „sudėtingumo“ praniks. Šių kritikų oponentai atkerta: jei tokie gudrūs, tai pasiūlykite tuos metodus, kritikuoti lengva. Deja, pozityviu siūlymu tenka sulaukti nedžinai.

Ginčai, reikia ar ne mums, ekologams, naujos metodologijos, kuri padėtų susidoroti su „sudėtingumo prakeiksmu“, netyla po šiai dienai. Turint omenyje ypatingą šių klausimų svarbą, nuo jų, mūsų supratimu, nereikėtų nusišalinti ir vadovėlių autoriams ar studentams.

Ekologijos atsilikimą galima aiškinti dvejopai: arba kalti netinkami tyrimo metodai, arba jos tyrimo objektas yra kur kas sudétingesnis nei fizikos, chemijos ar molekulinės biologijos.

Remiantis pirmaja nuomone, metodologija ekologams reikalinga tam, kad parengtų rekomendacijų, kaip įveikti „sudėtingumo prakeiksmą“, lydintį ekologus nuo pat jų disciplinos atsiradimo.

8.2.2. Pozityvizmo esmė

Kad išryškėtų dabarties metodologinės problemos, su kuriomis ekologai susiduria, reikėtų turbūt pradėti nuo to, kaip susiklostė dabartinė mokslo metodologija apskritai.

Mes gyvename **pozityvizmo** epochoje. Pozityvizmas – filosofijos kryptis, kuriai pradžią davė prancūzų filosofas A. Comte'as (1798–1857). Jis taip pat plačiai išgarsėjo kaip „trijų tarpsnių“ autorius: pagal jį, pasaulyje pažinime ilgą laiką būta teologinio, arba religinio, pažinimo, vėliau jį pakeitė filosofinis, arba metafizinis, kol galė gale žmonija ižengė į mokslinio pažinimo tarpsnį. Iš šių trijų pažinimo metodų, anot A. Comte'o, tik mokslinis gali būti laikomas pozityviu, t. y. ištisies veiksmingu, teikiančiu naudą visuomenei. Teologiniame tarpsnyje žmogus siekia paaiškinti visus reiškinius antgamtiniu įsikišimu. Pagrindinė filosofinio pažinimo klaida, A. Comte'o nuomone, – tai siekimas pažinti esmių esmę, visa ko pradžią ir priežastį, o tai yra neįmanoma. Metafizika linkusi į nežabotas fantazijas, kurių tikrumo įrodymai ji nepajęgi, todėl ji yra tik bevairis laiko švaistymas. A. Comte'as teigė:

- Eksperimentas ir matematika yra pagrindiniai mokslo atributai. Filosofija nesinaudoja nei vienu, nei kitu, taigi ji negali būti laikoma pilnaverte mokslo šaka.
- Mokslas turi ne tik aiškinti ir numatyti, bet ir tarnauti praktikai, gamtos užvaldymui. Tai naudos (taikymo) kriterijus.
- Prasmę turi tik pozityvūs siūlymai. Kritikuoti nieko nesiūlant lengva, tikras mokslininkas yra tas, kuris neužsiima tuščia kritika, o įrodo savo tiesą eksperimentais ir matematiniais skaičiavimais. Idėjos, jei jų neįmanoma patikrinti eksperimento ir skaičiavimų būdu, neturi jokios vertės.

Mes gyvename pozityvizmo epochoje. Pagrindiniai šios ideologijos, atėjusios iš filosofijos, bruožai yra šie:

- eksperimento ir matematikos kaip pagrindinių tyrimo metodų akcentavimas;
- nuvertinimas samprotavimų, hipotezių ir išvadų, kurių nėra galimybės patikrinti;
- praktinės naudos akcentavimas.

Šios A. Comte'o nuostatos greitai tapo savotiška mokslininkų, tiriančių gamtos reiškinius, ideologija, kuri iš esmės mažai pakito iki šių dienų. Taigi mes gyvename pozityvizmo epochoje, ir šito nesuvokus, turbūt sunku būtų paaiškinti dabar susiklosčiusią situaciją ekologijoje ar kitoje mokslo srityje.

Tarybų Sajungoje pozityvizmas buvo paskelbtas buržuazine doktrina, taigi buvo atsidūrės „už įstatymo ribų“ ir, reikia pasakyti, mažai žinomas biologų. Netgi šiuo metu Rusijoje pozityvizmas nėra toks populiarus kaip Vakarų šalyse, kur jis, galima sakyti, yra tapęs vos ne visuotine ideologija. Turbūt todėl brolių Odumų ir jų vienminčių idėjos Vidurio ir Rytų Europos šalyse randa kur kas daugiau atgarsio po šiai dienai (žr. intarpą 1.2.4 skyrelyje).

Viena iš kraštutinių pozityvizmo atmainų – **scientizmas** (lot. *scientia* ir angl. *science* – žinojimas, mokslas), išvirtinės XX amžiaus pradžioje. Šią ideologiją išpažstantys mokslininkai įsitikinę, kad eksperimentinį metodą ir matematiką būtina taikyti ne tik gamtos moksluose, bet ir socialinėse bei humanitarinėse disciplinose. Be to, jie linkę manyti, kad kiekvienoje pažinimo srityje moksliškumo yra tiek, kiek joje yra matematiškai tiksliai aprašytu dėsių; jei ko nors negalima išmatuoti, įvertinti kiekybiškai, matematiškai sumodeliuoti, to negalima ir pažinti bei valdyti. Šiai nuostatai pradžią davė dar filosofas I. Kantas (1724–1804), jį labai žavėjo to meto fizikos mokslo pasiekimai. Jo dabartinių pasekėjų supratimu, siektina, pavyzdžiui, sudaryti meilės, laimės ir moralės formules – sėkmės atveju jas galima būtų sėkmingai panaudoti praktikoje (situacijoms valdyti). Tokia iki absurdo priėjusi scientistų pozicija kelia pagrįstą nerimą netgi daugeliui gamtos mokslų atstovų.

Scientizmo įtaka ekologijai pasireiškė tuo, kad turbūt pernelyg daug tikėtasi iš matematinių metodų. Pavyzdžiui, vienu laiku ne tik buvo plačiai taikomas matematinis populiacijų ir ekosistemų modeliavimas, bet ir daryta nemažai bandymų pritaikyti panašiems tikslams „trijų C“ doktriną, t. y. sudėtingumo, chaoso ir katastrofų (angl. *complexity, chaos, catastrophe*) teorijas, perimtas iš matematikų. Neatrodo, kad šie bandymai buvo sėkmingi, tad suteikė dar vieną argumentą tiems, kurie laikė, jog eksperimentas yra kur kas veiksmingesnis būdas pažinti ekologinius objektus.

8.2.3. Pozityvizmas: *pro et contra*

Vis dėlto pozityvizmas gamtos moksluose pasiteisino. Prie fizikos, chemijos, biochemijos, genetikos pasiekimų per pastaruosius 150 metų prisdėjo ir pozityvistinė ideologija. Šiose mokslo disciplinose pozityvizmas pasiteisino beveik be išlygų. Kiek kitokia situacija susiklostė ekologijoje (žr. 1.2 poskyri), ir visai tikėtina, kad dėl to „kaltas“ ne tiek tikras ar tariamas tyrimo objekto sudėtingumas, kiek atsainus požiūris į metodologiją apskritai. Bent taip mano kai kurie ekologai (pavyzdžiui, Weiner, 1995; Murray, 2001; Lekevičius, 2002, 2009a).

Pozityvistinės ideologijos įtaka ekologams skirtingais laikotarpiais nebuvo vienoda. Ekosistemos sampratos kūrėjus (brolius Odumus ir jų bendraautorius) reiktų priskirti nenuosekiems pozityvistams. Visų pirma todėl, kad greta eksperimentinio ir matematinio metodo jie plačiai propagavo ir taikė aprašomojo pobūdžio tyrimus, jų apibendrinimai anaipolt ne visada buvo paremti tvirtais neginčijamais faktais. Tai leido jų oponentams, teorinės ekologijos atstovams (R. MacArthurui ir kt.; žr. 1.2.3 skyreli), šiuos apibendrinimus vadinti spekuliacijomis – niekuo nepagrįstais teiginiais, tuo labiau kad, oponentų supratimu, jų korektiškumą sunku ar neįmanoma patikrinti. Taigi, nuo XX amžiaus 8-ojo dešimtmečio įsigalėjus teorinei ekologijai, pozityvizmo ir scientizmo ekologijoje tapo gerokai daugiau. Vėliau, išvirtinlus mechanistiniam požiūriui, pozityvizmo, ir ypač matematinio metodo, pervertinimo apraiškų vėl sumažėjo, užtat eksperimentų, ypač lauko, prestižas išaugo.

„Teorinės ekologijos“ laikotarpiu (XX amžiaus 8 ir 9 dešimtmečiai) ekologijoje vyravo kraštutinio pozityvizmo (scientistinė) dvasia, iškėlusi matematinius tyrimo metodus į pirmą vietą. Vėliau jos apraiškų kiek sumažėjo.

Vis dėlto yra pagrindo manyti, kad pozityvizmas turėjo ir neigiamos įtakos. Kad ir kaip paradoksliai tai skambėtų, su šia ideologija atėjo ir supratimas, kad ideologijos yra nevertos gamtos mokslo atstovų dėmesio apskritai. Mat visos ideologijos, taigi ir pozityvizmas, yra kuriamos filosofų, o filosofija yra už mokslo ribų, taigi neverta dėmesio. Panašu, kad su pozityvizmu atėjo menkai pagrįstas įsitikinimas, kad ir mokslo metodologija, kaip disciplina, bei jos problematika greičiau priklauso filosofijai nei gamtos mokslams, tad ja domėtis neverta. Taip mokslo metodologija lengva ranka buvo perduota mokslo filosofams.

Tik taip turbūt galima paaiškinti tą faktą, kad šiuo metu sunku būtų atrasti Vakarų šalyse universitetą, kuriame gamtos mokslų studentams būtų pateikiama visa išsami mokslo metodologija, o ne tik, tarkim, biometrija, matematinis modeliavimas ar eksperimento teorija (žr., pavyzdžiui, Krebs, 1999). Tokia padėtis juo labiau apgailėtina, jeigu ekologijos atsilikimą lemia būtent metodologinio pobūdžio nesékmės. Antra vertus, po šiai dienai vis dar leidžiama mokslinių žurnalų, skirtų filosofams ir mokslo metodologams, tad negalima sakyti, kad ši sritis visai apleista. Tačiau ekologai, kaip ir kiti gamtos mokslų atstovai, atrodo, šiuose leidiniuose pasirodančiomis publikacijomis menkai domisi.

Kitas kontraversiškai vertintinas pozityvizmo išplitimo ekologijoje padarinys – bendro pobūdžio teorijų ir holistinio požiūrio nuvertinimas. Tokia yra, tarkim, ir ekosistemos samprata. Tikriausiai dėl pozityvizmo per didelio skverbimosi į ekologiją ši samprata pastaraisiais dešimtmeečiais prarado didelę dalį buvusio prestižo. Daugelis mokslo istorikų nurodo, kad E. P. Odumo ir jo šalininkų idėjos buvo neparemtos rimta faktine medžiaga, kad jos nebuvvo formuluoamos taip griežtai, kaip reikalauja pozityvistinis mokslas. Būta, atrodo, ir gal dar „rimtesnės“ priežasties: ekosistemos koncepcijoje daug kalbama apie bendrijų saviorganizaciją, jų homeostazę bei valdymą, o oponentai čia matė liūdnai pagarsėjusio vitalizmo apraišką, bandymą ji reabilituoti. Tarp holizmo ir vitalizmo daug kas nematė esminio skirtumo. Gal todėl teiginiai bei išvados, paskelbtos brolių Odumų ir jų kolegų, dažniausiai nebuvvo netgi kvestionuojamos, jos tiesiog išėjo iš mados.

Ekologų domėjimasis mokslo metodologija ir apibendrinamosiomis (bendrosiomis ekologijos) teorijomis šiuo metu yra gana menkas. Visai galimas dalykas, kad tam įtakos turėjo pozityvistinių nuostatų išplitimas, su kuriuo ir siejamas prisirišimas prie faktų bei atsainus požiūris į bet kokio pobūdžio „spekuliacijas“.

Bet kalbama ne tik apie ekosistemos koncepciją. Mat hipotezės ar teorijos, kuriomis mes bandome glaustai nusakyti pačius bendriausius gyvybės funkcionavimo ar jos evoliucijos principus, vargu ar gali būti įrodomos ar paneigiamos vienu, netgi gerai apgalvotu, eksperimentu ar matematiniu modeliavimu. Todėl daugeliui ekologų jos asocijuojasi su ta pačia filosofija, neįrodomomis „spekuliacijomis“. Turbūt todėl ekologijoje šiuo metu beveik nėra bandymų kurti apibendrinamąsias (bendrasias ekologijos) teorijas, labai abejojama jų verte ir būtinumu jas kurti. E. P. Odumo nuomonė, kad pagrindinis ekologijos tikslas – rasti atsakymą į klausimą, kaip funkcionuoja ta milžiniška sistema, kurią vadiname gyvaja gamta, daugeliui dabartinių ekologų nėra priimtina, ją gal mažai kas ir prisimena. Panašu, kad daugeliui šis tikslas, keliamas ekologijai, atrodo pernelyg ambicingas ir sunkiai pasiekiamas, daug kas čia gal ižvelgia ir metafiziką. Atseit, net jei ir galima apibendrinamoji samprata apie gyvosios gamtos funkcionavimą, nėra jokių priemonių jai kvestionuoti, taigi ji neturėtų jokios pozityvistinės vertės. Todėl šis, kaip ir daugelis kitų principinės svarbos klausimų, kuriuos kélė ekosistemos sampratos kūrėjai, šiuo metu ekologų darbotvarkėje nefigūruoja iš viso.

Šiais klausimais ekologų, ir, pavyzdžiui, fizikų padėtis, gerokai kontrastuoja: tarp fizikų plačiai įsišaknijusi nuomonė, jog dalinės teorijos, aprašančios fizikinį reiškinį, turi būti jungiamos į bendresnio pobūdžio teorijas, kad tas reiškinys būtų paaiškintas nuodugniau. Todėl fizikus kai kas vadina suvienytojais (angl. *unifiers*), o biologams prikabinama skaldytojų (angl. *diversifiers*) etiketė. Atseit, fizikas po savęs bando palikti kuo paprastesnį, ne tokį detalių perkrautą pasaulį, o biologai, atvirkščiai, džiūgauja gavę galimybę padaryti jį dar mažiau suprantamą ir pažinę. Ar tai tik skirtingos pozicijos metodologinių nuostatų ir tikslų atžvilgiu, ar šias pozicijas savo ruožtu lemia objektyvūs dalykai – tyrimo objektų skirtumai? I tai atsakyti nėra paprasta.

8.3. SPECIFINĖS EKOLOGIJOS METODOLOGIJOS PAIEŠKOS

8.3.1. Kodėl G. E. Likenso ir F. H. Bormanno bandymai pavyko, o C. J. Krebs - ne?

Šiame vadovelyje ne kartą buvo kritikuojamas dabar plačiai paplitęs analitinis požiūris, pakeitęs kažkada vyrausį holistinį, arba sisteminį. Reikia pasakyti, kad tokiai požiūrių kaitai galėjo turėti įtakos būtent fizikų pavyzdys. Jiems sisteminis metodas yra mažai pravartus greičiausiai todėl, kad jie turi neorganizuotas sistemas, t. y. ne tokias integruotas, tad jas galima tirti dalimis, izoliavus vieną nuo kitos. Be to, reikia pripažinti, kad pozityvistinėje terpjėje, kurioje mes visi gyvename ir kur kiekybiniai metodai ypač vertinami, mus pačius visada persekoja pagunda suskaldyti (mintyse ar realybėje) savo tyrimo objektą į paprastesnes dalis taip, kad jis įtilptų į mums peršamą kiekybinių metodų rūbą, kartais gal ir prokrustišką.

Jei palyginti menki ekologijos pasiekimai gali būti siejami su jos objekto ypatumais, tai kokie tie ypatumai, dėl kurių populiacijas ir ekologines bendrijas sunkiau suprasti, palyginti su negyvaisiais kūnais, Saulės sistema ar Visata?

Vienas iš tokių ypatumų yra neabejotinas. Tai gyvybės integrutumas, individų ir rūšių funkcinis nesavarankišumas. Kaip dar 1956 metais rašė vienas iš bendrosios sistemų teorijos pradininkų W. R. Ashby, du šimtmečius mokslininkai domėjosi paprastomis sistemomis, kurias galima sėkmingai analizuoti dalimis, jas prieš tai išardžius. Eksperimentatoriai laikėsi dogmos: „Keisk vienu metu tik vieną veiksnį“, ir šis receptas pasiteisindavo. Tačiau dabar, pradėjus tirti labai sudėtingas sistemas, šis metodas tampa neveiksmingas. „Išardę“, tarkim, daugiausiai organizmą, mes kartu iš esmės pakeičiame ir jo dalis, ir visumą. Taigi tokiai atvejais mes eksperimentuodami kaskart matome ne tik mus dominančio veiksnio poveikį, bet ir atskyrimo nuo visumos poveikį, ir visa tai labai apsunkina tyrimą.

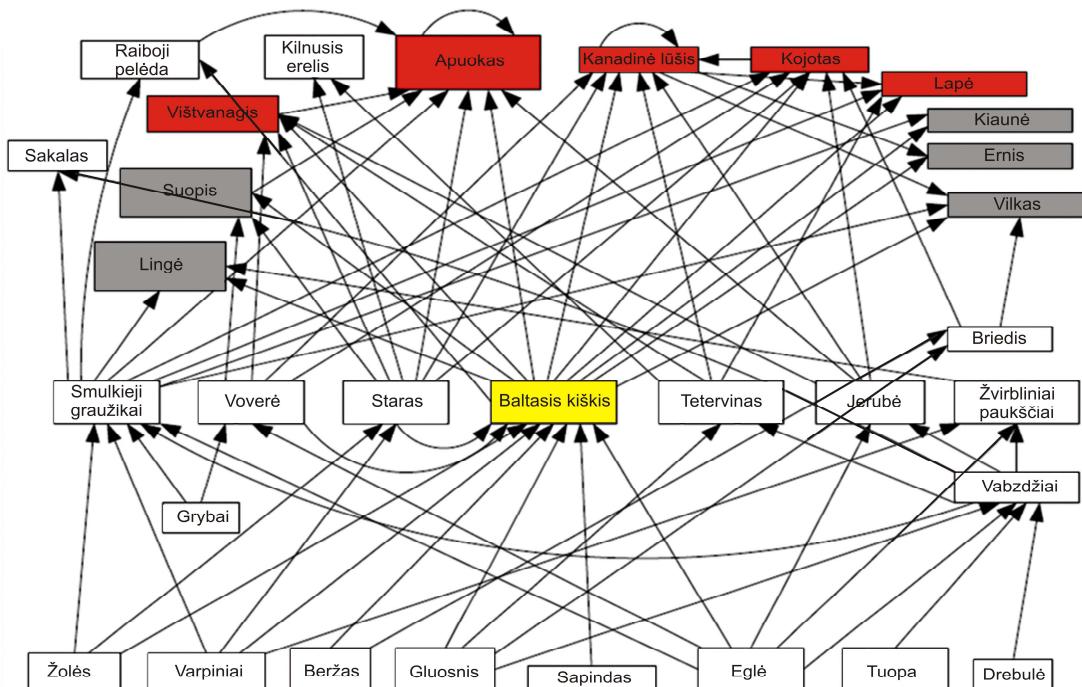
Panaši situacija populiacijoje ir bendrijose. Jei gyvieji organizmai vien tik konkuruotų dėl kažkokiu negyvų išteklių, kitaip tariant, jei jie būtų savarankiški, problemos, susietos su dalies atskyrimu nuo visumos, atpultų, individus bei populiacijas galima būtų sėkmingai tirti juos prieš tai izoliavus. Tiki tokiu atveju analitiniai metodai pasiteisintų. Tačiau, be konkurencijos, gamtoje yra ir kitokio pobūdžio santiuką, biotinės traukos jėgos, sukuriančios tai, ką sistemų teorijos specialistai vadina funkcijų hierarchija, arba organizmų tarpusavio priklausomybė (žr. intarpą 4.1 poskyryje). Dėl šios priežasties ekologai taip primygintai raginami imtis lauko, o ne laboratorinių eksperimentų su atskiromis populiacijomis ar ištisomis ekosistemomis. Laboratoriniai bandymai nepasitikima: juos atlikdami mes sukuriame dirbtinę aplinką, tiek biotinę, tiek ir abiotinę, sutraukome gyvybiškai svarbius tiriamam objektui ryšius. Tad tokiu būdu gautų išvadų nauda aiškinant ar prognozuojant analogiškas situacijas gamtoje dauguma tyrejų visai pagrįstai abejoja.

Funkcinis dalių (individų ir rūšių) nesavarankišumas neleidžia laboratorijose sėkmingai tirti populiacijų ir ekologinių bendrijų „išardytu“ pavidalu.

Pabandykime išsiaiškinti, kodėl lauko eksperimentai su atskiromis populiacijomis dažniausiai būna ne tokie sėkmingi kaip bandymai su ištisomis ekosistemomis. Lauko eksperimentų pavyzdys – C. J. Krebs su bendradarbiais atliktas daugiametis bandymas, kurio tikslas buvo išsiaiškinti, kas sukelia periodiškus baltojo kiškio populiacijos Šiaurės Kanadoje dydžio svyravimus, arba ciklus (8.1 pav.). Bandymų su ištisomis ekosistemomis pavyzdys – plačiai žinomas ir daug naudos turėjės eksperimentas su Hubbard Brooko miško ekosistema (žr. 4.2.3 skyrelį). I C. J. Krebs su bendradarbiais eksperimento schemą, be kontrolės (poveikio nėra, tik atitvėrimas), buvo įtraukiti šie poveikiai:

- papildomas kiškių šerimas;
- plėšrūnų (kanadinės lūšies, plėšriųjų paukščių) pašalinimas;
- abu poveikiai vienu metu.

Daugiaumečiai kiškio populiacijos ciklai išliko per visus bandymo variantus, nors, palyginti su kontrole, pasikeitė populiacijos dydis bei svyravimų amplitudė. Buvo padaryta išvada, jog ciklus greičiausiai lemia kiti, bandymu netikrinti, veiksniai (8.1 pav.), kurių skaičius vargu arapsiriboja vienetais.



8.1 pav. Pietvakarių Jukono taigos (Šiaurės Kanada) mitybos tinklo dalis. Pagrindiniai baltojo kiškio (centre, geltoname fone) plėšrūnai pažymėti raudonai, o mažesnį poveikį turintys – pilkai (Krebs, 2011).

Hubbard Brooko miško ekosistema, kurią tyrė G. E. Likensas ir F. H. Bormannas, – tai palyginti savarankiška struktūra, mažai priklausoma nuo šalia esančių ekosistemų. Tokiu savarankiškumu pasižymi dauguma vietinių ekosistemų. Eksperimentatoriai ignoravo ryšius tarp ekosistemų, tačiau tai negalėjo pakankti rezultatams. Visai kitaip atsitiko C. J. Krebs'o atveju. Laikyti savarankiškomis vietines baltojo kiškio populiacijas, tarsi jos nepatiria jokio poveikio iš šalies, vargu ar teisinga. Ypač turint omenyje kiekvienos iš jų užimamą plotą bandymų ir kontroliniame laukeliuose (po 1×1 km). Pats laukelių atitvėrimas elektros tvora (nuo kiškių, su kuriais bandymas neatliekamas, ar neskaidančių plėšrūnų) ir tinklu (nuo plėšriųjų paukščių) greičiausiai tapo poveikiai, kurių rezultatų numatyti iš anksto tyrėjai nebuvo pajęgūs.

Šios ir panašios ekologų sėkmės ir nesėkmės puikiai pademonstravo bent du dalykus. Pirma, ekologijos metodologija, deja, yra pradinių vystymosi stadijų, jos paieškoms greičiausiai reikės ne vienų metų. Antra, ekologijos metodologiją tikriausiai teks kurti mums patiem, dėl ekologijos tyrimo objekto specifišumo fizikų ar chemikų analitinė patirtis mums nelabai gali praversti. Nors biologus ir ekologus vadina „skaldytojais“, o fizikus – „suvienytojais“, biologų ir ekologų tyrimo objektas yra daugiau susaitytas įvairiais ryšiais ir priežastimis, todėl ne toks tinkamas skaldyti ir paskui analizuoti. Terti visumos dailis jos neišardžius – su tokiu apribojimu fizikai paprastai nesusiduria.

Iš viso to nereikėtų daryti išvados, kad holistinis (sisteminis) požiūris yra sėkminga analitinio požiūrio alternatyva, todėl pastarojo reikėtų atsisakyti. Taip, analitinis požiūris šiuo metu plačiai paplitęs, nors jo trūkumus neblogai žino kiekvienas patyręs ekologas. Tačiau visiškai atsisakius analitinės ideologijos, tyрejui tektų apsiriboti ekosistemų, kaip pagrindinio ir vienintelio ekologijos objekto, tyrimais. Atseit, tik ekosistemos su joms būdingais lokaliais ciklais daugmaž atitinka tą funkcinio savarankiškumo kriterijų, apie kurį tiek daug kalba sistemologai, o populiacijų ekologiją reikėtų laikinai užmiršti, palikti ateinančioms kartoms, kurios gal suras kokių nors efektyvesnių būdų, leidžiančių tirti populiacijas kiekybiniais metodais, neatplėšus jų nuo gyvojo gamtos audinio (ekosistemos). Be abejo, su tokia perspektyva sunku susitaikyti. Kiekvienas iš šių požiūrių turi savų pliusų ir minusų, ekologams gal tik nederėtų jų galiros absolutinti, tuo labiau kad šie abu požiūriai vienas kitą papildo, taigi negali visiškai atstoti vienas kita.

8.3.2. Kuo gali būti naudinga priežastinė analizė?

Biologijoje ir ekologijoje, skirtingai nuo fizikos ir chemijos, yra įteisinti ne tik **priežastiniai**, bet ir **funkciniai aiškinimai**. Panagrinėkime šį klausimą smulkiau.

Gamtos mokslų tikslai yra trys: paaiškinti, prognozuoti ir, įvaldžius gamtos dėsnius, valdyti. Susi-koncentruokime ties pirmuoju iš jų. Norint paaiškinti, reikia rasti to ar kito reiškinio **priežastis**. Priežastimi laikomas įvykis, arba sąlyga, kuri lemia kitą įvykį, vadinamą padariniu. Laiko atžvilgiu priežastis yra pirmesnė už padarinį. Norint gauti priežastinį aiškinimą, reikia prisikasti iki priežasčių, tam dažniausiai ir reikalingas eksperimentas.

Pavyzdžiui, augalo ūgtelėjimas yra padarinys: vyko fotosintezė, šviesos buvo tiek, kad augalas ne tik kvėpuotų, bet ir galėtų dalį pasisavintos energijos skirti augimui. Biologijoje ir ekologijoje bet koks įvykis gali turėti ir dažnai turi ne vieną priežastę. Tokiu atveju sakoma, kad kiekviena iš priežasčių yra būtina, nors ir nepakankama. Augalui augti, pavyzdžiui, būtina sąlyga yra ne tik šviesa, bet ir CO₂, vanduo, chlorofilas. Daugiau priežastingumo yra ir ekologinėse bendrijose (žr., pavyzdžiui, 8.1 pav.). Ekologai dažnai susiduria su situacija, kai priežasčių yra ne viena, ne trys, o neapibrėžtai daug – dažniausiai nėra iš anksto aišku, kiek ir kokių jų galėtų būti. Štai kodėl, atliekant bandymus, taip sunku vadovautis dogma: „Keisk vienu metu tik vieną veiksnį.“

Funkcinis aiškinimas apeliuoja ne į priežastę, o į funkciją. Pavyzdžiui, į klausimą „Kodėl ranka?“, mes galime atsakyti aprašydamis visą procesą, kaip ta ranka atsirado vystantis gemalui, tokiu atveju turėsime priežastinį aiškinimą, tačiau galime pasielgti ir kitaip: nurodyti rankos funkcijas, jos paskirtį. Ir toks aiškinimas ne tik mūsų nestebina, bet dažnai netgi patenkina.

Funkcinių aiškinimų dažnai pateikia beveik visų sričių biologai ir ekologai. Jie nėra iprasti fizikoje ir chemijoje tikriausiai todėl, kad negyvojoje gamtoje nėra ir funkcijų hierarchijos tikraja prasme. Tiesa, tokia hierarchija būdinga žmogaus sukurtiems gaminiams, ir mes esame įpratę mašinos, prietaiso ar įrankio, kaip ir jų sudedamujų dalijų, „priežastis“ (kodėl jos čia?) paaiškinti jų paskirtimi, taigi – apeliuoti į funkciją, o ne į tai, kaip jos buvo pagamintos. Bet, skirtingai nei gyvovoje gamtoje, šių gaminiių dalys gali neapibrėžtai ilgą laiką išlaikyti jiems būdingą formą ir turinį būdamos izoliuotos nuo visumos, gaminio, tad mes jų savybes galime tirti kiek tik įsigeidę. Gaminį galime išardyti, o po kurio laiko vėl sudėti, taip išsiaiškindami viską, kas mus domina. Nors su gyvujų sistemų dalimis taip elgtis irgi galima, bet naudos tyrejui iš to tikrai bus nedaug. Mat išardžius anaipolt ne visada bus galima vėl sudėti – dalys jau bus ne-gyvos.

Biologijoje ir ekologijoje gali praversti ir funkciniai paaiškinimai, nes gyvybei būdinga funkcijų hierarchija. Tačiau greta funkcijų (paskirčių) biologai ir ekologai siekia atrasti priežastis – tai juos sieja su fizikais bei chemikais.

Funkcinėje biologijoje, kuriai priskiriama ir beveik visa ekologija, dažniau taikomi funkciniai aiškinimai, o evoliucijos ir sukcesijos teorijoje, individualaus vystymosi biologijoje – priežastiniai (Looijen, 1998). Tai gal kiek dirbtinai atskiria vienas biologijos dalis nuo kitų ir neskatina atligli bendros biologinės sintezės. Tokia sintezė, ypač ekologijos jungimas su evoliucijos teorija, kai kurių specialistų manymu (pavyzdžiui, Lekevičius, 1985, 2002; Vermeij, 2004), yra pageidautinės, jis atneštų naują supratimą, biologija taptų gerokai nuodugnesnė. Tiesa, kai kas šioje srityje jau nuveikta, pavyzdžiui, per pastarajį dešimtmetį surinkta samprata apie ekosistemų evoliuciją, kai kurių jos elementų buvo pateikta ir šiame vadovelyje.

Priežastis reikėtų skirti nuo **koreliacijų**. Koreliacija – formalus tarpusavio ryšys tarp kintamųjų ar faktų, jis nebūtinai rodo esant priežastinį ryšį. Siekiant pabrėžti skirtumą tarp koreliacijų ir priežasčių, kartais pateikiamas įtaigus, nors ir anekdotiškas pavyzdys. Mokslininkas bando rasti paaiškinimą, kodėl kaime gimstamumas yra didesnis nei miestuose. Jis sugretina gimstamumo duomenis su duomenimis apie gandrų skaičių ir gauna „stulbinamą“ išvadą: ten, kur gandrų daugiau, gimstamumas yra didesnis. Pačiam skaitytojui palieku spręsti, ką šis „tyrinėtojas“ aptiko – priežastinį ryšį ar koreliaciją.

Pateiksime dažnesnį atvejį. Pavyzdžiui, mokslininkų grupė tiria plaučių vėžio dažnio priklausomybę nuo oro taršos. Imamos dvi gyventojų grupės, tarkim, po 100 000 gyventojų kiekvienoje. Vieną grupę

sudaro asmenys, gyvenantys sąlyginai švarioje aplinkoje, kitos grupės tiriamieji gyvena užterštose vietovėse. Gaunami tokie rezultatai: plaučių vėžys dažnesnis pirmojoje grupėje. Daroma išvada, jog oro tarša didina tikimybę susirgti šia vėžio forma. Ar ši išvada korekтиška? Atsakymas galėtų būti maždaug toks: gal ji ir teisinga, bet tai nebuvo šiame tyime įrodyta. Visai galimas dalykas, kad oro tarša sukelia plaučių vėžį, taigi yra šio susirgimo priežastis. Bet ar ji būtina ir pakankama? Mūsų įsivaizduojami mokslininkai juk nebandė tikrinti kitų galimų priežasčių. Gal miestuose, kur oro tarša buvo didesnė, gyvena didesnis procentas rūkančiųjų, gal jie vartoja nesveiką, vėžį sukeliantį maistą? Priežasčių gali būti ir daugiau, ir niekas iš anksto, neištyrės, nežino kiek. Žodžiu, įsivaizduojamas tyrimas užtiko koreliaciją, bet jos priežastinė prigimtis liko neįrodyta.

Aptardami daugiametį ciklų priežastis (3.5.2 skyrelis), mes pateikėme ir L. B. Keith'o su bendradarbiais gautus duomenis (3.43 pav.), kurie lyg ir rodo, jog baltojo kiškio ir lūšies ciklai atsiranda todėl, kad kiškiai, pasiekę savo gausumo piką, nualina mitybinę bazę, o jai atsigauti reikia bent kelerių metų. Taigi autorai linkę galvoti, kad šio ciklo priežastis yra lėtas mitybinės bazės atsinaujinimas. Tačiau ne reikia užmiršti, kad šie duomenys buvo gauti stebėjimo ir matavimo, o ne eksperimento būdu, taigi jie liudija apie koreliacijas, kurios gal nėra priežastys arba bent jau ne visos priežastys. Visai galimas dalykas, kad medelių nuniokojimas téra tik būtina, bet ne pakankama kiškių gausumo kritimo sąlyga. Jei tyrėjai būtų matavę daugiau veiksnį, tarp jų jie gal būtų aptikę ir daugiau koreliacijų, pretenduojančių į priežasties statusą.

Aptiki biologinio ar ekologinio reiškinio ar jvykio priežastis paprastai būna kur kas sunkiau, nei konstatuoti koreliacijas. Turbūt todėl daugumą ekologų išvadų reikėtų traktuoti kaip panašias į tiesą, bet nepatvirtintas hipotezes.

Pati veiksmingiausia strategija, leidžianti koreliacijas atskirti nuo priežasčių, yra bandymas. Jo stiprioji pusė – tyrėjas kontroliuoja visus veiksnius, galinčius turėti įtakos tiriamam reiškiniu ar objektui. Padėti komplikuoja tai, kad gyvojoje gamtoje padariniai turi bent po kelias priežastis. Dar labiau apmaudu, kad to ar kito veiksnio, kaip priežasties, įtaka padariniai gali keistis laike ar erdvėje nuo 0 (jokios įtakos) iki 1 (ir būtina, ir pakankama sąlyga). Šiemis sunkumams apeiti taikoma **daugiavariantė analizė** (angl. *multivariate analysis*; žr. Hilborn, Stearns 1982; James, McCulloch, 1990). Deja, netgi ji ne visada gelbsti, nes dažniausiai nepakanka empirinių duomenų, o jų gauti dažnai neįmanoma dėl lėšų, susijusių su būtiniais tokiais atvejais lauko eksperimentais ar stebėjimais, stygiaus.

Atrodo, būtent su tokia problema ir susidūrė C. J. Krebsas, bandęs išsiaiškinti daugiametį baltojo kiškio ir kanadinės lūšies ciklų priežastis. Jo lauko bandymai atsiėjo brangiai, tačiau, jei jie būtų atliekami laikantis pačių griežčiausią metodinių reikalavimų ir reikiamas apimties, atsieitų dešimtis kartų daugiau. Aptardamas savo darbo rezultatus, C. J. Krebsas liūdnai reziumuoja: „I kai kuriuos ekologinius klausimus šiuo metu atsakyti nėra galimybės“ (Krebs, 1999). Jis pripažista (Krebs, 2006), kad vienintelė išeitis iš populiacijų ekologijoje susidariusios gana apverktinos padėties yra redukcionistinio [analitinio. – E. L.] požiūrio derinimas su sisteminu (holistiniu). Tuo jis norėjo pasakyti, kad atsiribojimas nuo gausybės tiesioginių ir netiesioginių ryšių, kurie turi įtakos tiriamam objektui, gal ir yra neišvengiamai būtinybė, bet tą daryti reikia labai atsargiai.

Šio vadovėlio autorius norėtų pridurti, kad retas ekologas turi tiek metodologinio patyrimo, kiek C. J. Krebsas, žinomas šios srities specialistas (Krebs, 1999). Tad ką galima kalbėti apie tūkstančius kitų, tik pradedančių savo kelią šioje disciplinoje? Tuo labiau kad daugumoje universitetų, kaip jau minėta, metodologijos išsamiai nedėstoma. Galima įtarti, kad didelė dalis „faktų“ ir skaičių, kuriuos yra sukaupę įvairių šalių ekologai, dirbantys lauko sąlygomis, neturi didesnės mokslinės vertės, nes fiksuoja tik formaliuosius ryšius, koreliacijas, todėl juos sunku, o dažniausiai ir neįmanoma susieti tarpusavyje, jie negali būti nei paaiškinti, nei interpretuoti. Dažnai jauną tyrėją toks nuogu faktų ir skaičių fetišizavimas, reikia manyti, veda į neviltį.

Daugelis lauko sąlygomis dirbančių ekologų fiksuoja formaliuosius ryšius, jie kaupia nereikšmingus faktus ir skaičius, kurie dažniausiai netinka nei aiškinti, nei prognozuoti, nei valdyti.

Sakydami, kad ekologiniai reiškiniai turi ne vieną priežastį, turime galvoje situaciją, kai esama keilių ar daugiau betarpiskų įvykio ar reiškinio priežasčių. Tačiau aptikta priežastis labai dažnai pati yra kažkokio trečio įvykio padarinys. Taip susidaro situacija, kurią galima pavadinti **priežastiniu lauku**. Artimą šiai situacijai matome ir 8.1 pav.: plėšrūnai yra veikiami ne tik tiesiogiai – grobio, bet netiesiogiai – augalų. Būtent tokį poveikį ir užfiksavo L. B. Keith'as su bendradarbiais (žr. 3.5.2 skyrelį). Tačiau visi mitybos tinklai (ne tik parodytas 8.1 pav.) ir jiems būdingų ryšių raizgalynė – ar tai ne tikrų tikriausiai priežastiniai laukai?

Situacija tampa dar įdomesnė, jei bandome rasti priežastinių grandinių pradžią. Pavyzdžiui, mes prijome prie išvados, jog fotosintezės, vykstančios konkrečiame augale konkretiu laiku, betarpiskomis priežastimis reikėtų laikyti švesą, CO_2 , H_2O , ir chlorofilą. Nuo savo padarinio šios priežastys yra atskirtos viso labo akimirkos, o ir vyksta ši reakcija labai apibrėžtoje erdvėje. Tačiau, be chlorofilo, fotosintezėje dalyvauja ir vandenilio (elektronų) pernešėjai, anglies diokso akceptorai ir ne viena fermentinė sistema. Šios medžiagos procesui vykstant suvra, ir turi būti resintetintos. Resintezėje dalyvauja dar kitos fermentinės sistemos ir biocheminiai pradmenys. Anglies dioksidas patenka per lapo žiotelės – šiai funkcijai pritaikytas struktūras. Ilgalaikį fotosintezės vyksmą garantuoja ir audiniai, dalyvaujantys pernešant vandenį bei tame ištirpusias mineralines medžiagas. Ypač svarbūs yra magnis ir azotas, jėinantys į chlorofilo sudėtį. Reikalingi ir kiti elementai: geležis, fosforas, siera, varis, cinkas. Žodžiu, fotosintezę iš esmės garantuoja ne tik chlorofilas, tam būtina visų augalo audinių netrikdoma veikla. Bet mes žinome ir kitką: netrikdoma ilgalaikė augalų veikla galima tik tada, jei CO_2 , magnij, azotą, geležį, fosforą, sierą, varį, cinką bei kitų biogenų reikiama forma augalamams tiekia skaidytojai. Jei priežastis yra būtina sąlyga, kad būtų realizuotas padarinys (šiuo atveju – fotosintezė), išeina, kad vakarykštė ar pernykštė skaidytojų veikla yra būtina šiandieninės fotosintezės sąlyga, taigi – viena iš jos priežasčių. Skaidytojų buvimas nėra betarpiska fotosintezės priežastis, nuo šio padarinio ją skiria nemažas laiko tarpas ir erdvė, tačiau ji būtina, nors ir nepakankama, fotosintezės sąlyga.

Antra vertus, gamintojų buvimas garantuoja pačių skaidytojų egzistavimą. Gauname gana dažną biologijoje ir ekologijoje **priežasčių ir padarinii žiedą**, o dar tiksliau – jų kamuoli. Išnarploji jį nėra paprasta, dažnai yra paprasciau, kartais netgi racionaliau tirti jį kaip visumą, juodają dėžę (žr. toliau).

Ši ar panaši į ją analizė gali būti vertinga euristiniu požiūriu, ji gali padėti ekologams suvokti ne tik jų objekto sudėtingumą, to objekto dalį tarpusavio ryšius, jų integrumumo laipsnį, bet ir aptikti kontrainuityvių sprendinių. Pavyzdžiui, šiuo atveju mes prijome prie gana netikėtos išvados, kad fotosintezės reakcijoje dalyvauja vos ne visa bendriją. Pasirodo, nesant skaidytojų, leidžiančių medžiagoms recirkuliuoti, gyvybė neilgai teegzistuotų, „gyva tik ekosistema“. O ir biologinės rūšys gali koegzistuoti ne bet kokiame derinyje, tarp bendrijos dalij esama funkcinės tarpusavio priklausomybės. Tai fundamentalios išvados, griaunančios analitinį įvaizdį.

Priežastinė analizė – gana paprastas iš sistemų teorijos pasiskolintas metodas, galintis tapti gana veiksmingu įrankiu ekologui, siekiančiam platesnio savo duomenų konteksto.

Čia mes taikome metodą, kurį sistemų teorijos specialistai vadina **priežastine analize** (angl. *causal analysis*). Šis metodas atsirado prieš maždaug keturis dešimtmiečius, kurį laiką buvo taikomas ir ekologų, tačiau vėliau, įsigalėjus, analitiniam požiūriui, pamirštas (žr. Shipley, 2000). Vis dėlto jis gali būti naudingas, ypač kaip euristinė ir konceptualiojo modeliavimo priemonė. Pagrindinė jo šalininkų mintis yra tokia: nebūna vienos priežasties, kaip nebūna ir priežasties be savos priežasties, tad keliauk priežastinėmis grandinėmis, jos gali tau atverti naujų, netikėtų horizontų.

8.3.3. Abstrahavimasis kaip vienas iš loginio supaprastinimo būdų

Atsiribojimas nuo, tyrėjo manymu, neesminių ryšių ar aspektų, vadinamas **abstrahavimusi**; abstrahuojantis atliekama loginio supaprastinimo procedūra. Tai savotiški supaprastinti skirti akiniai, per kuriuos tyrėjas žvelgia į jų dominantą objektą.

Paprastai atsiribojama nuo dalies betarpiskų ryšių, nuo vidinių mechanizmų ar nuo tam tikrų aspektų. Aptarkime kiekvieną iš šių atvejų atskirai.

Abstrahuotis (atsiriboti) galima įvairiai: nuo betarpiskų „nereikšmingų“ ryšių, nuo „nereikšmingų“ gyvybinės veiklos aspektų ir nuo „nereikšmingų“ vidinių mechanizmų. Taip pasiekta supaprastinimas ne visada būna korektiškas, tačiau, jei pavyksta išvengti metodologinio pobūdžio klaidų, jis gali labai praversti.

Dažnai ekologai, sekdamis fizikais, taiko vadinamosios specifinės, arba pagrindinės, priežasties sampratą: jie bando atsiriboti nuo savo objektų daugiau priežastingumo, ieškodami vienintelės priežasties, kitas betarpiskas priežastis (sąlygas) nužemindami iki pagalbinių statuso. Būtent tokia logika ir vadovavosi, pavyzdžiu, C. J. Krebsas, planuodamas anksčiau aprašytą eksperimentą. Iš daugybės betarpiskų ryšių, nusakančių baltojo kiškio ir lūšies ekologines nišas, jis nutarė bandymais tikrinti tik nedidelę dalį. Ir tai visai suprantama, antraip bandymo variantų skaičius būtų išaugęs keliasdešimt kartų, ir būtų tekė viską mesti net nepradėjus. Deja, tokia supaprastinimo praktika, kaip mes žinome, ši kartą nepasiteisino.

Kiek plačiau reikėtų paaškinti antrajį abstrahavimosi būdą – atsiribojimą nuo vidinių mechanizmų. Sistemologai ši būdą vadina **juodosios dėžės principu**. Jo esmė – aptikus daugmaž autonomišką objektą, jį galima aprašyti ir su juo eksperimentuoti fiksuojant tik jo išorinius ryšius, atsiribojant nuo vidinių. Tai dar vieno tipo abstrahavimasis, žadantis gal net daugiau naudos nei kiti.

Remiantis juodosios dėžės principu, kokio nors biologinio ar ekologinio reiškinio aiškinimai gali būti suskirstyti į dvi grupes: aiškinimus, apeliuojančius į išorinius ryšius, kurie dažnai vadinami **apribojimais**, ir aiškinimus, paremtus nuorodomis į vidinius **mechanizmus**. Mat bet kokio reiškinio ar struktūros genezė ir paskirtis siejama tiek su išorinėmis, tiek su vidinėmis priežastimis ir funkcijomis. Bendrijas tiriantis ekologas mechanizmais laiko santiukius tarp rūsių, nuo sudėtingesnių mechanizmų jis abstrahuos, o fiziologijos srityje dirbantieji mechanizmai vadina tik fiziologinius ir biocheminius procesus, jie atsiriboja nuo daugelio aplinkos sąlygų, biotinių ir abiotinių. Tačiau realiai bet koks gyvosios gamtos reiškinys iki pat molekulinių procesų sąlygojamas tiek išorinių, tiek vidinių aplinkybių. Ekologas ir fiziologas iš esmės tiria skirtingas to paties priežasčių ir padarinių lauko dalis. Tik sujungus jų gautus aiškinimus į vieną visumą, galima išsamiai paaškinti kokį nors reiškinį ar įvykį. O jei ši lauką prieš tiriant būtina supaprastinti ir suskaldyti į dalis, tai atliekant šią procedūrą reikia vadovautis tokia taisykle: išskirtoji dalis turi būti gana autonomiška funkciniu požiūriu. Tokio autonomiškumo, kad ir nedaug, visada yra, ir tik tokiu laipsniu galima sėkmingai taikyti juodosios dėžės principą. Tokiai atvejais sakoma, kad gyvosios sistemos pasiduoda dekompozicijai. Tačiau nereikia užmiršti, kad atliliki dekompoziciją reikia atsargiai.

Būtent juodosios dėžės principu vadovaujasi dauguma ekologinės fiziologijos specialistų – jie fiksuoja vientiso organizmo atsakus į aplinkos pokyčius, dažnai ignoruodami ląstelių vidaus mechanizmus. Juo naudojosi ir ekosistemos sampratos kūrėjai, abstrahavęsi nuo žemesnių organizacijos lygmenų procesų (populiacijos, individu, organų ir t. t.). G. E. Likensas ir F. H. Bormannas, eksperimentu su Hubbard Brooko mišku autoriai, ši principą taikė taip pat, jų beveik nedomino, tarkim, populiacijos ar individu lygmens procesai, nekalbant apie molekulinius mechanizmus, kurie galimai galėjo nulemti medžiagų ciklų pokyčius kontroliniame ar iškirstame miško plote. Miško ekosistema per jų bandymą virto savotišku superorganizmu, juodąją dėže, reaguojančia į stresą (augalų išnaikinimą) kaip neskaidytina visuma. Ir šis metodas, kaip žinome, pasiteisino. Juodosios dėžės principą intuityviai taikė ir Darvinas, jo teorijai visai nepakenkė ta aplinkybė, kad jis nežinojo paveldimumo ir kintamumo mechanizmų, jam pakako nedetalizuotų paaškinimų.

Sujungę savo aiškinimus su gautaisiais genetiko, fiziologo ir biochemiko, ekologai kokį nors procesą ar reiškinį galėtų pagrįsti išsamiau: įtraukti ir ribojančius veiksnius, ir mechanizmus. Tačiau praktikoje tokio aiškinimo vengiamą, kad jis nebūtų perkrautas detalių. Juodosios dėžės principas daug padėjo ekologijai.

Sistemų teorijos specialistai (Mesarović, Macko, Takahara, 1970) nurodo, kad organizuotos sistemas pasižymi viena ypatybe, kuri daro jas kur kas lengviau suvokiamas, nei gali atrodyti iš pirmo žvilgsnio. Pavyzdžiu, tyrėjas, kuris domisi gyvosiomis sistemomis, gali pasirinkti: arba atsispieti nuo dalies (posistemui) ir eiti prie visumos (sistemos) – tokiu atveju jis išsiaiškins tos dalies paskirtį, funkciją, o gali

elgtis priešingai, eiti nuo visumos prie dalių – taip jis turės detalesnį visos sistemos veiklos aprašymą. Bet detalizuotas vaizdas visai nebūtinės, kad suvoktume sistemos veiklos esmę.

Juodosios dėžės principas gana svarbus metodologijai ne tik kaip loginio supaprastinimo priemonė, bet ir kaip nuoroda, kokia galėtų būti gyvybės funkcionavimo teorijos kūrimo strategija. Gyvybės pažinimą racionaliausia būtų pradėti nuo to, kas paprasčiau, o paskui pereiti prie smulkesnio aprašymo. Jei ekologas bando aiškintis žemiškosios gyvybės funkcionavimo dėsningumus pasitelkės į pagalbą juodosios dėžės principą, jo padėtis, palyginti su kitais biologais, tampa privilegiuota. Mat jo dėmesio centre figūruoja pati paprasčiausia sistema iš tų, kurias mes vadiname gyvosiomis, t. y. ekosistema su jai būdingu medžiagų ciklu ir energijos srautu. Paprasčiausia todėl, kad, taip į ją žvelgiant, gyvybė lieka nuoga, be astronominio skaičiaus detalių ir mechanizmų, būdingų žemesniems organizacijoms lygmenims. Nuo jų tiesiog abstrahuojamas, jos ekologo nedomina, taigi neužtemdo jo žvilgsnio. Tokią teisę jam suteikia dalių nesavarankišumas: jei jos nesavarankiškos, jų egzistavimo prasmės reikėtų ieškoti aukštėsniuose lygmenyse.

Gyvoji gamta yra organizuota sistema, todėl mintimis keliaudami nuo ekosistemos lygmens link atskirų populiacijų, individų, organų, audinių ir ląstelių, mes detalizuojame supratimą apie ekosistemos veiklą, o atlikdami priešingą veiksmą, išsiaiškiname šių struktūrų vaidmenį, jų vietą ekosistemos energijos sraute ir medžiagų cikle. Ši gyvybės savybė turėtų gerokai palengvinti biologinių sampratų jungimą į vieną funkcinės biologijos teoriją.

Nėra abejonės, kad ekosistemos sampratos kūrėjai, laikę save holistais, mąstė taip pat: perpratus viso šio grandiozinio mechanizmo, kurį mes vadiname gyvą gamta, veiklą, vėliau aiškesnė taps ir jo sudedamujų dalių (netgi makromolekulių) paskirtis. Toks supratimas, aišku, gerokai kirtosi su vėliau įsigalėjusių Vakarų šalyse analitiniu požiūriu, pagal kurį ekosistemos nėra organizuotos sistemas, taigi jas galima ir reikia tirti prieš tai jas išardžius, dalimis; biologinė rūšis ar individus nėra priemonės, tai tikslas sau.

Ši abstrahavimosi nuo fiziologinių ir biocheminių mechanizmų (o kartais ir populiacijų vidaus mechanizmų) metodą mes gana nuosekliai bandėme diegti šiame vadovelyje. Mūsų schemas kartais būdavo iki kraštutinumo paprastos, ir taip elgėmės ne tik norėdami padaryti studento gyvenimą lengvesnį, bet ir kad pačiam autoruiaptų kuo aiškesnė aptariamo klausimo esmę. Kartais šios schemas toliau dėstant buvo detalizuojamos, bet esmė nepasikeisdavo. Strategija eiti nuo bendro prie konkretaus vadinama **deduktiviuoju metodu**, dažnai sėkmingai taikomu pedagogikoje. Tačiau nereikia pamiršti ir jo euristinės vertės mokslo žmonėms.

Trečiasis būdas abstrahuotis – atsiriboti nuo tam tikrų aspektų. Bene daugiausia ekologija yra gavusi iš **funkcinių požiūrių**, kada atsiribojama nuo struktūros ypatumų. Nusakyti, ką ta ar kita struktūra veikia, kokia jos funkcija, dažnai kur kas paprasčiau, nei aprašyti jos sudėtį. Tarkim, fermento funkcija nusakoma labai paprastai, o jo pirminė ir antrinė struktūra gali būti labai sudėtinga. Funkciniam požiūriui kelią į biologiją atveria ir jau daug kartų minėta funkcijų hierarchija: fermentų ir jų funkcijų yra astronominėkai daug, individualių ir populiacinių funkcijų (ekologinių nišų) – mažiau, gildijų ir mitybos lygmenų – dar mažiau, funkcinių karalystės tėra tik trys. Pradėj nuo molekulinių funkcijų, mes galime jų, taip pat individų ir rūsių vaidmenį projektuoti į visos ekosistemos funkcijas ir taip aprašymą vis paprastinti, kartu mintyse išlaikydami, jei reikia, ir molekulinių kontekstą. Taigi pati gamta mums tarsi siūlo pati paprasčiausią būdą ją suvokti.

Iš funkcinių požiūrių verta pažymėti visų pirmą **energetinį**, atėjusį į ekosistemų ekologiją iš fizikos (termodinamikos). Be abejo, jis apima tik vieną iš gyvybės veiklos aspektų ir ignoruoja kitus, abstrahuojasi nuo jų. Dar vieni daug padėjė ekologijai funkciniai „akiniai“ – **biogeocheminis požiūris**, kai į gyvybę žvelgiama tik per medžiagų virsmų bei sąveikos su negyvaja apsuptymi prizmę. Abu šie požiūriai labai supaprastino (redukavo) ekologų pasaulėvaizdį, bet čia ir buvo jų euristinė jėga: jie iš esmės pakeitė ekologiją, jais remiantis buvo sukurta ekosistemos samprata, kurios verte abejoti nederėtų. Ekologija kaip mokslo sritis būtų neatsiradusi, jei prieš daugiau nei šimtmetį biologai savo dėmesio nebūtų nukreipę į gyvybės funkcijas, kartu abstrahuodamiesi nuo tas funkcijas vykdančių organizmų padėties biologinėje klasifikacijoje (kartu ir jų giminingumo laipsnio filogenezės).

Taigi funkcinis požiūris, kurį taikė ekologai, buvo ne tik atsiribojimas nuo struktūros (morfologijos ir anatomiros), bet kartu ir nuo evoliucijos. Bet kuri biologinė struktūra yra atsiradusi tam tikroje vietoje ir tam tikru laiku dėl ontogenetės, sukcesijos ir evoliucijos, tačiau mes, ekologai, dažnai ontogenetę ir evoliuciją ignoruojame, laikome ją priešistore, susieta su tuo, kas mus domina, tik iš dalies. Todėl funkcinė biologija (citologija, fiziologija, biochemija, ekologija), daugelio supratimu, yra gana atokiai nuo evoliuciės biologijos.

Tačiau reikėtų turėti galvoje, kad atskirdami erdvinius ryšius nuo priežastinių, mes, nors ir supaprastiname biologiją, ją kiek dirbtinai ir suskaldome. Galima galvoti, kad visa tai daroma tik tam, kad po kurio laiko biologinę erdvę vėl jungtume su biologiniu laiku, funkcinius aiškinimus – su priežastiniais. Jeigu taip, tai kažkada, dar biologijos kaip mokslo srities užgimimo laikais, įvykusį funkcinės biologijos atskyrimą nuo evoliuciės gal reikėtų laikyti tik laikina priemone, kuri patogi, jei reikia supaprastinti, ir kurios bus atsisakyta, kai tik ji savo darbą atliks? Gal tada planuojama pereiti prie pagrindinio tikslo – bendrosios biologijos sintezės? Atsakymą į šiuos klausimus neturime, ši tema, kiek mums žinoma, biologijos literatūroje šiuo metu netgi nėra keliamą. Antra vertus, kai kas šia linkme vis dėlto daroma. Pavyzdžiui, tokios sintezės apraiškų turi samprata apie ekosistemų evoliuciją.

Abstrahavimasis nuo struktūros ir istorijos (funkcinis požiūris) daug davė ekologijai, jis pasiteisino kaip puiki supaprastinimo priemonė. Tačiau anksčiau ar vėliau mums turbūt teks jungti funkcius aprašymus su priežastiniais. Bütent ekosistemų evoliucija gali būti tas sintezei tinkamas realybės laukas.

8.4. MODELIAVIMAS

8.4.1. Modelių įvairovė

Modelis – realiai egzistuojančio objekto, reiškinio ar proceso supaprastintas analogas, jo idealizuotas atitinkmuo. Jis gali būti grafiko, schemos, matematinių lygčių sistemos ar kito pavidalo. Modeliai vadinami ir materialieji analogai, pavyzdžiui, mezokosmai ar laboratoriniai mikrokosmai. Modeliai autorių dažniausiai sudaromi, norint supažindinti skaitytojus ar žiūrovus su esminėmis gamtinio objekto, proceso ar reiškinio savybėmis.

Nėra visuotinai priimtos modelių klasifikacijos. Šiame vadovelyje skaitytojui buvo pateikta tokį tipų modelių aprašymų:

- materialiųjų;
- konceptualiųjų;
- skaitmeninių.

Kai kada galima išgirsti vartojant ir verbalinio, arba žodinio, modelio sąvoką – objekto, reiškinio ar proceso žodinį aprašymą. Tačiau „modelio“ terminas tokiam aprašymui nelabai tinka dėl jam būdingo negriežto stiliaus.

Vienas iš materialiųjų modelių pavyzdžių – laboratoriniai **mikrokosmai**, gamtinį ekosistemų analogai (žr. intarpą 4.2.3 skyrelyje). Be jų, ekologijoje dar naujodami ir didesnės apimties „pasauliai“, vadinami **mezokosmais** (8.2 pav.). Tai gali būti didelės talpos maišai, cilindrai, užtvaros, baseinai ir netgi dirbtinės kūdros. Mikrokosmai taikomi daugiau teorinio, arba fundamentinio, pobūdžio klausimams spręsti, o mezokosmai gali padėti ir sprendžiant taikomojo pobūdžio problemas. Pa-



8.2 pav. Maišai – jūriniai mezokosmai (JAV (<http://eco37.mbl.edu/Mesocosms/mesocosm.jpg>)).

vyzdžiui, atliekant bandymus su mezokosmais, įrengtais tiesiog ežere ar jūroje, galima bandyti išsiaiškinti, kaip tą vandens telkinį paveiktu tarša sunkiaisiais metalais, nafta ar dar kuo nors. Suprantama, tame mezokosme įkurdinama ir to vandens telkinio organizmų, išskyrus stambiuosius. Tokia metodologija pa-siteisina jau vien todėl, kad pigiau ir moraliau yra eksperimentuoti su dirbtiniu, nors ir supaprastintu, analogu nei su originalu, t. y. pačia gamtine ekosistema, kuri yra imituojama.

Konceptualusis modelis – tai aprašymas, kuriame, be žodžių, yra ir juos iliustruojančių schemų, brėžinių ar diagramų, ir dar svarbiau – vaizdo informaciją lydinčiamę tekste turi būti pateikiamas pagrindinių sąvokų tikslios apibrėžtys, dažniausiai naudojant simbolius ir matematinę kalbą. Visa tai daroma tam, kad aprašymas kuo tiksliau atspindėtų norimą perteikti mintį ar sampratą, būtų suprastas vienareikšmiškai, kuo mažiau priklausytų nuo skaitytojo ar žiūrovo subjektyvios nuomonės. Kita konceptualiuju modelių paskirtis – vaizdžiai apibendrinti turimą informaciją, išryškinti esminius objektus, veiksnius ir ryšius tarp jų. Daugelį šio vadovėlio paveikslų galima vadinti tokiais modeliais.

Konceptualieji ir skaitmeniniai modeliai šiuo metu plačiai taikomi ekologijoje ir kritikų antpuolių beveik nesulaukia. Jie puikiai tinkamai apibendrinti, o kartais gali būti ir veiksminga euristinė (supratimo ir atradimo) priemonė.

Skaitmeniniai modeliai mes vadinome konceptualiuosius modelius, papildytus skaičiais, informuojančiais apie objekto dydį, kiekj ar proceso greitį (žr., pavyzdžiui, 6.3 ir 6.11 pav.). Taigi tokie modeliai yra tikslesni už konceptualiuosius. Dar tiksliau aprašoma naudojant **matematinį modeliavimą**. Jo šiame vadovelyje netaikėme, tačiau manome, kad studijuojančiajam ekologiją bendras supratimas apie jį reikalingas.

Matematinis modelis yra dinaminis, o visi skaitmeninio modelio skaičiai – „sustingę“, nekintantys, jie atspindi situaciją tam tikru laiko momentu. Kad iš skaitmeninio modelio gautume matematinį, dažnai pakanka įtraukti priklausomybes, arba funkcijas, kurių bendras pavidalas yra toks:

$$y = f(x).$$

Tiesa, iš skaitmeninio modelio šių funkcijų neišvesime, tam reikia iš pradžių vyksmus aprašomoje sistemoje stebeti bėgant laikui, gauti jos dinaminį paveikslą. Tarkim, mes turime skaitmeninį anglies ar azoto ciklo modelį, panašų į parodytus 6.3 ir 6.11 pav. Kad gautume matematinį aprašymą, mums reikės atlikti kasmetinius šiuose modeliuose figūruojančių kintamuju – medžiagų kiekiei ir jų cheminių virsmų greičio – matavimus. Reikia tikėtis, kad keisis ir kiekiai, ir greičiai. Tada mums reikės kiekvieną greitį (y) išreikšti kaip priklausomybę nuo kiekiei (x), pavyzdžiu: $y = 5x^3$. Taip atsiranda ir skaičių (šiuo atveju 5), vadinamų koeficientais. Tačiau dėl daugiaipriežastingumo iksų, kurie daro įtaką igrekui, gali būti daug. Iškyla klausimas, kuriuos iš jų pasirinkti. Tokiu atveju siūloma apsiriboti pagrindinėmis koreliacijomis, tikintis, kad jos yra dar ir betarpiskos priežastys. Deja, ne visada, netgi gerai ištyrus sistemą, būna aišku, kurios priežastys yra pagrindinės, lemiančios. Šią problemą negalima patikėti ir matematikai, ji neskiria koreliacijų nuo priežasčių. Sudarę balansines lygtis, kurios atspindi medžiagų patekimą į posistemius ir jų praradimą, gauname matematinį medžiagų ciklo modelį, panašų į toliau parodytą, specialiai supaprastintą (dažnai tai būna ne kelių, o bent keliolikos diferencialinių lygčių sistema):

$$dx_1/dt = a_1 + 5x_2 + 5x_3 - 10x_1x_2 - 2x_1;$$

$$dx_2/dt = 10x_1x_2 - 5x_2 - 10x_2x_3;$$

$$dx_3/dt = 10x_2x_3 - 5x_3 - x_3^2.$$

Čia dx_i/dt yra momentinis kiekiei (x) i posistemyje pokyčio greitis, anksčiau žymėtas y raide. Skaičiai šalia iksų rodo posistemių numerį. Simboliu a_1 šiame modelyje pažymėtas valdantysis parametras, t. y. toks veiksnys, kurio poveikį tiriamai sistemai norima sumodeliuoti. Tai gali būti, pavyzdžiui, antropogeninės taršos anglies dioksidu (anglies cikle) ar azotinių trąšų gamybos (azoto cikle) poveikis.

Matematinis medžiagų virsmų ekosistemoje modelis – tai jų aprašymas matematine kalba, paaprastai pasitelkiant greičių priklausomybę nuo kiekiei, pastaroji nustatoma iš stebėjimų ir eksperimentų.

Lygčių modelyje būna tiek, kiek sistemoje yra išskirta posistemių, šiuo atveju paprastumo dėlei parodyti tik trys. Paprastai reikalaujama, kad posistemių skaičius neviršytų keliolikos. Todėl dažname modelyje figūruoja tik mitybos lygmenys, kituose – dar ir svarbesnės gildijos, tačiau iki atskirų rūsių ekosistemos matematiniame aprašyme dažniausiai nenusileidžiama.

8.4.2. Modeliavimo tikslai ir galimybės

Modeliavimu siekiama tokį tikslų:

- išryškinti pačius esmingiausius modeliuojamo objekto, reiškinio ar proceso bruožus, pateikti juos lakoniška ir lengvai suprantama forma (schema, grafiku, diagrama, matematine lygtimi) ar suteikti jiems materialųji supaprastinto originalo pavidalą (mikrokosmų ir mezokosmų); tai **su-paprastinimo ir vaizdumo funkcijos**;
- kiek galima tiksliau ir vienareikšmiškiau aprašyti modeliuojamą originalą, idealiu atveju – nau-dojant matematinę kalbą; tai **griežtumo ir tikslumo funkcijos**;
- gautą modelį panaudoti aiškinimo, prognozavimo ir valdymo tikslais; tai **euristinė ir taikomoji funkcijos**.

Pirmajį tikslą turbūt lengviausia pasiekti taikant konceptualiuosius ir skaitmeninius modelius. Antrojo tiksloto – griežtumo ir tikslumo – siekiama kuriant visų tipų modelius, bet šia kryptimi eidami daugiausia turėtų (idealiu atveju) pasiekti tie ekologai, kurie vartoja matematinę kalbą. Mat kai tiriamas objektas yra sudėtingas, tyrėjo intuicija pasikliauti pavojinga, ji dažnai nuvilia dėl nesugebėjimo numatyti visus betarpiskus ir netiesioginius poveikius, o kompiuteris neklysta, aišku, jei modeliavimas buvo atliktas korekтиškai.

Visi modelių tipai turėtų atliliki ne tik aprašymo, bet ir aiškinimo (euristinė) funkciją. Tam dažnai praverčia ne tik konceptualieji ir skaitmeniniai modeliai, bet ir bandymai su materialiaisiais modeliais – mikrokosmais ar mezokosmais. Galima eksperimentuoti ir su matematiniu modeliu, keičiant valdančiojo parametru reikšmes. Mezokosmai, matematiniai modeliai turėtų būti ir tinkamiausias prognozavimo ir valdymo būdas. Tokia yra siekiamybė, tačiau ją įgyvendinti pavyksta retai.

Sunku įsivaizduoti bet kokį šiuolaikinį gamtos mokslą be modelių. Jie pripažįstami vaizdumo, analizės ir apibendrinimo, aiškinimo, prognozavimo ir valdymo įrankiais. Vieni jų tinkamesni, norint nuodugniau suprasti tiriamus objektus, reiškinius ar procesus, o kitus (mezokosmai, matematiniai modeliai) bandoma laikyti prognozavimo ir valdymo įrankiais.

Turbūt mažiausiai priekaištų sulaukia konceptualieji ir skaitmeniniai modeliai. Ekologijoje jie tai-komi jau daugiau kaip 100 metų. Ypač daug jų galima aptikti vadovėliuose, nors netrūksta jų ir straipsniuose. Toks populiarumas visai suprantamas: jiems konstruoti nereikia jokių specialių gebėjimų, jais lengva pertekiti kokią nors mintį ar idėją, jie gerai tinka tiek jau supastą objektą, reiškinį ar procesą są-sajoms pavaizduoti, tiek ir naujoms hipotezėms formuluoti. Taigi šie modeliai tinka tiek sintezei (abstrahimas, apibendrinimas), tiek ir analizei (detalizavimas, mechanizmų pavaizdavimas). Nėra tokio sudėtingumo, kurio neįveiktu konceptualusis modelis, viskas priklauso tik nuo abstrakcijos laipsnio. Konceptualusis modeliavimas ypač naudingas gali būti tada, kai duomenų apie modeliuojamą objektą, reiškinį ar procesą yra nedaug, ir jie nėra patikimi. Todėl įprasta laikyti, kad kokios nors naujos ar sunkiai sprendžiamos problemos tyrimą visada pravartu pradėti nuo hipotezės, kuri turėtų įgauti konceptualiojo modelio pavidalą, t. y. nuo paties paprasčiausio aprašymo. Deja, mokslinėje literatūroje gausu šios taisyklės nepaisymo atvejų. Pozityvistinis mokslas reikalauja, kad gamtos mokslų rezultatai įgautų matematinį pavidalą. To ir siekiama visais būdais, dažnai skubant užbėgti natūraliai įvykių eigai už akių, nepaisant jokių taisyklių ar apribojimų.

Egzistuoja vos ne visuotinis įsitikinimas, kad matematinis modeliavimas yra visų gamtos mokslų atstovų siekiamybė. Nors fizikams ir chemikams ši tikslą įgyvendinti kur kas lengviau nei biologams, atsisakyti jo pastarieji, atrodo, nežada. Mat gerai žinoma, kad savo rankose turint matematinį modelį aprašomą objektą ar procesą lengva valdyti automatiškai sklindančiomis komandomis tiesiog iš kompiuterio, į kurį įvestas modelis. Taip valdomi, pavyzdžiu, ryžių laukai kai kuriose šalyse, panašiai

panaudojami ir šiuolaikiniai meteorologiniai modeliai, skirti prognozėms. Žodžiu, matematinio modelio privalumai yra akivaizdūs.

Su matematiniu modeliu galima eksperimentuoti. Tarkim, valdantysis parametras buvo matuotas trejus metus, jis buvo įgavęs tokias reikšmes: 15,7; 27,3 ir 31,0. Modeliuojamos ekosistemos atsakai į šiuos pokyčius žinomi taip pat, bet mums, tarkim, rūpi sužinoti, kas atsitiks su tiriama sistema, kai valdantysis parametras įgaus tarpines reikšmes, pavyzdžiui, 21. Modelis turėtų duoti gana tikslų atsakymą, ir tiketį juo reikėtų. Toks veiksmas vadinamas **interpoliacija**. Matematinis modelis, jei jis buvo kurtas ne nusižengiant logikai ir faktams, dažnai pateikia kontraintuityvius sprendinius (čia jo jėga), nes kai kalba eina apie sudėtingas sistemas, vadovautis vien eksperto, kad ir patyrusio, intuicija būtų rizikinga.

Modelis gali nesunkiai pateikti atsakymą ir į klausimą, kas atsitiks, kai valdantysis parametras išeis už stebėtų ribų, taps lygus, pavyzdžiui, 10 ar 40. Tokia procedūra vadinama **ekstrapoliacija**. Tačiau aklai pasitikėti kompiuterio pateiktais atsakymais ši kartą nederėtų. Tokiais atvejais metodologai sako, kad gyvosios sistemos nėra tiesinės, joms būdingi jautrumo slenkščiai bei katastrofos, kurių prognozavimas žengia tik pirmuosius žingsnius. Žodžiu, norite interpoliuoti? Prašom. Norite ekstrapoliuoti? Prašom, bet už rezultatus modeliuotojas neatsako.

Deja, mes negalime nurodyti né vieno matematinio ekosistemos modelio pavyzdžio, taikomo sėkmingai. Kodėl? Turbūt pagrindinė priežastis yra ši: kad būtų sukurtas konkretios gamtinės ekosistemos, tarkim, ežero, modelis ir kad jis būtų sėkmingai taikomas, reikia išsamios informacijos apie ekosistemos dalį ryšius, ir ši informacija turi įgauti ne kokybinį, o kiekybinį (funkciją $y = f(x)$) pavidalą. Šiam tikslui įgyvendinti reikėtų lauko stebėjimų bei laboratorinių eksperimentų, jie turėtų būti atliekami ne vienus metus, prieikštų mažiausiai 100 mokslininkų pastangų, o projekto biudžetas pasiektų astronomines aukštumas. Ir dar neaišku, ar tikslas būtų pasiektas. Siekdami apeiti šiuos sunkumus, modeliuotojai paprastai disponuoja tik nedideliu skaičiumi matematinių funkcijų, kurias jie patys išvedė dirbdami su tiriamu objektu, o kitos imamos iš literatūros, jos buvo gautos kitų autorų, dirbusių su kitais objektais. Suprantama, kad objektas objektui nelygu, ir toks laisvas operavimas lygties koeficientais ir pačiomis lygtimis negali modelio padaryti tikslensnio. Sukurta galutinė modelio versija tokiu atveju traktuotina kaip viena iš daugybės vienodai tikėtinų ir vienodai „sėkmingų“ rezultatų, nes nėra jokios veiksmingos procedūros, leidžiančios atskirti didesnį melą nuo mažesnio.

Atskirų populiacijų matematinio modeliavimo pasiekimai, galima galvoti, turėtų būti didesni. Juk populiacijos yra paprastesnės nei ekosistemos – taip bent daugeliui iš mūsų atrodo. Matematinė populiacijų ekologija egzistuoja vos ne visą šimtmetį, ją reikėtų laikyti kur kas labiau išvystyta sritimi, palyginti su matematiniu ekosistemų modeliavimu. Deja, taip nėra. Populiacijas veikia aplinka, o ši yra nepaprastai heterogeniška. Gentainiai taip pat nėra vienodi, į tą pačią aplinką jie reaguoja skirtingai. Todėl skaitytojas turėtų suprasti, jog, tarkim, lygtis, aprašanti konkurencinių ir kooperacinių ryšių įtaką populiacijos augimui ($r_{\text{ant}} = r_0 + s_p N - s_m N^2$, žr. 3.3.2 skyrelį), veikia tik ekologiniame vakuume. Kitaip tariant, ji tinkā tik esant daugybei išlygų, kurios gal ir gali būti sukurtos dirbtinai, laboratorijoje, bet gamtoje neegzistuoja, tad ir jų nauda lauko ekologui nulinė. Taip, modelio reikia, kad supaprastintų pasaulį, bet, matyt, yra ribos, kurias viršijus modelis tampa nevykusia originalo karikatūra, o modeliavimas praranda prasmę ir virsta tiesiog matematinių lygčių priderinimu prie empirinių kreivių (angl. *curve fitting*).

Tad nenuostabu, kad modeliavimo rezultatai ne visada tenkina ekologus. Nepaisant to, netgi šiais laikais dažnā biologų ar ekologų vilioja perspektiva savo tyrimų rezultatams suteikti kitą, matematizuotą, pavidalą. Dažnai toks noras, panašu, turi snobišką atspalvį, mat tokio tipo darbai pasižymi visais išoriniais moksliškumo atributais, labai vertinami vienminčių kolegų ir kai kam netgi atneša neprastų „dividendų“. Tačiau, kaip viename iš savo programinių straipsnių su apgailestavimu konstatuoja jau ne kartą minėtas C. J. Krebsas (2006), bene labiausiai patyręs ir garsiausias ekologijos metodologas, aštresniams žvilgsniui yra akivaizdus konceptualusis ir metodologinis daugumos ekologinių modelių skurdumas, atitrūkimas nuo realybės. Jie greičiau klaidina mokslinę visuomenę, nei sprendžia iškilusias problemas. Anot C. J. Krebs (1988), „matematinis modeliavimas gali atrodyti geidžiamiausia tyrimų strategija, bet gražikų populiacijų dinamikos tyrimams ji nebuvo tinkama, nes nežinojome, kurie iš kintamųjų yra svarbūs. Matematiniai modeliai – ne įrankiai, skirti atradimams, jie negali būti naudojami kaip priemonė logiškai sunkiai įsivaizduojamoms idėjoms atmeti. <...> Abejoju, ar modeliavimo būdu kada nors bus surukta kokių nors naujų ekologinių principų“.

Matematiniai modeliai po šiai dienai nepraranda populiarumo ekologijoje, tačiau pasigirsta vis daugiau autoritetingų nuomonų, jog jie nepateisino kažkada į juos dėtų vilčių. Šiuolaikiniai ekologai pasidaliję į dvi stovyklas: vieni iš jų ir toliau linkę eksplauoti scientistinj požiūrį, priskiriantį matematiniam modeliavimui veiksmingiausio tyrimo metodo vaidmenį, o kiti linkę šį požiūrį kritikuoti, siūlo grįžti prie jau išbandytų tradiciškesnių modelių (konceptualiojo ir skaitmeninio modeliavimo, sisteminės analizės). Daugiausia priekaištų matematinis modeliavimas sulaukia dėl atitrūkimo nuo realybės, menkos aiškinamosios ir taikomosios vertės.

J. R. Plattas, garsus biofizikas, dar 1964 metais paskelbtame straipsnyje, skirtame „tvirtajam samprotavimui“ (angl. *strong inference*), apie matematinio modeliavimo pavojuj rašė: „Šiandien mes skelbiame, kad mokslas nėra mokslas, jei jis nėra kiekybinis. Priežasčių paieškas mes pakeičiame koreliacijomis, o logišką mąstymą – lygtimis. Girdi, matavimai ir lygtys giežtina mąstymą, bet, mano supratimu, jos dažniau daro mąstymą nepriėžastinių ir miglotų, ir gali padėti manipuliuoti mokslu, o ne pagelbėti kritiškai vertinant svarbiausias išvadas. Daugelis, gal net dauguma, didžiujų mokslo tiesų, netgi fizikos ir chemijos, yra kiekybinės, o ne kiekybinės. <...> Jūs galite kišti reiškinius arba į logini langelį, arba į matematinį. Loginis yra stambus, bet stiprus, matematinis – smulkiagrūdis, bet nerimtas, jis yra gražus būdas įvynioti problemą, tačiau nepajėgus sugriebti reiškinio, jei prieš tai šis nebuvo sučiuptas loginiame lange.“

Šių tyrejų pareiškimai gal kiek kategoriški, bet verti įsiklausyti. Tuo labiau kad vienas iš jų, C. J. Krebsas, kažkada buvo žinomas kaip entuziastingas matematinij metodų propaguotojas ir jų specialistas. Manome, reikėtų gerbti šio gyvo klasiko pilietinę poziciją – jis savo pastangas vertina kritiškai, gal net pernelyg, o daugelis jo kolegų, vis dar „žaidžiančių modeliavimą“, arba taip nuodugniai nemasto, arba, dar blogiau, suvokia savo darbo menkavertiškumą, tačiau slepia ji po tariamo mokslinės kauke.

Greičiausiai egzistuoja dar viena, kur kas skaudesnė šio reikalo pusė. Gausūs, dažnai pasirodantys netgi prestižiniuose žurnaluose ekologiniai modeliai ir jų įmantrios formuluotės, keliaukštės lygtys tik iš pirmo žvilgsnio atrodo nekenksminga proto mankšta. Čia gali slypėti ir kitas pavojuj – jie vagia skaitytojo laiką, jų tariamai mokslinis pavidas pradedančiuosius varo į neviltį, palikdamas tokį gilių žaizdų jų sąmonėje, kad jie pradeda bodėtis bet kokia mokslinė literatūra.

Iš tikrujų, ar kas galėjo numanyti prieš 40 ar daugiau metų, kad scientizmas, ši kraštutinė pozityvizmo forma, taip brangiai mums, ekologams, atsieis?!

Apskritai, teko pastebeti, kad biologų pasiklivimas matematiniais metodais yra atvirkščiai proporcings tų metodų išmanymui. Šio vadovėlio autorui bendraujant su kai kuriais Lietuvos ir užsienio matematikais, ne kartą teko patirti, kad jie nemato, kokiu būdu galėtų padėti spręsti mums, ekologams, iškylančias problemas. Jie suvokia, kad jų turimas matematinis aparatas negali būti sėkmingesnai pritaikomas sistemoms, turinčioms tūkstančius detalių ir ryšių, aprašyti. Jie sako: aišku, jūs galite savo objektą supaprastinti, vadovaudamiesi savo patyrimu, palikti tik esminius posistemius ir pagrindinius ryšius, taip jūs palengvinsite modeliavimo procedūrą, bet ar iš to bus kiek naudos, spręskite patys. Kai išaiškėja, kad ekologai dar neturi surinkę reikiamas informacijos apie ketinamą modeliuoti objektą, kad jie, tiesą sakant, dar nežino, kurie posistemiai ir kurie ryšiai yra esminiai, o kurie – ne, jau nekalbant apie funkcijas ir koeficientus, matematikams belieka tik skėsčioti rankomis.

Apibendrinant galima teigti, kad gamtinių ekosistemų ir populiacijų matematinis modeliavimas susiduria su dviem pagrindinėmis problemomis: modeliuojamų sistemų sudėtingumu ir faktinių duomenų trūkumu. Ryžių ar bulvių lauko modeliai, kaip ir laboratorijoje kultivuojamų organizmų populiaciniai modeliai, puikiai aprašo realią situaciją, jie „dirba“, nes šie objektai yra gerokai paprastesni, prieš juos modeliuojant buvo sukaupta patikima ir gausi informacija apie šių organizmų ekologines nišas, jų biologiją bei fiziologiją. Viso to nepasakytume apie gamtines ekosistemas ir populiacijas. Negalima tikėtis, kad matematinis modelis kompensuos pradinių duomenų stygių. Modelis negali būti geresnis už įtrauktus į jį duomenis, jis neužpilda mūsų žinių spragų, netaiso mūsų klaidų ir nedalija patarimų, kaip jų išvengti. Nepatyrę, savo karjerą tik pradedantys ekologai dažnai pernelyg daug tikisi iš modeliavimo, tad paskui tenka nusivilti, tačiau dėl to turbūt nederėtų kaltinti matematikos.

Pagrindiniai sunkumai, su kuriais susiduria ekologai, kuriantys matematinius modelius, – tai modeliuojamų objektų sudėtingumas ir menka faktinių duomenų bazė.

Nėra abejonių, kad daugelis ekologų linkę pritarti C. J. Krebsui – kaip ir jis, jie nusivylę dabartine savo mokslo padėtimi (žr. 1.2.4 skyrelį), ypač nerimauna dėl ekologijos pažangos stokos ir siūlo radikalai keisti metodologiją, kurią ekologai po šiai dienai taiko atlikdami savo tyrimus. Vienas iš galimų pakeitimų – siūlymas (žr., pavyzdžiu, Weisberg, 2006) plačiau taikyti konceptualųjį ir skaitmeninį modeliavimą, kai kuriuos sistemų teorijos pasiekimus (pavyzdžiu, priežastinę ir daugiavariantę analizę). Šių siūlymų autoriai teigia, jog mūsų žinios yra ne kiekybinio, o kokybinio pobūdžio: mes esame nustatę kai kuriuos esminius ryšius ir vystymosi tendencijas, galime daug ką sėkmingai prognozuoti, kai kuriuos procesus sugebame netgi pusėtinai valdyti, bet beveik visais atvejais mūsų prognozės ir rekomendacijos yra paviršutiniškos, ir kitokios šiame etape dėl mūsų nežinojimo jos būti tiesiog negali. Deja, toks šiandien ir modeliavimas, neracionaliomis reikia pripažinti kai kurių ekologų pastangas peršokti į aukštesnį lygį aplenkiant tarpinį, tai tėra tik jėgų, laiko ir finansų švaistymas. Kai paviršutiniškas žinojimas taps detalesnis ir tikslsnis, ateis laikas ir matematiniams modeliams. Žodžiu, šie autoriai kviečia dėl bendrumo ir realizmo aukoti su matematiniu modeliavimu siejamą tikslumą, kurio, atseit, mes niekada nepasieksime.

Kaip į tokius siūlymus reikėtų reaguoti? Manome, reikėtų į juos įsiklausyti, gal net išsamiai aptarti kokiamame nors plataus masto ekologų kongrese, bet tik ateitis parodys, kiek jie yra pagrįsti.

8.4.3. Teoriniai metodai

Visi metodai, kuriuos taiko ekologai, gali būti suskirstyti į tris grupes:

- aprašomuosius,
- eksperimentinius,
- teorinius.

Matematinis modeliavimas ekologijoje tradiciškai laikomas aprašymo įrankiu, nors kuriant matematinius modelius kartais naudojami eksperimentiniai duomenys. Matematiniai modeliai paprastai nevirsta naujomis teorijomis. Šių modelių uždavinys – tikslinti ir apibendrinti faktinius (empirinius) duomenis. Todėl vargu ar būtų teisinga matematinių modeliavimų sutapatinti su teorine ekologija.

Nepatyrusiam skaitytojui gali atrodyti, kad pagrindinė mokslininkų užduotis – kaupti faktus: stebėti, matuoti, eksperimentuoti ir daryti lentelles (ir kuo daugiau skaičių, tuo geriau). Tačiau faktas, jei jis neturi paaiškinimo ir nėra susietas su kitaip faktais į žinių sistemą, apskritai negali būti laikomas moksliniu faktu. Nuogi, nesusisteminti, nepaaiškinti faktai tėra tik niekam nereikalingas „faktų“ sąšlavynas, kuriame gal ir slypi vienas kitas kvapą gniaužiantis atradimas, bet jie paslėpti po tokia beverčio šlamšto krūva, kad net ir turint geriausių norų negali būti ištrauktai į dienos šviesą. Galutinis mokslininkų tikslas – susistemintos žinios, vadinamos **dėsniais ar teorijomis** (Nekrašas, 1993). Gamtos dėsnis, kartais dar vadinamas taisykle, – tai samprata, užfiksuojanti nuolat pasikartojančią ryšį (dėsningumą), kurį mes aptinkame stebėdami gamtos reiškinius ar atlikdami eksperimentus. Dažnai dėsniai, ypač fizikos, yra formuluojami matematine kalba, lygtimis. Teorijos savoka dažniausiai vartojama tada, kai dėsningumai ne tik fiksuojami, bet dar ir pagrindžiami bandymų rezultatais ar pasitelkiant kitus dėsnius ar teorijas.

Bet kokio mokslo uždavinys yra ne tiek kaupti faktus, kiek juos analizuoti ir iš jų kurti vientisas žinių sistemas, vadinamas dėsniais ir teorijomis.

Kaip alternatyva sampratai, kad bet kokiamame moksle yra tiek mokslo, kiek tame yra matematikos, egzistuoja ne mažiau paplitusi ir gal kiek diplomatiškesnė nuomonė, būtent, kad mokslo statusą, arba jo išsvystymo lygį, lemia jo teorinis branduolys, kuris nebūtinai turi būti suformuluotas matematine kalba. Jei teorijos yra gana griežtos (vienareikšmiškos) ir apima visą ar beveik visą tos srities kuruojamą realybės lauką, toji sritis gali būti laikoma griežtu mokslu. Deja, apie ekologiją to pasakyti turbūt negalima.

Teorija priimta laikyti gana plataus pobūdžio žinių sistemas, kurių tikrumu mažai abejojama. Dažniausiai tai buvusios **hipotezės**, kurios stebėjimais ar eksperimentais įgavo tyrėjų pasitikėjimą. Hipotezė – spėjimas, kuris nurodo galimus priežastinius ar funkcinius ryšius, taigi pateikia įvykio, reiškinio ar proceso aiškinimą. Ekologijoje susiklostė gana kurioziška padėtis: teorijomis priimta tituluoti, pavyzdžiu, metapopuliacijų, salų biogeografinių ir neutraliajų (rūšių įvairovės) hipotezes (šiame vadovelyje nė viena iš jų nebuvo aptariama) greičiausiai vien todėl, kad jos suformuluotos gana griežta, matematine, kalba. Tuo

šių hipotezių autoriai turbūt norėjo pasakyti, kad pusė kelio link tikros teorijos jau nueita, kita pusė – atitiktis realybei, teorijos aiškinamoji ir numatomoji vertės, gali palaukti. Per tuos 100 su viršum metų panašių „teorijų“ būta mažiausiai kelios dešimtys, daugumos jų dabar niekas ir nebeprisimena.

Fizikai tinkamomis teorijomis laiko tokias, kurios yra

- sudarytos vos iš vieno ar kelių fundamentinių teiginių;
- bendros, t. y. turi paaškinti didelius faktų masyvus;
- griežtos, arba tokios tikslios, kad jas galima būtų patikrinti kritinių eksperimentų būdu.

Tokie reikalavimai turėtų būti keliami ir biologijos bei ekologijos teorijoms. Skirtumas nebent tik toks, kad tik mažuma rimių tyréjų tikisi, jog šios teorijos bus tokios pat griežtos, kaip ir fizikos, suformulotas matematine kalba. Todėl jas patikrinti visada bus keblu, ir mes būsime priversti turbūt jas atmesti arba priimti, vadovaudamiesi mažesnio ar didesnio, bet ne visiško panašumo į tiesą kriterijumi.

Dėsniai ir teorijos gali būti kuriamos dviem skirtingais būdais – induktyviuoju ir deduktyviuoju (Nekrašas, 1993). Kai tyréjas renka faktus, o vėliau juos apibendrina kokia nors išvada, turime **induktyviųjį apibendrinimą**. Beveik visada tokiu atveju naudojama **dalinė indukcija** (Kondakov, 1975): tyréjas ištiria ne visą gamtoje egzistuojančią tiriamą objektą ar reiškinį aibę, o tik jos dalį, nors apibendrinant paprastai kalbama apie visą jų aibę. Imkime tokį primityvų pavyzdį: tyréjas kurį laiką stebėjo varnas, kas kart užrašydamas dienyne varnos spalvą – „pilka“. Išsitikinęs, kad visos stebėtos varnos yra pilkos, tyréjas daro išvadą: „Visos varnos pilkos.“ Žodyje „visos“ esama to, ko nebuvo duomenyse, tyréjas nestebebėjo visų šios rūšies paukščių, taigi jis „teoretizuoją“, prideda kažką nuo savęs. Šis pavyzdys neblogai iliustruoja induktyviojo apibendrinimo procedūrą, tačiau jis nėra nei dėsnio, nei gero mokslinio teoretizavimo atvejis, nes teiginyje „visos varnos pilkos“ nėra nuorodos į priežastis, kodėl jos pilkos.

Induktyviųjį apibendrinimą ekologijoje yra gana daug. Jie gauti iš stebėjimo būdu surinktų faktų, taikant dalinės indukcijos metodą. Induktyvieji apibendrinimai ir dėsningumų (angl. pattern, regularity) ar taisyklių paieškos – pirmasis žingsnis nuo nuogų faktų link jų sintezės, žinių sistemos. Kitas žingsnis – bandymas paaškinti gautus induktyviuosius apibendrinimus ir dėsningumus. Šiam tikslui keliamos hipotezės. Toliau hipotezės yra tikrinamos kaupiant naujus faktus. Ilgainiui jos arba atmetamos, arba paverčiamos dėsniais ar teorijomis.

10 % taisyklė buvo gauta iš faktinių duomenų, juos apibendrinus. Primename, kad ji teigia, jog iš žemesnio į betarpiską aukštesnį mitybos lygmenį pereina tik 10 % cheminės energijos – toks yra bendrojo energinio efektyvumo vidurkis (P/I , žr. 4.3.2 skyrelį). Šią taisyklę galima vadinti ir vienu iš induktyviųjų apibendrinimų ar ekologinių dėsių, nes aprašo tam tikrą dėsningumą. Kai mes ją dar ir pagrindžiame, vadovaudamiesi termodinamikos dėsniais ir universalija energijos srauto schema, ji virsta teorija.

Panašiai atsitiko ir su daugeliu fizikinių bei cheminių dėsių. Pavyzdžiu, D. Mendelejevo periodinė elementų sistema iš pradžių turėjo tik induktyvaus apibendrinimo statusą, vėliau, atradus kai kurių naujų elementų, kurių savybės sutapo su numatytomis remiantis periodine elementų sistema, ji įgijo dėsnio statusą, bet teorija tapo tik XX amžiuje, kai fizikai suformulavo atomo sandaros teoriją, kuri paaškino, kodėl periodinė elementų sistema yra įgavusi tokį, o ne kitokį pavidalą.

Ar dalinė indukcija pasiteisina? Dažniausiai – taip, nors, tiesą sakant, mokslininkai ir neturi jai alternatyvos, juk absoliučiai visų varnų, kaip ir visų kitų objektų ar reiškinii, ištirti dažniausiai nėra jokių galimybų. Dalinės indukcijos metodas taikomas praktiškai visuose moksluose, taip pat ir ekologijoje. Tą byloja ir dažnai vartojamas **modelinio organizmo** ar **modelinės sistemos** pavadinimas. Tyréjas pasirenka tyrimo (stebėjimo ar bandymo) objektą vadovaudamas prieinamumo, patogumo, paprastumo, pigumo ar kitais motyvais, tačiau gautus rezultatus jis linkęs priskirti ne tik savo objektui, bet visai jų aibei ir net kitų, panašių, bet ne identiškų, objektų klasei. Pavyzdžiu, genetikoje daug bendrų visų gyvujų organizmų dėsningumų buvo atrasta dirbant su mikroorganizmais ir vaisinėmis muselėmis. Ir šiai kartais dalinė indukcija paprastai pasiteisindavo. Tokių pavyzdžių gausu ir ekologijoje, tik čia gal būta daugiau atvejų, kai dalinė indukcija buvo pritaikyta nekorekтиškai, taigi nepasiteisino. Vienas iš pavyzdžių – priešprieša tarp superorganizmo ir individualistinės „paradigmų“ (žr. 1.2.2 skyrelį), atsiradusi todėl, kad vieni tyréjai dirbo su gana nestabiliomis, menkai integruotomis, o kiti – su stabiliomis, integruotomis bendrijomis, ir abi grupės savo patirtį daug nesvarstydamos pritaikė visoms sausumos bendrijoms. Ekosistemos konцепciją,

kuri neabejotinai turi artimą mokslinei teorijai statusą, reikėtų laikyti greičiau sėkmingu nei nevykusiu dalinės indukcijos pritaikymo atveju. Suprantama, prie jos suformulavimo daug prisdėjo Tarptautinė biologinė programa, kurią įgyvendinant buvo tiriamą šimtai skirtingų lokalų tiek sausumos, tiek vandens ekosistemų.

Patys ekologai savo discipliną laiko induktyvia. Tuo norima pasakyti, kad savo uždaviniu jie laiko faktų kaupimą ir induktyviuosius apibendrinimus (8.3 pav.). Tačiau toks tvirtinimas nėra tikslus. Mat, kaip minėta, stebėti ir matuoti viską be tvarkos, o vėliau iš tokio būdu gauto duomenų chaoso išspausti ką nors vertingą, yra netikusi strategija. Prieš imdamasis tyrimą, tyrėjas paprastai jau turi nuomonę apie tai, kokio pobūdžio duomenys jam reikalingi ir kodėl tokie, o ne kitokie. Kitaip tariant, jis savo galvoje jau laiko kažkokią, tegu ir labai miglotą, hipotezę, o gal ir kelias jų. Faktai arba paremia vieną iš jų, arba neparemia né vienos, arba priveda prie išvados, kad hipotezės nėra alternatyvios. Čia reikia pabrėžti, kad ta hipotezė (ar hipotezės) nebūtinai taikoma tik stebimam ar bandomam objektui ar reiškinui – jis gali tarnauti tik kaip modelinis objektas ar reiškinys.

Taigi dauguma ekologų vis dėlto taiko ne induktyvųjį, bet **hipotetinį deduktyvųjį metodą** (8.3 pav.): iš bendro pobūdžio hipotezės dedukcijos būdu gaunama išvada, kuri susijusi su konkrečiu objektu ar reiškiniu ir kurią tyrėjas yra pasišovęs patikrinti. Taigi dedukcija yra priesingas indukcijai veiksmas, nes iš bendro teiginio gaunamas konkretus (Kondakov, 1975; Nekrašas, 1993). Jeigu mūsų minėtam varnų tyrinėtojui, jau sukūrusiam savo „teoriją“, kas nors pranešė, jog matė varną, jis iš savo „teorijos“ išveda (dedukoja), kad ir ši varna **turėtų būti** pilka, nors jis gal niekada jos nematė. Dedukcija, o tiksliau – hipotetinė dedukcinė teorija, leidžia nuspėti ir nestebėtus įvykius ar reiškinius tiek, kiek pasiteisina dalinės indukcijos metodus, taikytas tam ar kitam induktyviajam apibendrinimui išvesti.

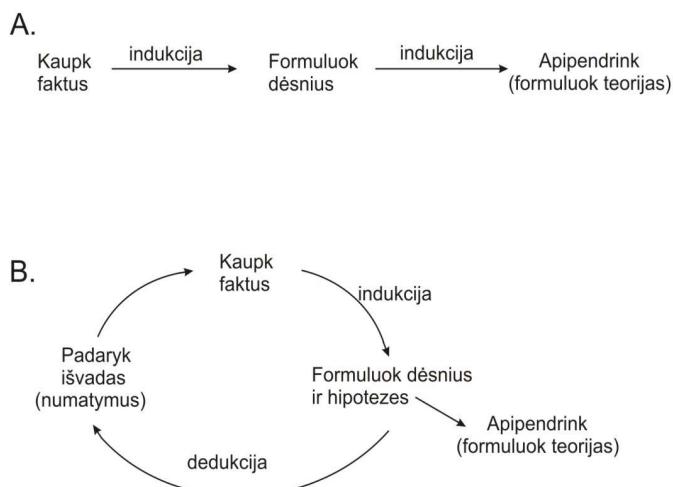
Nors ekologai linkę tvirtinti, kad jų mokslas yra induktyvus, kad jie visada iš pradžių renka faktus ir, tik surinkę jų pakankamai, apibendrina, toks tvirtinimas nėra pagrįstas. Kur kas dažniau jie taiko ne induktyvųjį, o hipotetinį deduktyvųjį metodą.

Tačiau hipotetinis deduktyvusis metodas turi ir indukcijos: hipotezės nėra išgalvojamos, jų paprastai kyla iš faktų, o ir tikrinamos jos pasitelkiant faktus. Taigi moksliniame tyrime indukcija ir dedukcija taip susipina, kad tampa sunkiai atskiriamos. Gal reikėtų pridurti, kad ir buityje mes kasdien šimtus kartų taijome ir indukciją, ir dedukciją, abi jos yra būtini susišnekėjimo elementai.

Hipotetinis deduktyvusis metodas yra panašus į aksiominį metodą, taikomą matematikoje (Nekrašas, 1993). Tačiau nuo pastarojo jis skiriiasi tuo, kad hipotezės nėra neabejotinos tiesos, jas dar reikia tikrinti, be to, ir suformuluotos jos gali būti nebūtinai matematine kalba.

8.4.4. Kodėl ekologams taip sunkiai sekasi atrasti dėsnius ir konstruoti teorijas?

Biologai ir ekologai su pavydu žvelgia į fizikus ir chemikus, nes jų mokslai yra griežti, juose esama nemažai dėsnii ir teorijų, o gyvybės mokslai tuo pasigirti negali. Tiesa, pastarieji turi nemažai induktyviųjų apibendrinimų, kurių pavyzdžiai gali būti ir vadinamosios ląstelės, genetinio kodo teorijos. Gana keblu pasakyti, kokius induktyviuosius apibendrinimus, taisykles ir patvirtintas hipotezes galėtų vadinti dėsniais ir teorijomis ekologai, nes dalis jų šių etikečių iš viso vengia, kiti jomis švaistosi į kairę ir į dešinę. Pavyzdžiui, mes turime 10 % taisykles, Bergmano taisykles (endotermai poliarinėse srityse stambesni už



8.3 pav. A – indukcija paremta tyrimų strategija, kuri dažnai klaidinėja laikoma placiai paplitusia ekologijoje; B – kur kas dažniau ekologų taikoma strategija, vadinama hipotetiniu deduktyviuoju metodu.

jiems artimai gimininingus organizmus iš šiltesnių kraštų) ir dar vieną kitą taisykłę, jos galėtų vadintis ir dėsniai, nes yra pagrastos ir paaiškintos. Užtat induktyvių apibendrinimų ir juos bandančių aiškinti hipotezių mes turime šimtus (Murray, 2001), ir beveik visos jos arba nėra patikrintos (ir netikrinamos), arba pripažįstamos tik dalies ekologų, o kartais – tik pačių jų autoriių. Tokios hipotezės yra vadinamos *ad hoc*, arba proginėmis, **hipotezėmis** (ten pat).

Ekologija jau turi šimtus induktyvių apibendrinimų. Dalis jų yra paaiškinti, taigi paversti sam-pratomis, kurias galima vadinti dėsniais ar net teorijomis. Tačiau tarp apibendrinimų kur kas daugiau tokiai, kuriems paaiškinti yra sukurta po kelias ar net keliolika dar nepatikrintų hipotezių.

Kaip ir kodėl ekologijoje susidarė tokia kuriozinė situacija? Literatūroje galima rasti kelis paaiškinimus. Vienas iš jų tokis: negalima reikalauti, kad ekologai greitai patikrintų hipotezes, nes jų objektas yra susijęs su daugeliu priežasčių; daugiapriežastingumas užkerta kelią sėkmingiems eksperimentams; hipotezės ekologijoje dažnai nėra alternatyvios, jos greičiau papildo viena kitą, nei konfliktuoja, ši aplinkybė kliudo atliki **kritinius eksperimentus**, t. y. tokius, kurie visiems laikams padarytų galą visoms hipotezėms apie tą ar kitą reiškinį, išskyrus vieną, teisingą. Todėl hipotetinis deduktyvusis ciklas (8.3 pav., B) niekaip neįstengia pagaminti galutinio produkto – dėsnio ar teorijos. Reikia pasakyti, kad šiuose pasiteisiniuose esama šiek tiek tiesos, ir tą mes patyrėme kad ir iš to anksčiau pateikto pavyzdžio su baltuoju kiškiu ir kanadine lūšimi. Tačiau ekologai gali pateikti ne vieną pavyzdį, kai kritiniai eksperimentai buvo sėkmingai atliki. Pavyzdžiu, J. R. Powellas ir H. Wistrandas XX amžiaus 8-ajame dešimtmetyje įrodė, kad genetinį polimorfizmą gamtinėse vaisinių muselių populiacijose palaiko aplinkos sąlygų kintumumas, nes kai jis atliekant eksperimentą buvo panaikintas, iki minimumo sumažėjo ir genotipų įvairovė (žr. 3.3.3 skyrelį). Panašiu kritiniu eksperimentu buvo parodyta, kad ir rūšių įvairovė fitoplanktono gildijoje taip pat yra palaikoma aplinkos sąlygų kaitos (U. Sommerio 1984 metais atliktas bandymas; žr. 3.4.3 skyrelį). Kai žemės ūkio kenkėjo populiacijos sprogimas yra numalšinamas introdukavus specifinį šio kenkėjo parazitą ar plėšrūną (žr. 3.5.3 skyrelį) – tai taip pat savotiški kritiniai eksperimentai, anuliavę hipotezes, menkinusias gyvédžių vartotojų vaidmenį populiacijų reguliavime.

Vienas iš ekologijos vystymasi stabdančių kliuvinių – kritinių eksperimentų stoka ir sunkumai, susieti su jų atlikimu. Tačiau netgi ir tais retais atvejais, kai tokie eksperimentai buvo atliki sėkmingai, jų rezultatai anaiptol ne visada hipotezę paversdavo dėsniu ar teorija.

Kad ir kaip būtų keista, šie eksperimentai įtikina ne visus, daugelis iš jų primirštami po 5–10 metų ir visai nepalieka pėdsakų jauniosios kartos kolegų publikacijose. Atrodo, kad ekologai yra ne šiaip skeptikai – šis bruožas būdingas visiems tikriems mokslininkams, jų skepticizmas artimas nihilizmu. Netgi hipotezės, kurios lyg ir nekelia jokių abejonių, nes paremtos gausybe neatremiamos faktinės medžiagos, vis dar nėra traktuojamos kaip teorijos. Jų pavyzdys gali būti ekosistemos koncepcija, palengvinimo ir slopinimo hipotezės (aiškinančios sukcesiją). Tokioje pat situacijoje atsidūrė ir apsidraudimo (angl. *insurance*) hipotezė – samprata apie teigiamą ryšį tarp rūšių įvairovės ir gildijos funkcinio stabilumo bei daugelis kitų. Kokie oponentų argumentai? Gal jiems vis dar trūksta įrodymų? Gal jie turi faktų, prieštaraujančių šioms hipotezėms? Atsakymo mes neturime.

Kita priežastis, paaiškinanti ekologų patiriamus sunkumus kuriant savo disciplinos teorinį branduoli, yra turbūt dar svarbesnė. Tai pagrindinių sąvokų neapibrėžtumas (Looijen, 1998). Niekas dabar jau negalėtų be abejonės balse pasakyti, ką reikėtų vadinti, tarkim, ekosistema, ekologinė bendrija, ekologinė niša, populiacija, funkciniu stabilumu. Juk tai ekologijos kertinės sąvokos, nesutarę dėl jų prasmės, mes tiesiog negalime susišnekėti. Kaip 1997 metais apskaičiavo V. Grimas ir C. Wisselas, ekologijos literatūroje esama 163 skirtinį stabilumo termino apibrėžčių. Todėl šie autoriai siūlo visai atsisakyti šios sąvokos, stabilumo problemą pradėti spręsti nuo nulio. Panašiai yra ir su kitais terminais. Tas faktas, kad kai kurie ekologai (pavyzdžiu, Begon et al., 1996) iš viso vengia vartoti ekosistemos sąvoką, nereiškia, jog jie menkina lokalų medžiagų ciklų vaidmenį. Galimas dalykas, jie tiesiog laiko šią sąvoką su kompromituota, daugiareikšme, beverte metafora.

Su šia problema, be abejo, susiduria visi vadovėlių autoriai. Šiame vadovėlyje mes stengėmės apeiti šią skaudžią temą ir nepateikėme daugybės (sinonimiškų ir ne visai) to paties ekologinio termino apibrėžčių, randamų literatūroje, nesivélēme, mūsų supratimu į bevaicius puristų ginčus, taip vengdami

sukelti painiavą skaitytojo galvoje. Siekėme ir stengėmės suderinti mūsų šiame vadovelyje vartotas definicijas tarpusavyje, antraip susišnekėti būtų buvę sunku. Mums svarbu buvo per daug nenuklysti nuo tos terminijos, kuri buvo vartoama prieš kelis dešimtmečius, kai pliuralizmo ir semantinio chaoso buvo gerokai mažiau. Mažiau todėl, kad egzistavo viena visa apimanti teorija – ekosistemos koncepcija, pagal ją sąvokos buvo įgavusios daugmaž apibrėžtų ar aiškiai numanomą prasmę. Panašiai atsitinka su bet kokiui atskiru žodžiu, kai jis atsiduria prasmingame sakinyje, žodyne pateiktas žodis gali turėti kelias ar net keiliolika prasmį.

Visa tai gal mažai trikdo empirikus, bet yra sunkiai įveikiama kliūtis teoretikų darbe. Vargu ar su tokia padėtimi taikstytusi fizikai ar chemikai, nekalbant apie matematikus. Iš šios, atrodytų, beviltiškos situacijos bus išeita tik tada, kai bus grįžta prie ekosistemos koncepcijos ar kai atsiras nauja visa apimanti teorija, kurią priims visuotiniai autoritetai, o po jų – ir dauguma likusių ekologų. Tiesa, ant tokio slidaus terminologinio pagrindo, kokį mes turime šiandien, naują teoriją kurti bus nepaprastai keblu. Bet kitos, lengvesnės, išeities turbūt nėra.

Dar vienas didžiulis sunkumas, trukdantis ekologams tarpusavyje susišnekėti ir kurti dėsnio ar teorijos statusą turinčius apibendrinimus – teoretikų nesutarimai dėl pagrindinių sąvokų. Jie išnyks turbūt tik tada, kai bus sukurta nauja visa apimanti teorija, priimtina daugumai.

8.4.5. Kuo naudinga gali būti dedukcija?

Skirtingai nuo fizikų, biologai ir ekologai linkę menkinti dedukcijos svarbą ir vaidmenį savo tyrimuose. Ar tai galėjo atsiliepti ekologijos raidai? Apsistokime prie šio klausimo išsamiau. Hipotetinį deduktyvųjį metodą prieš kelis dešimtmečius pagrindė ir išpopuliarino K. Popperis, vienas iškilusiai XX amžiaus filosofų ir metodologų. Jo įtaka gamtos mokslams buvo didžiulė, nors biologijos ir ekologijos metodologijai jis nėra labai reikšmingas. Visų pirmą todėl, kad ir iki jo tyréjai šiose srityse taikė kai kuriuos dedukcijos elementus – kurdavo hipotezes ir jas tikrindavo. Tačiau kai kurių K. Popperio siūlymų biologai ir ekologai priimti neskuba. Pavyzdžiui, jis ragino kelti drąsias hipotezes, neišvedamas tiesiogiai iš stebėjimo, indukciskai. Hipotezių empirinis turinys, teigė K. Popperis, turi būti platus. Smarkiai pranokdamos stebėtus faktus, jos gali būti nesunkiai paneigiamos (falsifikuojamos) naujų stebėjimų ar eksperimentų metu. Žodžiu, K. Popperis ragino neprisirišti prie faktų, nes jie varžo vaizduotę. Taikydamas hipotetinį deduktyvųjį metodą, pirmenybę jis teikė ne indukcijai, o dedukcijai, naujoms drąsioms, gal net beprotiškoms, idėjomis. Nėra abejonės, kad jam imponavo fizikų, ypač A. Einsteino, N. Boro ir kitų teoretikų, pasiekimai. O biologams ir ekologams tokie siūlymai, kaip ir fizikų patirtis, nebuvvo ir po šių dienai daugumai nėra priimtina, jie save laiko indukcionistais, F. Bekono (1561–1626) pasekėjais (Murray, 2001). F. Bekonas pagrindė indukcijos metodą, teikė jam pirmenybę. Jis rašė: „<...> žmogaus protui reikia ne sparnų, o veikiau švino ir svarsčių, kad jie sulaikytų bet kokį jo šuolį ir skrydį.“

Ar tikrai biologams ir ekologams reikia švino ir svarsčių? B. G. Murray (2001), garsus teoretikas, aštriai kritikuoja daugumos ekologų ir evoliucionistų poziciją šiuo klausimu. Jo nuomone, dauguma evoliucinių ir ekologinių „dėsnių“ ar taisyklių yra viso labo induktyvieji apibendrinimai, aprašantys gyvają gamtą, bet ne aiškinantys ją. Tik deduktyvusis metodas gali pateikti atsakymą į klausimą, kodėl gamtos pasaulis yra tokis, o ne kitokis. Tad kodėl biologai taip kratosi dedukcijos, klausia B. G. Murray ir pats atsako: todėl, kad jiems trūksta drąsos ir vaizduotės. Visa tai jie galėtų pasiskolinti iš fizikų. I galimą prieškaštą, neva gyvasis pasaulis yra sudētingesnis už fizikinį ir todėl netinkamas deduktyviajam metodui, jis atsikerta, jog sudėtingą jį yra padarę patys biologai, taikantys neadekvacius metodus. Šiai pozicijai linkę pritarti ir kai kurie kiti ekologai ir evoliucionistai (pavyzdžiui, Lawton, 1999; Lekevičius, 1986, 2002, 2011).

Kas tos „neišvedamos tiesiogiai iš stebėjimo hipotezės“, apie kurias kalba K. Popperis ir B. G. Murray, ir kuo jos gali būti naudingos ekologams? Aiškintis pradékime nuo to, kad matematikoje ir fizikoje figūruoja sąvokos, atspindinčios įsivaizduojamus, realiai neegzistuojančius objektus ar jų savybes. Jų pavyzdys gali būti „taškas“ ir „linija“ geometrijoje, „absoliučiai juodas kūnas“ ir „idealiosios dujos“ fizikoje. Kuo naudingos tokios sąvokos? Atsakoma taip: būdamos savotiška abstrahavimosi nuo realių daiktų savybių forma, jos supaprastina ir palengvina spręsti užduotis. Toks metodas vadinamas **moksline idealizacija** (Kondakov, 1975). Bet ir tai dar ne viskas. Fizikai ypač išpopuliarino dar vieną ty-

rimo metodą, artimą idealizacijai. Tai **loginis**, arba mintinis (angl. *thought*), **eksperimentas**, dar vadinas ir protiniu modeliavimu (angl. *mental modelling*), nes jį atliekant bandoma sumodeliuoti situaciją: „Kas būtų, jeigu būtų...“ Šio tipo eksperimentus sėkmingai taikė Galilėjus, Kepleris, Niutonas, Einšteinas, Boras ir kiti didieji fizikai, jais remiantis buvo sukurtos gerai visiems žinomas fizikinės teorijos. Šis metodas taikomas taip pat matematikoje, sociologijoje, kalbotyroje ir daugelyje kitų mokslo sričių.

Bet neikime taip toli, imkime artimesnį mums pavyzdį, būtent, kaip buvo sprendžiama genetinio kodo problema. Ją 1954 metais bandė įvekti ir garsus fiziikas teoretikas G. Gamovas. Tada jau buvo žinoma, kad nukleorūgštys yra sudarytos iš 4 azoto bazių, nukleotidų, kad nukleorūgštyste yra užkoduota informacija apie pirminę baltymų struktūrą ir kad baltymai sudaryti iš maždaug 20 amino rūgščių. Nebuvo aišku dar, kiek azoto bazių koduoja vieną amino rūgštį. G. Gamovas atliko tokius veiksmus:

$$4^1 = 4,$$

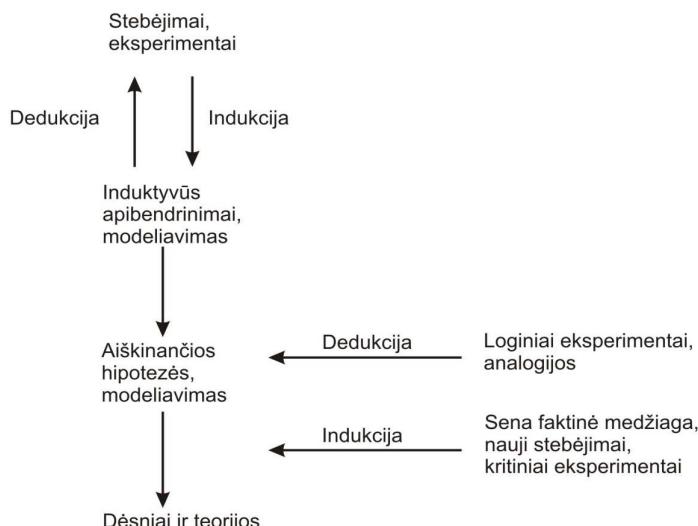
$$4^2 = 16,$$

$$4^3 = 64,$$

$$4^4 = 256.$$

Taip jis gavo gretinių su pasikartojimais skaicių (pavyzdžiui, skirtingu elementu a , b , c gretinių po 2 yra 3^2 : aa , bb , cc , ab , ac , ba , bc , ca , cb). Toliau G. Gamovas, prates atlikti loginius eksperimentus, samprotavo taip: vienlypis ir dvilypis kodas negalimas, nes 4 ir 16 yra mažiau nei 20. Taigi kodas gal yra trilypis, keturlypis, penkialypis ar dar kitoks. Sprendimą G. Gamovas priima suformuluodamas hipotezę: „Gyvybė negali būti išlaidi.“ Todėl kodas **turi būti** trilypis. Šią išvadą, taigi – ir hipotezę, iš kurios ji buvo dedukuota, patvirtino po 7 metų kitų tyréjų atlikti įprasti, ne loginiai, eksperimentai. Šis pavyzdys gerai iliustruoja dedukcijos privalumus, kuriuos taip mėgsta pabrëžti fizikai. Mat G. Gamovas ne tik konstataavo, kad kodas turi būti trilypis, jis pademonstravo ir tai, kodėl jis turi būti tokis, o ne kitoks: vienlypis ir dvilypis kodai yra aiškiai nepakankami, o keturlypis – perteklinis, gamta nera išlaidi. Joks induktivus metodas šito duoti negali, nes nesidomi nerealizuotomis, nors teoriškai svarstytinomis galimybėmis, jis fiksuoja tik patį faktą.

Tik deduktyviuoju metodu paremti tyrimai gali padėti rasti atsakymą į klausimą, kodėl gamtoje vyksta tokis, o ne kitoks procesas iš potencialiai galimų. Tokiu būdu, anot fizikų, galima nuodugniau paaiškinti tiriamą reiškinį. Tačiau tam paprastai reikia atitrūkti nuo faktų, pasitelkti vaizduotę, imtis loginio eksperimento ar kito tipo dedukcijos. Dauguma ekologų nelinkę perimti šios tyrimų strategijas, o bandymus ją taikyti linkę vadinti neturinčiomis pagrindo spekuliacijomis.



8.4 pav. Kai kurie ekologai siūlo taikyti šiek tiek kitokią, nei šiuo metu vyraujanti, tyrimų strategiją: čia dedukcijai būtų skiriamas kur kas didesnis vaidmuo. Panašią metodologiją, beje, taikė Darvinas, ekosistemų koncepcijos autorai, kai kurie ekosistemų evoliucijos tyréjai.

Norėtusi pateikti analogišką pavyzdį iš ekologijos, tačiau čia panašių tyrimų būta nedaug (žr. Murray, 2001; Lekevičius, 2002; Wilkinson, 2003). Šiame vadovelyje taip pat taikėme loginius eksperimentus. Pavyzdžiu, 4.1 poskyryje, remdamiesi ekosistemos koncepcija, tvirtinome, jog be medžiagų ciklo gyvybė negalima. Prie šios išvados ekologai priėjo ne atlikdami iprastą eksperimentą (deja, tokių kritinių eksperimentų jie, atrodo, nedarė; visai galimas dalykas, kad eksperimentą šiuo atveju atliki gana keblu – reikia išnaikinti visus ar bent daugumą skaidytojų kažkokioje gamtinėje ar laboratorinėje ekosistemoje), o darydami loginę prialaidą: „Kas būtų, jei ciklo nebūtų?“ Taigi turime kiek kitokią, nei buvo aptarta, eko-loginių tyrimų strategiją (8.4 pav.): čia dedukcijai skiriama kur kas daugiau vietas.

Apskritai, loginiai eksperimentai taikomi dažniausiai tada, kai iprastą eksperimentą atliki keblu ar ir visai neįmanoma. Tai ypač pasakytina apie gyvybės evoliuciją. Evoliucijos teorija tiesiog nejsivaizduojama be loginių eksperimentų ar kitų dedukcinio samprotavimo būdų.

Todėl neturėtume stebėtis, kad Darvinas taip pat buvo priverstas taikyti deduktyviuosius metodus (žr., pavyzdžiu, Lekevičius, 2009a). Nors jis nesiémė loginio eksperimento, tačiau plačiai taikė artimą šiam deduktyvuijį metodą – **analogijas**. Ypač jam pravertė T. Maltuso samprata apie gyventojų perteklių ir jų kovas dėl išteklių, A. Smito samprata apie konkurencijos bei darbo pasidalijimo vaidmenį ekonominiame progrese. Pasinaudojo jis taip pat ir duomenimis apie selekcininkų vykdomos dirbtinės atrankos vaidmenį išvedant naujas veisles. Kaip žinia, tokios analogijos nieko nepaaiškina, nes paimamos iš svetimos srities, bet jos gali pasufleruoti tinkamą idėją. Tarkim, jei „kova už būvį“ ekonomikoje yra jos variklis ir nebūtinai veda prie visų ekonominiių subjektų ištūmimo, išskyrus stipriausius konkurentus, tai gal panašiai gali būti ir laukinėje gamtoje? Taigi Darvinas gamtinės atrankos teorijos neišvedė pasinaudodamas vien indukcija iš savo duomenų, surinktų per plaukiojimą „Bigliu“, kaip dar dažnai galvojama. Jis ją pradžioje išmąstė, ir tik sukūrės tokiu būdu hipotezę, vėliau iš jos dedukcijos būdu gautas išvadas tikrino pasitelkės gausią faktinę medžiagą.

Dedukcija ypač praverčia tada, kai dėl kokių nors priežasčių kiti metodai (stebėjimo, bandymo) negali būti panaudoti. Evoliucinėje biologijoje dedukcija yra tiesiog neturintis lygiavertės alternatyvos metodas. Loginiai eksperimentai ir analogijų metodas ypač daug gali duoti kuriant sampratą apie ekosistemų evoliuciją. Ši samprata gali būti sukurta sujungus ekosistemų ekologiją su dabartine evoliucijos teorija.

Nagrinėdami galimą ekosistemų evoliucijos eiga (7 skyrius), mes taip pat taikėme deduktyvujį metodą. Iš ekologijos teiginio „Be medžiagų ciklo gyvybė negalima“ dedukavome, kad žemiškoji gyvybė, vos užgimus, irgi **turėjo** įgyti medžiagų ciklo pavidalą. Nepriklausomi duomenys, gauti indukcijos būdu, parodė, kad ši išvada iš tikrujų panaši į tiesą (7.2.1 skyrelis). Be to, darėme prialaidą, jog laisvosios nišos išprovokuoja ir stimuliuoja organizmų, galinčių jas užimti, evoliuciją. Iš kur mes tai žinome? Ne iš faktų, tiesiog samprotavome taip: sumodeliuokime situaciją: „Kas būtų, jei laisvosios nišos išprovokuotų ir stimuliotų evoliuciją“; jei modeliavimo rezultatai ne tik neprieharaus turimiems faktams, bet pateiks jiems daugmaž priimtiną paaiškinimą, tai reikš, jog mūsų prialaida yra (dabartiniu metu) teisinga. Šis modeliavimas leido pusėtinai paaiškinti, kodėl tos ar kitos organizmų grupės atsirado tokiu, o ne kitokiu laiku (7.2 ir 7.3 poskyriai). Joks induktyvusis metodas panašių aiškinimų, kodėl buvo taip, o ne kitaip, nepateikia ir, kaip teigia metodologai, pateikti negali iš principo. Antra vertus, evoliucinėje biologijoje ką nors įrodyti yra ypač sunku, ir tik ateitis parodys, kiek šie paaiškinimai pagrįsti. Jų čia buvo pateikta tik todėl, kad jokių kitų aiškinimų literatūroje, išskyrus retas išimtis, kaip buvo pažymėta, iš viso nesama, ir pati ekosistemų evoliucijos tematika pradėta kiek intensyviau nagrinėti tik pastaraisiais metais.

Kartais galima išgirsti tvirtinant, jog dedukcija biologams ir ekologams nepriimtina, nes jie netaiko aksiominio (teoremų įrodymo) metodo. Toks teiginys nėra visai teisingas, nes juk kiekvienas iš mūsų dedukciją taikome buityje, šimtus kartų per dieną, ji padeda mums susikalbėti. Darvino teorija taip pat dedukcinė, bet ne matematinė, ir mes, biologai, ją ne tik priėmėme, bet ir supratome (nors gal kiekvienas – šiek tiek skirtingai). Tuo labiau negalima tvirtinti, kad griežtesnių nei Darvino konceptualijų ir skaitmeninių modelių dedukcijai taikyti negalima. Netgi kai kurios fizikinės teorijos yra greičiau kokybinio, o ne kiekybinio pobūdžio (Platt, 1964), ir tai netrukdo jomis naudotis.

Skeptiškas biologų požiūris į teorijas, ypač apibendrinamąsias, galėjo atsirasti po liūdnai pagarsėjusių bevaisių diskusijų, pasibaigusiu prieš daugiau nei šimtmetį ir turėjusių filosofinj atspalvij. Prie to prisdėjo ir vyraujantis Vakarų šalyse analitinis požiūris.

XIX amžiaus antrosios pusės biologai nebuvo įvaldė eksperimentinio metodo, juo buvo bodimasi. Atseit, tegu su kolbomis ir mėgintuvėliais terliojasi fizikai ir chemikai, biologų darbo stilius kitas – jie turi tik stebeti gamtą ir atsargiai apibendrinti. K. Bernaras, L. Pasteras ir G. Mendelis sulaužė šią tradiciją, nors ir ne iš karto. Iki griežto mokslo standartų biologijai tetrūko tik matematikos ir deduktyviojo metodo. Darvinas, pats to gal ir nenujausdamas, užtaisė vieną iš šių spragų. Dar vėliau kartu su eksperimentu pamažu išplito matematiniai metodai ir sistemologija. Nepaisant šių istorinių pamokų, dedukcijos kaip naujų teorijų kūrimo strategijos kratomasi ir po šiai dienai, šią galimybę netgi vengiama svarstyti, i darvinizmą žūrima kaip i svarbū, bet pamėgdžioti netinkamą epizodą. Kodėl?

Apie kai kurias mūsų fobijas

Kai kurie biologijos teoretikai, pavyzdžiui, R. Rosenas, savo laiku, dar prieš keliausdešimt metų, tvirtino, kad biologų baimė atlkti loginius eksperimentus ir apskritai dedukcinius samprotavimus, tiesiogiai neišvedamus iš faktinių duomenų, yra paveldėta iš tų tolimų ir ne taip tolimų laikų (XIX amžius – XX amžiaus pirmoji pusė), kai biologijoje virė debatai tarp **vitalistų** ir **mechanistų**; pirmieji tvirtino, kad gyvybei būdingi ypatingi bruožai, tam tikros nematerialios tikslų siekiančios jėgos, nesuvedamos į fizikos ir chemijos dėsnius, o jų oponentai buvo priešingos nuomonės. Debatai nebuvo vaisingi, jie niekur nenuvedė, todėl jiems buvo prikabinta spekuliacijų etiketė. Nuo tų laikų žodžiai „teorijos“ ir „spekuliacijos“ daugeliui iš mūsų tapo sinonimais ir viskas, kas bent kiek siejasi su dedukcija ir ypač su visa apimančiomis (universaliomis) teorijomis ar netgi su bandymais jas kurti, mums sukelia alerginę reakciją ir yra atmetama net nesvarsčius.

Nėra abejonės, kad prie to prisdėjo ir analitinis požiūris, juk suskaldžius daugmaž vientisą gyvojo pasaulio vaizdą į smulkias dalis, nebeliko motyvo kalbėti apie apibendrinamąsias teorijas. Dabar sunku pasakyti, kas buvo priežastis, o kas – padarinys. Žinome tik tai, kad, įsigalėjus šiam matymui, ekosistemos sampratos kaip vienintelės visa apimančios ekologinės teorijos statusas buvo sumenkintas, iš jos mažai kas beliko.

Vitalizmas yra siejamas su **teleologizmu** – požiūriu, jog gamta siekia tam tikrų jai palankių tikslų. Dabartiniais laikais niekas nenori būti apšauktas vitalistu, ši filosofija susikompromitavo, todėl nepopuliarus ir teleologizmas. Nenuostabu, kad Gėjos hipotezė buvo pripažinta kaip teorija tik po to, kai iš jos buvo pašalinta teleologinė dvasia (J. Lovelockas ilgai tvirtino, kad gyvybė ne prisitaikė, o pritaikė negyvają apsuptį). Tačiau idealistinę vitalizmo versiją XX amžiaus antrojoje pusėje pakeitė jo materialistinės formos: holizmas, sistemų teorija, **emerdžentizmas, organicizmas**. Skirtumai tarp šių sampratų nėra esminiai. Pavyzdžiui, holistai, sistemologai ir organicistai linkę pabrėžti visumos prioritetą dalių atžvilgiu; emerdžentistai nuolat kartoja, kad visuma yra didesnė už dalių sumą, taigi visumos savybės negali būti suvestos į atskiroms dalims būdingas savybes ar iš jų išvestos. Suvokti skirtumus tarp šių pozicijų nėra paprasta, tuo labiau kad jos labai siejasi. Priešingoje barikadų pusėje dabartiniu metu yra minėtus mechanistus pakeitę analitikai, kartais dar vadinami redukcionistais ar panašiai. Jie dažnai kaltina savo oponentus, kad šie pernelyg sureikšmina kooperacijos ir mutualistinio pobūdžio ryšius tarp organizmų, kad šie ryšiai nepaverčia populiacijų, ekologinių bendrijų ir biosferos nedalomais superorganizmais.

Mes nesigilinsime į šiuos užsîtęsusius nesutarimus, tuo labiau kad jie buvo pademonstruoti ne kartą. Visos šios istorijos padarinys, anot kai kurių specialistų, buvo tokis: daugeliui biologų ir ekologų gerokai pabodo šie painūs, bevaisiai, niekada nesibaigiantys ginčai tarp metodologų. Nusivylimas pagimdė abejingumą, o vėliau – ir pasidygėjimą, priešiskumą bet kokiems teoretikų bandymams sukurti vieną vienintelę tikrai teisingą metodologiją ar vieną vienintelę bendrają biologijos teoriją.

Kaip teigia J. Lovelockas (1991), ilgainiui tokios ir panašios istorijos užkrėtė biologus fobijomis, kurių neturi kitų gamtos mokslų atstovai, padarė juos dogmatikais, kuriems svarbu išlaikyti nepaliestą nusistovėjusį teorinį branduoli, o ne išsiaiškinti, kaip funkcionaluoja ir evoliucionuoja gyvoji gamta. Ar neatitinko taip, kad kartu su nešvariu vandeniu iš vonios mes išpylėme ir kūdikj? Atsakymo teks palaukti, jî pateiks ateitis.

Prieš 200 metų biologija buvo suprantama tik kaip mokslas apie gyvūnus ir augalus, jų įvairovę, paplitimą ir galimą panaudojimą. Siekta aprašyti, kaip organizmai atrodo, kaip jie auga, dauginasi, vystosi, kuo minta, kuo ypatinga jų elgsena, iš kokių dalių sudarytas jų kūnas, kaip jis funkcionuoja. Vėliau, paskelbus Darvino teoriją, į biologijos akiračių buvo įtraukta dar ir gyvybės istorija, paveldimumas bei kin-tamumas. Biologija darėsi vis platesnė disciplina, nors iki pat XX amžiaus vidurio ji vis dar buvo suprantama tik kaip mokslas apie organizmus, jų individualų gyvenimą. Atsiradus ekosistemos koncepcijai, atėjo ir supratimas, kad svarbų vaidmenį gamtoje atlieka ne tik augalai ir gyvūnai, bet ir mikroorganizmai, kad, be organizmų, svarbūs ir ryšiai tarp jų, kad organizmai yra priklausomi ne tik vieni nuo kitų, bet ir nuo negyvosios apsuptyties, tik su ja sąveikaudami jie tampa gyvi tiesiogine prasme. Buvo sugriauta ilgai statyta siena tarp augalų ir gyvūnų, tarp gyvo ir negyvo, ir prieš biologiją atsivėrė niekados anksčiau nematyta perspektyva. Čia daug prisdėjo ne tik samprata apie ekosistemų, bet ir vėliau atsiradusi Gėjos teorija. Ją pripažinę, ekologai tarsi iš naujo įjungė žalią šviesą visuotiniams sąryšiui, sisteminiam požiūriui bei organicizmui. Bet taip suprasti dabartinę situaciją būtų pernelyg paprasta. Tiek ekosistemos koncepcija, tiek ir jos „sesė“ Gėjos teorija lyg ir priimamos daugumos, bet, kaip tos nelabai pageidautinos viešnios, jų paprašoma neperžengti salono slenksčio, vaišintis virtuvėje kartu su tarnais; o salone kol kas puotauja analitikai – po šiai dienai daugeliui jų gal atrodo, kad kartu su holizmu pro atviras duris į vidų įsiverš ir visai pelnytai anatema virtęs vitalizmas ir teleologizmas.

Tradiciškai mąstančių biologų ir ekologų prisirišimas prie faktų, induktyvių apibendrinimų šiuo metu, visai galimas dalykas, yra stiprus kaip niekad anksčiau. Mat metodologų ir teoretikų bandymai sukurti vieną vienintelę, specifinę biologijos metodologiją ir vieną vienintelę (bendrają biologijos) teoriją ne tik nebuvo sėkmingi – jie, atrodo, dar ir atgrasė biologus nuo panašaus pobūdžio recidyvų artimiausioje ateityje.

Teisybės dėlei reikėtų pažymėti, kad anaipolt ne visas podarvinistinis laikotarpis praėjo po biologijos bendrosios sintezės neigimo vėliava. Pakanka prisiminti kad ir teorinės biologijos sajūdį, kurio vadovu buvo garsus C. H. Waddingtonas (1968–1972) ir kurį parėmė ne mažiau garsus Rokfelerio fondas. Tarp 1966 ir 1969 metų buvo suorganizuoti keturi tarptautiniai seminarai šia tema, juose dalyvavo visas biologijos teoretikų žiedas ir šiaisiai klausimais besidomintys kai kurie žymūs fizikai, chemikai, matematikai, kibernetikai. Kaip teigė C. H. Waddingtonas, pagrindinis šių susitikimų tikslas buvo sukurti „bendrają biologijos teoriją“, griežtumu ir verte artimą tai, kurią turi fizikai. Seminarų dalyviai reiškė nepasitenkinimą redukcionizmo apraiškomis biologijoje, populiacijų genetika kaip darvinizmo pakaitalu, siūlė evo-liucijos teoriją jungti ne tik su genetika, bet ir su individualaus vystymosi teorija, ekosistemų ekologija. Deja, šioms svajonėms nebubo lemta išspildyti, sajūdis iširo po jo vadovo mirties 1975 metais. Seminarų metu taip ir nebubo sutarta, kaip pakeisti nusistovėjusią metodologiją, kad ja remiantis galima būtų tokią bendrają biologijos sintezę realizuoti.

Dabartinė situacija gerokai skiriasi: mes esame kur kas labiau patyrę metodologijos srityje, planas, idėjų gal ir atsirastų, bet jų paklausos, panašu, nėra. Padėtis gal dar blogesnė, nei mes manome – anot P. A. Lawrence (2003), dabartinė mokslinių rezultatų skelbimo politika yra nukreipta prieš tyrejus, stokojančius pažinčių ir landumo. Būtent tokiomis savybėmis dažniausiai ir pasižymi teoretikai. D. M. Wilkinsonas (2006) antrina tvirtindamas, kad jei koks nors tyrejas bandytų dabar imtis ekologijos ar biologijos bendrosios sintezės, jis rizikuotų likti be dotacijų, turėtų iš anksto susitaikyti su mintimi, kad jo straipsniai nesulaiks palankaus recenzentų sprendimo ar nebus cituojami kolegų, o gal jis net praras darbą.

Sunku spręsti, kiek šiuose karštuose žodžiuose yra tiesos. Gerai žinoma, kad dalis mokslininkų vi-sais laikais noriai imdavosi senų, kartu ir metodologinių, tiesų apsaugos. Novatoriai visada būdavo ignorojami ar net persekojami (bent jau kurį laiką), kol aplinka su jų idėjomis apsisprasdavo ar iškildavo nauja mokslininkų karta. Prieš nebyly daugumos spaudimą, vadinamą konjunktūra (ji apraizgiusi visas viešojo gyvenimo sritis ne prasciau nei kokioje nors totalitarinėje valstybėje), kovoti išdrysta vienetai. Istorija palanki ne tiek perspektyvioms idėjoms, kiek užgrūdintoms disidentiškoms asmenybėms, tokioms kaip J. Lovelockas, Gėjos teorijos autorius. Ilgą laiką jo idėjos buvo vadinamos fantastinėmis, nemokslinėmis, netgi pavojingomis, ir bent kiek savo vietą saugantys ir save gerbiantis leidėjai, tarsi susitarę, atmesdavo šio autoriaus siūlomus tekstus net su jais gerai nesusipažinę (Lovelock, 1991).

Nemažai tokį pavyzdžių matome ir tarp Nobelio premijos laureatų, kuriems savo darbus pavyko paskelbti tik po kelių ar net keliolikos nesėkmingų bandymų. O ir paskelbus, pripažinimas ateidavo ne iš karto (Campanario, Acedo, 2004). Beje, pastaraisiais metais pasigirsta raginimų keisti nusistovėjusių mokslininkų darbų skelbimo, reitingavimo ir finansavimo praktiką. Jau dabar kai kurie leidėjai siūlo patiemis autoriams pasiūlyti recenzentus, dar kiti numato galimybę publikuoti elektroninius nerecenzuotus rankraščius, organizuoti atvirus forumus ir panašiai (ten pat). Atsirado netgi žurnalas „Speculations in Science and Technology“. Gal bent tai paspartins ekologijos vystymąsi?

8.4.6. Ar „modernu“ reiškia ir „pažangų“?

Visų mokslinių problemų mokslas niekada neišspręs. Susidorojus su vienomis užduotimis, iškyla naujų, atsakymai į vienus klausimus pagimdo kitų, ir taip be pabaigos. Pavyzdžiui, specialioji reliatyvumo ir didžiojo sprogimo teorijos pateikė atsakymus į daugelį tada dar neatsakyti klausimų, tačiau kartu iškélė naujų problemų. Taip buvo ir yra fizikoje, taip turėtų būti ir ekologijoje. Ir tai normalu. Todėl mums, ekologams, nereikėtų nerimauti, kad dauguma mūsų keliamų klausimų neturi atsakymų. Kur kas blogiau, kad didelė dalis tų klausimų iš esmės yra seni, kai kurieems iš jų – vos ne 100 metų.

Daugelis iš mūsų turbūt linkę manyti, kad mokslas vystosi tolygiai, kad su kiekvienais metais jis vis labiau progresuoja, atmesdamas nepasitvirtinusias tiesas ir pasipildydamas naujesniu, kur kas kokybiškesniu ir gilesniu, žinojimu. Kai kurios leidyklos netgi pageidauja, kad autoriai neduotų nuorodų į senesnes nei 5 metų publikacijas. Taip jos nori pranokti viena kitą naujumu.

Kad toks požiūris perdėm klaidingas, geriausiai žino asmenys, besidomintys mokslo istorija. Niekam nelemta žinoti, kiek jis nežino, to neduota ir mokslininkams. Susidūrė su didžuliais sunkumais, jie, kaip ir daugelis kitų, taiko bandymų ir kladų metodą, ir kartais prireikia keliasdešimties metų, kad ateityi vos ne visuotinis suvokimas, jog buvo eita ne tuo keliu. Ir nieko neturėtų stebinti atvejai, kai apskukus ratą sugrįžtama prie tų idėjų ar požiūrių, kurie buvo populiarūs tarp vyresnės kartos tyrėjų. Tarkim, kažkada bendrijų ekologijoje vyravo superorganizmo idėja, arba holistinis požiūris (1.2.2 skyrelis), paskui jis savo pozicijas užleido individualistiniam, arba analitiniam, dar vėliau įsigalėjo kita superorganizmo idėjos versija – ekosistemos koncepcija, o ją vėl pakeitė individualistinis požiūris. Keturi viražai per keturią ekologų generacijas (beveik 100 metų). Gal tai tik sutapimas, o gal ir ne. Dabar mes vėl susidūrėme su ištisu kalnu sunkiai įveikiamu problemu, tad galima tikėtis naujo posūkio. Kur link?

Kaip buvo minėta (žr. 1.4 pav. ir susijusį tekstą), ekologijos negalima laikyti toli pažengusiu mokslu. Pernelyg didelė ir pernelyg ilgai trunkanti nuomonė apie ekologinius reiškinius ir procesus įvairovė – tai, galimas dalykas, ir nesutarimų dėl ekologijos metodologijos padarinys. Jeigu taip, tada gal reikėtų nedelsiant pradėti siekti konsensuso būtent dėl metodologijos?

Lengvinanti aplinkybė yra ta, kad mes (nors anaiptol ne dauguma mūsų) suvokiame, jog ekologijos atsilikimą nuo kitų gamtos mokslų tikriausiai lemia metodologija. Kaip buvo pažymėta, metodologija – mokslo širdis: mokslas yra toks, kokia yra metodologija. Kūrybinis pradas gerokai nuvertintas, naujų idėjų kratomasi, teorinis pagrindas klampus, sintezę rasti sunku, o nusivylimo, pesimizmo ir skepsio apraiškų atsiranda vis daugiau. Suvokiame ir tai, kad pastaraisiais dešimtmečiais gal buvome per daug prisirišę prie faktų, nedrįsome atlaisvinti savo vaizduotės, drąsiau eksperimentuoti ne tik su populiacijomis ir ekosistemomis, bet ir su idėjomis. Apsikrovę švinu ir svarsčiais, ribojami mums primestų ir mūsų pačių išgalvotų draudimų, mes įstrigome kažkur pusiaukelėje tarp to, ką turėjome, ir to, ko vylėmės. Taigi krizė lyg ir subrendo, o jei yra antitezė, kada nors turės atsirasti ir tezė, taip bent būdavo anksčiau.

Padėtis nebūtų tokia skaudi, jei turimos priemonės nediktuotų tikslų: naturėdami veiksmingų priemonių visoms ekologinėms problemoms tirti, mes apsiribojame tais klausimais, į kuriuos jaučiamės pajėgūs atsakyti. Pirma, atsisakę sisteminio, arba holistinio, matymo, mes, ekologai, atsisakėme ir kažkada sudaryto ambicingo plano pažinti, kaip funkcionuoja gyvoji gamta; dabar esame daugiausia užsiėmę siauro pobūdžio faktų ir dėsningumų inventorizacija. Duomenų bazė auga geometrine progresija, grasindama virsti faktų, hipotezių ir apibendrinimų kratiniu, kurio paslėptas prasmes vargu ar kas pajėgs suvokti. Antra, pernelyg pasitikėdami matematiniais metodais, mes savo tikslus apribojome taip, kad jie būtų prieinami tai matematikai, kurios mes pusėtinai pramokome. Susmulkėjus tikslams, susmulkėjo ir matymas.

Pastaruoju metu atsirado galingų molekulinių metodų, dėl jų įtakos iškilo molekulinė ekologija, kartais vadinama ekologine genetika. Ji pakeitė ir nepaliko nieko iš kažkada klestėjusios klasikinės ekologinės genetikos, kurios pagrindinis tikslas buvo išsiaiškinti paveldimos įvairovės (polimorfizmo) vaidmenį gamtoje. Tarsi „Titanikas“ į užmarštį nugrimzdo ištisa mokslo disciplina su vienais jos puoselėtojais. Be abejo, ji negali ten tūnoti amžius, už kelių ar keliolikos metų bus vėl ištraukta į dienos šviesą, juk genotipų įvairovė nėra mūsų vaizduotės vaisius, tai plačiai paplitęs reiškinys. Ir būtų gerai ją kurti ne nuo nulio, tarsi aną, didžiai nusipelniusių tyrejų, nė būti nebuvvo (deja, kartais taip atsitinka).

Dar įmantresnių molekulinių metodų ir modernesnių kompiuterių atsiradimas pagimdė metageniką, ekogenomiką, arba bendrijų genomiką, su kuriomis kai kurie ekologai sieja viltį sekvenuoti ekosistemas ir taip sukelti revoliuciją ekologijoje bei evoliucijos teorijoje (pavyzdžiu, Dinsdale et al., 2008).

Kad visas šias technologines naujoves galima vadinti moderniomis, niekas neabejoja. Bet galima ginčytis, ar viskas, kas nauja, visada yra ir pažangu. Gal visos šios naujovės – tik gana desperatiški bandymai išsiveržti iš stagnacijos gniaužtų? Neabejotina tik tai, kad kai metodai (ypač visuotinai pripažystami madingais) diktuoja tikslus, o ne atvirkščiai, mokslas tampa sunkiai nuspėjamasis.

Antra vertus, skaitytojo, ypač jauno, neturėtų apimti pesimizmas – su kiekviena karta į mokslą atėina ir naujų vėjų, naujų nuotaikų ir naujų idėjų. Tikėkimės, kad jos bus vaisingesnės nei mūsų, nuo scenos nueinančiųjų.

Apibendrinę visą šiame skyriuje pateiktą informaciją, glaučiai pateikime pagrindinius dalies metodologų pasiūlymus, kaip išvesti ekologiją iš užsitempusios krizės. Taigi siūloma:

1. Susidūrus su daugiaipriežastingumo problema, panašia į tą, kuri iškilo C. J. Krebsui tiriant baltojo kiškio ciklus, reikėtų apsiriboti stebėjimais (koreliacijomis), bandyti taikyti daugiavariantę analizę.
2. Drąsiau kelti hipotezes. Norint jas patikrinti, dažniau atlikti kritinius eksperimentus, tiek lauko, tiek ir laboratorijos sąlygomis.
3. Plačiau taikyti priežastinę analizę ir kitus bendrosios sistemų teorijos metodus.
4. Suderinti ekologinių duomenų bazių nepakankamumą su modeliavimo būdais (išnaudoti visus privalumus, kuriuos teikia konceptualusis ir skaitmeninis modeliavimas).
5. Plačiau taikyti funkcinį požiūrį ir juodosios dėžės principą.
6. Drąsiau ir kūrybiškiau taikyti deduktyvųjį metodą (tiesiogiai nesusietą su turimais faktais loginį eksperimentą, analogijas).
7. Naudojantis fizikų patirtimi, bandyti revizuoti senas ar kurti naujas apibendrinamąsias ekologijos teorijas.
8. Toliau testi bandymus jungti ekologiją su evoliucine biologija.

Skaitytojas tikriausiai suvokia, jog šie receptai atspindi autoriaus poziciją. Kiekvienas ekologas gal pateiktų kitokių receptų, kaip rasti išeitį iš krizės. Dar kiti gal iš viso neįžvelgia jokios krizės. Antra vertus, turint omenyje pastaraisiais metais ekologijoje įsigalėjusią nuomoną įvairovę (nors ji daugiau susieta su konkrečiomis *ad hoc* hipotezėmis ir kur kas mažiau – su metodologijos iššūkiais), šio vadovėlio autorių turbūt turi teisę į savo nuomonę, kuri gal ir nėra originali, bet persmelkta rūpesčio dėl mokslo srities, kuriai jis skyrė didžiąją dalį savo gyvenimo.

Literatūra

- Albertson, R. C., Kocher, T. D. 2006. Genetic and developmental basis of cichlid trophic diversity. *Heredity* 97: 211–221.
- Armalis, S. 2009. *Atmosferos chemija*. Vilnius: VU.
- Arrigo, K. R. 2005. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature* 437: 349–355.
- Ashby, W. R. 1952. *Design for a Brain – The Origin of Adaptive Behavior*. Chapman and Hall, London,
- Azam, F., Malfatti, F. 2007. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nature Reviews Microbiology* 5: 782–792.
- Barnes, B. V. et al. 1998. *Forest Ecology*. 4th ed. New York: John Wiley and Sons.
- Battistuzzi, F. U., Feijao, A., Hedges, S. B. 2004. A genomic timescale of prokaryote evolution: insights into the origin of methanogenesis, phototrophy, and the colonization of land. *BMC Evolutionary Biology* 4: 44 doi: 10.1186/1471-2148/4/44.
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3^d ed. Oxford, etc.: Blackwell Science.
- Belovsky, G. E. et al. 2004. Ten suggestions to strengthen the science of ecology. *BioScience* 54: 345–351.
- Berendse, F., Scheffer, M. 2009. The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin's ‘abominable mystery’. *Ecology Letters* 12: 865–872.
- Berryman, A. A. 1981. *Population Systems: A General Introduction*. New York, London: Plenum Press.
- Berryman, A. A., Kindlmann, P. 2008. *Population Systems: A General Introduction*. 2nd ed. Springer.
- Bjorkman, O., Badger, M. R., Armond. 1980. Response and adaptation of photosynthesis to high temperatures. In: N. C. Turner and P. J. Kramer (eds.). *Adaptation of Plants to Water and High Temperature stress*. New York: Wiley-Interscience, 233–249.
- Bormann, F. H., Likens, G. E. 1967. Nutrient cycling, *Science* 155: 424–429.
- Bormann, F. H., Likens, G. E., Melillo, J. M. 1977. Nitrogen budget for an aggrading northern hardwood forest ecosystem. *Science* 196: 981–983.
- Boyd, P. W. et al. 2007. Mesoscale iron enrichment experiments 1993–2005: Synthesis and future directions. *Science* 315: 612–617.
- Brett, J. R., Groves, T. D. D. 1979. Physiological energetics. In: W. S. Hoar, D. J. Randall, J. R. Brett (eds.). *Fish physiology, Vol. 8. Bioenergetics and growth*. Academic Press, Inc., New York, 279–352.
- Brown, J. H. 1997. *An ecological perspective on the challenge of complexity*. EcoEssay Series Number 1. National Center for Ecological Analysis and Synthesis: Santa Barbara, Ca.
- Campanario, J. M., Acedo, E. 2004. Advantages of two new approaches for scientific e-publishing. 8th ICCC International Conference on Electronic Publishing, Brasilia - DF, Brazil. June 2004, 60–66.
- Canfield, D. E., Rosing, M. T., Bjerrum, C. 2006. Early anaerobic metabolism. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Ser. B* (361): 1819–1836.
- Chapin, F. S., III, Eviner, V. T. 2004. Biogeochemistry of terrestrial net primary production. In: W. H. Schlesinger (ed.). *Treatise on Geochemistry*. Vol. 8. *Biogeochemistry*. Amsterdam, etc.: Elsevier Pergamon, 215–247.
- Clausen, J., Keck, D. D., Hiesey, W. M. 1948. *Experimental studies on the nature of species. Vol. III. Environmental responses of climatic races of Achillea*. Publ. Carnegie Inst. Wash. 581: 1–129.
- Connel, J. H., Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119–1144.
- Cox, C. B. et al. 1973. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. Oxford, etc.: Blackwell Sci. Publ.
- Dajoz, R. 1972. *Précis D'Écologie*. 10ème éd.: Paris.
- Davis, M. B., Shaw, R. G. 2001. Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science* 292: 673–679.
- Dinsdale, E. A. et al. 2008. Functional metagenomic profiling of nine biomes. *Nature* 452(7187): 629–632.
- Dods, W. K. 2002. *Freshwater Ecology: Concepts and Environmental Applications*. San Diego, etc.: Academic Press.

- Duvigneaud, P., Tanghe, M. (Диувиню, П., Танг, М.). 1968. *Biosfera i miesto v nej čeloveka*. Maskva: Progress.
- Falkowski, P. G. 2002. Ocean's invisible forest. *Scientific American* 287(2): 38–43.
- Falkowski, P. G. 2004. Biogeochemistry of primary production in the sea. In: W. H. Schlesinger (ed.). 2004. Treatise on Geochemistry. Vol. 8. *Biogeochemistry*. Amsterdam, etc.: Elsevier Pergamon, 185–213.
- Falkowski, P. et al. 2000. The global carbon cycle: a test of our knowledge of Earth as a system. *Science* 290: 291–296.
- Fenchel, T., Finlay, B. J. 1995. *Ecology and Evolution in Anoxic Worlds*. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press.
- Field, C. B., Chiariello N. R. 2000. Global change and the carbon cycle: The Jasper Ridge CO₂ experiment. In: W. G. Ernst (ed.). *Earth Systems: Processes and Issues*. Cambridge: Cambridge University Press, 297–314.
- Ford, E. B. 1964. *Ecological Genetics*. London, New York: Chapman and Hall.
- Geider, R. J. et al. 2001. Primary productivity of planet earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats. *Global Change Biology* 7: 849–882.
- Givnish, T. J. et al. 2009. Origin, adaptive radiation and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae). *Proceedings of the Royal Society, Ser. B* (276): 407–416.
- Golley F. B. 1993. *A History of the Ecosystem Concept in Ecology: More than the Sum of the Parts*. New Haven, London: Yale University Press.
- Gottschalk, G. 1981. The anaerobic way of life of prokaryotes. In: M. P. Starr et al. (eds.). *The Prokaryotes: A Handbook on Habitats, Isolation, and Identification of Bacteria*. Berlin, etc.: Springer-Verlag, V. 1, 1415–1424.
- Grula, J. W. 2012. Rethinking the paleoproterozoic great oxidation event: abiological perspective. *arXiv*: 1203.6701 (astro-ph.EP).
- Heylighen, F. 2001. The science of self-organization and adaptivity. In: L. D. Kiel (ed.). *The Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. Eolss Publishers Co. Ltd. Oxford. 5(3), 253–280.
- Hilborn, R., Stearns, S. C. 1982. On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. *Acta Biotheoretica* 31: 145–164.
- Hochachka, P. W., Somero, G. N. 2002. *Biochemical Adaptation*. Oxford: Oxford University Press.
- Huey, R. B., Ward, P. D. 2005. Hypoxia, global warming, and terrestrial late Permian extinctions. *Science* 308: 398–401.
- Humphreys, W. F. 1979. Production and respiration in animal populations. *Journal of Animal Ecology* 48: 427–454.
- Jablokov, A. V., Jusufov, A. G. (Яблоков, А. В., Юсуфов, А. Г.). 1981. *Evolucionnoje učenije*. 2 laida. Maskva: Vysšaja Škola.
- James, F. C., McCulloch, C. E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 129–166.
- Johnsson, M. J. 2000. Chemical weathering and soils: interface between the geosphere, hydrosphere, atmosphere, and biosphere. In: W. G. Ernst (ed.). *Earth Systems: Processes and Issues*. Cambridge: Cambridge University Press, 119–132.
- Jordan, C. F., Herrera, R. 1981. Biogeochemical cycles and tropical forests. *American Naturalist* 117: 167–180.
- Kabailienė, M. 1990. *Lietuvos holocenas*. Vilnius: Mokslo.
- Kaplan, I. R., Bartley, J. K. 2000. Global biogeochemical cycles: carbon, sulfur, and nitrogen. In: W. G. Ernst (ed.). *Earth Systems: Processes and Issues*. Cambridge: Cambridge University Press, 278–296.
- Kelly, D. P., Wood, A. P. 2006. The chemolithotrophic prokaryotes. *Prokaryotes* 2: 441–456.
- Kondakov, N. I. (Кондаков Н. И.). 1975. *Logičeskij slovar-spravočnik*. Maskva: Nauka.
- Krebs, C. J. 1988. The experimental approach to rodent population dynamics. *Oikos* 52: 143–149.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd ed. Menlo Park, etc.: Addison Wesley Longman.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 5th ed. San Francisco, etc.: Benjamin Cummings.
- Krebs, C. J. 2006. Ecology after 100 years: progress and pseudo-progress. *New Zealand Journal of Ecology* 30: 3–11.

- Krebs, C. J. 2011. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proceedings of the Royal Society of London. Ser. B* 278: 481–489.
- Labandeira, C. C. 2006. The four phases of plant-arthropod associations in deep time. *Geologica Acta* 4: 409–438.
- Larcher, W. 1976. *Ökologie der Pflanzen*. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. 4th ed. Berlin, etc.: Springer.
- Lawrence, P. A., 2003. The politics of publication. *Nature* 422: 259–261.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177–192.
- Leigh, E. G. Jr., Vermeij G. J. 2002. Does natural selection organize ecosystems for the maintenance of high productivity and diversity? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B* (357): 709–718.
- Lekevičius, E. (Лекявичюс, Э.). 1985. Objasnenije v biologii: popytka sinteza funkcionalo'nogo i pričinno'nogo podchodov. Kn.: R. Pavilionis (red.). *Naučnoje znanije: sistemnyj aspekt*. Vilnius: LTSR mokslų akademija, 119–135.
- Lekevičius, E. (Лекявичюс, Э.) 1986. *Elementy obščej teorii adaptacii*. Vilnius: Mokslas.
- Lekevičius, E. 2000. *Gyva tik ekosistema: ne visai tradicinis požiūris į gyvybės evoliuciją*. Vilnius: Vilniaus universiteto leidykla.
- Lekevičius, E. 2002. *The Origin of Ecosystems by Means of Natural Selection*. Vilnius: Institute of Ecology Publ.
- Lekevičius, E. 2006. The Russian paradigm in ecology and evolutionary biology: pro et contra. *Acta Zoologica Lituanica* 16(1): 3–19.
- Lekevičius, E. 2007. Gyvosios gamtos adaptivumas ir jos prisitaikymo prie antropogeninių pokyčių galimybės (teorinė studija). Monografijoje: M. Žalakevičius (red.). *Biota ir aplinkos kaita, 1 kn.* Vilnius: VU Ekologijos institutas, 8–78.
- Lekevičius, E. 2009a. O niektórych analogijach miezdu evoliuciej ekosistem i razvitiem ekonomiki: ot A. Smita i Č. Darvina do nowiejsich idej. Monografijoje: L. E. Grinin, A. V. Markov ir A. V. Korotkov (ats. red.). *Evoliucija*. Maskva: Librokom, 226–260.
- Lekevičius, E. 2009b. Vacant niches in nature, ecology, and evolutionary theory: a mini-review. *Ekologija* (Vilnius) 55(3–4): 165–174.
- Lekevičius, E. 2011a. A review of and some comments on the attempts to construct an overarching theory of ecosystems plasticity. *Ekologija* 57(4): 137–153.
- Lekevičius, E. 2011b. Ecological Darwinism or preliminary answers to some crucial though seldom asked questions. In: L. E. Grinin et al. (eds.). *Evolution: Cosmic, Biological, and Social*. Volgograd: Uchitel Publishing House, 101–121.
- Lekevičius, E., Loreau, M. 2012. Adaptability and functional stability in forest ecosystems: a hierarchical conceptual framework. *Ekologija* 58: 391–404.
- Lekevičius, E., Ozolinčius, R., Samas, A. 2011. Modeling of temperate forest ecosystems' plasticity limits. *Ekologija* 57: 1–11.
- Lekevičius, E., Salickaitė-Bunikienė, L. 1998. *Lietuvos ekologinės bendrijos ir žmogus*. Plakatų komplėktas. Vilnius: Saulabrolis.
- Lewontin, R. C. 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. New York and London: Columbia University Press.
- Likens, G. E., Bormann, F. H. 1972. Nutrient cycling in ecosystems. In: J. A. Wiens (ed.). *Ecosystem Structure and Function*. Corvalis: Oregon State University Press, 25–67.
- Lindeman, R. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399–418.
- Lindstrom, J. et al. 2001. From Arctic lemmings to adaptive dynamics: Charles Elton's legacy in population ecology. *Biological Reviews* 76: 129–158.
- Looijen, R. C. 1998. *Holism and reductionism in Biology and Ecology*. Dissertation. University of Groningen. <http://dissertations.ub.rug.nl/faculties/fil/1998/r.c.looijen>.
- Loreau, M. 1998. Ecosystem development explained by competition within and between material cycles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* (265): 33–38.
- Lovelock, J. 1991. *Gaia: The Practical Science of Planetary Medicine*. Hong Kong: Gaia Books Limited.
- Lovelock, J. E., Margulis, L. 1974. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere – the Gaia hypothesis. *Tellus* 26: 2–10.

- Mader, S. S. 1998. *Biology*. 6th ed. McGraw-Hill Comp. Inc. (Vertimas: S. S. Mader. 1999. Biologija. II knyga. Vilnius: Alma Littera).
- Madigan, M. T., Martinko, J. M., Stahl, D., Clark, D. P. 2011. *Brock Biology of Microorganisms*. 13th ed. Boston, etc.: Benjamin Cummings.
- Margulis, L., Lovelock, J. E. 1974. Biological Modulation of the Earth's atmosphere. *Icarus* 21: 471–489.
- Martin, J. H. et al. 1994. Testing the iron hypothesis in ecosystems of the equatorial Pacific Ocean. *Nature* 371: 123–129.
- Megonigal, J. P., Hines, M. E., Visscher, P. T. 2004. Anaerobic metabolism: linkages to trace gases and aerobic processes. In: W. H. Schlesinger (ed.). 2004. Treatise on Geochemistry. Vol. 8. *Biogeochemistry*. Amsterdam, etc.: Elsevier Pergamon, 317–424.
- Mesarović, M. D., Macko, D., Takahara, Y. 1970. *Theory of Hierarchical Multilevel Systems*. New York, N. Y.: Academic Press.
- Miller, G. T. Jr. 1996. *Living in the Environment*. 9th ed. Belmont, etc.: Wadsworth Publ.
- Milner, A. M. et al. 2007. Interactions and linkages among ecosystems during landscape evolution. *BioScience* 57: 237–247.
- Morowitz, H. J. 1968. *Energy Flow in Biology*. New York: Academic Press.
- Morowitz, H. J. 1999. A theory of biochemical organization, metabolic pathways, and evolution. *Complexity* 4: 39–53.
- Motuza, G. 2008. *Iš kur atėjome: Žemės ir gyvybės raida*. Vilnius: Vilniaus universiteto Ekologijos institutas.
- Müller, F., Hoffmann-Kroll R., Wiggering, H. 2000. Indicating ecosystem integrity – theoretical concepts and environmental requirements. *Ecological Modelling* 130: 13–23.
- Murray, B. G. 2001. Are ecological and evolutionary theories scientific? *Biological Reviews* 76: 255–289.
- Nealson, K. H., Rye, R. 2004. Evolution of metabolism. In: W. H. Schlesinger (ed.). Treatise on Geochemistry. Vol. 8. *Biogeochemistry*. Amsterdam, etc.: Elsevier Pergamon, 41–61.
- Nekrašas, E. 1993. *Filosofijos išvadas*. Vilnius: Mokslo ir enciklopedijų leidykla.
- Novoselcev, V. N. (Новосельцев, В. Н.). 1978. *Teoriya upravlenija i biosistemy*. Maskva: Nauka.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262–270.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. 3^d ed. Philadelphia, etc.: W. B. Saunders Co.
- Odum, E. P. (Одум, Ю.) 1975. *Osnovy ekologii*. Maskva: Mir (rusų k.).
- Odum, E. P., Barret, G. W. 2005. *Fundamentals of Ecology*. 5th ed. Belmont, CA: Thomson Brooks/Cole.
- Odum, H. T. 1957. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecological Monographs* 27: 55–112.
- Ovington, J. D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. In: *Advances in Ecological Research*. Vol. 1. New York: Academic Press, 103–192.
- Pattee, H. H. 1968. Comments by H. H. Pattee. In: C. H. Waddington (ed.). *Towards a Theoretical Biology. I. Prolegomena*. Edinburgh: Edinburgh University Press, 219–220.
- Pažinimo džiaugsmas. Žemė ir jos gérybės. 1976. Vilnius: Valstybinė enciklopedijų redakcija.
- Petsch, S. T. 2004. The global oxygen cycle. In: W. H. Schlesinger (ed.). 2004. Treatise on Geochemistry. Vol. 8. *Biogeochemistry*. Amsterdam, etc.: Elsevier Pergamon, 515–555.
- Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic Plasticity*. Baltimore, Maryland: John Hopkins University Press.
- Railsback, L. B. 2009. *Some Fundamentals of Mineralogy and Geochemistry*. (e-book). www.gly.uga.edu/railsback.
- Richardson, J. L. 1980. The organic community: resilience of an embattled ecological concept. *BioScience* 30: 465–471.
- Robbins, J. 2004. Lessons from the wolf. *Scientific American* 290(6): 44–49.
- Rohde, K. 2005. *Nonequilibrium Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Salthe, S. N. 1985. *Evolving Hierarchical Systems: Their Structure and Representation*. New York: Columbia University Press.
- Sax, D. F. et al. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 465–471.
- Schlegel H. G., Jannasch, H. W. 1981. Prokaryotes and their habitats. In: M. P. Starr et al. (eds.). *The Prokaryotes: A Handbook on Habitats, Isolation, and Identification of Bacteria*. V.1. Berlin, etc.: Springer-Verlag, 43–82.
- Schlesinger, W. H. (ed.). 2004. *Treatise on Geochemistry*. Vol. 8. *Biogeochemistry*. Amsterdam, etc.: Elsevier Pergamon.

- Schlüter, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford: Oxford University Press.
- Schmidt-Nielsen, K. 1979. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. 2nd ed. Cambridge, etc.: Cambridge University Press.
- Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Shipley, B. 2000. *Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Smith, D. W. et al. 2003. Yellowstone after wolves. *BioScience* 54: 330–340.
- Smith, T. M., Smith, R. L. 2009. *Elements of Ecology*. 7th ed. San Francisco, etc.: Benjamin Cummings.
- Solé, R. V., Montoya, J. M., Erwin, D. H. 2002. Recovery after mass extinction: evolutionary assembly in large-scale biosphere dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B* (357): 697–707.
- Sommer, U. 1984. The paradox of the plankton: fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. *Limnology and Oceanography* 29: 633–636.
- Stetter, K. O. 2006. Hyperthermophiles in the history of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Ser. B* (361): 1837–1843.
- Stevens, W. K. 1990. Biologists add fuel to Yellowstone fire. *Journal of Forestry* 88(6): 27–28.
- Sundquist, E. T., Visser, K. 2004. The geological history of the carbon cycle. In: W. H. Schlesinger (ed.). *Treatise on Geochemistry*. Vol. 8. *Biogeochemistry*. Amsterdam, etc.: Elsevier Pergamon, 425–472.
- Tiessen, H. 2001. Phosphorus budgets. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley and Sons, Ltd. www.els.net.
- Valkiūnas, G. ir kt. 2007. Parazitų sukeliamos ligos globalios klimato kaitos sąlygomis: nauja grėsmė. Rinkinyje: *Biota ir aplinkos kaita*. I knyga. Vilnius, 212–238.
- Vermeij, G. J. 1998. Fossils and the social future of science. *Science* 281:1444–1445.
- Vermeij, G. J. 2004. *Nature: An Economic History*. Princeton: Princeton University Press.
- Waddington, C. H. (ed.). 1968–1972. *Towards a Theoretical Biology*. 1–4 vol. Edinburgh, Chicago: Edinburgh University Press/Aldine.
- Walker, J. C. G. 1980. Atmospheric constraints on the evolution of metabolism. *Origins of Life* 10: 93–104.
- Weiner, J. 1995. On the practice of ecology. *Journal of Ecology* 83: 153–158.
- Weisberg, M. 2006. Forty year of „The strategy“: Levins on model building and idealization. *Biology and Philosophy* 21: 623–645.
- Wetzel, R. G. 1983. *Limnology*. Philadelphia: Saunders.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2nd ed. New York: Macmillan Publishing.
- Wilkinson, D. M. 2003. The fundamental processes in ecology: a thought experiment on extraterrestrial biospheres. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 78:171–179.
- Wilkinson, D.M. 2006. *Fundamental Processes in Ecology: An Earth System Approach*. Oxford, New York: Oxford University Press.
- Willmer, P. et al. 2000. *Environmental Physiology of Animals*. Malden, MA: Blackwell Science.
- Wilson, E. O. et al. 1973. *Life on Earth*. Stamford: Sinauer Associates.
- Woolhouse et al., 2001. Population biology of multihost pathogens. *Science* 292: 1109–1112.
- Zavarzin, G. A. (Заварзин, Г. А.). 1993. Razvitiye mikrobnych soobščestv v istorii Ziemli. Kn.: *Problemy predčeloviečeskoi evoliucii biosfery*. Maskva: Nauka.
- Zavarzin, G. A. (Заварзин, Г. А.). 1995. Smena paradigm v biologii. *Vestnik Rossiiskoi Akademii Nauk* 65(1): 8–23.
- Zavarzin, G. A. (Заварзин, Г. А.). 1999. Individualizm i sistemyj analiz – dva podchoda k evoliucii. *Priroda* 1: 23–34.
- Zavarzin, G. A. (Заварзин, Г. А.). 2000. Niedarvinovskaja oblast' evoliucii. *Vestnik RAN* 70(5): 403–411.
- Žaromskis, R. 1996. *Okeanai, jūros, estuarijos*. Vilnius: Debesija.

Dalykinė rodyklė

A

abstrahavimas, *abstraction* 221–224, 226, 233
 ad hoc hipotezės, *ad hoc hypothesis* 7, 232, 239
 adaptyvioji radiacija, *adaptive radiation* 158, 161, 162, 164, 195, 196, 201, 209, 210
 adaptyvioji zona, *adaptive zone* 157, 204, 205, 208
 adaptyvumas, *adaptability* 10, 22, 49
 aiškinimai
 funkciniai, *functional explanations* 219, 224
 priežastiniai, *causal explanations* 219, 224
 aklimacija, *acclimation* 24, 29
 aklimatizacija, *acclimatization* 24
 albedas, *albedo* 168
 Aleno taisykla, *Allen's rule* 25
 alochtoninės medžiagos, *allochthonous material* 102, 130, 131
 alpiniai, arba kalnų, biomai, *alpine biomes or mountain biomes* 193
 amonifikacija, *ammonification* 177, 179, 206
 anabolizmas, *anabolism* 82, 84
 analitinis požiūris, *analytic approach or "partistic" approach* 9, 15, 16, 196, 217, 218, 220, 223, 236
 analogijų metodas, *analogical method* 213, 235
 anamoksinė reakcija, *anammox* 82, 104, 179, 180, 182, 205, 206
 anglies ciklas, *carbon cycle* 82, 106, 169, 170, 172–174, 189, 225
 antrinė sukcesija, *secondary succession* 55, 129, 136–138, 141, 144–146, 148, 149, 155
 antriniai plėšrūnai, *secondary predators* 123, 124
 apdulkintojai, *pollinators* 61, 62, 159
 aplinkos pasipriešinimas, *environmental resistance* 40, 41, 65–67
 aplinkos talpa, *carrying capacity* 40, 41, 44, 71, 74, 203, 210
 apvelingas, *upwelling* 111, 194
 archéjos, *Archaea or archaebacteria* 106, 107, 179, 183, 198
 arealas, *range* 36, 44, 47, 52, 60, 72, 153, 157, 211
 asimiliacija, *assimilation or gross production* 82, 84, 108, 115, 145–147, 170, 177, 179, 195, 206
 asimiliacijos efektyvumas, *assimilation efficiency* 118
 atmosfera, *atmosphere* 18, 19, 104, 109, 111, 156, 165, 167, 170–172, 174–178, 181–185, 195, 197, 200–203, 210
 atmosferos evoliucija, *evolution of the atmosphere* 201
 atogrąžų ir paatogrąžių krūmynai, *tropical and subtropical scrub (or bush)* 193
 atogrąžų miškas, 55, 57, 94, 97, 98, 103, 134, 137, 157, 160, 168, 172, 176, 186, 194
 drėgnasis, *tropical rainforest* 88, 97, 127, 180, 191, 193, 194
 sezominis, *seasonal tropical forest* 191, 192

Atranka

dirbtinė, *artificial selection* 48, 235
 gamtinė, *natural selection* 20, 35, 37, 40, 48, 59, 75, 116, 119, 155, 157, 195, 209, 235
 sezominė, *seasonal selection* 157
 atsinaujinimo greitis, *turnover rate* 83
 atsinaujinimo trukmė, *turnover time* 83, 95, 103, 106, 170, 182, 187
 atviras vandenynas, *open sea* 83, 84, 103–106, 109, 127, 194
 augalėdžiai, *herbivores* 12, 52, 56, 58–65, 69–71, 73, 74, 78, 112, 114, 118, 119, 121–124, 126, 127, 129, 130, 134, 135, 141, 144, 145, 151, 162, 206–210
 augalų apsauga, *plant protection* 73
 autotrofai, *autotrophs* 78, 82, 84, 179, 183, 189, 190, 199, 200
 azotas
 atmosferinė fiksacija, *atmospheric fixation* 82, 178, 181, 205
 biologinė fiksacija, *biological fixation* 96, 178, 188, 206, 210
 azotą fiksuojančios bakterijos, *nitrogen-fixing bacteria* 61, 62, 83, 144
 azoto ciklas, *nitrogen cycle* 82, 95, 103, 177, 179–182, 184, 189, 205, 206, 225
 azoto trąšos, *nitrogen fertilizers* 181

B

bakteriplanktonas, *bacterioplankton* 109, 130
 bendradarbiavimas žr. kooperacija
 bendarbis energinis efektyvumas, *gross energy efficiency* 119, 123, 125, 126, 230
 bendrijų kaita kaip saviorganizacija, *succession as self-organization* 132, 148, 216
 bendrijų kaita, arba ekologinė sukcesija, *ecological succession* 129
 bendroji adaptacijos teorija, *general adaptation theory* 10
 bendroji sistemų teorija, *general systems theory* 79, 217, 239
 Bergmano taisykla, *Bergmann's rule* 25, 231
 bestuburiai, *invertebrates* 26, 35, 37, 127, 134, 155, 162, 179
 bioenergetinis požiūris, *bioenergy approach or thermodynamic approach* 13, 127
 biofagai žr. gyvėdžiai
 biogenai, *biogenic substances* 76, 78, 81, 83, 85, 88, 89, 91, 93–100, 102–112, 114, 124, 130, 131, 133, 134, 144, 156, 165, 167, 173, 177, 178, 181, 182, 187, 190, 198, 200, 208, 221
 biogeococheminis požiūris, *biogeochemical approach* 223

biologinė įvairovė, *biodiversity* 57, 130, 131, 150, 161, 209
 biomas, *biome* 97, 153, 165, 190–194
 biomasės piramidė, *biomass pyramid* 126, 127
 biosfera, *biosphere* 7, 9, 15, 18, 24, 58, 77, 79, 116, 165–167, 169, 170, 172, 176, 177, 185, 187, 190, 195, 200, 202, 203, 210, 212, 236
 biotinė homogenizacija, *biotic homogenization* 57
 biotinė trauka, *biotic attraction* 43, 45, 65, 217
 biotinis atostūmoris, *biotic repulsion* 42, 43, 55, 65
 biotinis potencialas, *biotic potential* 39, 40

C, Č

cefalizacija, *cephalization* 210
 celuliozė, *cellulose* 63, 88, 89, 94, 100, 103, 115, 118, 179, 211
 chemoautotrofai, *chemosynthesizers* 78, 84–86, 99, 100, 108, 109, 114, 122, 169, 179, 180, 181, 198, 205
 aerobiniai, *aerobic* 109, 190, 203, 204
 anaerobiniai, *anaerobic* 109, 195, 198, 199, 201
 chemoklinas, *chemocline* 98, 99
 chemosintezė, *chemosynthesis* 58, 84, 85, 98, 100, 102, 108, 169, 190, 198, 200, 210
 cirkadiniai ritmai, *circadian rhythms* 21
 čiaparalis, *chaparral* 139, 140, 149, 193

D

dalinė indukcija, *incomplete induction* 11, 230, 231
 darbo pasidalijimas, *division of labor* 45–47, 79, 91, 235
 daugipriėžastingumas, *multicausality* 219, 222, 225, 232, 239
 daugiavariantė analizė, *multivariate analysis* 220, 229, 239
 daugiaveiksnė hipotezė, *multi-factor hypothesis* 65–67
 dauginimosi efektyvumas, *efficiency of reproduction* 37, 38, 210
 daunvelingas, *downwelling* 111
 deduktyvusis metodas, *deductive method* 196, 213, 223, 233–236, 239
 degazacija, *degassing* 171, 173, 174
 deguonies ciklas, *oxygen cycle* 169, 171, 172, 189, 202
 delta, *delta* 194
 demografinis sprogimas, *demographic explosion or population explosion* 74
 denitrifikacija, *denitrification* 82, 83, 94–96, 99, 104, 179–182, 205, 206
 denitrifikatoriai, *denitrifiers or denitrifying bacteria* 103, 107, 179, 180, 205
 dėsniai, *laws* 116, 128, 215, 219, 229–231, 233, 236
 dešimties procentų taisykla, *10 % rule* 114, 116, 125, 128, 230
 detritis, *detritus* 76, 78, 83, 85, 88, 102, 103, 106–109, 112, 114, 119, 120, 122, 133, 136, 141, 144, 146, 151, 156, 179, 184, 188, 203
 detritofagai žr. skaidytojai

didysis aplinkos oksidavimas, *great oxygenation event* 199, 200
 dimetilsulfidas, *dimethyl sulfide* 184
 dirvodara, *soil formation* 129, 133, 135, 136, 154
 dirvos erozija, *soil erosion* 96, 97, 109, 136, 137, 142, 147, 150, 167, 168
 dirvožemis, *soil* 88, 92, 97, 129, 133–136, 140, 144, 145, 147, 148, 156, 166, 208, 211
 dykuma
 karštoji dykuma, *hot desert* 192
 šaltoji, *cold desert* 192
 dūlėjimas, *weathering* 82, 96, 135, 136, 167, 173, 174, 176, 177, 186, 187
 dumbliai, *algae* 58, 63, 78, 82–86, 98, 100, 122, 134, 151, 158, 169, 173, 182, 189, 201

E

edafiniai (dirvos) veiksnių, *edaphic factors* 76, 79, 149
 ekologinė bendrija, *ecological community* 7, 9, 12, 16, 18, 50, 79, 116, 125, 126, 142, 148, 149, 151, 162, 163, 195, 197, 207, 217, 236
 ekologinė genetika, *ecological genetics* 9, 10, 48, 239
 ekologinės krizės, *ecological crises* 198–201, 210, 211
 ekologinės piramidės, *ecological pyramids* 129, 141, 161, 163, 195, 196, 206–210
 ekologiniai ekvivalentai, *ecological equivalents* 57, 192, 193
 ekosistema, *ecosystem* 7–15, 76–79, 82, 83, 85, 88, 92, 94, 95, 98, 100, 103–106, 111–114, 120, 122–129, 132, 134, 138, 139, 141, 148–151, 160, 161, 163, 165, 167, 172, 176–178, 183–185, 189, 190, 195–197, 199, 201, 209–214, 218, 219, 221–225, 227, 228, 231, 232, 234, 235, 237
 ekosistemos samprata, *ecosystem conception* 13–15, 79, 83, 122, 128, 166, 196, 216, 222, 223, 236
 ekosistemų evoliucija kaip saviorganizacija, *ecosystem evolution as self-organization* 195
 ekosistemų funkcinė konvergencija, *functional convergence of ecosystems* 103, 127, 128, 130, 151, 160, 162, 165, 195, 209
 ekotipai, *ecotypes* 25, 47, 48
 ekstrapoliacija, *extrapolation* 227
 ektomikorizė, *ectomycorrhiza* 61
 ektotermai, *ectotherms* 26–35, 118, 119, 123, 125
 elektronų akceptorius, *electron acceptor* 84–86, 103, 198, 201
 elgesenos reakcijos, *behavioural reactions* 24, 30
 emerdžentizmas, *emergentism* 236
 endeminė rūšis, *endemic species* 36, 60, 130, 157–159, 161, 162, 164
 endomikorizė, *endomycorrhiza* 61
 endosimbiozės teorija, *endosymbiotic theory* 175, 206
 endotermai, *endotherms* 26, 29, 31–35, 118, 119, 125, 231
 energijos piramidė žr. produkcijos piramidė
 energijos srautas, *energy flow* 8, 12, 13, 76, 77, 79, 116, 119, 124–126, 165

- entropija, *entropy* 116
 epifitai, *epiphytes* 64, 127, 158
 epilimnionas, *epilimnion* 98–100, 102
 estuarija, *estuary* 184, 194
 eufotinė zona, *euphotic zone* 99, 104, 111
 eukariotas, *eukaryote* 206
 euribiontai, *eurybionts* 22
 eutrofifikacija, *eutrophication* 97, 132, 187
 evaporacija, *evaporation* 167
ž
 ežerai
 vandens sąmaiša, *mixing of water* 102, 106, 109, 131
 vandens susisluoksniavimas, *stratification of water* 100, 104, 105
 ežeras, *lake* 12, 13, 56, 77, 83, 97, 100, 102, 103, 113, 130–134, 155, 157, 162, 163, 168, 227
 distrofinis, *dystrophic* 131
 eutrofinis, *eutrophic* 131
 mezotrofinis, *mesotrophic* 130, 131
 oligotrofinis, *oligotrophic* 130, 131
 vystymosi fazės, *stages of succession* 130
- F**
 fenotipas, *phenotype* 19, 20
 fenotipinis plastišumas, *phenotypic plasticity* 20, 21, 23, 28, 29
 fermentacija žr. rūgimas
 filogenezė, *phylogeny* 195, 209, 223
 fitoplanktonas, *phytoplankton* 43, 52, 56, 83, 100, 104–106, 109, 122, 127, 129–131, 156, 157, 189, 232
 fosforo ciklas, *phosphorus cycle* 82, 186, 187
 fotoautotrofai, *photoautotrophs* 8, 78, 84–86, 99, 104, 109, 114, 169, 173, 189, 198, 199–202, 204
 aerobiniai, *aerobic* 86
 anaerobiniai, *anaerobic* 99, 100, 195
 fotosintetinančios sierabakterės, *photosynthetic sulphur bacteria* 82, 85, 86, 100, 178, 189, 200, 204, 205
 fotosintezė, *photosynthesis* 19, 29, 52, 58, 62, 63, 84–86, 88, 96, 98, 100, 102, 116, 145, 169, 171, 174, 176, 200, 202, 219, 221
 anoksigeninė, *anoxygenic* 98, 183, 189, 190, 195, 200, 210
 oksigeninė, *oxygenic* 82, 86, 169, 190, 195, 200, 202, 203, 210
 funkcių hierarchija, *functional hierarchy* 79, 217, 219, 223
 funkcinės karalystės, *functional kingdoms* 78, 79, 195, 199, 223
 funkcinis požiūris, *functional approach* 76, 127, 128, 130, 151, 161, 163, 165, 222–224, 239
- G**
 gaisrai, *fires* 66, 137–140, 149, 155, 170, 172, 176, 193, 203
 galutinis elektronų akceptorius, *final electron acceptor* 84–86, 198, 205
 gamintojai, *producers* 12, 76–79, 81–85, 88, 91, 92, 98–100, 102–104, 108, 112–114, 119, 121–127, 129, 130, 131, 134, 141, 151, 155, 169, 170, 172, 177–180, 182, 183, 186, 187, 189, 190, 195, 198–201, 203–206, 209, 221
 Gėjos teorija, *Gaia theory* 165, 168, 175, 202, 203, 237
 geležies ciklas, *iron cycle* 82, 188
 geležių oksiduojančios bakterijos, *iron-oxidising bacteria* 82, 100, 188
 geležių redukuojančios bakterijos, *iron-reducing bacteria* 82, 98, 188
 generacijos trukmė, *generation time* 37, 39, 40, 156, 157
 genetinė įvairovė, *genetic diversity* 47, 48
 genetinis polimorfizmas žr. genetinė įvairovė
 genofondas, *gene pool* 75
 genotipas, *genotype* 20, 21, 23, 25, 35, 39, 44, 47, 48, 72, 155, 157, 211
 gildija, *guild* 50, 52–55, 66, 70, 122, 123, 157, 161–163, 210, 223, 226, 232
 gimstamumas
 absoliutusis, *absolute birth rate* 36
 santykinis, *relative birth rate* 36, 37
 gyvėdystė, *phagotrophy* 58, 59, 64, 206, 210
 gyvėžiai, *biophages* 12, 58, 70, 75, 78, 84–86, 88, 91, 92, 99, 109, 112, 114, 120–125, 129, 136, 144, 145, 151, 163, 195, 206, 232
 gyvenimo lentelė, *life table* 38, 65, 66
 grybašknė žr. mikorizė
- H**
 heterotrofai žr. vartotojai
 heterotrofinė sukcesija, *heterotrophic succession* 155
 hidrosfera, *hydrosphere* 178, 195, 197, 202, 203
 hipolimnionas, *hypolimnion* 98–100, 102
 hipotetinis deduktyvusis metodas, *hypothetical-deductive method* 231, 233
 hipotezės, *hypotheses* 14, 17, 65, 130, 144, 175, 194, 202, 205, 213, 214, 216, 220, 226, 229–233, 238, 239
 holistinis požiūris, *holistic approach* 7, 16, 18, 216–218, 220, 238
 holizmas, *holism* 216, 236, 237
 holocenas, *Holocene* 129, 152, 154
 homeostazė, *homeostasis* 15, 23, 32, 116, 176, 216
 Hubbard Brooko ekosistema, *Hubbard Brook ecosystem* 14, 96, 103, 213, 217, 218
 humusas, *humus* 88–91, 93–97, 103, 133, 134, 136, 156, 170, 203
- I, I, J**
 individualistinė samprata, *individualistic conception* 11, 149, 151
 individų pasiskirstymas erdvėje, *distribution of individuals* 43
 induktivieji apibendrinimai, *inductive generalizations* 213, 230, 233
 infiltracija, *infiltration* 167, 168
 interpoliacija, *interpolation* 227
 introdukcija, *introduction* 24, 57, 71, 72, 142, 162
 invazinė rūšis, *invasive species* 57

išgyvenamumas, *survivorship* 38
 išteklių pasidalijimas, *resource partitioning* 52–54,
 55, 70
 įlanka, *bay, gulf* 194
 juodosios dėžės principas, *black box principle* 222,
 223, 239

K

K strategai, *K-strategists* 40
 kalcifikacija, *calcification* 173, 176
 karštojo lopšio hipotezė, "hot cradle" hypothesis 198
 katabolizmas, *catabolism* 82, 84, 85, 114, 115
 kertinė rūšis, *key species* 70, 142
 kiekybinė strategija, *quantitative strategy* 24, 30
 klimaksas, *climax* 12, 129, 134, 146, 148–150, 155
 klimaksinis, arba brandus, miškas, *climax forest* 129,
 138
 koadaptacija, *co-adaptation* 59, 72, 154, 195
 koevoliucija, *co-evolution* 59, 60, 72, 195, 196
 kohorta, *cohort* 38
 kokybinė strategija, *qualitative strategy* 24, 30
 kolonija, *colony* 11, 45, 46
 komensalizmas, *commensalism* 64, 65
 komplementacija, *complementation* 47, 50, 55, 144,
 145
 tarprūšinė, *interspecific* 53
 vidurūšinė, *intraspecific* 48
 kondensacija, *condensation* 167, 184
 konformistai, *conformists* 27
 konkurencija
 tarprūšinė, *interspecific competition* 10, 14, 50, 52,
 55
 vidurūšinė, *intraspecific competition* 10, 41, 43, 44,
 48, 55, 66, 74
 konkurentų ištūmimo principas, *competitive
 exclusion principle* 55, 56, 58
 kooperacija, *cooperation* 43–46, 55, 184, 196
 vidurūšinė, *intraspecific* 43
 koraliniai rifai, *coral reefs* 63, 163, 178, 194
 koreliacijos, *correlations* 143, 219, 220, 225, 228, 239
 kritinis eksperimentas, *crucial experiment* 230, 232,
 235, 239
 kūdra, *pond* 76, 121, 122, 194, 224
 kvėpavimas, *respiration* 19, 27, 32, 34, 82, 84, 85, 94,
 111, 113–116, 118, 120, 124–126, 145–147, 170–
 172, 174, 176, 179, 190, 198, 200–203, 206
 aerobinis, *aerobic* 85, 86, 115, 169, 170, 176, 178,
 195, 201, 202, 203, 210
 anaerobinis, *anaerobic* 82, 85, 115
 geležinis, *iron* 85
 karbonatinis, *carbinate* 85
 manganinis, *manganese* 85
 nitratinis, *nitrate* 85, 179
 nitritinis, *nitrite* 180
 sierinės, *sulphur* 85
 sulfatinis, *sulphate* 85

L

lagūna, *lagoon* 194
 laisvoji energija, *free energy* 116

laukinis genotipas, *wild genotype* 48
 ligninas, *lignin* 64, 86, 88, 89, 94, 103, 115, 118, 156,
 179, 202, 203, 211
 litifikasiacija, *lithification* 173, 174, 188
 litosfera, *lithosphere* 18, 165, 195, 197, 202, 203, 210
 loginis eksperimentas, *thought experiment* 213, 234–
 236, 239

M

makija, *maquis shrubland* 193
 makroelementai, *macroelements* 81, 177, 187
 makrofitai, *macrophytes* 98, 112, 122, 130, 131
 mangano ciklas, *manganese cycle* 82
 mangrovių pelkė, *mangrove* 194
 mārsa, *marsh* 194
 matematinis modeliavimas, *mathematical modelling*
 10, 15, 17, 69, 166, 216, 225–229
 mažieji ciklai, *mini-cycles* 85
 mažoji sukcesija, *mini-succession* 155, 156
 mechanistai, *mechanicists* 236
 medžiagų ciklas, *nutrient cycle* 8, 12, 13, 15, 18, 76–
 79, 81, 82, 92, 94, 96–100, 102, 105, 107, 111,
 113, 116, 128, 130, 131, 135, 136, 141, 147, 161,
 165, 184, 190, 195–199, 201, 204, 205, 208–211,
 222, 232
 medžiagų ciklo efektyvumas, *nutrient cycle efficiency*
 83, 106, 147
 metabolinė šiluma, *metabolic heat* 30, 31, 32, 34
 metabolizmo intensyvumas, *intensity of metabolism*
 27–30, 32, 34, 118, 119, 147
 metalų ciklai, *metal cycles* 82, 187
 metamorfizmas, *metamorphism* 174
 metapopuliacija, *metapopulation* 36
 metodologija, *methodology* 8, 9, 14, 16, 69, 172, 175,
 176, 205, 213–216, 218, 220, 223, 225, 229, 233,
 234, 236–239
 mezokosmas, *mesocosm* 14, 224–226
 mikorizė, *mycorrhiza* 61, 62, 97, 186
 mikroelementai, *microelements* 81, 187
 mikrokosmas, *microcosm* 14, 92, 146, 224, 226
 minimalus kritinis tankis, *minimal critical density* 44
 minimalusis metabolizmas, *minimal metabolism* 31
 minimumo dėsnis, *law of the minimum* 83, 189
 mirtingumas
 absoliutusis, *absolute death rate* 37
 santykinis, *relative death rate* 37
 mitybos grandinės, *food chains* 114, 119, 120, 123,
 124, 182, 184, 188
 gyvėdžių, *of biophages* 119, 120
 skaidytojų, *of detritophages* 119, 120
 mitybos lygmenys, *trophic levels* 12, 114, 116, 119,
 122–126, 128, 142, 151, 207, 208, 210, 223, 226
 mitybos tinklai, *trophic webs* 15, 114, 120, 122, 123,
 148, 214, 221
 modelinės sistemos, *model systems* 230
 modeliniai organizmai, *model organisms* 230
 modelis, *model* 12, 49–51, 74, 77, 78, 124, 126, 143,
 172, 206, 224–228, 235
 konceptualusis, *conceptual* 50, 51, 81, 91, 143,
 167, 183, 186, 188, 225, 226

- matematinis, *mathematical* 12, 17, 51, 213, 225–229
 skaitmeninis, *numeral* 126, 169, 181, 185, 188, 225
 mokslinė idealizacija, *scientific idealization* 233
 monoklimakso samprata, *mono-climax concept* 129, 149
 morfologinė adaptacija, *morphologic adaptation* 25
 mutualizmas, *mutualism* 60, 64, 97, 178
 netiesioginis, *indirect* 65, 68
- N**
 naktinis sąstingis, *daily torpor* 34
 neorganinės maisto medžiagos žr. biogenai
 nepasisavinta energija, *unutilised energy* 114
 nepusiausvirasis požiūris, *non-equilibrium approach* 149
 niša
 abiotinė, *abiotic niche* 49, 50, 51, 70
 biotinė, *biotic niche* 49, 50
 daugiadimensė, *multidimensional niche* 51
 ekologinė, *ecological niche* 48–51, 55, 66, 127, 157, 211, 222, 223, 228, 232
 fundamentinė, *fundamental niche* 52
 individuo, *individual niche* 50
 laisvoji, *vacant niche or vacant ecospace* 52, 129, 141, 156–158, 160, 161, 163, 164, 195, 201, 204–209, 211, 235
 realizuotoji, *realized niche* 52
 nišos plotis, *niche breadth* 52
 nitratų amonifikacija, *nitrate ammonification* 180
 nitrifikacija, *nitrification* 179–181, 190
 nitrifikatoriai, *nitrifiers or nitrifying bacteria* 83, 96, 103, 107, 179, 180, 205, 206
 nitrifikatorių denitrifikacija, *nitrifier denitrification* 180
 nuokritos, *debris* 65, 76, 88, 89, 91, 95, 112, 115, 124, 156, 170, 208
 nuotekis, *run-off* 83, 88, 95, 96, 167, 168, 184, 187
- O**
 Olio principas, *Allee's principle* 44
 optimumas, *optimum* 19–23, 26, 30, 31, 33, 34, 50, 105, 144, 153, 154, 177
 pagalbinis, *subsidiary* 23
 pagrindinis, *main* 23, 26
 organicizmas, *organicism* 236, 237
- P**
 paatogrąžių miškas, *subtropical forest* 192
 paklotė, *litter* 88–91, 94, 96, 97, 156
 palengvinimo hipotezė, *facilitation hypothesis* 129, 143–145
 pampa, *pampa* 139, 192
 parazitai, *parasites* 10, 38, 40, 41, 49–52, 58–60, 65–68, 70–75, 78, 114, 119, 120, 122, 123, 125, 126, 141, 206
 parazitoidai, *parasitoids* 58, 73
 pasisavinta energija, *utilized energy* 114, 125
 patogenai, *pathogens* 55, 58, 73, 74
 paviršiniai vandenys, *surface water* 93, 98, 106, 135, 173, 187, 200
 pelkė, *wetland, bog* 13, 99, 103, 131, 132, 184, 194
 pesumumas, *pessimum* 20, 21, 23, 26
 pirminė asimiliaciją, *primary assimilation or primary gross production* 125, 126
 pirminė produkcija, *primary production or primary net production* 12, 13, 84, 94, 98, 102–104, 106, 109, 123–128, 131, 165, 171–173, 178, 186, 188, 189, 194, 210
 pirminė sukcesija, *primary succession* 129, 133–137, 141, 144–146, 153, 210
 pirminiai plėšrūnai, *primary predators or secondary consumers* 123, 124, 126, 141, 206, 208, 209
 planktono paradoksas, *paradox of plankton* 56, 66
 plastišumas, *plasticity* 19, 22, 25, 48, 49
 plastišumo ribos, *plasticity limits* 22, 23, 35
 plėšrūnai, *predators or carnivores* 10, 12, 34, 38, 40, 41, 45, 46, 49–52, 58–60, 65–74, 78, 91, 112, 114, 118–120, 123, 126, 127, 129, 130, 134, 135, 141, 142, 144, 151, 162, 163, 207, 209, 210, 217, 218, 221
 plėšrūno ir grobio ciklai, *predator-prey cycles* 68, 69
 poliklimakso samprata, *poly-climax concept* 129
 populiacija, *population* 9, 22, 36–38, 40–42, 44, 48–50, 52, 56, 59, 60, 66–75, 86, 115, 142, 155, 157, 158, 161, 209, 210, 217, 232
 populiacijos
 augimo greitis, *growth rate* 37, 39, 40
 dydis, *size* 36, 37, 40, 41, 67, 71, 74, 148, 217
 eksponentinis augimas, *exponential growth* 39
 logistinis augimas, *logistic growth* 40, 41
 tankis, *density* 36, 41, 42, 45, 67
 pozityvizmas, *positivism* 214–216, 228
 preadaptacija, *preadaptation* 21–23
 prerija, *prairie* 11, 106, 127, 139, 140, 192
 priežasčių ir padarinių žiedas, *cause-consequence ring* 221
 priežastinė analizė, *causal analysis* 219, 221, 229, 239
 priežastinis laukas, *causal field* 221
 priežastis, *cause* 8, 53, 54, 60, 65, 66, 69, 74, 85, 89, 112, 114–116, 119, 135, 138, 151, 154, 161, 164, 175, 200, 213, 216, 217, 219, 220–222, 225, 227, 230, 232, 236
 prisitaikymas, *adaptation* 8, 19–26, 34, 97, 139, 142, 148, 195, 211
 prisitaikymo ribotumas, *adaptive limitation* 10, 19, 26, 190
 producentai žr. gamintojai
 produkcija, *production* 65, 83, 84, 103, 114–116, 118, 119, 124, 125, 127, 130, 145, 146, 149, 150, 174, 190
 produkcijos efektyvumas, *production efficiency* 118, 147
 produkcijos piramidė (energijos piramidė), *production pyramid or energy pyramid* 125, 128, 164, 211
 prokariotai, *prokaryotes* 178, 179, 206, 212
 probiontai, *probionts* 198, 199, 205
 protokooperacija, *proto-cooperation* 45, 49

R

r strategai, *r-strategists* 40
 racionas, *ration or ingested food* 69, 114, 118, 119, 123
 rangus turinčios grupės, *groups with ranks (hierarchy)* 46
 reakcijos norma, *reaction norm* 19, 20, 22, 23, 25, 35, 42, 49, 180
 redokso reakcijos, *redox reactions* 84, 86, 108, 188
 reguliacija iš apačios, *bottom-up control* 65, 68
 reguliacija iš viršaus, *top-down control* 65, 68
 regulatoriai, *regulators or controllers* 27, 28, 66, 74, 75, 176
 rūgimas, *fermentation* 85, 108, 115
 rusiškoji ekologija, *Russian ecology* 17, 18

S, Š

savana, *savanna* 13, 139, 149, 191, 192
 scientizmas, *scientism* 215, 228
 sėklų platintojai, *seed dispersers* 62
 sezoninė sukcesija, *seasonal succession* 129, 156
 sierų ir sulfatus redukuojančios bakterijos, *sulphur- and sulphate-reducing bacteria* 85, 98, 100, 184, 189, 204, 205
 sieros ciklas, *sulphur cycle* 82, 182–185, 189, 204
 simbiontai, *symbionts* 63, 64, 98, 179, 206
 sistemologija, *systemology or system science* 79, 236
 sistemų teorija, *system theory* 76, 79, 236
 skaičių piramidė, *pyramid of numbers* 126, 127
 skaidytojai (detritofagai), *saprophores, detritivores, detritophages* 8, 12, 13, 64, 65, 78, 79, 82–86, 88–92, 94–100, 103, 104, 106–109, 114, 115, 119–121, 123, 124, 126, 134–136, 141, 142, 144, 151, 155, 156, 172, 173, 179, 180, 182–184, 189, 190, 195, 198, 199, 201, 204, 206, 208, 209, 221
 aerobiniai, *aerobic* 85, 99, 100, 103, 131
 anaerobiniai, *anaerobic* 99, 100, 103, 184, 195, 198
 skrubas, *scrub* 159, 193
 slopinimo hipotezė, *inhibition hypothesis* 129, 143–145
 stacionarioji būsena, *stationary state* 37, 66, 115, 124, 126, 129, 145, 146, 148, 149, 202
 stenobiontai, *stenobionts* 22
 stepė, *steppe* 106, 128, 137, 139, 192
 struktūrinis požiūris, *structural approach* 76, 165
 struktūrų hierarchija, *structural or organizational hierarchy* 79
 subklimaksas, *subclimax* 149
 superorganizmo samprata, *superorganism concept* 11
 šeima, *family* 45, 79
 šlapynė, *wetland* 168, 180, 194
 šviesos kompensacija, *light compensation* 144
 šviesos sotis, *light saturation* 144

T

taiga, arba borealinis miškas, *taiga or boreal forest* 192
 taksis, *taxis* 24

teleologizmas, *teleologism* 236, 237

temperatūrinė kompensacija, *temperature compensation* 28

teorinė ekologija, *theoretical ecology* 9, 14, 15

teritorinė elgsena, *territorial behaviour* 42, 43

termodinamikos dėsniai, *laws of thermodynamics* 12, 116, 125, 230

termodinaminė pusiausvyra, *thermodynamic equilibrium* 116

termogradientinis įrenginys, *thermogradient device* 22, 23

termoklinas, *thermocline* 98, 99, 104, 105, 108

termoreguliacija, *thermoregulation* 26, 30, 31, 115
 aktyvioji, *active* 32, 34, 35

pasyvioji, *passive* 32

terpė, *medium* 39, 76, 90, 91, 94, 100, 131, 165, 188
 tikrosios bendruomenės, *true societies or eusocial groups* 46

tolerancijos ribos, *tolerance limits* 23

tranzitinės bendrijos, *transit communities* 129, 154

tundra, *tundra* 26, 69, 153, 173, 192, 194

tvenkinys, *pond* 71, 194

tvirtasis samprotavimas, *strong inference* 228

U

universalioji energijos srauto schema, *universal chart of energy flow* 114, 115, 230

uolienu erozija, *rock erosion* 135

upė, *river* 9, 97, 100, 102, 109, 111–113, 132, 135, 139, 140, 142, 167, 168, 173, 181, 184–187, 194, 201

V

vada, *brood or hatch* 36, 45

valdymo hierarchija, *control hierarchy* 79

van't Hoff's taisykla, *van't Hoff's rule* 27–32

vandenilio ciklas, *hydrogen cycle* 82

vartotojai, *consumers* 50, 52, 58, 59, 64, 73, 77, 78, 81, 82, 84–86, 89, 91, 112, 114, 115, 120, 123, 125, 141, 147, 158, 169, 172, 181, 187, 189, 204, 205, 232

velėna, *turf* 136, 147, 150, 208, 210

vidutinio klimato drėgnasis miškas, *temperate rainforest* 192

vidutinio klimato miškas, *temperate forest* 26, 91, 94, 97, 103, 122, 127, 128, 139, 192, 194

Vinogradskio kolonėlė, *Winogradsky column* 100
 viršūnės plėšrūnai, *top predators* 126, 141, 163, 164, 209

vislumas, *fecundity, fertility* 36–40, 42, 65, 66

vitalizmas, *vitalism* 175, 216, 236, 237

Z, Ž

zooplanktonas, *zooplankton* 52, 107, 109, 112, 123, 130, 163

žemyninis šelfas, *continental shelf* 194

žiemos įmigis, *hibernation* 34

žolynai, *grasslands* 83, 139, 140, 192