

# Gyvosios gamtos adaptyvumas ir jos prisitaikymo prie antropogeninių pokyčių galimybės (teorinė studija)

Edmundas Lekevičius

## 1. Įvadinė dalis: organizmų prisitaikymas prie aplinkos kaip kasdienis reiškinys

Adaptacijos, arba prisitaikymo, sąvoka – viena iš dažniausiai vartojamų biologijoje ir kartu viena iš fundamentaliausių. Tokia ji tapo nuo Č.Darvino laikų. Jo gamtinės atrankos teoriją kas nors gali pavadinti adaptacijos teorija, ir jis labai nesuklys. Dažname terminų žodyne ar vadovėlyje ši sąvoka iki šiol traktuojama tik evoliuciniame kontekste. Tiesa, biologams turėtų būti neblogai žinoma ir fiziologinės adaptacijos arba kiek platesnio turinio „fenotipinio plastiškumo“ samprata, kurioje kalbama apie individualius prisitaikymo prie aplinkos pokyčių būdus.

Organizmai gyvena ir funkcionuoja aplinkoje, prie kurios jie paprastai yra puikiai prisitaikę. Lydekos prisitaikusias gyventi vandenyje, varnos – skraidyti, o sliekai geriausiai jaučiasi būdami dirvoje. Egzistuoja ir kur kas didesnės plonybės: vienos žuvis gerai perneša sūrų jūros vandenį, kitos – blogai, vienos mėgsta šaltą, kitos – kur kas šiltesnį vandenį. Pavyzdžiui, antarktinė žuvis *Trematomus* puikiausiai jaučiasi įprastoje jai minusinėje (-1.8°C) temperatūroje, tačiau žūsta, kai vandens temperatūra pakyla iki +5°C. Tuo tarpu atogrąžų žuvis, atvirkščiai, žūsta temperatūrai nukritus iki 10 - 15°C. Taigi kiekviena biologinė rūšis yra gerai adaptuota prie aplinkos, tačiau tik prie tos, kurioje ji gyvena nuo seno. Todėl pakliuvę į jiems neįprasto klimato zoną arba į naują bi-

otinę apsuptį, organizmai paprastai jaučiasi blogai arba netgi žūsta. Organizmų savybę gyventi ir daugintis tik tam tikrose palyginus siaurose aplinkos sąlygų ribose ekologai vadina prisitaikymo ribotumu, jo specifiškumu.

Gali atrodyti, kad tuo atveju, kai organizmai niekur nekeliauja, nepalieka jiems įprastų gyvenimo vietų, jie visą laiką yra vos ne optimalioje būsenoje, idealioje harmonijoje su savo aplinka. Tačiau taip nėra. Mat aplinka kinta ne tik keliaujant iš vienos vietovės į kitą, ji kaitaliojasi ir laike. Egzistuoja trys pagrindiniai aplinkos kintamumo laike tipai: periodiniai, arba lengvai prognozuojami, atsitiktiniai, arba sunkiai prognozuojami, ir kryptinga aplinkos kaita. Žinomiausi periodiniai svyravimai – tai temperatūros ir šviesos intensyvumo pokyčiai per parą ir šių parametrų sezoniniai svyravimai. Tačiau ši kaita, kaip žinome, niekada nebūna griežtai periodinė, joje visada gausu netikėtų atsitiktinio pobūdžio fluktuacijų. Pavyzdžiui, birželio mėnesį kartais pasitaiko šalnos, o sausyje retsykiais temperatūra pakyla iki +5 ir net +10°C. Kryptingų pokyčių pavyzdžiu gali tarnauti žmogaus sukeltas anglies dioksido koncentracijos atmosferoje augimas bei šiuo metu stebima klimato kaita. Aplamai, ne tik šį, bet ir daugelį kitų biosferos parametrų žmogus keičia gan kryptingai, nors dažniausiai ir sau nepalankia kryptimi.

Taigi organizmai gyvena erdviškai nevienalytėje ir nuolat besikaitaliojančioje aplinkoje ir yra priversti prie jos taikytis. Atitikimas konkrečioms aplinkos sąlygoms, matyt,

gyviems organizmams labai praverčia kovoje dėl būvio. Tuo ir paaiškinamas įvairių adaptacijos mechanizmų egzistavimas.

Iš tikro, gyvojoje gamtoje gausu stebėtinai organizmų plastiškumo pavyzdžių. Štai, G. P. Harris 1973 m. aptiko, jog praėjus vos 1-2 val. po to, kai debesys uždengia saulę, titnagdumbliai pakeičia savo biochemines savybes ir iš šviesamėgių virsta ūksminiais augalais. Tai leidžia jiems prisiderinti vos ne prie kiekvienos valandos debesuotumo ir kartu išsaugoti pakankamai intensyvią fotosintezę netgi apniukusiomis dienomis. O. Buchner ir G. Neuner 2001 m. nustatė, kad kalnų augalo *Silene acaulis* aklimacija prie oro išilimo, stebimo paprastai kiekvieną vidudienį, trunka maždaug 3 h. Taip organizmai bando priderinti savo fiziologinį optimumą prie pasikeitusio režimo.

M.W.Young, cirkadinių (paros) ritmų specialistas, 2002 metais rašė:

„Gyvūnų elgesys yra ciklinis: aktyvumo ir ramybės fazės seka viena po kitos kartu su aplinkos sąlygų cirkadine kaita. Su šiais, elgesio, 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.

Kad pajustume, kaip dirba mūsų organizmo mechanizmai, skirti prisitaikymui, 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 prakitavimas, atsirastų vangumas ir apatija, sutriktų mąstymas ir kalba. Žodžius koštume pro dantis tarsi per prievartą. Tačiau po 2-3 savaičių organizmas prisitaikytų. Padidėtų hemoglobino kiekis kraujyje, nustotų daužytis širdis, kvėpavimas taptų retesnis ir gilesnis, o kalba rišlesnė. Nusileidus nuo kalnų, vėl tektų prisitaikyti, tik šį kartą - prie įprastų nuo vaikystės sąlygų. Hemoglobino kiekis ir kiti fiziologiniai rodikliai po kelių dienų sugrįžtų į įprastą, „normalią“ padėtį.

Gyvame pasaulyje nesunku rasti daugybę panašių pavyzdžių, ir jie gerai žinomi specialistams. Galima netgi teigti, jog organizmai, ypač gyvenantys dažnai besikaitaliojančiose sąlygose, yra niekad nepasibaigiančiame prisitaikyme. Natūrali tokių organizmų būseną yra ne fiziologinis optimumas, ne komfortas, o greičiau nuolatinis šios būsenos siekimas, suboptimali būseną. Nespėjama prisitaikyti prie vieno pokyčio, kai įvyksta naujas, ir taip - iki gyvenimo pabaigos.

Taigi specialistai gerai žino, kad organizmai yra neblogai prisitaikę ne tik prie vidurkinių aplinkos parametrų reikšmių, bet ir prie jų kaitaliojimosi apie šiuos vidurkius - jis juk yra natūralus „gimtosios“ aplinkos bruožas, egzistuojantis nuo neatmenamų laikų. Tačiau ar šis prisitaikymas užtikrinamas tik individualiomis reakcijomis, ar jame dalyvauja ir kokie nors kiti mechanizmai - šis klausimas yra atviras, ir vienareikšmio atsakymo į jį šiandien dar neturime.

Pastaraisiais metais adaptacijos sąvoka neretai vartojama ir ekologų, dirbančių su ištisomis populiacijomis bei ekologinėmis bendrijomis. Susiformavo, nors ir nesutvirtėję, nuomonė, kad greta individualių adaptacijos mechanizmų gyvojoje gamtoje esama ir specifinių populiacinių bei biocenotinių. Turima omeny daugiausia polimorfizmo (genetinės įvairovės) ir rūšių įvairovės vaidmuo populiacijoms ir ekosistemoms prisiderinant

prie aplinkos biotinių ir abiotinių pokyčių. Tarkim, akivaizdu, kad atskirų organizmų ilgalaikis gyvybingumas priklauso, be kitų aplinkybių, ir nuo lokalaus medžiagų ciklo palaikymo, šiam sutrikus, gresia pavojus visiems, kas į šią bendrąją įeina. Kaip užtikrinamas medžiagų ciklo stabilumas besikeičiančios ir kryptingai besikeičiančios aplinkos fone? Ar aplinkos sąlygų kintamumas tik palaiko genotipų įvairovę populiacijose bei rūšių įvairovę gildijose, nesuteikdamas ilgalaikio pranašumo nė vienam iš genotipų/rūšių, ar tie genotipų dažnio bei populiacijų dydžio svyravimai, kuriuos mes stebime gamtoje, gali būti traktuojami kaip adaptyvus atsakas, kurio dėka palaikomas medžiagų ciklas ir kiti funkciškai svarbūs parametrai? Atsakymai į šiuos klausimus nėra gauti, tačiau jie intensyviai diskutuojami šiuo metu.

Galų gale štai jau keli dešimtmečiai kaip bandoma kurti bendrąją adaptacijos teoriją (BAT), kurioje sampratos apie įvairius prisitaikymo mechanizmus būtų apjungtos į vieną doktriną. Ypač svarbu yra išsiaiškinti, kaip sąveikauja skirtingi prisitaikymo būdai, ir kaip kiekvienas iš jų prisideda prie prisitaikymo laipsnio palaikymo. Dar vienas BAT uždavinys – nustatyti, ar skiriasi mums šiaandien žinomi adaptacijos būdai pagal potencialius prisitaikymo greičius ir plastiškumo ribas, ir jeigu taip, tai kokius dėsningumus čia galima aptikti? Kurios organizmų grupės pasižymi didesniu adaptyvumu, kurios – mažesniu, nuo ko tai priklauso? Ar skiriasi skirtingų ekosistemų adaptyvumas ir, jeigu taip, kas jį lemia? BAT, greta kitų tikslų, turėtų atsakyti ir į klausimus, susijusius su gyvosios gamtos reakcijomis į antropogeninius pokyčius. Kokios yra ekosistemų ir visos biosferos adaptacinės galimybės, ar jos jau išsemtos, ir, jeigu ne, kokias antropogenines apkrovas biosfera galėtų išlaikyti? Kaip galima būtų padidinti gyvų sistemų adaptyvumą? Ir apskritai, kokia tikimybė, kad gamta

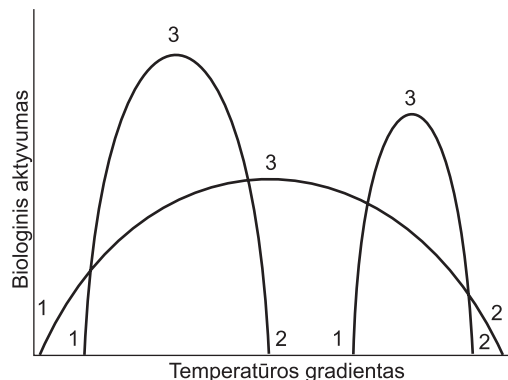
sugebės prisitaikyti prie klimato kaitos, taršos bei kitų iššūkių, kuriuos sukėlė žmonijos ekspansija? Šiame darbe aš pabandyčiau gauti preliminarius atsakymus į šiuos ir panašaus pobūdžio klausimus.

Pradžioje aš pateiksiu apžvalgą empirinių duomenų apie prisitaikymo mechanizmus gyvojoje gamtoje, po to pereisiu prie BAT. Pabaigoje apsistosisi kiek daugiau prie klimato kaitos problemos, kaip į ją žiūri ekologai, evoliucionistai bei bendrosios adaptacijos teorijos atstovai.

## 2. Kai kurios pradinės sąvokos

**Prisitaikymas, arba adaptacija.** Aplinkos poveikis organizmams paprastai vaizduojamas panašia į varpą kreive (**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. 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 skalėje.

Toks aplinkos poveikio organizmams grafinis vaizdavimas turi savo privalumų,

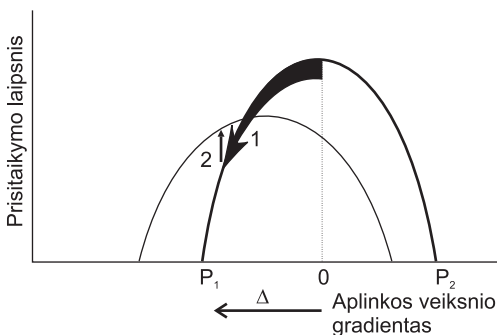


**1 pav.** "Aplinkos veiksnio gradiento - biologinio aktyvumo" kreivės, priklausančios trims hipotetinėms biologinėms rūšims, kurių reakcija į aplinkos temperatūrą skiriasi.

tačiau jis gali ir klaidinti. Mat gali susidaryti išpūdis, kad kiekvienai rūšiai ar individui priklausanti kreivė yra nejudanti, griežtai fiksuota aplinkos veiksmų gradiento atžvilgiu. Toli gražu taip nėra - kreivės slankioja! O slankioja jos todėl, kad: 1) aplinkos sąlygos dažniausiai nėra pastovios, jos kinta laike ir erdvėje, ir 2) gyvybė nėra pasyvi aplinkos atžvilgiu, į pastarosios pokyčius ji atsako prisitaikomojo pobūdžio reakcijomis.

Kaip slankioja šios kreivės? Į šį klausimą nesunku atsakyti, pasitelkus į pagalbą kitą grafinį vaizdą (2 pav.). Čia paprastumo dėlei pavaizduota tokia hipotetinė situacija: organizmas gyvena optimaliomis sąlygomis (taškas O); įvyksta staigus aplinkos sąlygų pokytis  $\Delta$  (rodyklė apačioje), kurio tiesioginį poveikį rodo biologinio aktyvumo kritimas (1); į tai organizmas atsako adaptyvaus pobūdžio reakcija (2), kurios dėka biologinis aktyvumas dalinai atsistato.

Atkreipkite dėmesį į du svarbius, mano manymu, momentus. Kaip rodo grafikas, nereikėtų suplakti į krūvą dviejų skirtingų dalykų: tiesioginio poveikio ir atsakomosios organizmo reakcijos. Tik pastarąją procesą galima vadinti adaptacija. Antra svarbi išvada yra ta, kad biologinio aktyvumo atstatymas, dalinis ar pilnas, yra neišvengiamai susietas su kreivės poslinkiu, šiuo atveju - į kairę. Suprantama, jog aplinkai pasikeitus



**2 pav.** Schema, iliustruojanti supratimą apie adaptaciją kaip optimumą priderinimo prie aplinkos sąlygų procesą. Paaiškinimai – tekste. Prisiliekiant Lekevičiaus (1986).

priešinga linkme, kreivė prisitaikymo atveju pasislinktų į dešinę. Kartu su visa kreive paprastai slankioja abu pesimumo taškai ir optimumo taškas.

Taigi į prisitaikymą galima žiūrėti kaip į optimumų priderinimo prie aplinkos procesą.

Žodžio “**prisitaikymas**” tarptautinis atitikmuo - “adaptacija”. Šiuo, kaip ir prisitaikymo terminu biologai nusako ne tik patį procesą, bet ir jo galutinį rezultatą, naują struktūrą ar funkciją. Pavyzdžiui, yra teisinga sakyti, kad kiškio žieminis kailis yra adaptacija prie žiemos šalčių. Bet lygiai taip pat teisinga tvirtinti, jog ir vasarinio kailio virsmas žiemiiniu šalčiams besiantinant yra adaptacija. 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 statiniam, ir dinaminiam aspektui apibūdinti. Kai kam gali atrodyti, kad toks termino dviprasmiškumas turi sukelti painiavą. Tačiau, geriau įsigilinus, nesunku pastebėti, jog tai, ką mes vadiname struktūra, tėra tik abstrakcija, momentinis tebevykstančio proceso vaizdas.

**Prisitaikymo laipsnis.** Adaptacijos terminas vartotinas tik teigiamo, gyvoms struktūroms naudingo pasikeitimo atveju. Todėl ir nereikėtų suplakti į krūvą tiesioginio aplinkos poveikio su gyvų struktūrų reakcijomis į jį. Kai ultravioletiniai spinduliai prasisverbia į mūsų audinius ir pažeidžia gyvas ląsteles, tai šis pasikeitimas nėra adaptacija, tai 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. Jeigu naujose jiems sąlygose organizmai neišgyveno arba išgyveno, bet dėl adaptacijos ribotumo prarado sugebėjimą daugintis, negali būti nė kalbos apie

įvykusį prisitaikymą.

Šie rodikliai, suprantama, yra kokybiniai, o mokslas negali apsieiti vien tik su kokybiniais vertinimais. Vienas organizmas gali būti kiek geriau prisitaikęs už kitą. Ir tas pats organizmas vienu laiko momentu gali jaustis geriau, būti biologiškai aktyvesnis, kitu - blogiau, ir šiuos skirtumus gerai būtų įvertinti skaičiais. Toks kiekybinis matas - tai prisitaikymo laipsnis (angl. – fitness, adaptedness, degree of adaptation). Jis gali būti įvertintas biologinį aktyvumą nusakančiais parametrais: dauginimosi greičiu, dauginimosi efektyvumu, kūno masės prieaugiu ir pan. Optimaliomis sąlygomis šie rodikliai yra didžiausi. Taigi kuo jie didesni, tuo organizmas geriau prisitaikęs. O adaptacija, pagal apibrėžimą, yra prisitaikymo laipsnio, sumažėjusio dėl tiesioginio aplinkos poveikio, atstatymo procesas. Artimas prisitaikymo laipsnio sąvokai ir adaptyvios vertės (angl. - adaptive value) terminas. Tiesa, tai daugiau evoliucinės biologijos nei ekologijos sąvoka, ja nusakomas ne organizmo, o genotipo atitikimo konkrečioms aplinkos sąlygoms laipsnis, tačiau ši detalė nėra esminė. Adaptivi vertė yra matuojama dauginimosi tempais, o tiksliau - genotipo sugebėjimu pasigaminti kuo daugiau kopijų ir tuo pačiu padidinti savo dažnį populiacijoje.

**Preadaptacija.** Griežtai formuluojant, kiškio žieminis kailis nėra atsakomoji reakcija į žiemos šalčius paprasčiausiai todėl, kad jis pradeda formotis dar prieš prasidedant šalčiams. Tokios preadaptacijos (išankstinio prisitaikymo) paaiškinimas nesudėtingas. Kažkada, prieš milijonus metų, kai kiškiai tik pasirodė evoliucijos arenoje, šiltesnis kailis iš tikro buvo atsakomoji reakcija į neįprastai žemas temperatūras, tačiau ilgoje generacijų sekoje per daugelį tūkstantmečių ši reakcija užsifiksavo genotipe kartu įgaudama automatiškumą. Ji tapo endogeninė, tai yra nepavaldi išoriniam stimului. Antra vertus šiam

stimului (temperatūros sezoninei kaitai) yra būdingas gan griežtas kasmetinis periodiškumas, tad nuolatinis stimuliavimas nebuvo ir būtinas.

**Genetinė ir negenetinė adaptacija.** Pirmuoju atveju organizmų prisitaikymas yra susietas ne tik su fenotipo, bet ir su genotipo pasikeitimais. Hochachka ir Somero (1984) pateikia tokį genetinės adaptacijos pavyzdį: baltyminės kilmės „antifrizai“, neleidžiantys poliarinių zonų žuvims žūti minusinėje temperatūroje, be abejo, atsirado evoliucijos būdu. Ši naujovė - tai sėkminga mutacija ar rekombinacija, kažkada suteikusi žuvims galimybę apgyvendinti pačias šalčiausias Žemėje jūras. Antra vertus, tarp poliarinės zonos žuvų yra ir tokių, kurios gyvena kiek šiltesnėse vietose, ir joms „antifrizai“ reikalingi tik žiemą. Vasaros metu jų kūnuose šių baltymų neaptiksi. Šiose žuvyse stebimą „antifrizų“ sintezės indukciją artinantis žiemai, be abejo, nepavadinsi genetinė adaptacija, nes jai įvykti nereikia naujos genetinės informacijos, užtenka įjungti ar išjungti senos informacijos „nurašymą“. Taigi genetinė adaptacija specialistai vadina evoliucijos procesą; jame dalyvauja mutacijos, kombinacinis kintamumas ir gamtinė atranka. O negenetinė adaptacija suprantama kaip visos likusios atsakomosios reakcijos, tokios, kurioms įvykti nauja genetinė informacija nereikalinga. Todėl šios reakcijos yra grįžtamos, tuo tarpu genetinė adaptacija yra laikoma negrįžtamu procesu.

Su šia Hochachka ir Somero (1984) pasiūlyta terminologija sutinka ne visi. Pastaraisiais metais dažnai galima išgirsti, kad adaptacija – tai tik evoliucinis procesas, o individualios (grįžtamos) reakcijos – tai aklimacija ir aklimatizacija (šių sąvokų apibūdinimą žr. toliau), bet ne adaptacija. Todėl dabar tokias sąvokas kaip, pvz., fiziologinė ar biocheminė adaptacija kai kas siūlo keisti nauja, pvz., „fenotipinis plastiškumas“ – žr.,

pvz., Pigliucci (2001). Šią sąvoką pirmą kartą panaudojo dar 1965 m. A.D. Bradshaw. Pagal jį, fenotipinis plastiškumas – tai genotipo sugebėjimas produkuoti daug skirtingų fenotipų atsakant į pokyčius aplinkoje. Nepaisant to, daugelis tyrėjų linkę vartoti senąją terminologiją (pvz., Prosser, 1991; Larcher, 2003). Šiame savo darbe aš taip pat prisilaikysiu tradicinių terminų ir adaptacijos sąvoką taikysiu ir grįžtamiems, ir negrįžtamiems persitvarkymams apibūdinti.

**Homeostazė.** Homeostazės sampratą kūrė du tyrėjai: dirbęs 19 amž. prancūzų fiziologas C. Bernard ir šio amžiaus pirmoje pusėje gyvenęs JAV fiziologas W.B. Cannon. Jos esmėje glūdi idėja, jog gyvi organizmai sugeba kai kurių svarbių vidinių parametru skaitines reikšmes palaikyti pastovias, jas stabilizuoti, nežiūrint į besikaitaliojančias išorines sąlygas. Pagrindinis homeostazės požymis – tai homeostazinis plato. Daugumos žinduolių ir paukščių kūno temperatūra tam tikrose išorinių temperatūrų ribose yra pastovi, ir nuo normos žymiau nukrypsta tik ligos atveju. Tai vienas iš labiausiai žinomų homeostazės pavyzdžių. Ne veltui šie organizmai ilgą laiką buvo vadinami homeotermais, tuo pabrėžiant jų sugebėjimą stabilizuoti kūno temperatūrą.

Nusistovėjo nuomonė, kad homeostazė yra viena iš negenetinės adaptacijos formų. Ji aptinkama tik tada, kai aplinka kinta įprastose organizmams ribose. O kai aplinkos pokyčiai yra nelaukti ir labai žymūs, homeostazei būdingo vidinių parametru stabilumo laukti sunku. Pavyzdžiui, žmogus, ramiai ejęs gatve, pradeda bėgti. Prie naujos funkcijos – bėgimo organizmas prisitaiko gan lengvai ir greitai. Ir toks aktyvumo pasikeitimas beveik nepakeičia gyvybiškai svarbių parametru (kraujo pH, jo cheminės sudėties, kūno temperatūros, deguonies koncentracijos audiniuose ir kt.) skaitinių reikšmių. Arba kitas atvejis: vaikas persivalgė saldinių. Jeigu jis

sveikas, jam nieko neatsitiks, insulinas savo darbą atliks, ir cukraus kiekis kraujyje ne ką tepakis. Vaiko, sergančio cukralige (diabetu), organizmas tokiu atveju homeostazuoti cukraus koncentraciją kraujyje nesugebės, ir vaikas pasijus, pilnai galimas dalykas, blogai.

Kai žmogus, ilgus metus mažai judėjęs, dirbęs sėdimą darbą, staiga sugalvoja bėgti maratono distanciją, jam tai gali liūdnei baigtis, jei nebus preadaptacijos, tai yra gerai apgalvotų treniruočių, kuriose apkrovimas organizmui turi būti didinamas palaipsniui. Tik tokiu būdu bus įmanoma, ir tai vargu, išlaikyti gyvybiškai svarbius organizmo rodiklius normos ribose. Panašūs dėsningumai būdingi ir kopiant į kalnus: jei į 3-4 ūkstančių metrų aukštį bus kopinama greitai, nelaukiant, kol įvyks palaipsnis pripratimas prie aukščio, homeostazės laukti nereikėtų.

Aplamai, tais atvejais, kai organizmas yra priverstas prisitaikyti prie ekstremalių sąlygų, netgi palaipsnis prisiderinimas gali neužtikrinti homeostazės. Kalniečių, o taip pat šiaurės kraštų gyventojų (čiukčių, jakutų ir kt.) fiziologinė norma dažnai gerokai skiriasi nuo tos, kuri būdinga Lietuvos gyventojams. Mūsų šali medikų šokiruotų šių tautų atstovams būdinga kraujo sudėtis, jo spaudimas, kiltų įtarimas, jog dauguma jų – lignoniai. Tačiau nėra jokio pagrindo tokiems nuogastavimams. Tiesiog homeostazės (fiziologinės normos nekintamumo) idėja čia nepasiteisina, ir stebimi nukrypimai nuo europinės “normos” traktuotini kaip adaptacija prie specifinių šių tautų gyvenimo sąlygų. Kaip teisingai pastebi Hochachka ir Somero (1984, 2002), adaptacijos mechanizmai skirti ne tam, kad stabilizuotų atskirus organizmo parametrus, o greičiau kad palaikytų bendrą biologinį aktyvumą, kuris pasireiškia kaip mityba, augimas ir dauginimasis.

Moksle kartais tenka stebėti pačias neįtikėčiausias tos ar kitos idėjos metamorfozes.

Nieko nuostabaus, pavyzdžiui, kad kokio nors tyrėjo galvoje gimsta novatoriška mintis, kuri kiek vėliau „apauga“ nauja mokslinė terminologija. Jei ši idėja pakankamai produktyvi, ji netrunka virsti viena iš mokslinių teorijų, tai yra tampa gan darnia ir vientisa žinių sistema, geriau ar blogiau besiderinančia su kitomis, senesnėmis teorijomis ir mokslo tiesomis. Dažnai idėjos plėtotė tuo ir užsibaičia, tačiau retsykiais atsitinka netgi dažnam idėjos autoriui nelaukti poslinkiai: po šios teorijos vėliava staiga susiburia įvairių, atrodytų, mažai giminingų sričių specialistai, vienu balsu tvirtinantys, kad naujoji teorija stebėtinai tinka ir jų tiriamoms sferoms, kad ji daug ką naujai paaiškina ir netgi numato. Dažnai tai būna tik mados, todėl greitai praeinantis, reikalas, tačiau ne visada. Kartais naujosios teorijos dėka iš tikro pavyksta apjungti nemažą skaičių iki tol, atrodė, mažai susietų faktų ir hipotezių, duoti joms naują stimulą, tvirtesnę pagrindą arba, atvirkščiai, galutinai jų atsisakyti. Paprastai šitokia pradinės idėjos ekspansija vyksta be jos autoriaus žinios, o kartais - netgi jam prieštaraujant.

Kažkas panašaus atsitiko ir su homeostazės idėja. Jos autoriai kalbėjo apie daugialgščio organizmo sugebėjimą stabilizuoti gyvybiškai svarbius rodiklius, gan atsargiai užsimindami apie tai, kad panašų sugebėjimą turi ir ląstelės. Ekologai 20 amžiaus antroje pusėje pradėjo kalbėti apie homeostazę populiacijos, o taip pat ekologinės bendrijos lygmenyse. Ir tai nebuvo vien trumpalaikės mados užgaidos: iš tikro buvo aptikti tik populiacijai ir tik bendrijai kaip savarankiškomis sistemoms būdingi rodikliai, kurie, kaip parodė stebėjimai ir eksperimentai, pasižymėjo tendencija išlikti nekintantys, nepaisant aplinkos sąlygų nepastovumo. Tai populiacijos augimo greitis, dauginimosi efektyvumas, energijos srauto, tekančio per bendriją, dydis ir pan. Štai Ricklefs (1976) savo ekologijos vadovėlyje „The Economy of

Nature” rašo:

“Ekosistemos homeostazė bent dalinai priklauso nuo atskirų individų homeostazės. Bet ne vien tik individais remiasi bendrijos homeostazė. Į aplinkos pokyčius populiacijos reaguoja keisdamos dydį, lyčių proporciją ir amžinę struktūrą - rodiklius, kurie būdingi tik populiacijos lygmeniui. Populiacijos taip pat sugeba evoliucionuoti, tai yra pakeisti savo genetinę struktūrą...”

Kitas ekologijos mokslo klasikas - E.P.Odum (1971) - savo garsiajame vadovėlyje „Fundamentals of Ecology” yra dar kategoriškesnis:

“Ekosistemos, kaip ir į jų sudėtį įeinančios populiacijos ir organizmai, sugeba save palaikyti ir reguliuoti. <...> Organizmai nėra fizikinių aplinkos sąlygų vergai; jie prisitaiko patys ir pakeičia aplinkos sąlygas taip, kad susilpnėja ribojantis temperatūros, šviesos, vandens ir kitų fizinių veiksnių poveikis. Tokia *veiksnių kompensacija* (išskirta Odum'o) ypač efektyvi bendrijos lygmenyje, bet galima ir rūšies viduje <...> Bendrijos lygmenyje veiksnių kompensacija dažniausiai pasiekiamą rūšims paduodant viena kitą sąlygomis pasikeitus”.

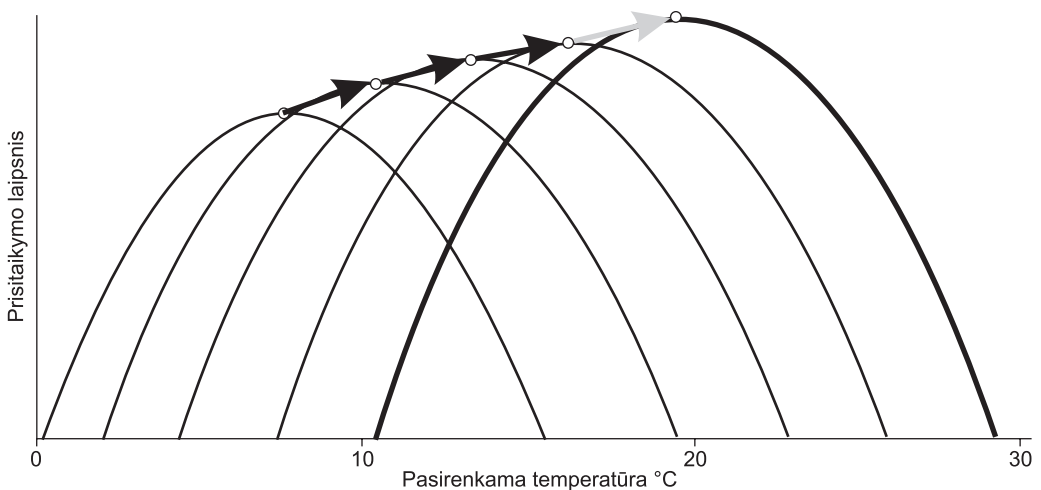
Čia Odumas veiksnių kompensacijos terminą vartoja kaip homeostazės ir adaptacijos sąvokų pakaitalą. Taigi pastaraisiais metais ekologų jau nešokirovoja žodžių deriniai: „ekosistemų ir populiacijų homeostazė“, „ekologinių bendrijų adaptacija” ir pan. Tiesa, kaip gerai matosi iš pateiktų citatų, terminologija šioje srityje dar galutinai nenusistovėjo. Žemiau mes kiek smulčiau apsistosime ties populiacijų ir bendrijų reakcijomis į aplinkos pokyčius.

**Plastiškumas, arba adaptyvumas.** Vieni organizmai yra labai plastiški ir sugeba greitai prisitaikyti prie įvairiausių sąlygų, tuo tarpu kiti yra konservatyvūs, neplastiški. Dar kiti užima tarpinę padėtį tarp šių dviejų kraštutinių. Tokiais atvejais sakoma, kad organiz-

mai skiriasi plastiškumu, arba adaptyvumu (angl. – adaptability, plasticity). Pavyzdžiui, yra žinoma, jog kultūrinių augalų kenkėjai – ligas sukeliantys mikroorganizmai, vabzdžiai ir erkės – gana lengvai įgauna atsparumą pesticidams, tuo tarpu nedaug terasite piktžolių, atsparių herbicidams. Šiuo konkrečiu atveju augalų plastiškumas yra mažesnis. Galima išskirti du plastiškumo komponentus: prisitaikymo greitį ir plastiškumo (prisitaikymo) ribas. Pastarasis – tai išorinių sąlygų diapazonas, kuriame prisitaikymas yra įmanomas. Kuo šie du rodikliai didesni, tuo plastiškesnis organizmas, populiacija ar bendrija. Teoriškai samprotaujant, gali egzistuoti greitai kintančios, tačiau plastiškos tik siaurose ribose rūšys ir, atvirkščiai, prisitaikančios praktiškai prie bet kokių sąlygų, tačiau tam reikalaujančios labai daug laiko. Tokie skirtumai iš tikrųjų egzistuoja ir ypač ryškiai jie matosi lyginant ne rūšis, o individualius, populiacinius, biocenotinius (ekologinės bendrijos) ir evoliucinius adaptacijos mechanizmus tarpusavy. Kartais prisitaikymo ribos dar vadinamos ekologiniu valentingumu. Pagal plastiškumą organizmai skirstomi į euribiontus ir stenobiontus, tai yra į tokius, kurie lengvai

perneša smarkiai besikaitaliojančias sąlygas, ir tokius, kurie gali gyventi tik tam tikroje, mažai kintančioje aplinkoje. Atskirais atvejais kalbama apie euri- ir stenotermus, euri- ir stenofagus, ir pan.

Yra įvairių būdų adaptyvumui įvertinti. Vienas iš jų – termogradientų metodas. Termogradientas – tai įrenginys, kurio pagrindinė dalis yra pailgas indas su vandeniu. Šio lovio vienas galas yra kaitinamas, o kitas – šaldomas, todėl per lovio ilgį ilgainiui susidaro temperatūrinis gradientas nuo, tarkim, 0°C viename gale iki +35°C kitame. Po to į gradientą patalpunami eksperimentiniai gyvūnai, pavyzdžiui, žuvis ar vėžiagyviai. Metodo esmė yra ta, kad organizmai gali visiškai laisvai pasirinkti jiems palankiausią, arba optimaliausią, temperatūrą iš pasiūlytųjų. Vyrauja nuomonė, kad jie pasirenka tą, kuri tuo momentu geriausiai atitinka jų fiziologinę būseną. Tad eksperimentatorius, fiksuodamas darbo žurnale organizmų padėtį gradiento atžvilgiu, faktiškai fiksuoja optimumo taškų slinkiojimą adaptacijos procese. Suprantama, jog šių taškų slinkimo greitis gali būti traktuotinas kaip adaptacijos greitis (3 pav.)



**3 pav.** Patalpinti į termogradientą, organizmai paprastai susirenka vienoje gradiento vietoje, o po to lėtai juda link galutinio termopreferendumo. Šis slinkimas, kaip galvojama, rodo optimumo taškų pokytį (rodyklės, jungiančios kreivių viršūnes) ir atspindi fiziologinės adaptacijos procesus, vykstančius organizmuose.



**1 lentelė.** Kanalinio šamo *Ictalurus nebulosus* jauniklių elgsena termo-gradiente. Prieš talpinant organizmus į šį įrenginį, jie kurį laiką buvo adaptuojami prie skirtingų temperatūrų. L.I.Crawshaw 1975 m. duomenys.

Priešistorinė (readaptacinė 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

Vieno iš tokių eksperimentų duomenys pateikti **1 lentelėje**. Prie palankiausios jiems temperatūros (29°C) kanalinio šamo jaunikliai prisitaiko per mažiau nei 10 val. tuo atveju, kai jie buvo preadaptuoti prie artimų šiai temperatūrų, ir per 10-24 val., kai tokios preadaptacijos nebuvo.

Kaip matome, pasirenkamos temperatūros (jos dar vadinamos termopreferendumais) nėra lygiavertės. Vienos iš jų yra laikinos, arba tarpinės, tuo tarpu kita (29°C) yra galutinė. Pastaroji nepriklauso nuo priešistorės: iš kokių sąlygų bebūtų paimti gyvūnėliai, anksčiau ar vėliau jie susirenka drauge, pasirinkdami būtent šią temperatūrinę zoną.

Panašūs dėsningumai yra būdingi daugumai kitų gyvūnų, kurių elgsena termo-gradiente buvo tirta. Aišku, rūšių galutiniai termopreferendumai ir adaptacijos greičiai skiriasi. Pavyzdžiui, kaip nustatė 1991 m. V.Juknevičius ir E.Lekevičius, iš JAV į Lietuvą atgabentas ir čia aklimatizuotas žymėtasis vėžys *Pacifastacus leniusculus* galutinį termopreferendumą (19±1,7°C) priklausomai nuo priešistorės pasiekia per 1-4 paras.

**Aklimizacija ir aklimacija** (angl. acclimatization ir acclimation). Prosser (1986, 1991), žymus lyginamosios fiziologijos specialistas, aklimatizaciją apibūdina kaip organizmų prisitaikymą prie neįprastų jiems klimatinių ir biotinių veiksnių, o aklimaciją - kaip prisitaikymą tik prie vieno kurio nors fizikinio veiksnio. Kadangi pastarąjį atvejį galima stebėti nebent laboratorijoje, tai

aklimacijos sąvoką vartoja dažniausiai eksperimentatoriai, o aklimatizacijos - lauke dirbantys ekologai. Paprastai šiais terminais nusakomas tik negenetinės adaptacijos keliu atsiradęs prisitaikymas.

**Koadaptacija.** Iš aukščiau pateiktų pavyzdžių gali susidaryti klaidingas įspūdis, kad ekologai yra užimti prisitaikymo tik prie abiotinės aplinkos tyrimais. Anaipol, intensyviai tiriamos ir reakcijos į biotinę apsuptį. Juk organizmams ne mažiau svarbus ir jų tarpusavio atitikimas, suderinamumas. Argi nėra akivaizdu, kaip svarbu parazitui prisitaikyti prie savo šeimininko, plėšrūnui - prie savos aukos, vabzdžiui apdulkintojui - prie žiedinio augalo? Paprastai vyksta abipusis, ne vienos krypties prisitaikymas. Todėl jis vadinamas koadaptacija (angl. co-adaptation). Ji suprantama, išsireiškus antropomorfiškai, kaip tam tikro kompromiso tarp individualių tikslų paieškos, kurių dėka sąveikaujantys tarpusavyje organizmai (vienos arba skirtingų rūšių) gali koegzistuoti per daug nepakenkdami vienas kitam, o kartais netgi turėdami abipusės naudos.

### 3. Individualios reakcijos į aplinkos pokyčius

Kaip jau buvo minėta, yra manančių, kad adaptyvios reakcijos į aplinkos pokyčius būdingos ir organizmui, ir populiacijai, ir visai bendrijai. Šiame skyriuje bus rašoma tik apie atskiro organizmo, arba individualius, atsakus. Pateiksime jų klasifikaciją.

**Elgseninės reakcijos.** Šiuo atveju organizmas pasišalina iš nepalankios jam vietos, pakeičia savo elgseną arba pačią apsuptį sau naudinga linkme nekeisdamas buvimo vietos. Šio tipo reakcijos gali būti pakankamai subtilios. Kad tuo įsitikintume, pakanka pastudijuoti, pavyzdžiui, katės elgseną prie židinio: kai ugnis didelė, katė atsitraukia ir šildosi per pagarbų atstumą, o kai ugnis gėsta,

ji prieina arčiau, nes išsiskiriančios šilumos jau nebepakanka sušilti. Pačios tokio tipo reakcijos nėra paveldimos, tačiau be atitinkamų genų susiformuoti jos negali. Tai rodo mažo kačiuko elgsena. Jis arba šąla, nulindęs į kambario kampą, arba, smalsumo vedamas, lenda tiesiog į ugnį, rizikuodamas nudegti. Daugelis laukinių gyvūnų karštą vasaros dieną slepiasi nuo saulės medžio šešėlyje ar slėptuvėje, o šaltesniu oru šildosi saulės atokaitoje. Gyvoje gamtoje, ypač tarp mikroorganizmų, labai paplitę įvairūs taksiai (foto-, termo- ir kt.), kuriuos taip pat reiktų laikyti elgseninės adaptacijos atvejais. Tai bene pačios primityviausios reakcijos. Lizdų ir slėptuvių statyba, jų priežiūra ir apsauga - kur kas sudėtingesnis prisitaikymo prie aplinkos būdas. Elgseninės adaptacijos formą žmogus yra išvystęs iki stebėtino, likusiai gyvai gamtai nepasiekiamo tobulumo. Tačiau jo padėti biosferoje sukomplikavo tai, jog savo gyvenamąją aplinką jis keitė taip neracionaliai, kad be teigiamų poslinkių buvo sukelta daugybė neigiamų ir, kaip taisyklė, nenumatytų pasekmių.

Elgseninės reakcijos - vienos iš sparčiausių. Jos gali tęstis kelias sekundes, minutes, valandas ar kelias paras. Pavyzdžiui, žuvies pasišalinimas iš užterštos zonos gali teužimti vos kelias sekundes. Todėl gamtoje šios reakcijos ypač gelbsti tada, kai aplinka keičiasi nelauktai, staigiai ir dažnai. Į tokius pokyčius kiti - fiziologiniai ir morfologiniai - prisitaikymo mechanizmai sureaguoti nespėja, jie per daug lėtaeigiai.

**Fiziologiniai ir biocheminiai atsakai.** Dažnai atsitinka, kad organizmai nesugeba arba dėl kokių nors priežasčių nebegali pasišalinti iš nepalankios aplinkos arba padaryti ją palankesne. Tada jie yra priversti persitvarkyti patys. Vienas iš persitvarkymo būdų yra biocheminės ir fiziologinės reakcijos į išorinius poveikius. Hochachka ir Somero (1984, 2002) taip klasifikuoja šiuos atsakus:

1. Pasikeičia fermentų, jau buvusių prieš aplinkos pokytį, koncentracija ląstelėse („kiekybinė strategija“).

2. Pradedami sintetinti nauji fermentai, 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 transliaciją.

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 keičia, ir dažnai adaptyvia linkme, makromolekulių erdvinę struktūrą ir funkcijas. Nors šis prisitaikymo mechanizmas mažai ištirtas, gamtoje jis nėra retas ir nesvarbus.

4. Atsakoma viso metabolizmo pasikeitimu, įsijungia alternatyvūs medžiagų apykaitos keliai. Šiuo atveju persitvarkymai esminiai, į juos įtraukiamos visos arba bent jau dauguma organų sistemų. Juos gali sukelti tiek dideli pasikeitimai aplinkoje (pvz., ankstyvi šalčiai), tiek ir įvairūs vidinės kilmės fiziologiniai signalai, suteikiantys organizmui galimybę preadaptuotis (pvz., vienos individualaus vystymosi fazės perėjimas į kitą; įvairūs endogeniniai ritmai). Šie išoriniai ar vidiniai signalai gali suintensyvinti arba sulėtinti visą metabolizmą, vienus medžiagų apykaitos kelius pakeisti kitais. Tokie iš esmės keičiantys organizmo veiklą atsakai dažniausiai vyksta dalyvaujant nervų sistemai ir/ar hormonams.

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

Fiziologiniai ir biocheminiai atsakai į aplinkos pokyčius dar vadinami atitinkamai fiziologine ir biochemine adaptacija, šią

suprantant ir kaip prisitaikymo procesą, ir kaip jo galutinį rezultatą - tam tikrus metabolizmo ypatumus, darančius naują aplinką palankesne.

**Morfologinė adaptacija.** Apie šį atsakų tipą paprastai kalbama tada, kai pasikeičia organizmo ar jo atskirų organų forma, skaičius ir kita išorinė bei vidinė struktūra. Ši prisitaikymo forma ypač paplitusi augalų pasaulyje. Priklausomai nuo konkrečių sąlygų augimvietėje ar klimato pokyčių gali pasikeisti lapų forma, augalo dydis, ląstelių ir jos organoidų skaičius ir pan. Netgi vienas ir tas pats genotipas gali duoti visą puokštę morfologinių formų, pritaikytų gyvenimui konkrečiose sąlygose. Tuo nesunku įsitikinti ištyrus nelytinių būdu besidauginančios rūšies morfologiją. Pavyzdžiu gali tarnauti kad ir gerai visiems žinomas apomiktas - kiaulpienė *Taraxacum officinale*, kurios reakcijos norma yra ypatingai plati. Tiek plati, kad to pačio klonu atstovus, augančius miške ir dirbamame lauke, nepatyręs botanikas gali priskirti skirtingiems ekotipams ar net porūšiams. Tuo tarpu šie skirtumai šiuo atveju netgi nėra paveldimi, jie grįžtami. Nuo mokyklos suolo mums gerai žinomas ir papliauškos (*Sagittaria*) lapų formos plastiškumas: panirę vadyje lapai yra vienokie, plūduriuojantys - kitokie, o iškilę virš vandens - dar kitokie. Tai irgi atsakai į aplinką, ir jie adaptyvūs, t.y. naudingi organizmui. Medžių lapų numetimas - taip pat morfologinis prisitaikymas prie nepalankaus metų laiko.

Visi šie elgseniniai, fiziologiniai, biocheminiai ir morfologiniai atsakai yra grįžtami: aplinkai besikaitaliojant, keičiasi į vieną ar į kitą pusę organizmo elgsena, metabolizmas, morfologiniai požymiai. Taigi vyksta operatyvus optimumų priderinimas prie aplinkos, kurios parametrai svyruoja apie tam tikras vidurkines reikšmes. Tačiau skirtingose geografinėse vietovėse skiriasi patys vidurkiai. Tokiu atveju elgseniniai, fiziologiniai, bio-

cheminiai ir morfologiniai skirtumai tarp organizmų dažnai yra fiksuoti genotipe. Todėl jie išlieka ir tada, kai šie skirtingi organizmai pakliūva į tą pačią aplinką. Taigi jie nėra grįžtami ir yra genetinės adaptacijos rezultatas. Gerai žinomas ekologams genetinės adaptacijos organizmo lygmenyje pavyzdys - tai Aleno taisyklė. Ji teigia, kad žinduolių, gyvenančių šaltuose rajonuose, ausys, uodegos ir kitos atsikišusios kūno dalys yra ne tokios stambios, kaip giminingų šioms rūšims šiltų sričių atstovų. Šis morfologinis ypatumas paaiškinamas tuo, kad šalto klimato sąlygomis kovą dėl būvio laimėdavo tie individai, kurie aplinkai atiduodavo kuo mažiau šilumos ir buvo mažiau pažeidžiami nušalimų. Ši taisyklė yra kito biogeografinio dėsningumo, vadinamo Bergmano taisykle, pasekmė. Šioji byloja, kad kuo arčiau ašigalių, tuo stambesni darosi šiltakraujai gyvūnai. Ir tikrai, ir šioji, ir pirmoji taisyklės neblogai pasitvirtina. Tiesa, to ir reikėjo laukti, juk abi jos buvo gautos indukcijos būdu, t.y. apibendrinant empirinius stebėjimus. Manoma, kad stambesni individai šaltyje įgauna pirmenybę, nes jų kūno ploto ir tūrio santykis yra mažesnis, nei smulkesnių žinduolių ir paukščių. Todėl jie atiduoda aplinkai mažiau šilumos, jų metabolizmas energetiškai mažiau išlaidus.

Mokslo sritis, kuri tiria aplinkos poveikį organizmui ir jo reakcijas, vadinama ekologine fiziologija. Nuo klasikinės augalų ir gyvūnų fiziologijos ši skiriasi tuo, jog kur kas daugiau dėmesio skiria aplinkos, ypač neįprastos, poveikiui, o taip pat individualiems atsakams į šį poveikį. Pagal jau spėjusią nusišlovėti tradiciją šios disciplinos valdos aprėpia ir tą pažinimo sritį, kuri kartais vadinama ekologine biochemija. Ši linkusi apsiriboti ląstelės lygmeniu, nors, antra vertus, ji negali išsiversti be fiziologinių duomenų. Į ekologinės fiziologijos problemų ratą patenka ir dalis morfologinės adaptacijos klausimų, o elgseninės reakcijos gan plačiai aptariamoms

etologijoje, t.y. elgsenos biologijoje.

Tuo ir užbaigsime individualių atsakų tipų aptarimą. Tiems skaitytojams, kurie susidomėjo šiais bendrais klausimais, rekomenduojame susipažinti su šios publikacijos gale pateikta papildoma literatūra.

### 3.1. Ektotermai ir endotermai

Į aukščiau išdėstytą tekstą reikėtų žiūrėti tik kaip į bendrą teorinį įvadą į kur kas konkretnesnes, labiau apčiuopiamas problemas, turinčias ir praktinį, ne tik teorinį aspektą. Viena iš tokių problemų - tai organizmų prisitaikymas prie besikaitaliojančios oro, dirvos ir vandens temperatūros. Ji yra pakankamai detaliai ištirta, kur kas geriau, nei organizmų reakcijos į šviesą, slėgį, pH, deguonies koncentraciją ir kitus abiotinius rodiklius. Ekologinės fiziologijos vadovėliuose temperatūrai tenka ypatingai daug vietos. Tai viena iš priežasčių, paaiškinančių, kodėl būtent šiam aplinkos veiksniai mes skirsime tiek palyginus daug vietos. Antra priežastis yra ta, kad klimato kaita šiuo metu yra tapusi ypač aktualia tema (jai skirtas šios mano studijos 7 skyrius), todėl temperatūriniam efektams dėmesys yra labai padidėjęs. Kitų veiksmų, tiek abiotinių, tiek ir biotinių, poveikio organizmams bei prisitaikymo prie jų aprašymą galima surasti ekologinės fiziologijos vadovėliuose (Prosser, 1986, 1991; Willmer et al., 2000; Pigliucci, 2001).

Pagal reakciją į aplinkos temperatūrą visi organizmai skirstomi į homeotermus (kartais juos dar vadina homojotermiais ir homotermiais), t.y. pasižyminčius pastovia kūno temperatūra, ir poikilotermus, t.y. tuos, kurių kūno temperatūra keičiasi kartu su apsuptyes. Pirmieji - tai vadinamieji „šiltakraujai“ gyvūnai, kuriems priklauso paukščiai ir žinduoliai. Antrieji - „šaltakraujai“ gyvūnai, o taip pat augalai, grybai ir mikroorganiz-

mai. Tačiau šią terminologiją pastaraisiais metais pakeitė nauja. Žinduoliai ir paukščiai dabar vadinami endotermais, tai yra organizmais, kurių kūnas sušyla nuo viduje gaminamos šilumos. Likusieji gyvi padarai vadinami ektotermais, (pastaraisiais metais galima sutikti ir identišką pagal prasmę sąvoką „egzotermas“) tai yra tais, kurie įšyla išoriniam šilumos šaltiniui veikiant. Suprantama, jog toks sušilimas įmanomas tik tada, kai aplinkos temperatūra yra aukštesnė už kūno temperatūrą. Skirstymo į homeotermus ir poikilotermus buvo atsisakyta dėl kelių priežasčių. Pirmiausia, ne visų žinduolių ir paukščių kūno temperatūra yra homeostazuojama. Pavyzdžiui gali būti žinduoliai, į šalčius reaguojantys žiemos įmigiu. Jų kūno temperatūra įmigio metu kartais nukrenta iki kelių laipsnių °C. Panaši situacija būdinga ir kai kuriems paukščiams, ypač smulkiesiems. Jų medžiagų apykaita, kaip ir visų smulkių „šiltakraujų“, labai sparti, todėl jie turi dažnai ir gausiai maitintis. Tai nesukelia ypatingų problemų, jei aplinkos temperatūra yra pakankamai aukšta. Tačiau šaltomis naktimis šilumos atidavimas aplinkai yra ypač didelis, o susirasti maisto tokiu metu dažnai būna sunku. Todėl kai kurie smulkūs paukščiai apmiršta, jų kūno temperatūra kartais nukrenta net iki 20°C, kas sumažina šilumos atidavimą ir sulėtina kvėpavimo procesą. Tuo pačiu sutaupoma nemažai sukauptos energijos. Tokia elgsena būdinga daugeliui kolibrių rūšių, gyvenančių kalnuose, kur naktys būna ypač vėsios. Šių kolibrių taip pat nepavadinsi homeotermais. Antra vertus, šis terminas puikiausiai tinka žuvims ir kitiems „šiltakraujams“ gyvūnams, gyvenantiems vandenynų gelmėse, kelių tūkstančių metrų gylyje, o taip pat poliarinėse srityse. Jų apsuptytis beveik nesikeičia laikui bėgant, taigi išlieka stabili ir jų kūno temperatūra. Tuo tarpu čia nėra jokios termoreguliacijos, būdingos „šiltakraujams“.

Tačiau ir naujoji klasifikacija, skirstanti organizmus į endo- ir ektotermus, nėra tobula. Juk kartais žinduoliai ir paukščiai vis dėlto šildosi saulės atokaitoje, panaudodami išorinę šilumą termoreguliacijai, o kai kurie vadinamieji ektotermai sugeba pagaminti tiek metabolinės šilumos, kad jos pakanka apšildymui. Visa ši užsitęsusi terminologinė diskusija ir painiava gerai iliustruoja seniai žinomą tiesą: gamta pernelyg įvairi, kad tilptų į dvi, tegu ir plačias, „lentynas“. Nepaisant to, šią klasifikaciją žinoti privalu, į ją reiktų žiūrėti kaip į atskaitymo tašką ar pradinį punktą, kuriame specialistai susitaria dėl pagrindinių būsimo tyrimo akcentų.

### 3.2. Ektotermai: tiesioginis temperatūros poveikis.

Chemikai ir biochemikai žino, kad visos cheminės reakcijos pagreitėja temperatūrai kylant. Jai pakilus  $10^{\circ}\text{C}$ , reakcijos pagreitėja 2-3 kartus. Šis koeficientas žymimas simboliu  $Q_{10}$  ( $Q_{10} \approx 2.5$ ). Tai van't Hofo taisyklė. Jai, be abejo, turi paklusti ir gyvi padarai. Iš pirmo žvilgsnio gali atrodyti, kad ji galioja be išlygų. Šaltomis pavasario ar rudens dienomis vikrųjį driežą galima pagauti rankomis, ir nesunkiai. Tą padaryti karštą vasaros dieną kur kas sunkiau - gyvūnas tampa nepaprastai vikrus. Kitas driežas, varanas, esant  $35^{\circ}\text{C}$  temperatūrai, bėga taip, kad ir mašina nelabai galima pavyti, o atšalus iki  $15^{\circ}\text{C}$ , vos velkasi. Toks nejudrumas yra lėtos medžiagų apykaitos žemose temperatūrose rezultatas. Mat šių gyvūnų kūno temperatūra atkartoja jų apsupties temperatūras, ir joms nukritus, sulėtėja visos biocheminės reakcijos. Todėl žiemą dauguma vidutinio klimato zonos ektotermų, tame tarpe ir augalai, apmiršta, tai yra pereina į mažai aktyvią stadiją.

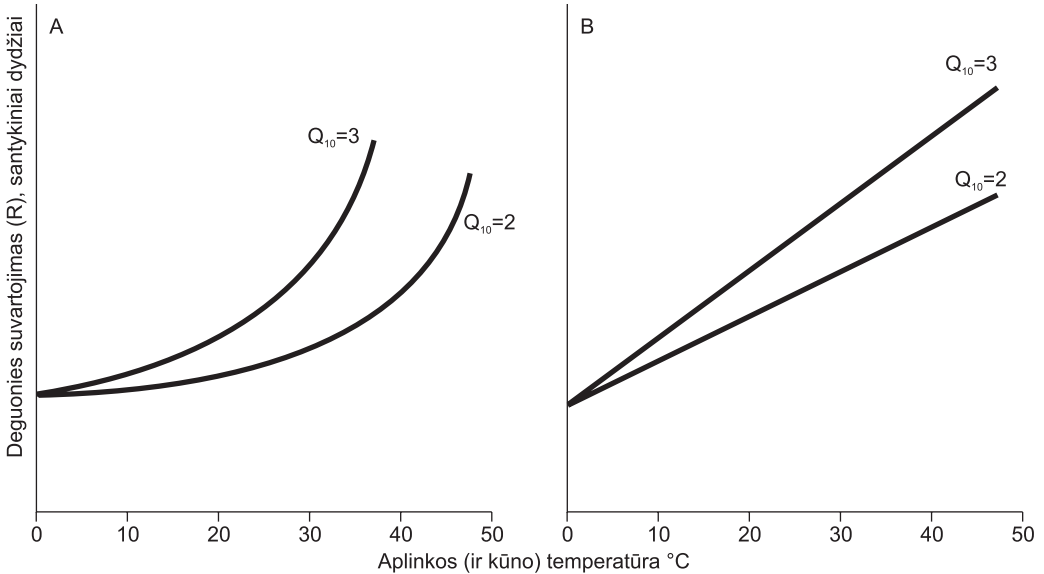
Lokomotorinis aktyvumas nėra pats tiksliausias būdas metabolizmo intensy-

vumui apibūdinti. Tobulesnis ir labiau tiesioginis būdas - širdies ir plaučių veiklos ritmo nustatymas. Kuo dažniau plaka širdis ir įkvepiama-iškvepiama, tuo spartesnis metabolizmas. Suprantama, šis būdas tinka tik gyvūnams, ir tai ne visiems. Labiausiai tinkamas rodiklis yra deguonies suvartojimo greitis. Jis naudotinas dirbant su visais aerobiniais organizmais. Norint nustatyti šį rodiklį, tiriamas organizmas patalpinamas į hermetišką kamerą, kurioje po to tam tikrais laiko tarpais nustatinėjamas deguonies koncentracijos pokytis. Norint iširti dar ir skirtingų temperatūrų poveikį, kameros su organizmais talpinamos į termostatus, kuriuose palaikomas skirtingas terminis režimas. Taip eksperimentuojant su ektotermais, buvo išaiškinta, kad dažniausiai tiesioginis poveikis pasireiškia deguonies suvartojimo paspartėjimu maždaug 2-3 kartus temperatūrai pakilus  $10^{\circ}\text{C}$  (4 pav.).

Panašiai išorinės temperatūros veikia ir į vystymosi ir augimo greitį. Pavyzdžiui, silkės ikrų vystymosi trukmė esant  $0.5^{\circ}\text{C}$ , yra 40-50 parų, o  $16^{\circ}\text{C}$  - tik 7 paros. Menkės ikrai  $1^{\circ}\text{C}$  temperatūroje vystosi 42 paras,  $6^{\circ}\text{C}$  - 15 parų, o  $14^{\circ}\text{C}$  - tik 6 paras. Taigi, visais šiais ir daugeliu kitų atvejų organizmai paklūsta van't Hofo taisyklei.

### 3.3. Ektotermai: reakcijos į temperatūros pokyčius

Nėra ektotermų, kurie vienaip ar kitaip nereaguotų į atšalimą. Dažniausiai šios reakcijos yra adaptyvios, tai yra naudingos organizmui, jo gyvybingumo palaikymui. Pavyzdžiui, augalų audiniai išvengia suledėjimo sumažindami savyje vandens ir padidindami cukraus ir riebalinių medžiagų kiekį. Šį procesą botanikai vadina augalų užsigrūdinimu. Tai dažniausiai preadaptacija, ir ji vyksta dar gerokai prieš užeinant šalčiams. Tuo stebėtis



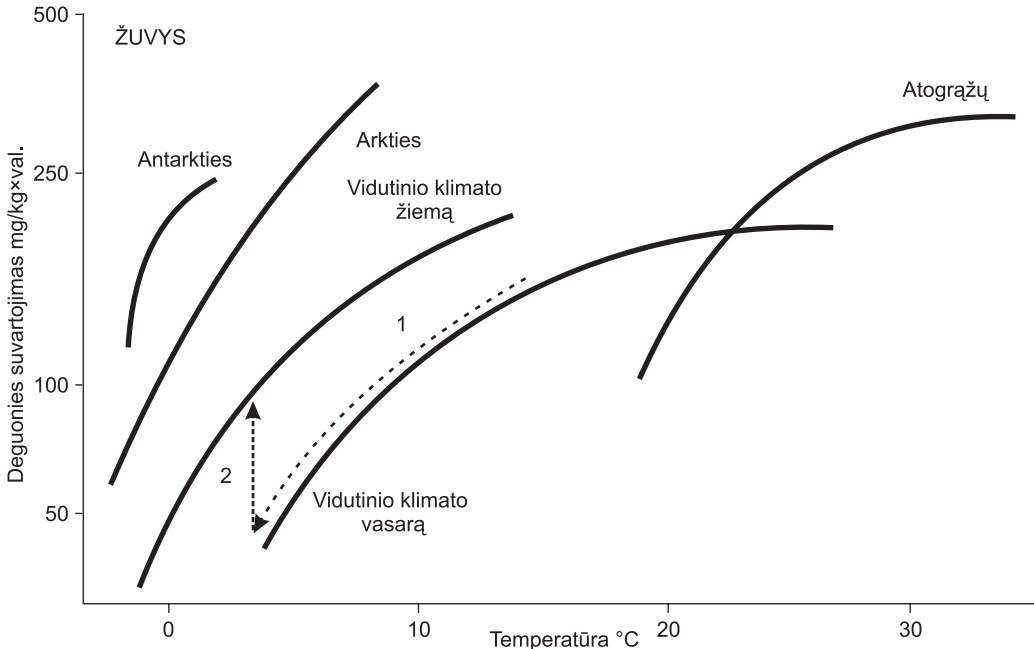
**4 pav.** Ektoterminių („šaltakraujų“) organizmų medžiagų apykaita spartėja kylant aplinkos, taigi - ir kūno temperatūrai pagal eksponentinį dėsnį. A - kvėpavimo greitis, atidėtas pagal aritmetinį mastelį, B - naudojant logaritminį mastelį.

neverta, žinant, jog metų laikų kaita vidutinio klimato juostoje periodiškai pasikartoja jau daugelį milijonų metų.

Pagal metabolizmo pokyčius temperatūrai veikiant visus ektotermus galima suskirstyti į dvi grupes: vieni jų visiškai paklūsta van't Hofo taisyklei ir nepasižymi reakcijomis, kurios galėtų kompensuoti biocheminių procesų sulėtėjimą žemose temperatūrose, tuo tarpu kitai grupei tokios reakcijos yra būdingos. Organizmai, nesugebantys atsispirti aplinkos poveikiui, vadinami konformistais, o tie, kurie adaptyvių reakcijų dėka visiškai arba bent dalinai kompensuoja neigiamą aplinkos poveikį - reguliatoriais. Mes jau pateikėme keletą pavyzdžių, kai orams atšalus organizmai praranda judrumą, smarkiai sulėtėja jų metabolizmas, vystymosi ir augimo greitis. Tai tipiškas temperatūros poveikis konformistams. Antra vertus, visi, kurie mėgsta poledinę žūklę, gali patvirtinti, jog daugelis mūsų žuvų žiemą yra beveik tiek pat greitos ir vikrios, kaip ir vasarą. Kadangi žiemą jų kūno temperatūra yra maždaug 20°C žemesnė, nei vasarą, tai reiktų lauk-

ti, kad žiemą jų lokomotorinis aktyvumas bus mažesnis 4 ( $Q_{10}=2$ ) arba netgi 9 kartus ( $Q_{10}=3$ ). Kai kurių žuvų aktyvumas iš tikro maždaug tiek kartų sumažėja, tačiau ne visų. Panašų vaizdą stebime palyginę poliarinių žuvų judrumą su mūsų krašto ir šiltų sričių žuvisms būdingu judrumu - šaltesnių zonų žuvis beveik tokios pat vikrios, kaip ir šiltesnių. Kodėl? Daug ką paaiškina J. R. Brett ir T. D. Groves duomenys apie šių ektotermų medžiagų apykaitos intensyvumo priklausomybę nuo temperatūros (5 pav.).

Matosi, jog įprastose joms temperatūrose visų palyginimui paimtų geografinių sričių žuvis yra beveik vienodai aktyvios biocheminiu požiūriu. Tiesa, Antarkties žuvis 0°C temperatūroje vis tik deguonies suvartoja 2-3 kartus mažiau, nei atogrąžų žuvis 30°C temperatūroje, tačiau fizikiniai cheminiai dėsniniai leidžia prognozuoti kur kas didesnę kritimą (8-27 kartus). Taigi ne visos žuvis yra konformistės, daugelis jų sugeba reguliuoti (homeostazuoti) savo metabolizmą nežiūrint į aplinkos temperatūrų įvairovę. Šiuo konkrečiu atveju mes stebime



**5 pav.** Skirtingų geografinių zonų žuvis įprastose joms temperatūrose suvartoja panašų kiekį deguonies, kas byloja apie genetiškai apspręstą temperatūrinę kompensaciją. Šios kreivės gautos stebint žuvų kvėpavimą skirtingose eksperimentinėse temperatūrose, netrukus nuo poveikio pradžios. Pagal J.R.Brett ir T.D.Groves 1979 m. duomenis.

dalinę, ne visišką homeostazę, tačiau ir ji stabina kiekvieną, kuris yra susipažinęs su van't Hoofo taisykle.

Šie atsakai į temperatūrų įvairovę įvairiose geografinėse srityse pasireiškia individo lygmenyje, jie yra fiziologiniai pagal veiklos pobūdį, tačiau savo kilme tai evoliuciniai, arba genetiniai, atsakai, kurie tolimoje praeityje atsirado kaip naujos mutacijos ir rekombinacijos, suteikusios jų savininkams galimybę užkariauti iki tol neapgyvendintas sritis.

Dar kartą atidžiai pažvelkime į 5 pav. Kreivių pasvirimo kampai rodo, kad žuvis paklūsta van't Hoofo taisyklei. Bet toks vaizdas gaunamas tik tada, kai metabolizmo matavimai yra atliekami netrukus po to, kai organizmai buvo patalpinti į eksperimentines temperatūras. Tuo tarpu kai aplinka keičiasi lėtai arba kai medžiagų apykaitos matavimai atliekami praslinkus ilgesniam lai-

kui po temperatūros pokyčio, metabolizmo intensyvumo svyravimai gaunami kur kas mažesni ( $1 < Q_{10} < 2$ ). Apie tai liudija dviejų vidutinio klimato žuvų kreivių palyginimas. Viena jų buvo gauta eksperimentuojant su tų pačių rūšių vasaros, kita - su žiemos populiacijomis. Punktyrinės 1 ir 2 kreivės rodo atitinkamai tiesioginį atšalimo poveikį ir atsakomąją organizmo reakciją. Čia ir slypi atsakymas į klausimą, kodėl žiemos metu daugelis mūsų krašto žuvų yra tokios stebėtinai judrios. Skirtingai nuo likusių šio paveikslo kreivių šių dviejų palyginimas leidžia spręsti apie grįžtamus, negenetinius adaptacijos procesus. Lengva įsitikinti, kad sezoniniai fiziologiniai persitvarkymai yra palyginus greiti, tačiau jų dėka kreivės slankioja tik gan nedidelėse ribose, kur kas siauresnėse, nei tai įmanoma evoliucijoje.

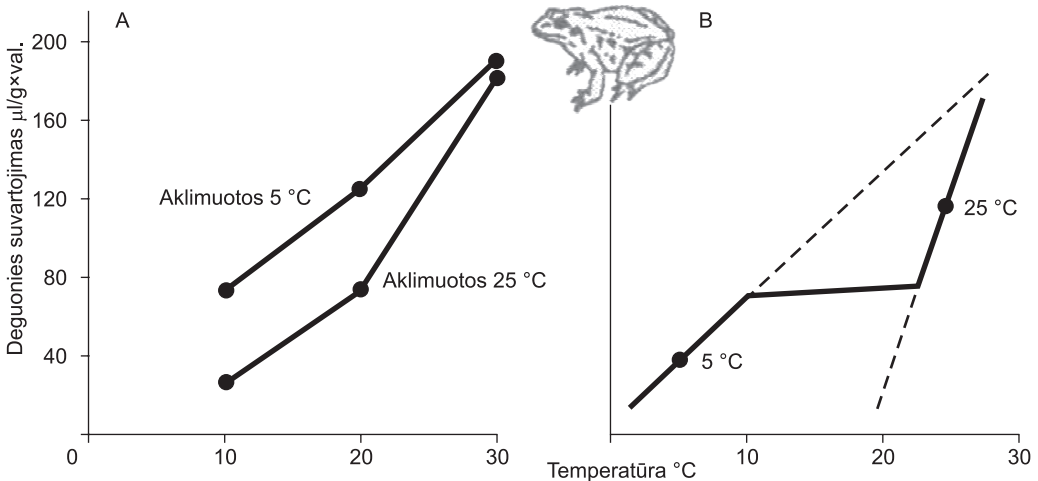
O kaip atrodys kreivė "temperatūra - metabolizmo intensyvumas", jei ektotermams

bus suteikta galimybė kiekvienoje eksperimentinėje temperatūroje pabūti ilgą laiką, tarkim, 2-3 savaites, ir tik po to bus matuojamas metabolizmas? Norint, atsakymą galima išgauti ir iš tos informacijos, kuri yra 5 pav., tačiau pateiksime tiesioginio stebėjimo duomenis (6 pav.). Tai gana tipiškas ektotermams vaizdas. Kairėje paveikslėlyje parodytas tiesioginis temperatūros poveikis varlėms, kurių vienos buvo aklimuotos prie 5°C, kitos - prie 25°C. Čia  $Q_{10} \approx 2$ . Tačiau aklimacijos prie 5°C dėka visa tiesioginio poveikio kreivė pasislenka į žemesnių temperatūrų pusę, o tai reiškia, kad aklimuotos prie žemos temperatūros varlės įprastoje joms aplinkoje pasižymi kur kas didesniu biocheminiu aktyvumu už individus, kurie tik ką pateko į šią aplinką. Aklimuojantis prie aukštos temperatūros stebimas atvirkščias vaizdas: iš pradžių staigus metabolizmo suaktyvėjimas, kurį lydi palaipsnis, nors ir nedidelis, kritimas. Tad sumarinis vaizdas aklimacijai praėjus gaunasi toks, kaip pavaizduota priešinio dešinėje pusėje. Tam tikrame temperatūriniame ruože daugelio ektotermų  $1 < Q_{10} < 1,5$ , tuo tarpu kitame ruože reguliacija nestebima ir todėl  $Q_{10}$  tampa lygus 2-3,

o kai kada ir 3-4.

Taigi ektotermams, skirtingai nuo endotermų, stabilizuoja ne kūno temperatūrą, o metabolizmo intensyvumą. Tiesa, tai greičiau tendencija, nei tikra ir visuotinė stabilizacija. Ji būdinga ne visiems ektotermams ir ne vienodu laipsniu. Kai  $Q_{10} = 1$ , stebimas tipiškas homeostazinis plato, ir šio plato ribose metabolizmas nereaguoja į temperatūrą. Tada kalbama apie visišką temperatūrinę kompensaciją. Ji stebima tik tada, kai kreivė "temperatūra - metabolizmo intensyvumas" pasislenka į kairę, ar dešinę lygiai tiek, koks yra skirtumas tarp aklimacijos temperatūrų. 6 pav. kairėje dalyje kreivės pasislenko mažiau, taigi ir visiškos kompensacijos nėra. O aklimacijos prie 30°C, kaip aiškėja iš grafiko, iš viso neturėtų būti, arba ji labai silpnai išreikšta.

Štai keletas visiškos temperatūrinės kompensacijos pavyzdžių, pateiktų Schmidt-Nielsen (1997) apžvalgoje. Jūrinis pilvakojis moliuskas *Littorina littorea*, gyvenantis litoralės zonoje, išlaiko vienodai intensyvią medžiagų apykaitą pradedant 0°C ir baigiant 30°C. Jeigu vieni driežo *Lacerta oxycephala*



**6 pav.** Varlių (*Rana pipiens*) medžiagų apykaitos intensyvumas tam tikroje temperatūroje priklauso nuo to, kokiaje temperatūroje jos buvo aklimuotos prieš bandymą. A dalyje pavaizduoti realūs, eksperimente gauti duomenys (iš A.F.Rieck su bendradarbiais 1960 m. straipsnio). B dalyje - schematizuota ir supaprastinta hipotetinė kreivė, j kurią panašią autoriai būtų gavę, jei organizmams būtų suteikta galimybė adaptuotis prie eksperimentinių temperatūrų. Paimta iš Lekevičiaus (1992).

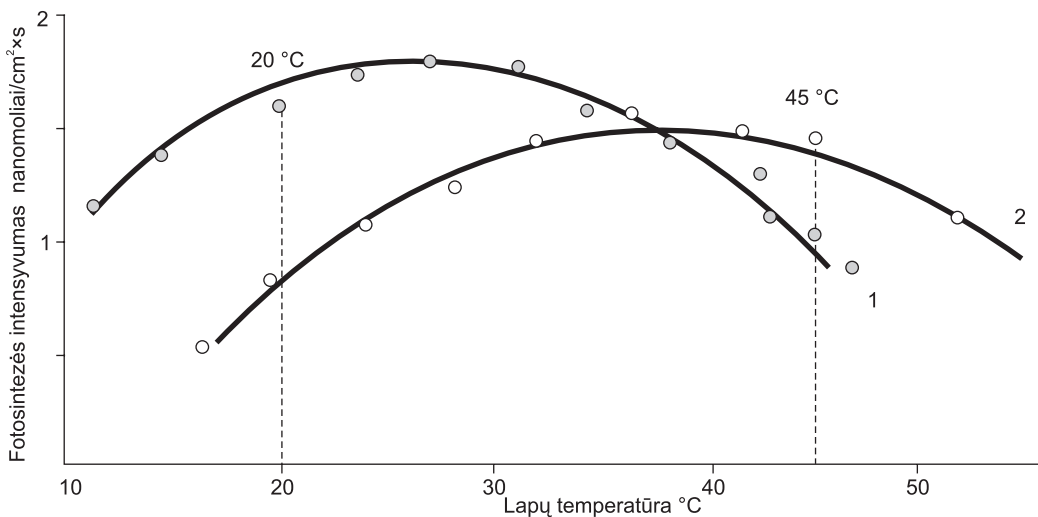


individai yra aklimuojami 3-4 savaites prie 13,5-16°C, o kiti - prie 24-28°C, tai aklimacijos pabaigoje jų metabolizmo intensyvumas yra vienodas. Tačiau jeigu šio driežo medžiagų apykaitos stovis nustatinėjamas iš karto po kūno temperatūros pokyčio, tai gaunama įprasta eksponentinė kreivė, kurios  $Q_{10} \approx 2.5$ . Panašūs dėsningumai būdingi taip pat daugeliui žuvų, ypač gyvenančių vandenyse, kurių temperatūra stipriai kaitaliojasi.

Temperatūrinė kompensacija būdinga ir kai kuriems augalams. Botanikai dažniausiai stebėjimui pasirenka ne metabolizmo (kvėpavimo), o fotosintezės intensyvumą, kuris atspindi tiek kvėpavimo, tiek ir augimo tempus. Tai štai, jeigu oleandro *Nerium oleander* individus aklimuoti prie vidutinės ir prie aukštos temperatūrų, o po to, panašiai kaip bandymuose su gyvūnais, išmatuoti fotosintezės intensyvumą įvairiose temperatūrinėse sąlygose, tai gausime jau mums pažįstamą kreivių išsiskyrimą (7 pav.). Atkreipkite dėmesį į tai, kad kreivių slankiojimo dėka, - o jis rodo esant adaptyvias reakcijas - fotosintezės priklausomybė nuo aplinkos (ir vidaus) temperatūros gerokai sumažėja. Ir nors šiuo

konkrečiu atveju temperatūrinė kompensacija nėra visiška, kompensacijos faktas nekelia abejonių.

Analogiškų faktų, bylojančių apie augalų gebėjimą priderinti fotosintezės intensyvumą prie aplinkos pokyčių, botanikai yra sukaukę ir daugiau. Pavyzdžiui, balandūnės (*Atriplex lentiformis*) arealo ribose buvo aptikti du ekotipai. Jie buvo perkelti į laboratoriją, klonuoti ir auginami skirtingose eksperimentinėse temperatūrose. Vienas ekotipas, paimtas iš dykumos, intensyviai fotosintetino 43°C temperatūroje, o po aklimacijos - ir 23°C, nors ir šiek tiek silpniau. Kitas ekotipas, atgabentas iš pajūrio, šaltesnio regiono, kaip ir reikėjo laukti, gana intensyviai sintetino sau įprastoje 23°C temperatūroje, tačiau, perkėlus jį į 43°C, parodė labai mažus aklimacinius gebėjimus: fotosintetinis aktyvumas nesiekė nei pusės to, kuris buvo stebimas 23°C sąlygomis. Įdomu tai, kad absoliutus fotosintezės maksimumas abiem ekotipams buvo panašus - apie 30°C. Tai ne tik rodo, kad šie organizmai savo augimvietėse dažnai priversti tenkintis suboptimaliu režimu, bet greičiausiai liudija ir kitką: abu



**7 pav.** Anglies dioksido suvartojimo priklausomybė nuo *Nerium oleander* lapų temperatūros (esant pakankamam apšvietimui). 1 - prieš bandymą auginta 20°C temperatūroje dieną ir 15°C naktį; 2 - prieš bandymą auginta 45°C temperatūroje dieną ir 32°C - naktį. O.Bjorkman ir bendradarbių 1980 duomenys.

ekotipai turėjo bendrą kilmės zoną, kurioje klimatas buvo kiek kitoks, nei tas, su kuriuo jie susiduria dabar (žr. Larcher, 2003 ir literatūros nuorodas ten pat).

Arkties augalų metabolizmo intensyvumas jiems įprastoje žemoje pliusinėje temperatūroje yra mažesnis, nei tas, kuris būdingas atogrąžų augalams atogrąžų klimato sąlygomis. Tačiau tas skirtumas nesiekia nei 2 kartų, o skirtumai temperatūroje šiuo atveju yra apie 25°C. Jei ir vieni, ir kiti patalpina mi į 20°C temperatūrą, netgi po aklimacinio laikotarpio atogrąžų augalų metabolizmo intensyvumas nesugeba prilygti tam, kurį demonstruoja augalai iš Arkties (Larcher, 2003, 2.2 sk. ir nuorodos ten pat). Nepaisant šio fakto, Larcher, apibendrinamas turimą medžiagą, daro išvadą, kad metabolizmo intensyvumo kreivių slankiojimas augalų pasaulyje yra toks pat įprastas, kaip ir gyvūnų. Dėka šio slankiojimo kai kurių euriterminių augalų  $Q_{10}$  taip pat gali nukristi vos ne iki 1.

Visi šie ir kiti duomenys (žr. Prosser, 1986, 1991; Willmer et al., 2000; Hochachka ir Somero, 2002; Larcher, 2003) liudija, kad ektotermiai yra konformistai kūno temperatūros atžvilgiu, tačiau jos poveikio metabolizmui ir lokomotoriniam aktyvumui (gyvūnų) požiūriu pasižymi neblogomis regulatoriams būdingomis savybėmis. Tai leidžia jiems bent dalinai stabilizuoti metabolizmą ir būti pakankamai aktyviais orams atvėsus ar vandeniui atšalus. Ypač dideliu plastiškumu, kaip rodo gausi empirinė medžiaga, pasižymi augalai ir gyvūnai, gyvenantys stipriai besikaitaliojančios temperatūros sąlygomis.

Kokie konkretūs mechanizmai glūdi šio prisitaikymo esmėje? Koku būdu šaltu metų laiku arba šaltuose kraštuose gyvenantiems ektotermams pavyksta neprarasti biologinio aktyvumo? Biocheminiai tyrimai rodo (Hochachka ir Somero, 2002; Larcher, 2003), kad šaltų geografinių rajonų ektotermiai turi efektyvesnius fermentus palyginus su tą pa-

čią funkciją vykdančiais (homologiniais) fermentais, išskirtais iš ektotermų, gyvenančių šiltesniuose rajonuose. O homologinių fermentų, išskirtų iš endotermų, katalitinis efektyvumas dar mažesnis. Šiuos ypatumus nulemia skirtumai fermentų pirminėje struktūroje, amino rūgščių sekoje.

Sezoninės adaptacijos ir aklimacijos metu dažniausiai stebimos jau minėtos “kėkybinė” ir “kokybinė” strategijos: į atšalimą organizmas reaguoja didindamas fermentų koncentraciją ląstelėse arba pradėdamas sintetinti naujas to pačio (homologinio) fermento formas, pasižyminčias didesniu aktyvumu žemose temperatūrose. Pastaruoju atveju vyksta jau esamos genetinės informacijos realizavimas fenotipe. Kol kas sunku daryti išvadą, kuri iš šių dviejų strategijų yra labiau paplitusi ektotermų tarpe, tačiau patys jų egzistavimas abejonių nekelia.

### 3.4. Ektotermiai: išoriniai ir vidiniai šilumos šaltiniai.

Tačiau vėlgi neteisinga būtų teigti, kad ektotermiai visiškai nesugeba reguliuoti savo kūno temperatūros ir šiuo atžvilgiu yra pasyvūs. Kaip liudija jų pavadinimas, ektotermiai kūno įšildymui naudoja išorinius šilumos šaltinius: orams atšalus jie mėgsta kaitintis saulėje, o per didelius karčius - slepiasi šešėlyje ar slėptuvėje. Aukščiau aprašytas jų sugebėjimas susirasti palankiausią temperatūrinę zoną, vadinamą termopreferendumu, taip pat yra vienas iš būdų reguliuoti savo kūno temperatūrą, kuo ilgiau būti optimalioje aplinkoje.

Net ir ektotermiai turi vidinį šilumos šaltinį. Tai nuolatinis kvėpavimo procesas, kurio metu visada išsiskiria šiluma. Organizme nė sekunde nenutrūksta metabolinės reakcijos, kurioms vykti būtinas nuolatinis energijos pritekėjimas. Jei organizmas neauga, netun-

ka ir nesidaugina, visa asimiliuota energija suvartojama kvėpavimui. Tad pagaminamos šilumos kiekis nėra toks jau mažas. Tai metabolinė šiluma. Teoriškai samprotaujant, ji gali praversti termoreguliacijai užtikrinti. Tačiau pasirodo, kad šios šilumos ektotermuose pasigamina nepakankamai. Augalai kvėpuodami pakelia savo vidinę temperatūrą ne daugiau 1°C, o dažniausiai netgi dar mažiau. Tiesa, yra ir išimčių. Pavyzdžiui, *Philodendron* žieduose pasigamina tiek metabolinės šilumos, kad jų viduje nepriklausomai nuo orų visada šilta. Gyvūnai metabolinės šilumos pagamina kur kas daugiau, mat jie juda. Taigi judėjimas - vienas iš būdų sušilti, kuriuo naudojasi ne tik paukščiai ir žinduoliai. Intensyvaus judėjimo metu daugelio ektoterminių gyvūnų kūno temperatūra viršija aplinkos temperatūrą keliais laipsniais. Tačiau suprantama, kad toks būdas šildytis yra labai neekonomiškas, ir jis tinka tik ypatingais gyvenimo atvejais. Pavyzdžiui, daugelis vabzdžių, ir ypač naktiniai drugiai, prieš pakildami turi savo kūną iššildyti iki gan aukštos temperatūros (37-39°C). Tai jie daro intensyviai drebindami sparneliais. O skrendant kūno temperatūra jau nenukrenta, nes raumenims susitraukinėjant šilumos pasigamina užtektinai. Judrių ir greitų žuvų kūnas visada yra bent keliais laipsniais šiltesnis už vandenį, kuriame jos plaukioja. Geriausių termoreguliaciją tarp žuvų turi tunai. Jie gali plaukti 90 kilometrų per valandą greičiu. Šio savo stebėtino greitumo ir kai kurių morfologinių prisitaikymų dėka tunų kūno temperatūra nedaug tesvyruoja 10-30°C vandens temperatūrų intervale. Panašios savybės būdingos ir rykliams.

Kai kurie gyvačių pobūrio atstovai nepalieka savo kiaušinių likimo valiai ir, orams atšalus, apsisveja aplink kiaušinius, bandydami juos šildyti. Šiluma pasigamina raumenų spazminių susitraukinėjimų dėka, be to, kuo temperatūra žemesnė, tuo intensyvesni su-

sitraukinėjimai. Gyvačių kūno temperatūra tokiais atvejais pakyla ir gali tapti aukštesnė už aplinkos 5-7°C.

Kai kuriems vabzdžiams (bitėms, drugiams, vabalams, laumžirgiams) yra būdinga kuo tikriausia endotermija: šaltyje jie ne tik gali šildytis saulės atokaitoje ar virpinti sparneliais kad sušiltų, tam jie tiesiog suintensyvina metabolinės šilumos gamybą, kaip tai daro ir tipiškai endotermai – paukščiai ir žinduoliai. Šių vabzdžių kūnas, šildomas tokiu būdu iš vidaus, šyla maždaug 2-4°C/min, kol nepakyla iki 30-45°C (priklausomai nuo rūšies). Dar daugiau: kai kurios bičių rūšys aukštoje temperatūroje (virš 45°C) geba netgi „prakaituoti“, išskirdamos iš savo kūno vandenį (žr. Prosser, 1991 ir nuorodas ten pat).

### 3.5. Paukščiai ir žinduoliai: termoreguliacija ir jos kaina

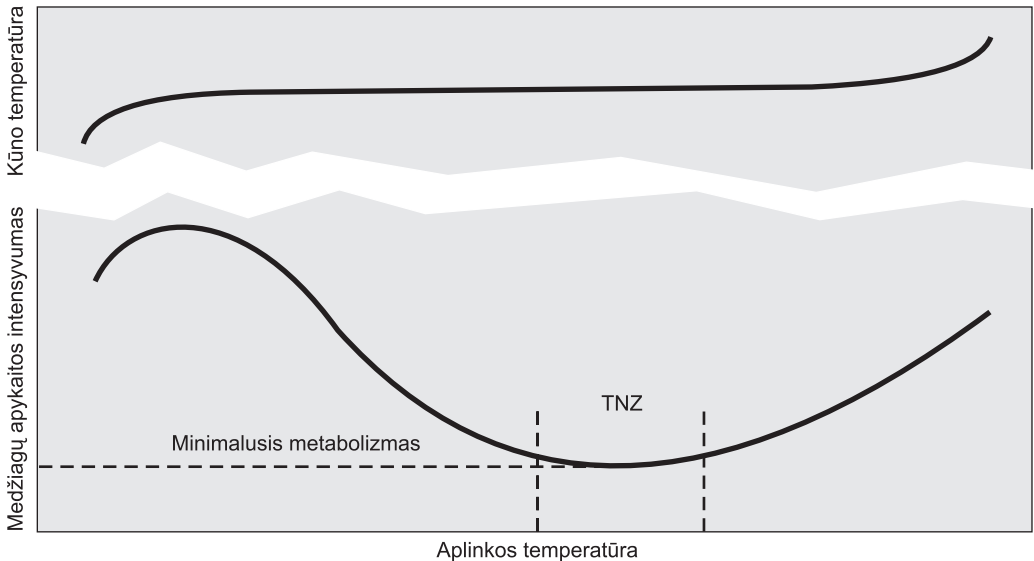
Normali žinduolių kūno temperatūra - 36-37°C, o paukščių 38-42°C. Ir kaip besikeičtų aplinka, šie skaičiai mažai tepasikeičia. Todėl šie gyvūnai ir vadinami homeotermais, tai yra pastovios temperatūros organizmais. Suprantama, kad orams atšalus, endotermo organizmas atiduoda aplinkai daugiau šilumos nei iki tol, ir kuo didesnis šaltis, tuo didesnis šilumos praradimas išspinduliavimo, konvekcijos ir kontakto keliu. Ir atvirkščiai, per didelius karščius, kai aplinka tampa karštesnė už kūną, organizmas neišvengiamai kaista, jo vidinė temperatūra kyla. Taigi tiesioginis temperatūros poveikis endotermams pasireiškia arba šilumos praradimu, arba, atvirkščiai, jos gavimu.

Adaptyvių reakcijų vaidmuo yra išlaikyti kūno temperatūrą normos ribose. Tai reiškia, jog organizmas, grubiai tariant, šaltyje turi dirbti kaip kaitintuvas, o teisingiau - kaip termostatas, palaikantis aukštesnę tempera-

tūrą, tuo tarpu karštyje - kaip šaldytuvas. Kai aplinkos temperatūra prilygsta kūno, jokios aktyvios reguliacijos, atrodytų, neturi būti reikšti. Tad ir energetinės sąnaudos jai turėtų būti minimalios. Priimkime tai kaip pradinę hipotezę, kuri, nežiūrint jos logiškumo, turės būti pakoreguota, ir mes tai iš tikro padarysime. Tačiau šiuo momentu ji mus patenkina, tuo labiau, kad jos naudai, atrodytų, kalba ir empiriniai duomenys (8 pav.). Čia mes matome būdingą endotermams temperatūrinę homeostazę, arba termoreguliaciją. Ji pasireiškia vidinės temperatūros nepriklausomybe nuo išorinės. Kaip matome, metabolizmas endotermuose spartėja ne tik didelių karščių metu (tai įprasta ir ektotermams), bet ir aplinkos temperatūrai nukritus žemiau tam tikro taško, vadinamo termoneutralios zonos (TNZ) žemutiniu tašku. Tai zona, kurioje organizmui nereikia nei savęs vėsinti, nei šildyti. Todėl metabolizmas joje minimalus. Kitaip tariant, TNZ - tai temperatūrinio optimumo, arba komforto, zona. Joje organizmui nei per šalta, nei per karšta. Šios zonos projekcija į ordinačių ašį yra vadinama

minimaliuoju, arba pagrindiniu, metabolizmu. Tai medžiagų apykaitos intensyvumas, kurio reikia kad būtų palaikytas organizmo, esančio ramybės (nejudrumo) ir temperatūrinio komforto būsenoje, gyvybingumas.

Jeigu medžiagų apykaitos funkcija būtų tik termoreguliacija, tai aplinkos temperatūrai susilyginus su kūno, minimalusis metabolizmas taptų nuliniu, tai yra medžiagų apykaita sustotų. Tačiau be termoreguliacijos medžiagų apykaita ramybės būsenoje vykdo ir kitas funkcijas, kaip antai: augimas, virškinimas, šalinimas, biocheminė reparacija ("remontas") ir resintezė. Todėl netgi tuo atveju, kai nevyksta nei augimas, nei virškinimas, minimalusis metabolizmas nėra mažas. Suaugusiam žmogui jis lygus apie 2000 kcal. per parą, skaičiuojant visai kūno masei. Tiek energijos pavirsta šiluma, kuri yra išspinduliuojama į aplinką. Smulkūs endotermams mažiau ėda ir mažiau pagamina šilumos palyginus su stambiais. Tačiau smulkiųjų žinduolių ir paukščių metabolizmas yra intensyvesnis (turimas omeny ne R, o R/B, kur R - kvėpavimo greitis, o B - kūno biomasė)



**8 pav.** Endotermams būdinga atsakomoji metabolizmo reakcija į aplinkos temperatūros pokyčius. Šios reakcijos dėka palaikoma organizmo temperatūrinė homeostazė (kreivė viršuje).

dešimtis kartų. Tad tam, kad būtų palaikytas pelės ar kareitaitės vieno biomasės vieneto gyvybingumas, per laiko vienetą jis su maistu turi gauti dešimtis kartų daugiau energijos nei, tarkim, žmogaus ar kalakuto biomasės vienetas. Atitinkamą kartų daugiau energijos šilumos pavidale ir išspinduliuojama.

Nenulinio minimaliojo metabolizmo pasekmė yra ta, kad į TNZ niekada neįeina kūno temperatūrai prilygstanti aplinkos temperatūra. Nuogam žmogui įkaišęs iki 36-37°C oras ar vanduo yra per karštas. Komfortinė jam temperatūra yra 26-30°C. Šiame diapazone medžiagų apykaita, pulsas ir kvėpavimo dažnis mažiausi. Prie to paaiškinimo, kuris jau buvo duotas, galime pridurti nebent tai, kad, kai aplinkoje yra 36-37°C, nuolat gaminama metabolinė šiluma tampa pertekline ir ji negali būti pašalinta pasyviu būdu. Todėl organizmas priverstas prakaituoti. O geriausiai jaučiamasi toje aplinkoje, kurioje metabolinės šilumos atidavimą aplinkai tiksliai atsveria jos nenutrūkstanti gamyba.

Daugumos paukščių ir žinduolių TNZ yra dar labiau prisilinkusi į žemų temperatūrų sritį, nei žmogaus. Štai kai kurių endotermų TNZ žemutiniai taškai, °C:

beždžionė	+28
žiurkė	+25
kiaunė	+15
ruonis, pingvinas	-10
eskimų laika (šuo)	-25
poliarinė lapė	-40

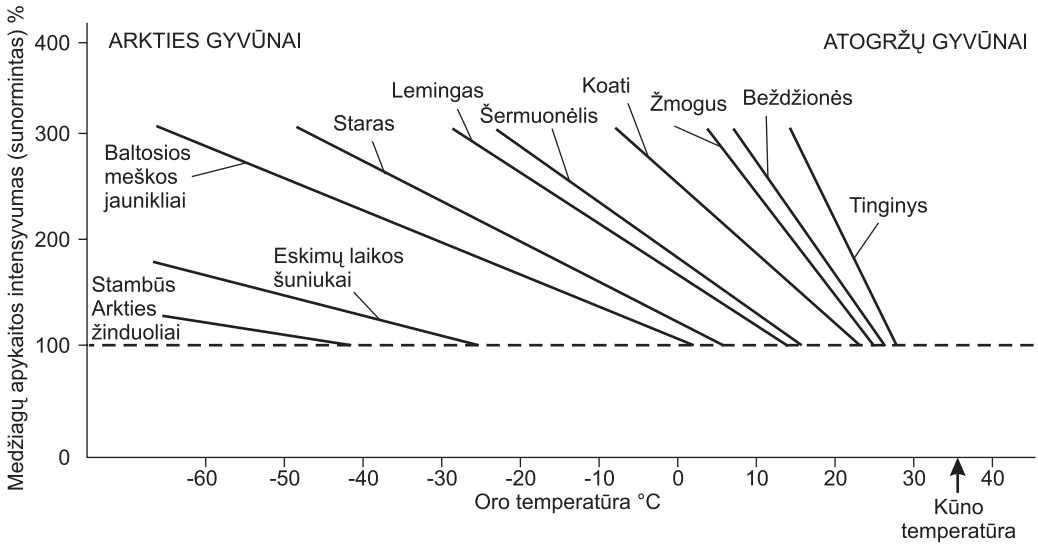
Šie ir kai kurie kiti čia nepateikiami faktai rodo, kad artėjant link ašigalių šie taškai slenka vis toliau link ypač žemų temperatūrų. Tai taškai, temperatūrai žemiau kurių nukritus, įsijungia aktyvios termoreguliacijos mechanizmai, kompensuojantys paspartėjusį šilumos atidavimą biologinės oksidacijos dėka. Ir kuo žemesnė temperatūra, tuo didesni šilumos nuostoliai ir tuo daugiau energetinių

sąnaudų reikia jiems kompensuoti.

Biogeografinius skirtumus tarp endotermų TNZ žemutinių taškų apsprendžia pasyvios termoreguliacijos ypatumai. Atšiaurus klimato endotermai pasižymi kur kas geresne termoizoliacine danga, tai yra geresniais kailiais ir tankesne plunksnų danga, taip pat storesniu poodiniu riebalų sluoksniu. Arktikos žinduolių kailis vidutiniškai 9 kartus geriau izoluoja kūną nuo aplinkos ir tiek kartų sumažina šilumos atidavimą aplinkai palyginus su atogrąžų žinduolių kailiais. Gyvūnai, dalį arba visą savo gyvenimą praleidžiantys šaltame vandenyje, - banginiai, ruoniai, pingvinai, baltieji lokiai - yra ypač riebus. Mat kailis ir plunksnos vandenyje duoda mažiau naudos, nei ore. Kokią įtaką TNZ žemutiniams taškui turi termoizoliacinė danga, mes gerai žinome iš to, kad kuo šilčiau apsirengiame, tuo komfortiškiau jaučiamės šaltyje.

Bendrą aplinkos poveikio medžiagų apykaitai vaizdą galima susidaryti iš duomenų, pateiktų **9 pav.** Gerai matyti, kokią naudą šaltų kraštų organizmams duoda pasyvios termoreguliacijos mechanizmai: jie ne tik praplatina TNZ žemų temperatūrų sąskaita, bet ir sutaupo daug energijos, kuri antraip būtų suvartota aktyviai termoreguliacijai. Tačiau į žemų temperatūrų pusę, kaip taisyklė, slenka ir viršutinis TNZ taškas. Todėl karštyje šaltų kraštų endotermai jaučiasi kur kas blogiau, nei vidutinio klimato zonos ar šiltų kraštų endotermai. Ir vėsinti savo organizmą prakaituojant ar lekuojant jie pradeda žemesnėse temperatūrose. Vienu žodžiu, evoliucinio prisitaikymo prie Žemės klimato ypatumų metu slankiojo, matyt, visa "aplinkos temperatūros - metabolizmo intensyvumo" kreivė.

Iš 9 pav. nesunku padaryti išvadą, kad šaltų kraštų gyvūnų metabolizmas jiems įprastoje aplinkoje yra nedaug ką spartesnis už tą, kuris būdingas šiltesnių vietovių organizmams. (Tiesa, čia pavaizduotas santy-



**9 pav.** Įvairių žinduolių medžiagų apykaitos reakcija į aplinkos temperatūrą. Šimtui procentų prilygintas metabolizmas ramybės būklėje, būnant termoneutralioje zonoje (minimalusis metabolizmas). P.F.Scholander ir bedradarbių 1950 m. duomenys.

kinis, ne absoliutus, intensyvumas. Tačiau ir absoliučios reikšmės tesiskiria nedaug.) Tuo negalima nesistebėti, ypač turint omeny, jog skirtumas tarp išorinės ir vidinės temperatūros poliarinių gyvūnų atveju pasiekia 80-100°C!

Kaip ir daugumos ektotermų, žinduolių ir paukščių organizmai reaguoja ir į sezoninius reiškinius. Tai rodo ir TNZ žemutinių taškų slankiojimas (**2 lentelė**):

**2 lentelė.** Kai kurių žinduolių žemutiniai TNZ taškai

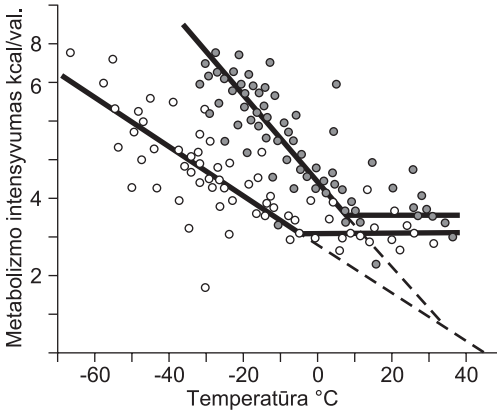
	vasarą, °C	žiemą, °C
žmogus	+28	+26
lemingas	+20	+14
dygliatriušis	+17	-12
rudoji lapė	+8	-13

Šiuo atveju vėlgi slankioja visa kreivė, netik TNZ žemutinis taškas. Apie tai liudija, pavyzdžiui, baltojo tetervino *Lagopus lagopus* medžiagų apykaitos reakcija į sezoninę temperatūros kaitą (**10 pav.**). Ši rūšis gyvena Arkties zonoje. Vasarą šie tetervinai yra šviesiai rudi, o žiemą tampa balti kaip sniegas. Žemutinė kūno danga tankesnė už vasarinę,

tad ir jos izoliacinės savybės geresnės. Tai ir nulemia TNZ žemutinio taško pasislinkimą į dar žemesnių temperatūrų pusę. Tačiau greta to organizme vyksta kiti persitvarkymai, kurių dėka žiemos metu sumažėja kreivės pasvirimo kampas, kas turi nemažos reikšmės taupant energiją šiuo sunkiu metų laiku. Taigi ne pirmą kartą mes matome tą patį dėsningumą: į temperatūros pokyčius organizmai reaguoja taip, kad jų optimumo taškas (taškai) pasislenka į tą pusę, kur link pasikeitė aplinka. Kartu slenka visa medžiagų apykaitos intensyvumo kreivė, tuo pačiu medžiagų apykaita darosi ekonomiškesnė, labiau atitinkanti organizmo poreikius konkrečioje aplinkoje ir konkrečiu laiku.

Kokie egzistuoja aktyvios termoreguliacijos mechanizmai? Jų įvairovė labai didelė, tačiau žinduoliams pagrindiniai yra keli. Atšalus orams:

- 1) daugiau gaminama metabolinės šilumos - tiek grynai cheminiu būdu, tiek, retsykiais, nevalingų raumenų susitraukinėjimų dėka (drebulys);
- 2) susiaurėja odos arteriolės (mažosios arte-



**10 pav.** Baltojo tetervino medžiagų apykaitos intensyvumo reakcija į eksperimentines temperatūras. Balti rutuliukai žymi individus, prieš bandymą aklimuotus prie žiemos temperatūrų, o juodi - aklimuotus prie vasaros sąlygų. G.C.West 1972 m. duomenys.

- rijos) ir sulėtėja kraujotaka odoje;
- 3) organizmas nustoja prakaituoti ar lekuoti;
  - 4) pasišiaušia plaukai, tuo pagerindami kūno dangos termoizoliacines savybes;
  - 5) organizmas mažina kūno ploto ir tūrio proporciją susiriesdamas į kamuolį, ir pan.

Karštmetyje šios reakcijos nestebimos arba stebimos joms priešingos. Toks prisitaikymas netrunka ilgiau kelių valandų, todėl jis gerai tinka prisiderinant prie cirkadinės (paros) ir sezoninės orų kaitos. Visos šios reakcijos negali realizuotis be nervų sistemos ir hormoninės veiklos. Atšalus arba atšilus, visų pirma reaguoja odoje esantys receptoriai, iš kurių informacija pakliūva į hipotaliamą (tarpinių smegenų apatinę dalį), kuris yra - nei daugiau, nei mažiau - vadovaujantis organizmo homeostazei, ir ne tik temperatūrinei, centras. Priklausomai nuo gautos informacijos pobūdžio jis ir įjungia vienas ar kitas adaptyvias reakcijas. Dažniausiai tarpininkais tarp valdymo centro ir betarpiškų vykdytojų yra hormonai: adrenalinas, tiroksinas ir kt.

Makromolekulių lygmenyje endoter-

mams nebūdingos specifinės reakcijos į temperatūrą. Žinduolių ir paukščių fermentai aktyvūs labai siaurose ribose, jų veiklos optimumas maždaug lygus kūno temperatūrai. Tai juos gerokai skiria nuo ektoterminio organizmo, kuris dažnai sintetina du ar daugiau tai pačiai funkcijai skirtus fermentus su skirtingais temperatūriniais optimumais.

Mes įpratinti galvoti, jog paukščiai ir žinduoliai yra evoliucijos viršūnė, jos tobuliausias produktas. Todėl viską, kas jiems būdinga, vos ne automatiškai laikome tobulesniu už analogiškus kitų organizmų požymius. Ar tokia logika pasiteisina endotermijos atveju? Vienas endotermijos privalumas nekelia abejonių, būtent, ji daro organizmus mažiau priklausomus nuo aplinkos sąlygų: žinduoliai ir paukščiai vienodai aktyvūs dieną ir naktį, vasarą ir žiemą, atogrąžose ir poliarnėse srityse. Tiesa, mes turėjome progos įsitikinti, jog kai kurie nepriklausomybės nuo aplinkos bruožai būdingi ir ektotermams, tačiau ši savybė endotermuose yra nepalyginamai labiau ištobulėjusi.

Evoliucionistai yra įsitikinę, kad prieš 100-200 mln. metų, roplių viešpatavimo biosferoje metu, kai žinduolių įvairovė ir vaidmuo buvo kur kas kuklesni, nei dabar, jie naudojosi neginčytinu privalumu prieš roplius tik vidutinio klimato zonoje, ir tai tik žiemą ir nakties metu. Galvojama, kad daugumoje tai buvo nakties gyvūnai. Tik vėliau, praslinkus daugeliui milijonų metų, jie pradėjo išstūminėti roplius iš šiltesnių zonų. Manoma, kad endotermija gerokai prisidėjo ir prie dauginimosi efektyvumo padidinimo: paukščių ir žinduolių jauniklių, sulaukiančių suaugėlio stadijos, procentas dažnai dešimtis ir šimtus kartų didesnis už tą, kuris būdingas daugumai ektotermų.

Antra vertus, endotermija ir su ja susieta homeotermija jų savininkams atsieina nepigiai. Endoterminių organizmų metabolizmas vidutiniškai 10 kartų intensyvesnis už tą, ku-

riuo pasižymi tokio pat dydžio ektotermai! Mat ne taip dažnai bestuburiai, žuvsys, augalai ir kiti ektotermai pakliūva į palankesnes jiems aukštas temperatūras ir ne taip jau dažnai endotermai būna TNZ ribose, dažniausiai jiems reikia užsiimti aktyvia termoreguliacija, kas reikalauja didelių energetinių sąnaudų. Štai kodėl paukščiai ir žinduoliai yra priversti taip dažnai ir gausiai maitintis ir štai kodėl jie, ir visų pirma smulkūs endotermai, badauti tegali labai neilgai, dažnai vos 1-2 paras. Žinduolis ir paukštis yra priverstas 80-95% visos asimiliuotos energijos paversti šiluma ("šaltakraujai" gyvūnai - 30-80%), tad labai mažai energijos lieka augimui ir dauginimuisi. Todėl endotermų populiacijos niekada nebūna tokios tankios, kaip kai kurių ektotermų. Iš tikro, niekam turbūt neteko stebėti tokio miško žvėrelių tankio, kuris prilygtų vėžlių ir gyvačių gausai pusdykumėse arba vėžių, moliuskų ar žuvų gausai kai kuriuose mūsų vandens telkiniuose.

### 3.6. Apibendrinimas

Apibendrinant tą medžiagą, kurią yra sukaupę ekologinė fiziologija, ekologinė biochemija ir etologija (e.g. Prosser, 1986, 1991; Schmidt –Nielsen, 1997; Hochachka, Somero, 1984, 2002; Wilmer et al., 2000; Larcher, 2003; žr. taip pat Lekevičius, 1986, 1992), galima išskirti tokias adaptacijos teorijos kontekste reikšmingas išvadas:

- Organizmai paveldi ne tiek nekintančius požymius, kiek reakcijos normą: to pačio genotipo pagrindu aplinka gali sukurti daugybę fenotipų – atsakų į aplinkos pokyčius. Šie atsakai paprastai yra grįžtamo pobūdžio ir adaptyvūs, taigi didina organizmo tikimybę išgyventi ir daugintis bei dirbti kiek galima palankesniame režime.
- Individualūs adaptacijos mechanizmai

dirba gana sparčiai palyginus, pavyzdžiui, su evoliuciniais mechanizmais: reakcija paprastai užtrunka nuo kelių sekundžių iki kelių savaičių. Tačiau plastiškumo ribos šiuo atveju yra siauros, jas apsprendžia paveldėta reakcijos norma.

- Nėra abejonių dėl to, kad reakcijos normos pagal kiekvieną fenotipinį požymį yra suformavusi gamtinė atranka. Tad visai tikėtina, kad individualiame genotipe yra užkoduota informacija ne tik apie labiausiai tikėtiną aplinkos sąlygų įvairovę artimiausioje geografinėje aplinkoje, kurioje individui lemta gyventi, bet ir apie labiausiai tikėtiną jos kintamumą laike; be abejo, čia kalbama daugiausia apie informaciją, surinktą atrankai veikiant ankstesnes generacijas. Jei tokios informacijos nebūtų, sunku būtų paaiškinti tuos gana sėkmingus daugelyje atvejų subtilaus prisitaikymo aktus, kuriuos mes stebime gyvojoje gamtoje.
- Nors kai kurie vyresnės kartos ekologinės fiziologijos specialistai (pvz., F.Fry, E.F.Adolf, dirbę prieš keliasdešimt metų) nebuvo linkę fiziologinės adaptacijos procesus sieti su prisitaikymo laipsniu, pastaraisiais metais vis dažniau pripažįstama, kad fenotipinis plastiškumas yra prisitaikymo laipsnio didinimo ar bent jau jo stabilizavimo įrankis. Kitas reikalas, kad iki šiol nėra sutarimo, koks šiuo atveju gali būti prisitaikymo laipsnio matas.

### 4. Adaptacijos procesai populiacijose

Ilgą laiką tarp ekologijos ir genetikos nebuvo organiško ryšio. Abi šios disciplinos atsirado beveik vienu metu, šio amžiaus pradžioje, abi pergyveno gana sparčią plėtrą ir tapo nepaprastai populiarios šeštame-septintame dešimtmetyje. Tačiau viena kitą jos



veikė mažai. Tai tuo labiau keista, kad dar 1908 m. pradėjo formuotis ir apie 1940 m. galutinai susiformavo populiacijų genetika, kurios pats pavadinimas, atrodė, įpareigoja šios disciplinos atstovus atlikti populiacijų ekologijos ir genetikos mokslų sintezę. Savo pagrindiniu uždaviniu populiacijų genetikos specialistai laikė ir laiko genetinių procesų populiacijose tyrimą. Turimi galvoje genetinis kintamumas ir gamtinės atrankos procesai. Plataus matematinų metodų taikymo dėka ši disciplina greitai tapo viena iš labiausiai teoretizuotų biologijos šakų. Daugumą evoliucijos problemų naujoji disciplina sprendė kur kas griežčiau ir moksliščiau, nei tai darė klasikinis darvinizmas. Tai stimulavo naujos evoliucinės doktrinos, vadinamos sintetinė evoliucijos teorija (SET), atsiradimą. Populiacijų genetika tapo jos teoriniu branduoliu.

Tačiau ekologija nuo to laimėjo nedaug. Mat naujoji kryptis visą dėmesį sutelkė į evoliucinę raidą, kuri ekologus domino mažai. Ekologinio laiko skalė geriausiai atveju apima kelis šimtus metų, tai yra ne daugiau kaip bendrųjų kaitos, arba ekologinės sukcesijos, trukmė. O evoliucinis laikas matuojamas tūkstančiais ir milijonais metų. Daugumai ekologų ir genetikų atrodė, kad populiacijų genetinė struktūra keičiasi pernelyg lėtai, kad tai turėtų kokios nors reikšmės kasdinei bendrųjų veiklai, demografiniams procesams ir netgi bendrųjų kaitai.

Situacija iš esmės pasikeitė septintojo dešimtmečio pabaigoje, ypač po to, kai 1968 m. pasirodė R.Levins knyga "Evolution in Changing Environments", taip pat kai tais pačiais metais R.C.Lewontin suorganizavo tarptautinį simpoziumą "Population Biology and Evolution". Šie metai laikomi ekologinės genetikos atsiradimo metais. Pagrindinis šių įvykių rezultatas - tai įsisąmoninimas, kad genetiniai procesai nėra tokie lėtaeigiai, kaip buvo galvota, kad jie dalyvauja populiacijų

dydžio reguliavime ir kituose ekologiniuose dinaminiuose procesuose. O jeigu taip, tai ekologui privalu žinoti genetiką.

Skirtingai nuo populiacijų genetikos, ekologinėje kur kas plačiau taikomi eksperimentai ir stebėjimai gamtoje ir, o laboratoriniai bandymai atliekami rečiau. Be to, naujoji disciplina sutelkė dėmesį į vidurūšinės genitinės įvairovės kasdienį vaidmenį populiacijose, jos įnašą į gyvų sistemų prisitaikymą prie besikaitaliojančios aplinkos ir kur kas mažiau, nei populiacijų genetika, yra užimta ilgalaikių evoliucinių procesų matematinu modeliavimu. Pagrindinis klausimas ekologinėje genetikoje - tai genetinis polimorfizmas, jo palaikymas ir vaidmuo prisitaikyme. Šį terminą 30-siais šio amžiaus metais pirmasis pavartojo anglas E.B.Ford, dirbęs su drugiais. Pasak jo, polimorfizmas tai "dviejų ar daugiau ryškiai besiskiriančių vidurūšinių formų koegzistavimas vienoje gyvenamojoje vietoje, kurių kiekvienos, netgi pačios rečiausios iš nuolat randamų formų, dažnis populiacijoje nėra toks mažas, kad galėtų būti palaikomas vien mutagenzės ir imigracijos dėka". Taigi polimorfizmas yra genitinės įvairovės populiacijoje sinonimas.

Morfos terminas dabar laikomas genotipo sinonimu. Tai pats smulkiusias vidurūšinis taksonas. Kurį laiką morfomis buvo vadinami tik diskretiniai kokybinio požymio variantai (pavyzdžiui, besiskiriantys kūno spalva individai; žirnių formos, besiskiriančios sėklų raukšlėtumu, ir pan.). Vėliau jomis pradėti vadinti ir nepertraukiamai kintančio kiekybinio požymio paveldimi variantai (pavyzdžiui, besiskiriantys ūgiu ar mase vienos rūšies individai). Ekologinėje genetikoje dažnai vartojama ir ekotipo sąvoka. Tai stambesnis taksonas, jis nusako vidurūšinės paveldimas formas, arba variantus, prisitaikiusius gyventi vietovėse, ryškiai besiskiriančiose savo sąlygomis. Jie nebūtinai turi priklausyti tai pačiai populiacijai, tuo tarpu

morfos, arba genotipo, terminas paprastai vartojamas tik vidupopuliacinei įvairovei apibūdinti. Labiausiai žinomas polimorfizmo pavyzdys - lytinis dimorfizmas. Apie jį aš rašysiu mažai, daugiausia dėmesio skirsiu nelytiniam polimorfizmui.

Ekologinės genetikos ištakose randame du gerai žinomus biologus: anglą E.B.Fordą ir švedų botaniką G.Turesson. Fordas ne tik įvedė polimorfizmo sąvoką, jis pirmasis išsakė mintį, kad populiacijos genetinė struktūra, atsakydama į pokyčius aplinkoje, gali pasikeisti per vieną ar kelias generacijas, taigi genetiniai pokyčiai gali turėti didelės įtakos demografiniams procesams. Kitaip tariant, Fordas bandė parodyti, kad abi laiko skalės - ekologinė ir evoliucinė - nėra nesuderinamos. Ši mintis, praėjus keliasdešimčiai metų, tapo naujosios disciplinos credo, tačiau Fordo laikais ji neturėjo žymaus atgarsio. Turesson trečiame šio amžiaus dešimtmetyje įvedė ekotipo terminą. Jis pirmasis tyrimams panaudojo metodą, kuris vėliau buvo ištobulintas ir tapo bene pagrindiniu dirbant su augalais. Iš ryškiai besiskiriančių augimviečių buvo surenkamos skėtinės vanagės *Hieracium umbellatum* sėklos. Visos jos buvo pasėtos viename lauke, tyrėjo sode. Augalai buvo auginami šiomis sąlygomis kelias generacijas, ir paaiškėjo, kad daugelyje atvejų morfologiniai skirtumai tarp grupių ("ekotipų") išlieka ir sekančiose kartose. Turesson išsakė prielaidą, kad šie skirtumai yra paveldimi, jie atspindi organizmų prisitaikymo prie lokalsios aplinkos ypatumus. Tarp kitko, šis tyrėjas įvedė genekologijos, arba genetinės ekologijos, sąvoką, kuri reiškė maždaug tą, ką mes dabar suprantame kaip ekologinę genetiką. Tačiau šis naujadaras nepriėjo.

## 4.1. Genetinės įvairovės paradoksas

Moksle neretos situacijos, kai gan aki-

vaizdūs faktai, nesiderinantys su nusistovėjusia nuomone, yra stebimi, tačiau nepastebimi, į juos žiūrima, bet jų nematoma. Ir tik po to, kai nusiviliama bendra nuomone (nes ji reikiamai nepaaiškina ne tik naujų, bet ir senų faktų), tyrėjų sąmonėje įvyksta staigus lūžis, kurio dėka atsiranda reikalaujantis užpildymo nežinojimas. Ir tik tada atkreipiamas dėmesys į faktinius duomenis, kurie taip atkakliai buvo ignoruojami.

Toks likimas ištiko ir polimorfizmo reiškinį. Į jį atkreipė ypatingą dėmesį dar Darvinas. Jis pirmasis vidurūšiniam neapibrėžtam (atsitiktiniam) kintamumui suteikė žaliavos evoliucijai statusą. Šio amžiaus pirmaisiais dešimtmečiais apie tai daug rašė Ford ir kiti tyrėjai, tačiau tik septintame dešimtmetyje, prasidėjus krizei populiacijų genetikoje, taip ir nebetapusioje ekologų pagalbininke, pagaliau tyrėjų žvilgsniai buvo nukreipti į gamtines populiacijas ir jose egzistuojančią įvairovę. Buvo prisiminti Ford, Turesson ir kitų gyvų ir jau mirusių ekologinės genetikos pradininkų darbai. Apie tai, kad gamtinėse augalų ir gyvūnų populiacijose egzistuoja didelė genetinė įvairovė, bylojo trys faktų grupės: vizualūs stebėjimai, dirbtinės atrankos rezultatai ir elektroforetinė baltymų analizė.

1. **Vizualūs stebėjimai.** Nuo neatmenamų laikų žmogus mato aplink save didžiulę organizmų įvairovę. Jis pastebi ne tik skirtumus tarp rūšių, bet ir tai, kad ir dažnoje rūšyje koegzistuoja daugybė formų: skiriasi kūno spalva, dydis, forma ir pan. Atsiradus genetikai, ir ypač chromosominei teorijai, subrendo įsitikinimas, kad vos ne kiekvienas individas lytiškai besidauginančioje rūšyje yra unikalus, nepakartojamas. Be abejo, ši išvada buvo paremta ir žmogaus išorinių bruožų stebėjimais. Ją patvirtino ir detali genetinė analizė. Štai, 1933-1935 metais rusų genetikas N.Dubininas vizualiai ištyrė 129582 vaisinės muselės *Drosophila melanogaster* individus, sugaudytus per 3 metus iš 11 skir-

tingų vietovių, ir rado 2700 išorinių morfologinių nukrypimų nuo "normos" (2.08%). O kai kuriais metais šis skaičius šokteldavo beveik iki 7%. Analizės metu išaiškėjo, kad žymi šių variacijų dalis yra paveldima. Panašūs tyrimai buvo atlikti su daugybe kitų rūšių, ir daugumoje atvejų buvo aptikta įvairovė, kuri buvo tokia didelė, kad vargu ar galėjo būti paaiškinta vien naujai įvykusiomis mutacijomis ir imigracija.

2. **Dirbtinė atranka.** Selekcininkai dar prieš atsirandant genetikai patyrė, kad dirbtinė atranka, jei ji atliekama kryptingai, beveik visada duoda reikiamą arba bent jau teigiamą poslinkį organizmų savybėse. Ypač gerų rezultatų galima tikėtis, jei objektu pasirenkama lytiškai besidauginanti rūšis. Be to, panašius rezultatus gaudavo ne tik selekcininkai, bet ir genetikai, užsibrėžę tikslą tiesiog įdomumo dėlei pažiūrėti, kaip dirbtinės atrankos keliu galima pakeisti tą ar kitą požymį. Ir nepriklausomai nuo to, koks požymis - fiziologinis, morfologinis ar elgseninis - būdavo bepasirenkamas, efektas dažniausiai būdavo teigiamas: požymis būdavo kryptingai keičiamas iš generacijos į generaciją. Tiesa, tik iki tam tikros ribos ir tik tada, kai atranka būdavo daroma ne žmogaus gautoje grynoje linijoje. Šie faktai neginčijamai bylojo, kad atrankai panaudotos gamtinės populiacijos yra genetiškai nevienalytės, antraip jokio poslinkio fenotipe gauti nepavyktų (iš ko atrinksi, jei visi genotipai vienodi).

3. **Elektroforetiniai fermentų tyrimai.** Šis metodas buvo pradėtas masiškai naudoti 1966 m., ir jo dėka gauti duomenys labai paspartino ekologinės genetikos atsiradimą ir plėtrą. Jo esmėje glūdi fermentų, pasižymičių skirtingu elektrostatišku krūviu, savybė elektriniame lauke judėti skirtingu greičiu. Egzistuoja trijų tipų amino rūgštys: teigiamai, neigiamai įelektrintos ir neutralios. Todėl pirminės fermento struktūros pasikeitimas dėl įvykusios paveldimoje medžiagoje muta-

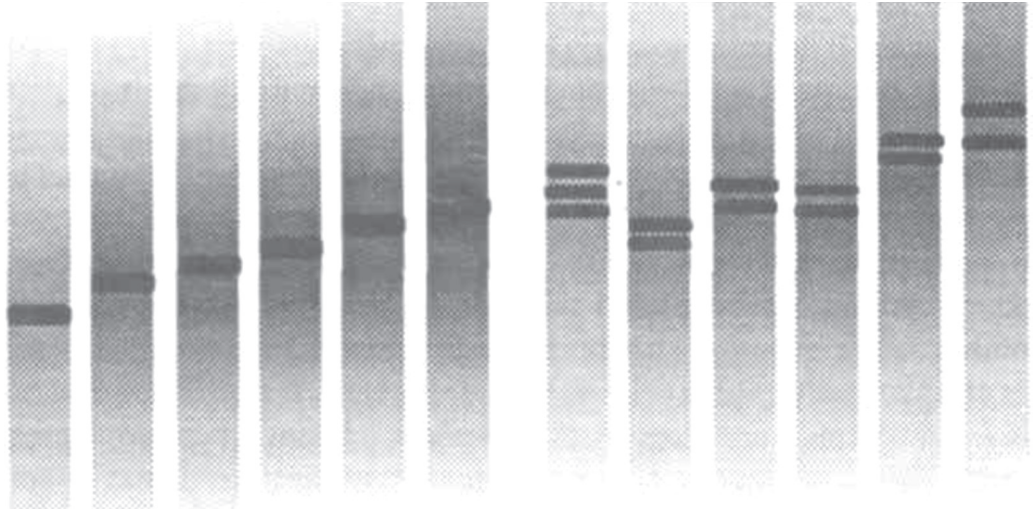
cijos dažnai, nors ne visada, atsiliepia ir sumariniam makromolekulės krūviui. Dėl šios priežasties fermento molekulės, koduojamos skirtingų to pačio geno alelių, dažniausiai elektriniame lauke judės skirtingu greičiu ir užims skirtingas pozicijas po tam tikrą laikotarpį užtrukusios elektroforezės. Dažniausiai elektroforezė atliekama gelyje (krakmole, agare ar kokiam nors sintetiniame polimere). Po to belieka šiuos fermentus nudažyti. Priklausomai nuo alelių kiekio organizme elektroforegamoje gaunama viena arba kelios tamsesnės juostos. Fermentų sintezės lygmenyje dominavimo nėra, ir kiekvienas heterozigotos alelis sintetina savo polipeptidą. Po to galima palyginti skirtingiems individams priklausančias foregramas, ieškant panašumų ir skirtumų (**11 pav.**).

Netrukus po pirmų sėkmingų šio metodo išbandymų jam padedant buvo ištirti tūkstančiai augalų ir gyvūnų rūšių. Pasirodė, kad beveik visos jos yra polimorfinės. Knygos "The Genetic Basis of Evolutionary Change", autorius R.Lewontin (1974) taip joje reziumuoja tyrimus, atliktus su gyvūnais:

"Mes nelabai nusižengsime tiesai, jeigu apibūdinsim gyvūnų rūšis, besidauginančias lytiniu būdu, kaip polimorfines pagal trečdalį savo genų, ir šių rūšių individus - kaip heterozigo-tiškus pagal maždaug 10% visų lokusų."

Šiai tendencijai neprieštaravo ir analogiški skaičiai, gauti dirbant su augalais.

Taigi, nors polimorfizmo reiškinys buvo atrastas gerokai prieš 1966 m., tik elektroforetinis metodas galutinai įtikino genetikus, kad gamtinėse augalų ir gyvūnų populiacijose įvairovė yra netikėtai didelė. O netikėtai todėl, kad tuo metu buvo plačiai paplitusi nuomonė, pagal kurią visų rūšių populiacijos turėtų būti monomorfinės, kitaip sakant, jose turi būti viso labo vienas genotipas - geriausiai prisitaikęs, "laukinis". Gali egzistuoti ir daugiau genotipų, tačiau tik laikinai, kaip



**11 pav.** Tipiškas elektroforegramų vaizdas. Kairėje pusėje - šešių homozigotinių pagal įvairius to paties lokuso alelius individų elektroforegramos; dešinėje - vaizdas, gautas ištyrus dalies heterozigotų pagal šio lokuso alelius genotipus. Paimta iš Lekevičiaus (1992).

nauji mutantai, kurių dauguma yra blogiau už "laukinę" formą prisitaikiusi prie aplinkos, todėl anksčiau ar vėliau iš populiacijos išstumiami. Tiesa, nors labai retai, bet gali įvykti labai sėkminga mutacija, suteikianti genotipui tokią adaptyvą vertę, kuriai negali prilygti ir "laukinis" variantas. Tokiu atveju vėlgi naujasis genotipas anksčiau ar vėliau išstumiama senąjį ir pats tampa "laukiniu".

Tokios nuomonės laikėsi populiacijų genetikos specialistai. Jie savo ruožtu ją perėmė iš Darvino. Mat ir Darvinas į natūralią atranką žiūrėjo kaip į jėgą, kuri kaskart atranka patį geriausią variantą iš egzistuojančių, negailestingai pašalindama likusius. Jau minėtoje savo knygoje R. Levontinas taip reziumuoja šią situaciją biologijoje:

"Natūrali atranka atrodė kaip kintamumo antitezė. Kaip sakoma, daug kviestųjų, bet mažai išrinktųjų".

Taigi faktai prieštaravo darvinizmui ir SET. Visi duomenys liudijo, kad:

- 1) gamtinės augalų ir gyvūnų populiacijos yra polimorfinės;
- 2) šis polimorfizmas daugelyje atvejų yra adaptyvus, kitaip tariant jis nėra neapi-

brėžtas, nėra atsitiktinis, nes įgalina organizmus geriau prisitaikyti prie aplinkos;

3) jis nėra ir laikinas, panašu, kad stebimi genotipai koegzistuoja nuo seno.

Šis neatitikimas tarp nurodytų faktų, iš vienos pusės, ir teorijos, iš kitos, vadinamas genetinės įvairovės paradoksu. Kaip derėjo elgtis šioje situacijoje? Faktus neigti nebuvo galima, jie buvo pernelyg akivaizdūs ir tvirti. Beliko keisti teoriją. Su šiuo paradoksu kaip tik ir susijusi populiacijų genetikos krizė septintame-aštuntame dešimtmečiuose ir ekologinės genetikos plėtra tuo pačiu laiku. Mat pastaroji šį paradoksą sprendė sėkmingiau.

Populiacijų genetikos specialistai pasiūlė dvi hipotezes. Vieną iš jų dar 1955 m. suformulavo rusų kilmės amerikietis T. Dobzhansky bei tais pačiais metais E.R. Dempster. Joje tvirtinama, kad egzistuoja dvi gamtinės atrankos formos. Viena iš jų mažina genetinę įvairovę populiacijose, tai įprasta darvininė atranka. Kita forma didina įvairovę, nes atranka heterozigotas, kurios yra geriau prisitaikiosios už homozigotas. O didelis heterozigotiškumo laipsnis, suprantama,

dažniausiai turėtų sąlygoti ir didelį polimorfiskumą. Ši hipotezė apeliuoja į gerai žinomą genetikoje heterozės reiškinį. Ji buvo pavadinama balansine hipoteze.

Septinto dešimtmečio pabaigoje atsirado dar viena, neutraliosios evoliucijos, hipotezė. Jos autoriai - M.Kimura, J.Crow, J.King ir T.Jukes. Jie manė, kad greta kintamumo, kuris veikia į gyvybingumą, taigi ir adaptyvumą, egzistuoja ir neutralus kintamumas, tai yra nei geras, nei blogas organizmui. Tarp tų variacijų, kurios aptinkamos elektroforezės metodu, tokių yra dauguma. Todėl atranka jų ir nesugeba pašalinti.

Nesigilindami į daugybę argumentų, kurių buvo gausu aptariant šias hipotezes, pateiksime pagrindinę išvadą, prie kurios buvo prieita: abi hipotezės neblogai derinasi su kai kuriais faktais, bet likusieji, kurie sudaro daugumą, į šias dvi schemas nebetelpa. Jiems paaiškinimas buvo rastas ekologinėje genetikoje. Dar 1953 m. H.Levene pasiūlė hipotezę, pagal kurią polimorfizmas gali būti palaikomas tuo atveju, jeigu aplinkoje esama ne viena, o daug skirtingų erdvių subnišų, ir skirtingi genotipai turi privalumą skirtingose subnišose, todėl jie negali išstumti vienas kito. Vėliau šią mintį sugriežtino ir detalizavo kiti modeliuotojai: R.F. Hoekstra, P.W.Hedrick, J.A.Endler, J.H.Gillespie, G.Bell, S.A.Frank, M.Slatkin. Dėl to, ar aplinkos sąlygų kaitaliojimas laike taip pat galėtų turėti tokį poveikį, ilgą laiką abejota, nors kai kas iš teoretikų (pvz., J.B.S. Haldane ir S.D.Jayakar 1963 m., R.Levins 1968 m. ir S.Ellner bei N.G.Hairston 1994 m.) vis tik laikėsi kitos nuomonės. Iš naujesnių darbų reiktų paminėti P.Chesson 2000 m. ir S.Barot bei J.Gignoux 2004 m. gautus rezultatus. Jie parengė modelius, kurie prognozuoja, kad ne tik skirtingi genotipai (populiacijoje), bet ir skirtingos rūšys (bendrijoje) gali koezistuoti neapibrėžtai ilgą laiką, jei rūšies/genotipo prisitaikymo laipsnis taip varijuoja

erdvės ar laiko atžvilgiu, kad visada atsiranda pakankamai didelė vieta ar pakankamai ilgas laikas tai rūšiai/genotipui realizuoti savo pranašumą.

O dabar turbūt būtų pats laikas nuo teorijų pereiti prie empirikos.

#### 4.2. Mikrogeografinė genotipų specializacija

Greta klimatinių ir edafinių (dirvožemio) skirtumų, būdingų skirtingoms geografinėms zonoms, egzistuoja ir mikrogeografiniai skirtumai. Kirtavietėje šviesos būna daugiau, o dirva dažniausiai būna prastesnė, nei aplinkiniame miške. Kalvos viršūnėje drėgmės mažiau, nei papėdėje. Netgi kai tyrėjas atlieka su augalais bandymą savo įstaigos eksperimentiniuose laukeliuose, jis negali garantuoti, kad augimo sąlygos sklypuose nesiskiria niekuo išskyrus tai, kas figūruoja kaip eksperimentinis poveikis. Gamta nemėgsta ne tik tuštumos, bet ir vienodumo. Šie faktai neturėtų kelti didelės nuostabos, greičiau reiktų nusistebėti tuo atveju, jei kas nors imtų įrodinėti priešingą nuomonę.

Prie abiotinių sąlygų erdvinės įvairovės organizmai, kaip mes įsitikinome, gali prisitaikyti fiziologinių reakcijų ir kitokių individualių mechanizmų dėka. Populiacijos lygmenyje aptinkamas dar vienas adaptacijos prie lokalių sąlygų būdas. Tai mikrogeografinė genotipų specializacija. Pateiksime keletą tipišku jos pavyzdžių.

Detalūs vienos iš neekultūrinių avių *Avena barbata*, augančios Kalifornijoje, tyrimai leido J.L. Hamrick ir R.W. Allard 1975 metais aptikti labai subtilią genotipų specializaciją. Vienos iš kalvų viršūnėje augo monomorfinė pagal tirtą elektroforezės metodu fermentą subpopuliacija. Papėdėje populiacija irgi buvo monomorfinė, bet pagal kitą to pačio lokuso genotipą. O kalvos vidurinėje dalyje

buvo aptiktas pleištinis genotipų išsidėstymas: viršūnės link “viršūninio” genotipo dažnis augo, o “papėdinio” mažėjo. Autoriai iškėlė hipotezę, kad tokį pasiskirstymą galėjo nulėmti dirvos ypatumai. Vėlesni stebėjimai fitotrone, kuriame abu genotipai buvo auginami skirtingos drėgmės dirvose, liudijo šios hipotezės naudai. Panašaus pobūdžio mikrogeografinę specializaciją, tik jau kiti botanikai, aptiko *Veronica peregrina*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens* ir kitų augalų gamtinėse populiacijose.

Aš jau užsiminiau apie klasikinius tapusius švedo Turesson bandymus su augalų ekotipais. Dabartiniu metu tam, kad būtų galima įvertinti aplinkos ir paveldimumo įnašą į fenotipinę populiacijos įvairovę, taikoma tobulesnė metodika - abipusis persodinimas, arba reciprokinė transplantacija. Iš skirtingų augimviečių surenkami tam tikros rūšies, galinčios daugintis nelytiniu būdu, augalų pavyzdžiai ir jie klonuojami, kad būtų gauta daug to paties genotipo kopijų. Po to kiekvienas klonas suskirstomas į kelias lygias dalis, kurių kiekviena įterpiama kitoje augimvietėje, tarp jų ir toje, iš kurios buvo paimtas tas klonas. Imant pavyzdžius ir persodinant stengiamasi kuo mažiau pažeisti natūralų biotopą ir augalinę dangą. Toliau lieka tik stebėti, kaip eksperimentiniai augalai vystosi, koks jų mirtingumas, biomasė ir pan. Tokie eksperimentai gamtoje įgalina netgi kiekybiškai įvertinti atrankos, nukreiptos prieš tą ar kitą genotipą, spaudimą.

Pasitelkę klonavimo ir transplantacijos metodus, botanikai tirtose augalų populiacijose (*Avena*, *Veronica*, *Taraxacum*, *Trifolium*, *Anthoxanthum*, *Plantago*, *Ranunculus*, *Dryas* ir kai kurios kitos gentys) aptiko didžiulę genetinę įvairovę, kurios didelė dalis greičiausiai yra prisitaikymo prie biotinių ir abiotinių aplinkos sąlygų mikrogeografinio mozaikiškumo rezultatas (žr. apžvalgą: Ennos, 2001; Bell, 1996; Linhart and Grant,

1996; Mitton, 1997; Nevo, 2001). Tuose iš darbų, kuriuose buvo taikomas transplantacijos metodas, buvo nustatyta, jog transplantuoto genotipo adaptyvi vertė priklausydavo nuo betarpiškos apsupties (augimvietės), paprastai ji būdavo didžiausia “gimtoje” augimvietėje. Tai reiškė, jog tirti genotipai yra specializuoti aplinkos sąlygų, egzistuojančių populiacinio arealo ribose, atžvilgiu. Nekilo abejonių, jog tokio pobūdžio augalų genotipinę diferenciaciją sukuria ir palaiko gamtinė atranka. Tiesa, tinkamas tai ar kitai mikrogeografinėi aplinkai genotipas dažnai pakliūva į “savąją” mikronišką grynai atsitiktiniu būdu, dar sėklos stadijoje, tad intensyvi, vykstanti kiekvienoje generacijoje gamtinė atranka ir palyginus didelė genetinė našta yra neišvengiami. Nepaisant to, gana dažnai, turbūt, daugelis, o gal ir dauguma, potencialiai tinkamų populiacijai mikroniškų yra apgyvendinamos specializuotų genotipų. Kaip leido galvoti šie tyrimai, genofondas – tai savotiška informacijos apie aplinkos sąlygų įvairovę arealo ribose saugykla. Įdomu tai, kad, esant gana dideliems aplinkos sąlygų skirtumams tarp greta esančių augimviečių, diferenciacija dažnai išsilaiko nežiūrint gana intensyvaus apsikeitimo genais (gene flow) tarp subpopuliacijų.

Panašaus pobūdžio eksperimentai buvo atlikti ir su dirvos bakterijų izoliatais (D.Belotte ir jo bendradarbių 2003 m. duomenys). Jie parodė, kad bakterijos geriau dauginasi toje augimo terpėje, kuri buvo pagaminta naudojant tuos dirvos pavyzdžius, iš kurių tos bakterijos buvo izoliuotos. Tolstant nuo “gimtosios” augimvietės prisitaikymo laipsnis mažėjo eksponentiškai maždaug 0,06/metrui greičiu. Autoriai šiuos faktus aiškina tuo, kad mikrogeografiškai skirtinguose taškuose egzistuoja skirtingas atrankos spaudimas, kuris ir sukuria lokalios adaptacijos reiškinį.

Tirdami gamtines gyvūnų populiacijas,

zoologai taip pat aptiko nemažą polimorfizmą, ir vienu populiacijų/subpopuliacijų genetinę struktūrą dažnai gerokai skirdavosi nuo kitų. Buvo prieita išvados, jog šiuos skirtumus lemia abiotinių ir/ar biotinių sąlygų mikrogeografinis mozaikiškumas, laboratoriniai eksperimentai kartais leisdavo atrasti ir konkrečius atranką vykdančius veiksnius (žr. apžvalgas: Kirpičnikov, 1987; Mitton, 1997 ir Nevo, 2001).

Pateiksiu kelis konkrečius pavyzdžius. Botanikų sukurtu transplantacijos metodu ne kartą naudojosi ir zoologai. Trys suomių zoologai (O.Halkka, L.Halkka, M.Raatikainen) aštuntame šio amžiaus dešimtmetyje aptiko, kad *Philaenus spumarius* (Homoptera) populiacijos, apgyvendinusios šalia viena kitos esančias to paties salyno saleles, gerokai skiriasi spalvinių morfų dažniu. Kas tai - dėsningumas ar neturintis jokios biologinės prasmės atsitiktinumumas? Kad būtų gautas atsakymas, tyrėjai prigaudė nemažą skaičių tipiškų kiekvienai populiacijai morfų ir išleido jas į laisvę salelėse, kur šie genotipai nebuvo dažni. Naudojant botanikų terminologiją, jie atliko abipusį persodinimą. Po tam tikro laiko buvo atlikta apskaita ir išaiškėjo, kad visų populiacijų genetinė struktūra sugrįžo į pradinę, priešeksperimentinę būseną. Kaip mano autoriai, šiuo atveju atranka veikė prieš neįprastus salelei genotipus, kurių adaptyvė vertė naujomis sąlygomis pasirodė besanti menka.

P.S.Schmidt ir D.M.Rand 1999 m. aprašė rezultatus, kuriuos jie gavo tirdami šiaurines jūrų giles (*Semibalanus balanoides*), tiksliau – manozės fosfato izomerazės (Mpi) genotipus. Tiriamoje populiacijoje jie aptiko 3 genotipus – SS, SF ir FF. Kiekvienas iš genotipų turi „savo“ mikrobuveinę, kurioje jo dažnis yra didžiausias. Būtent, skirtingi genotipai mėgsta skirtingus aukštus potvynių ir atoslūgių apimtoje litoralėje: FF genotipas, kaip parodė eksperimentinė transplantacija,

geriau išgyvena aukštų temperatūrų veikiamoje viršutinėje litoralėje, o SS – žemutinėje. Ši diferenciacija, kaip nustatė autoriai, išsilaiko iš generacijos į generaciją, nepaisant to, kad būdami lervutės stadijoje šie vėžiagyviai nukeliauja dešimtis ar net šimtus kilometrų. Matyt, čia veikia galingas atrankos spaudimas, nukreiptas prieš „svetimų“ genotipų įsikūrimą.

H.E.Hoekstra su bendradarbiais savo 2004 m. publikacijoje aprašo Arizonoje sutinkamų pelių *Chaetodipus intermedius* kailiuko spalvos polimorfizmą. Ta subpopuliacija, kuri aptinkama sustingusios lavos biotopą, pasižymi tamsiu kailiuku, o subpopuliacija, apgyvendinusi šalia esantį šviesaus granito biotopą, turi šviesų kailiuką. Autorių nuomone, tokią diferenciaciją greičiausiai lemia plėšrūnų spaudimas, jų vykdoma atranka. Buvo aptiktas ir lokusas, atsakingas už kailiuko spalvą. Kaip ir pavyzdyje su gilėmis, čia taip pat vyksta nuolatinis apsikeitimas genais, tačiau jis tik sušvelnina skirtumus, jų nepanaikindamas.

„Drozofilininkai“ gali didžiulis tuo, jog jų mėgstamas objektas yra taip gerai iširtas. Iš tikrųjų, turbūt nėra tokios kitos rūšies, su kuria tiek daug dirbo ekologinės genetikos specialistai. Jie aptiko vaisinėse muselėse nepaprastai didžiulę vidurūšinę ir vidupopuliacinę genetinę įvairovę, kurios nemaža dalis, autorių nuomone, yra palaikoma mikrogeografinio aplinkos sąlygų mozaikiškumo (žr.pvz., G.Ananina su bendradarbiais parengtą 2004 m. apžvalgą žurnale *Genetics and Molecular Biology*).

### 4.3. Aktyvus pasirinkimas

Skirtingai nuo augalų, gyvūnai gamtoje dažnai naudojasi aktyvaus pasirinkimo taktika, kuri yra pasyvaus paklusimo atrankai priešybė. Mat kiekvienas gyvūnas gali judė-

ti ir pasirinkti aplinką, kuri jam yra palankiausia. Jei kurios nors populiacijos viduje egzistuoja genotipų įvairovė, tai tikėtina, kad šie genotipai bandys išsidėstyti erdvėje pagal maksimalaus prisitaikymo prie aplinkos dėsnį, o ne bet kaip. Ir ne taip tragiška, kad kiekvienoje generacijoje dėl genų migracijos, rekombinacinių ir mutacinių procesų atsiranda nauji genotipai - kiekvienas iš jų naudojami bent jau teorine galimybe susirasti sau palankiausią aplinką. Toks paremtas elgsena ir genotipų įvairovė prisitaikymo būdas gerokai sumažina palyginus su gamtine atranka genetinę našta, tai yra neprisitaikiusių genotipų dažnį populiacijoje.

Apie gyvūnų sugebėjimą pasirinkti aplinką aš jau rašiau poskyryje, skirtame ekologiškai fiziologijai. Tačiau ten buvo nutylėta, kad tos pačios rūšies individai ne visada pasirenka tą pačią aplinką. Kitaip tariant, individų termo-, foto-, chemo- ir kiti preferendumai nesutampa, todėl kiekvienas iš jų ieško kitos apsupties. Judėdami erdvėje gyvūnai tarsi slankioja savo ekologinės nišos ašimis į vieną ir kitą pusę ieškodami tų taškų, kuriuose jų prisitaikymas būtų didžiausias.

Individų sugebėjimas susirasti tinkamiausią sau apsuptį buvo aptiktas jūrų minkštakūnyje *Littorina mariae*, muselėse *Drosophila persimilis*, *D. pseudoobscura*, beržiniame šerisprindyje *Biston betularia* ir daugelyje kitų rūšių. Ypač vertingi yra B.Christensen duomenys, aprašyti 1977 m. Jis dirbo su vandens asiliuku *Asellus aquaticus* (Isopoda), kuris dažnas ir mūsų vandenyse. Tyrimams autorius parinko nedidelę kūdrą, kurios viename krante augo gluosnis, o kitame - bukas. Tai svarbi detalė, mat apipučę medžių lapai sudaro žymią asiliukų raciono dalį. Panaudojęs elektroforezės metodą, Christensen šioje populiacijoje aptiko du genotipus pagal amilazės fermentą. Vienas iš jų vyravo "gluosniškoje" kūdros pusėje, kitas - "bukiškoje". Autorius padarė prielaidą,

kad kiekvienas iš šių genotipų pasirenka jam palankiausią kūdros pusę, kurioje jis randa tinkamiausio maisto. Šią hipotezę tas pats tyrėjas patikrino eksperimento būdu. Jis paėmė akvariumą, vieną jo pusę išklojo gluosnio, o kitą - buko lapais, pripylė vandens ir suleido abiejų genotipų individus. Pradžioje genotipų išsidėstyme nebuvo jokios tvarkos, jis buvo atsitiktinis. Tačiau po dviejų savaitių eksperimentinė populiacija pasiskirstė į dvi gan ryškiai besiskiriančias amilazės genotipo atžvilgiu subpopuliacijas, kaip ir numatė autorius. Kadangi amilazė dalyvauja virškinime, Christensen šiuose duomenyse įžiūri ne tik koreliacinių, bet ir priežastinių ryši tarp maisto šaltinių išsidėstymo ir genotipų pasiskirstymo erdvėje.

#### 4.4. „Sezoninė atranka“

1943 ir 1947 metais T.H.Dobzhansky aprašė chromosominių inversijų polimorfizmą *Drosophila pseudoobscura* populiacijose, įsikūrusiose JAV. Skirtingos morfos skirtingai reaguoja į temperatūrą: viena iš jų yra „šiltamėgė“, kita – „šaltamėgė“. Todėl jų dažnis gamtinėse populiacijose, kaip parodė stebėjimai, kasmet svyruoja. Šaltu metų laiku vyrauja „šaltamėgis“ genotipas, o šiltu – „šiltamėgis“. Vėliau „sezoninė inversijų atranka“ buvo aptikta ir kai kuriose kitose drozofilų rūšyse (žr., pvz., F.Rodriquez-Trelles, D. Sperlich, C.B.Krimbas, J.R.Powell, G.Ananina darbus, skelbtus 1973-2004 metais). Laboratoriniai eksperimentai rodo, kad atrankos vaidmenį šiuo atveju greičiausiai atlieka ne tik susijusi su sezoniškumu temperatūros, bet ir drėgmės kaita.

Ch.E.King 1972 metais aprašė įdomius savo darbo su verpetėmis *Euchlanis dilatata*, gyvenančiomis viename iš JAV ežerų, rezultatus. Tam tikru metų laiku jis ėmė verpečių pavyzdžius, po to kiekvienas individas buvo



klonuojamas laboratorijoje. Kiekvieno klonu atstovai buvo suskirstomi į kelias grupes, kurių kiekvieną autorius toliau laikė skirtingose eksperimentinėse temperatūrose. Buvo nustatinėjamas kiekvienos grupės narių visumas. Gauti rezultatai rodo, kad vienu metų laiku ežere vyrauja vieni genotipai, kitu metų laiku - visai kiti. Šie genotipai skiriasi tarpusavyje vislumo termopreferencijomis. Vieni geriau dauginasi prie vienos temperatūros, kiti – prie kitos. Ši informacija traktuotina paprastai: kintant sezono metu ežero vandens temperatūrai, pranašumą dauginimėsi įgauna tai vieni, tai kiti genotipai ir todėl keičiasi jų dažnis populiacijoje. Kingas įrodė taip pat, kad greta diferencinio genotipų dauginimosi populiacijos prisitaikyme prie temperatūrų kaitos dalyvauja ir fiziologinės adaptacijos mechanizmai. Tačiau jos galimybės yra ribotos, siauresnės nei tos, kurias suteikia populiaciniai mechanizmai.

Panašius stebėjimus 1987-1989 metais atliko G.Gurevičiūtė ir E.Lekevičius, kaip tyrimų objektą pasirinkę *Daphnia pulex* populiaciją, gyvenančią vienoje iš Vilniaus kūdrių. Metodika buvo labai panaši į tą, kurią naudojo King. Dafnijų populiacijoje, kaip ir verpečių atveju, buvo aptikta genotipų įvairovė pagal vislumo reakciją į temperatūrą: vieni genotipai buvo "šiltamėgiai", kiti - "šaltamėgiai". Įdomu tai, kad "šiltamėgių" genotipų dažnio maksimumas nesutapo laike su vandens temperatūros kūdroje maksimumu, jis vėlavo maždaug 1-1,5 mėnesiu. Šis faktas, nors ir keistokas biologinės prasmės požiūriu, darosi visai suprantamas, jei į jį žiūrėti kiek iš kitos pusės. Mat temperatūrai kūdroje pasikeitus ir įgavus pranašumą klonams, kurie iki tol nebuvo gausūs, turi praeiti nemažai laiko, kol šie klonai prisidaugins ir pradės vyrauti, kartu padidindami visos populiacijos prisitaikymo laipsnį. O dauginimosi, taigi ir adaptacijos, tempus riboja generacijos laikas, dafnijų atveju lygus 5-8 paroms. Šis pavyzdys

rodo, kokį svarbų vaidmenį prisitaikant prie sezoninių reiškinį atlieka kai kuriose rūšyse diferencinis genotipų dauginimasis, kuris yra ne kas kitas, kaip gamtinė atranka. Šiuos duomenis gražiai papildė 1987 m. paskelbti anglų ekologo G.R. Carvalho tyrimai, atlikti panaudojant kitą dafnijų rūšį - *D. magna*. Išaiškėjo, kad vasarą vyraujantis genotipas geriausiai dauginasi esant temperatūrai, 5-10°C didesnei, nei ta, kuri yra palankiausia žiemą vyraujančiam klonui. Šitoks visos populiacijos termopreferencijoms pasislinkimas žiemą į žemesnių temperatūrų sritį leidžia jai pergyventi nepalankų laikotarpį su kur kas mažesniais nuostoliais.

M.Niklasson su bendradarbiais 2004 m. paskelbė savo duomenis apie partenogenetiškai besidauginančių dvisparnių *Dipsa bifurcata* (Lonchopteridae š.), aptinkamų pietų Švedijoje, genetinės struktūros pokyčius per 8 metus. Buvo tirtos kelios populiacijos, ir visose buvo aptikti atsikartojantys klonų dažnio svyravimai iš sezono į sezoną ir iš metų į metus. Autoriai mano, kad šį reiškinį sukelia sezoninė klimatinių veiksnių kaita. Sezoninė klonų dažnio kaita buvo aptikta taip pat *Heterocypris incongruens* (Ostracoda; V.Rossi ir P.Menozzi 1990 m. duomenys) bei vienoje iš erkių rūšių (A.R.Weeks ir A.A.Hoffmann 1998 m. straipsnis).

Be abejo, taip, gamtinės atrankos keliu, prisitaikyti prie sezoninių reiškinį gali tik organizmai, kurių generacijos laikas neviršija 2-3 savaičių. Antraip reakcija vėluos tiek, kad jos vertė populiacijai taptų labai abejotina. Netgi dafnijos vos spėja keisti savo populiacijų genetinę struktūrą taip, kad populiacijos reprodukcija rudenį ne per daug tesutrinka. O ką bekalbėti apie aukštesniuosius vėžiagyvius, minkštakūnius, žuvis ir kitus stambius gyvūnus, o taip pat aukštesniuosius augalus. Prie sezoninių reiškinį jie gali prisitaikyti tik individualių mechanizmų dėka. Gamtinė atranka šiuose organizmuose vyksta taip lė-

tai, kad neturi jokios žymesnės įtakos prisitaikymui prie sezoninės kaitos.

M.C.Vavrek su bendradarbiais 1996 m. paskelbė darbą, kuriame tvirtinama, jog ir gamtinėse kiaulpienių populiacijose esama genotipų įvairovės, palaikomos aplinkos sąlygų kaitaliojimosi laike. Iš gamtinės populiacijos (vakarų Virdžinija, JAV) buvo pasirinkti 5 šio apomikto biotipai, besiskiriantys morfologiškai, ir, kaip buvo parodyta po to – ir genetiškai. Biotipai buvo klonuojami laboratorijoje, po to jų replikos perkeltos į šienaujama pievą. Perkeliama buvo skirtingo amžiaus augaliukai, be to ši operacija buvo vykdoma 4 kartus per metus, skirtingais sezonais. Taigi eksperimento apimtys buvo nemažos: 60 vieno genotipo replikų X 4 amžiaus grupės X 5 genotipai X 4 sezonai = 4800 augaliukų. Buvo fiksuojamas išgyvenamumas, augimo greitis, sėklų produkcija bei lapų plotas. Eksperimentas parodė, kad tirti genotipai skiriasi savo reakcija į sezoninę aplinkos sąlygų kaitą: vienas iš jų galėjo būti pavadintas šaltamėgiu, nes geriau augo šaltesniame sezone, tuo tarpu kitas buvo „šiltamėgis“, nes geriausiai augo šiltu metų laikotarpiu. Kiti 3 genotipai užėmė tarpinę padėtį. Tačiau, kai buvo susumuoti genotipų rodikliai, pasiekti per visus vienerių metų sezonus, jų adaptyvios vertės supanašėjo. Autoriai daro išvadą, kad sezoninė bei stebima iš metų į metus temperatūros kaita greičiausiai yra visai pakankama, kad palaikytų šio tipo polimorfizmą kiaulpienių populiacijoje. Aišku, prie to prisideda ir erdvinis temperatūrinių sąlygų mozaikiškumas.

Čia norėtųsi įterpti mažą komentarą. Vavrek nestebėjo sezoninės atrankos, t.y. tokio reiškinio, kai genotipų dažnis vienerių metų eigoje fluktuoja, ir kai ši kaita iš metų į metus pasikartoja. Skirtingi kiaulpienių genotipai, jei spręsti iš autorių pateiktų duomenų, skirtingu metų laiku sudygsta, auga ir dera, bet jų dažnis metų eigoje nesikeičia, nes „šalta-

mėgiai“ ar „šiltamėgiai“ augaliukai niekur nedingsta nepalankiu sau laiku, jie tiesiog sulėtina savo gyvybines funkcijas. Nepaisant to, autorių duomenys yra labai vertingi, nes netiesiogiai įrodo, jog genotipų, besiskiriančių reakcija į temperatūrą (o gal ir/ar šviesos bei drėgmės režimą), įvairovę gali palaikyti jos kaita iš metų į metus bei erdvėje.

## 4.5. Vartotojų ir jų aukų koadaptacija

Jau iš Christenseno darbų su vandens asiliuku skaitytojas galėjo suprasti, koks subtilus gali būti vartotojų prisitaikymas prie įvairių maisto šaltinių. Pateiksime dar vieną tokio pobūdžio faktą. G.F. Edmunds ir D.N. Alstad 1978 metais aprašė tokį geltonosios pušies santykių su ją eksploatuojančių vabzdžių populiacija aspektą. Kiekvieną kartą, kai tyrėjai sugaudydavo dalį vabzdžių, besimaitinančių vieno medžio spygliais, ir perkeldavo juos ant kito tos pačios rūšies medžio, jie staiga pradėdavo blogiau augti ir daugintis. Tai rodė, kad vabzdžiai gerai prisitaikę prie savos aukos, bet ne prie svetimos. Kilo įtarimas, kad atskiri pušų individai skiriasi pagal gamtinius cheminius junginius, nulemiančius jų patrauklumą vabzdžiams. Iš tikro, vėliau paaiškėjo, kad šių pušų populiacijoje egzistuoja polimorfizmas pagal monoterpenus - jų sudėtį ir kiekį organizme. Šie junginiai ir apsprendžia augalo patrauklumą arba, teisingiau, nepatrauklumą vartotojams. Genetinė įvairovė pušų populiacijoje savo ruožtu stimuliuoja įvairovės atsiradimą vabzdžių populiacijoje, jos susiskaldymą į subpopuliacijas, kurių kiekviena specializuojasi eksploatuodama sau parankesnę augalą. Apskritai, kaip parodė daugelio metų ir daugelio autorių tyrimai, augalėdžių vabzdžių populiacijos labai polimorfiškos pagal genus, apsprendžiančius poreikius maistui.

Tuo ir paaiškinamas tas gerai žinomas faktas, kad vabzdžiai gan lengvai, po neilgai truncančios adaptacijos, pasireiškiančios vienu morfų dauginimusi, o kitų žuvimu, gali pradėti eksploatuoti neįprastą jiems maisto šaltinį. Prisiminkite: tik esant įvairovei, atranka pajėgi ką nors nuveikti, apie tai jau rašiau.

Ekologai, tyrinėjantys vartotojų ir jų aukų santykius, pažymi, kad dažniausiai vartotojai aukas eksploatuoja gan saikingai. Žolėdžiai, plėšrūnai ir parazitai paprastai suvartoja tik aukų perteklių, suteikdami jų populiacijoms galimybę netrukdomai atsigaminti. Ši pusiausvyra tarp gretimų mitybos lygmenų - tai jų tarpusavio koadaptacijos pasekmė. Tačiau nereikia užmiršti, kad koadaptacija būdinga tik nuo seno kontaktavusioms tarpusavy rūšims. Vartotojai, suėję į kontaktą su naujomis jiems aukomis, dažnai saikingumu nepasižymi. Arba iš viso nesugeba jų eksploatuoti. Abiems atvejais apie koadaptaciją negali būti nė kalbos.

Koadaptacijoje polimorfizmui tenka pagrindinis vaidmuo. Autoritetiškiausias šios srities specialistas - amerikietis D.Pimentel. Jis su savo bendradarbiais ilgus metus eksperimentavo su musėmis *Musca domestica* ir jų parazitais vyčiais *Nasonia vitripennis*, ir pastebėjo, kad niekada anksčiau nekontaktavusios tarpusavyje šeimininkų ir parazitų populiacijos iš pradžių labai drastiškai veikia

viena kitą. Vėliau, po keliolikos generacijų, parazitų vislumas ir jų populiacijos dydis pradeda mažėti, kol galų gale stabilizuojasi galutinai. Detalesni tyrimai parodė, kad ir musės, ir jos parazito populiacijose dar prieš bandymą egzistavo genetinė įvairovė pagal genus, lemiančius tarpusavio santykių pobūdį, o koadaptacijos metu atranka šalino mažiau atsparius parazitams šeimininkus ir pernelyg virulentiškus parazitų individus. Tad šeimininkų atsparumas palaipsniui, iš generacijos į generaciją, augo, o parazitų agresyvumas mažėjo. Pimentel daro išvadą, kad šeimininkų polimorfizmas atlieka savotiško buferio vaidmenį, neleidamas parazitams, iš vienos pusės, tapti pernelyg agresyviais, o iš kitos - visiškai prarasti sugebėjimą eksploatuoti. (Iš tikro, pabandykite mintyse sumodeliuoti situaciją, kai visi aukos populiacijos individai yra arba atsparūs, arba atvirkščiai, jautrūs.) Tokį stabilizuojantį polimorfizmo poveikį Pimentel pavadino genetiniu grįžtamoju ryšiu. Grafiškai jį galima pavaizduoti taip, kaip tas padaryta **12 pav.** Šio autoriaus nuomone, ši schema tinka visiems vartotojams: parazitams, plėšrūnams, augalėdžiams. Atskiro paaiškinimo reikalauja ta šios sampratos vieta, kurioje teigiama, kad vartotojų populiacijai sumažėjus, pradeda mažėti ir aukų atsparumas. Pimentel tai aiškina taip: šiomis aplinkybėmis jautrūs



**12 pav.** "Genetinio grįžtamojo ryšio" schema. Vartotojų populiacijai intensyviai eksploatuojant savo aukas, šių kiekių mažėja, o atsparumas auga, nes išnaikinami pirmiausia jautrūs, nesugebantys pasipriešinti genotipai (1). Tai neigiamai atsiliepia vartotojams (2). Šiems išretėjus, pranašumą dauginantis vėl įgauna jautrūs genotipai, tad aukų atsparumas vartotojams krenta (3), o tai savo ruožtu skatina vartotojus (4). Prisilaikant D.Pimentel 1968 m. ir E.B.Ford 1971 m. publikacijų. Paimta iš Lekevičiaus (1992).

parazitams genotipai pranašesni už atsparius, nes jie nevartoja asimiliuotos energijos bereikalingam tokiems momentais atsparumui palaikyti. Užtat daugiau energijos lieka augimui ir dauginimuisi.

Šios idėjos nėra nuo pradžios iki galo naujos, jų ištakose - E.Ford darbai ir mintys, kurioms jau daugiau nei 60 metų. Jis pirmasis pradėjo kalbėti apie buferinį polimorfizmo vaidmenį demografijoje. Iki tol ekologai nemanė, jog tarp gamtinės atrankos ir populiacijų dinamikos gali būti koks nors betarpiškas ryšys. Pimentel šias idėjas išvystė ir pagrindė.

O kas atsitinka, kai vartotojo ar jo aukos populiacijoje pritrūksta genetinės įvairovės? Pateiksiu vieną pavyzdį. Tai beveik visiškai amerikietiškojo kaštainio *Castanea dentata* išnykimas susidūrus su atvežtuju iš Kinijos grybeliu *Endothia parasitica*. Šis pavyzdys akivaizdžiai rodo, kad koadaptacija įvyksta anaip tol ne visada. Ir ypač skaudžios pasekmės lydi tuos atvejus, kai aukos populiacijoje trūksta genetinės įvairovės - atsparių genotipų, taip reikalingų koadaptacijai.

O štai kitas pavyzdys. 1859 m. į Australiją buvo atvežta 12 porų europinio triušio. Šio žemyno užkariautojams triušiai atrodė tik laukiamu medžioklės objektu, ir ne daugiau. Tačiau reali įvykių eiga labai apvyėlė naivuolius medžiotojus. Triušių netruko prisidauginti tiek, kad medžiotojai nespėjo jų šaudyti. Trūko ir natūralių šių žolėdžių priešų. 1950 m. triušių skaičius padidėjo iki 1 milijardo. Augalinė danga daugelyje vietovių buvo nuėsta plikai. Kaip ir reikėjo laukti, pradėjo siausti dulkių audros. Kai nepadėjo jokios kitos kovos priemonės, australiečiai 1950 m. užleido ant triušių miksomatozės virusą, parazituojantį P.Amerikos triušiuose. Savo įprastiems šeimininkams šis virusas nėra labai patogeniškas, tačiau europinį triušį jis veikia kur kas labiau. Kilo didžiulė epidemija. Lygumas nuklojo lavonai. Pir-

maisiais epidemijos metais žuvo 99,5% visų triušių. Aišku, išliko atsparesni genotipai. Išaugo ne tik triušių atsparumas, sumažėjo ir viruso virulentiškumas. Todėl po keliolikos metų triušių populiacija atsigavo, nors taip ir nepasiekė buvusio dydžio. Sistema pasiekė pusiausvyrą.

## 4.6. Konkurentų koadaptacija

M.M.Martin) ir J.Harding 1981 m. aprašė labai ekstravagantišką eksperimentą su dviem *Erodium* genties (dalgutis) rūšimis. Vienose vietovėse šios rūšys auga kartu (simpatriškai), kitose - atskirai viena nuo kitos (alopatriškai). Autoriai paėmė iš gamtos šių augaliukų pavyzdžius ir augino juos kontroliuojamomis sąlygomis, po stogu. Bandymo variantai buvo du: mišri grupė, sudaryta iš kartu gamtoje augusių abiejų rūšių individų, ir mišri grupė, sudaryta iš alopatriškai augusių abiejų rūšių individų. Konkurencijos tarp rūšių intensyvumo matu tarnavo sėklų masė vegetacinio sezono gale. Ji buvo didesnė - taigi, konkurencija mažesnė - pirmame variante. Autoriai daro išvadą, kad augant rūšims kartu konkurencija sukuria atrankos spaudimą, kuris pirmenybę suteikia ryškiai besiskiriantiems savo poreikiais skirtingų rūšių individams. Toks ekologinių nišų persidengimo laisvnis sumažinimas, be abejo, silpnina konkurenciją.

Šią problemą 1979 m. tyrė taip pat R.Turkington ir J.L.Harper. Jie užsibrėžė tikslą patikrinti, ar skirtingi dobilo *Trifolium repens* egzemplioriai (genotipai), augantys skirtingoje biotinėje apsuptyje, yra prisitaikę prie savos apsuptyties geriau, nei prie svetimos, ar jų buvimas tam tikroje augimvietėje yra viso labo tik atsitiktinumų žaismas. Šiam tikslui autoriai paėmė dobilų pavyzdžius iš bendrijų, kuriose vyravo skirtingi varpiniai augalai:

- 1) paprastoji smilga *Agrostis tenuis* (79.6% visų augalų),
- 2) paprastoji kietavarpė *Cynosurus cristatus* (56.5%),
- 3) pūkuotoji vilnūnė *Holcus lanatus* (94.6%),
- 4) daugiametė svidrė *Lolium perenne* (96.4%).

Paimti dobilų genotipai buvo po stogu padauginėti klonavimo būdu, po to vėl perkelti į gamtines sąlygas, kiekvienas genotipas į „savo“ bendriją ir į tris „svetimas“. Po vienerių metų transplantantai buvo surinkti, kad būtų nustatytas jų sausas svoris. Paaiškėjo, kad augalai geriausiai jaučiasi ir auga persodinti kiekvienas į „savą“ bendriją. Tokia subtili genotipų specializacija biotinės apsupties atžvilgiu tuo labiau stebėtina, kad kiekvienais metais, be abejo, atskiros subpopuliacijos apsieičia genais, kas turėtų suardyti koadaptuotus genotipus.

M.C.Vavrek 1998 m. aprašė savo eksperimentą su skirtingais kiaulpienių, *Taraxacum officinale*, paimtų iš gamtos, genotipais. Lauko stebėjimai parodė, kad tirtos kiaulpienės paprastai auga tokių konkurentų apsuptyje: *Plantago major*, *Poa pratensis* ir *Trifolium pratense*. Vietomis sutinkamos visos keturios rūšys kartu, kitur – tik kai kurios iš jų. Dėl visoms šioms rūšims būdingo vegetacijos sezoniškumo, konkurentų tarpusavio poveikis keičiasi greičiausiai dar ir laike. Taigi Vavrek eksperimentui paėmė kelis kiaulpienės genotipus, juos klonavo ir gautas replikas sodino šiltnamyje kartu su viena iš įprastų konkurentų. Skirtingi genotipai rodė reakcijos į konkurentus specifiškumą: vieni genotipai buvo geriau prisitaikę augti, tarkim, *Plantago major* apsuptyje, kiti – *Poa pratensis* ir *Trifolium pratense*. Autoriaus nuomone, jo duomenys greičiausiai rodo, jog „skirtinga genotipų reakcija į laiko bei erdvės atžvilgiu fluktuojančią biotinę aplinką gali prisidėti prie vidupopuliacinės genetinės įvairovės

palaikymo.“

D.Prati ir B.Schmid 2000 m. aprašė tokius rezultatus, gautus dirbant su rėpliojančiuoju vėdrynu (*Ranunculus reptans*). Dalis tirtos populiacijos individų auga prie pat vandens, neapsupti jokių konkurentų (autoriai juos sąlyginai vadina „ežero“ genotipais), kita dalis – iki 10 metrų nuo vandens („sausumos“ genotipai). Pastarieji paprastai sutinkami bendrijose su baltąja smilga. Autoriai paėmė po 16 kiekvieno genotipo augaliukų, juos klonavo, o palikuonis sodino į dirvą su skirtinga biotine aplinka, imituojančia biotinius skirtumus gamtoje. Eksperimentas parodė, kad klonai geriausiai klesti „gimtosiose“ buveinėse: „ežero“ genotipai geriau augo nesant jokių konkurentų, o „sausumos“ – tarprūšinės konkurencijos sąlygomis. Autoriai įsitikinę, kad šiuo atveju tarprūšinė konkurencija tapo efektyviu atrankos veiksniu, lėmusiu stebimą populiacijos skilimą į dvi subpopuliacijas, besiskiriančias konkurentiškumu.

Gamtinėse augalų ir gyvūnų populiacijose aptikta ir genetinė įvairovė pagal reakciją į vidurūšinę konkurenciją. Apie tai byloja faktai, liudijantys, kad esant dideliame populiacijos tankiui kaskart pranašumą įgauna vieni tos populiacijos genotipai, o individų skaičiui sumažėjus pradeda vyravti visai kiti, mažiau konkurentiški, genotipai. Toks polimorfizmas, taip pat kaip ir įvairovė pagal genus, apsprendžiančius vartotojų ir jų aukų ryšius, atlieka buferio vaidmenį. Ši išvada buvo suformuluota po ilgai užsitęsusių stebėjimų ir eksperimentų, atliktų su kiaulpiene, siauralapiu gysločiu, vaisinėmis muselėmis, kai kuriais smulkiais graužikais.

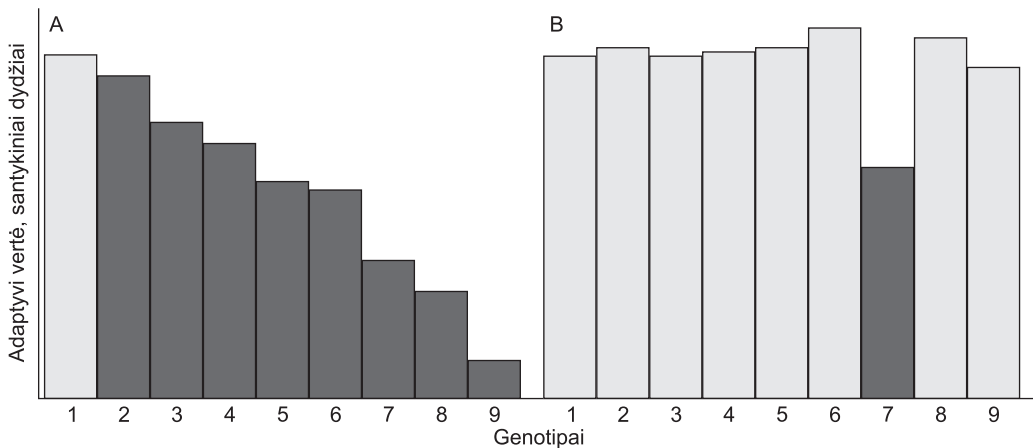
1968 m. D.Pimentel taip interpretavo tą faktą, kad konkuruojančios tarpusavyje rūšys retai kada išstumia viena kitą. Kai viena iš rūšių tampa gausi, joje vyksta genotipų, pakančių vidurūšinei konkurencijai, atranka. Tačiau jie nėra pakantūs tarprūšinei konkurencijai. Tai komplikuoja šios rūšies

padėtį, tuo labiau, kad tuo pat metu atranka skatina antros rūšies tarprūšinį konkurentiškumą. Tad palaipsniui antroji rūšis pradeda įveikti pirmąją, ji tampa gausesnė. Po to rūšys apsieičia vaidmenimis. Taigi konkuruojančių rūšių populiacijų dydžio svyravimus turi lydėti atitinkami jų genetinės struktūros pokyčiai, stabilizuojantys sąveikaujančias tarpusavyje populiacijas. Šią hipotezę jos autorius tikrino eksperimentiškai, ir rezultatai liudijo jos naudai. Galutinei išvadai padaryti, be abejo, prireiks papildomų tyrimų.

## 4.7. Apibendrinimas

Dar prieš maždaug keturis dešimtmečius ekologinės genetikos pradininkai – teoretikai pagrindė mintį, kad aplinkos sąlygų erdvinis mozaikiškumas ir/ar jų kaitaliojimas laike gali būti pakankama sąlyga genotipų įvairovei egzistuoti. Kalba eina apie tos pačios populiacijos genotipus, besiskiriančius reakcija į savo biotinę ar abiotinę aplinką. Kintančioje aplinkoje, teigė šie tyrėjai, genotipų adaptyvios vertės suvienodėja, taigi jų šansai kovoje dėl būvio turėtų būti panašūs. Todėl jie ir negali vienas kito išstumti (žr. 4.1 sk.).

Vėlesni empiriniai tyrimai, kurių dalį aš aptariau, šią mintį iš esmės patvirtino (žr. taip pat apžvalgas: Ennos, 2001; Bell, 1996; Linhart and Grant, 1996; Mitton, 1997; Nevo, 2001). Dabartiniu metu dauguma specialistų pripažįsta, kad gamtinėse augalų ir gyvūnų populiacijose genotipai yra specializuoti negyvos ir gyvos apsupties atžilgiu, kitaip sakant, jų ekologinės nišos nesutampa. Turint tai omenyje, nesunku įsivaizduoti, kaip aplinkos parametrams besikaitaliojant apie tam tikras vidurkines reikšmes, pranašumą dauginimesi įgauna vis kiti genotipai, ir nė vienas jų negali naudotis ilgalaikė sėkme. Tas stebima ir esant erdviniam aplinkos mozaikiškumui: vienoje vietoje geriau jaučiasi vienas genotipas, kitoje – kitas. Toks požiūris iš esmės keičia ankstesnįjį, kuriuo sekant buvo galvojama, kad gamtinėse populiacijose vyrauja vienas, pats geriausias genotipas, vadinamas laukiniu, o kiti genotipai yra mutantiniai, neadaptyvūs, taigi pasmerkti išnykimui (**13 pav.**). Tuo tarpu naujoji disciplina – ekologinė genetika – tvirtina, kad žymi genetinės įvairovės dalis yra adaptyvi ir anaip tol ne laikina. O tas nelaikinumas paaiškintinas adaptyvių verčių suvienodėjimu kintančioje erdvės ir laiko atžvilgiu aplin-



**13 pav.** Tradicinis (A) ir naujasis, ekologinės genetikos specialistų (B), požiūriai į gamtinių populiacijų genetinę įvairovę. Čia pavaizduoti skirtingi vienos hipotetinės gamtinės populiacijos genotipai. Balti stulpeliai – "laukiniai" genotipai, o užbrūkšniuoti – mažiau prisitaikę ir todėl pasmerkti išnykimui. Paimta iš Lekevičiaus (1992).

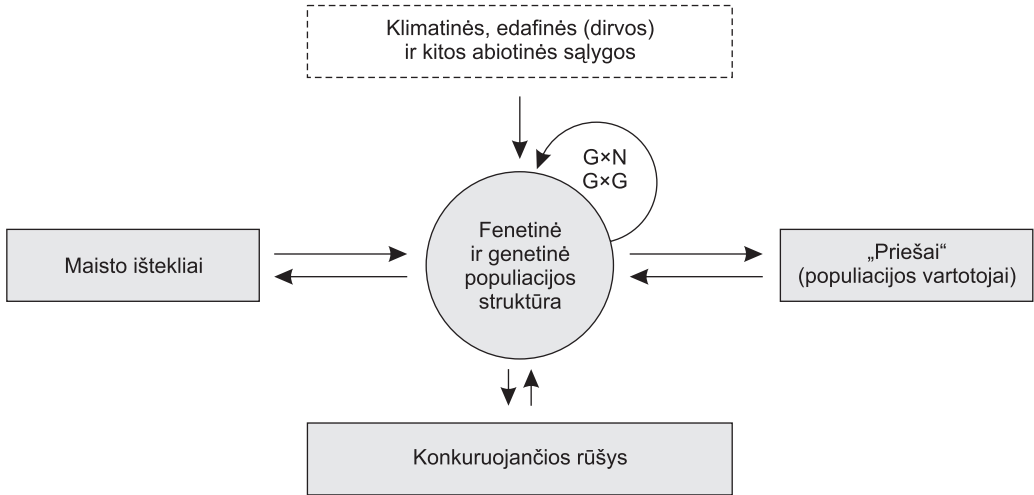
koje. Tai yra pagrindinė genotipų ilgalaikio koegzistavimo sąlyga.

Iš čia turėtų sėkti išvada, kad aplinkai nustojus kaitaliojimą, genetinė įvairovė turi sumažėti arba netgi visai išnykti. Mat tokiu atveju aplinka taptų palanki vienam-dviems genotipams, bet ne visiems egzistuojantiems. Patikrinti šios idėjos pagrįstumą nesunku laboratorinio eksperimento būdu. Pavyzdžiui, tokio, kurį atliko J.R.Powell 1971 m.. Jis prigaudė gamtoje nemažą kiekį *Drosophila willistoni* individų ir suleido juos į specialiai sukonstruotas dėžutes. Vienose dėžutėse aplinka buvo pastovi laike ir vienoda erdvinio požiūriu. Kitose buvo kaitaliojamas vienas iš trijų veiksnių: substratas, maistas (abu - erdvinio požiūriu) arba temperatūra (laike). Dar keliuose dėžutėse buvo kaitaliojami visi trys išvardyti veiksniai. Praėjus 45 savaitėms, kiekviena muselė buvo panaudota elektroforezei pagal 22 lokusus. Didžiausia genetinė įvairovė buvo rasta dėžutėse, kuriose kaitaliojosi visi trys veiksniai, ji nedaug nusileido tai, kuri buvo būdinga gamtinei populiacijai. Nekintančioje aplinkoje polimorfiškumas sumažėjo daugiau nei dvigubai. Analogiška išvada buvo gauta vėliau dirbant su kita musele - *D.pseudoobscura* (J.R.Powell ir H.Wistrand 1978 m. duomenys). Turėdami panašų tikslą su bakterijomis 1998-2000 metais eksperimentavo P.Rainey ir M.Travisano. Jų gauta išvada sutapo su ta, kurios priėjo „drozofilininkai“: panaikinus aplinkos sąlygų įvairovę, po kurio laiko prarandama ir genotipų įvairovė.

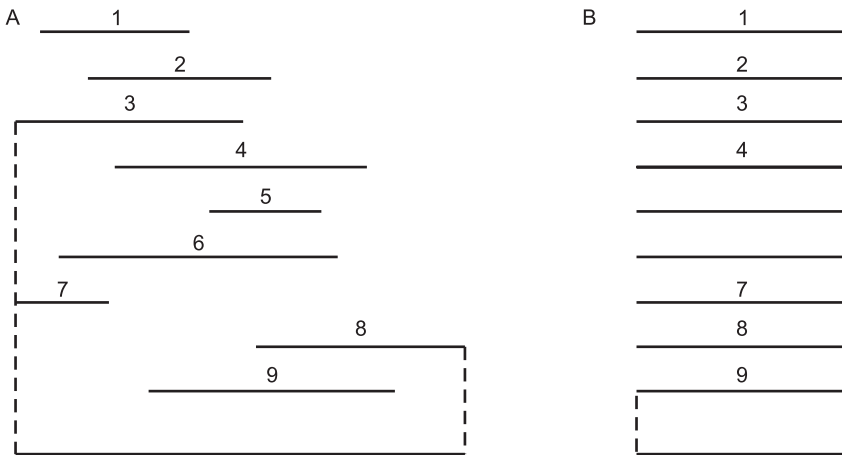
Kokie aplinkos veiksniai dalyvauja genetinės įvairovės palaikyme? Dabartiniai duomenys, kurių dalį aš pateikiau, duoda tokį atsakymą į šį klausimą: įvairovę palaiko visi abiotiniai ir biotiniai veiksniai, tai yra visi populiacijos ekologinės nišos komponentai (14 pav.). Šių aplinkos veiksnių kokybiniai arba kiekybiniai pokyčiai sukuria kaskart kitos krypties atrankos spaudimą, kurio dėka

kaitaliojasi populiacijos genetinė struktūra. Tai populiacijos reakcija, ir ji tampa įmanoma tik esant polimorfizmui. Ši reakcija yra adaptyvi, nes jai pasibaigus populiacijoje padidėja individų, prisitaikiusių prie naujų sąlygų, procentas. Kartu vyksta populiacinio optimumo priderinimas prie pasikeitusių sąlygų. Aplinkai pasikeitus į kitą pusę, atitinkamai persitvarko ir populiacija. Taigi tikėtina, kad populiacijos genetinėje struktūroje yra užkoduota informacija ne tik apie šios populiacijos abiotinės ir biotinės apsuptyties būseną tam tikru metu, bet ir apie tai, kokia ji buvo netolimoje praeityje ir, greičiausiai, bus greitoje ateityje, ne tik kokia ji yra tam tikroje vietovėje, bet ir greta esančioje. Kitaip sakant, genetinė įvairovė populiacijoje - tai savotiška atminties forma. Reikiama tam tikru momentu informacija gali būti labai silpna, vos jaučiama, tačiau diferencinio dauginimosi būdu ji yra nesunkiai sustiprinama ir tampa funkciškai svarbi. Dar lengviau tai pasiekama aktyvaus pasirinkimo keliu.

Į aktyvaus pasirinkimo reiškinį reikėtų žiūrėti kaip į ypatingą elgseninės reakcijos atvejį, kai reakcija, faktiškai vykstanti individualiame lygmenyje, automatiškai sukuria tam tikrą santykinai stabilų struktūrą kitame, populiacijos lygmenyje. O diferencinis genotipų dauginimasis - tai ne kas kita kaip gamtinė atranka. Ir nors jos buvimas nekelia jokių abejonių, apie evoliuciją dažniausiai tokiais atvejais nekalbama. Mat evoliucija biologų yra suprantama kaip tokia genetinės struktūros kaita, kuriai būdingas tam tikras ilgalaikis kryptingumas ir negrįžtamumas. O ekologinė genetika daugiausia aptarinėja situacijas, kai aplinkos veiksnių skaitinės reikšmės arba svyruoja apie vidurkines reikšmes, arba yra nevienodos skirtingose vietovėse. Atsakydama į šią įvairovę, genetinė struktūra taip pat arba svyruoja laiko atžvilgiu, arba visai nekinta. Todėl šie procesai nėra vadinami genetinė adaptacija, arba evoliucija. Jiems



**14 pav.** Fenetinę ir genetinę populiacijos struktūrą nulemia jos ekologinės nišos būseną tam tikrais laiko momentais. Rodyklės simbolizuoja poveikio šaltinį ir objektą. Panaši į kilpą rodyklė rodo populiacijos tankio (N) poveikį genetinei, taigi ir fenetinei, struktūrai (G×N), o taip pat genetinės struktūros poveikį sau pačiai (G×G). Paimta iš Lekevičiaus (1992).



**15 pav.** Polimorfinės (A) ir monomorfinės (B) populiacijų ir jas sudarančių individų reakcijos normos. Apie didesnį polimorfinių populiacijų plastiškumą, arba adaptyvumą, byloja suminių (visos populiacijos) reakcijos normų palyginimas - jos pavaizduotos apačioje. Paimta iš Lekevičiaus (1992).

nusakyti geriausiai tinka populiacinių adaptacijos mechanizmų pavadinimas. Jis akcentuoja tą mintį, kad populiacijoms būdingi savi prisitaikymo būdai, gerokai besiskiriantys nuo individualių adaptacijos mechanizmų, mano aprašytų skyrelyje, pašvęstame ekologinei fiziologijai.

Taigi ekologinės genetikos specialistai atrado naują, iki tol nežinomą atrankos vaidmenį. Pasirodo, kasdieniniame gyvenime ji

atlieka kuklią, tačiau ne mažiau svarbią nei evoliucijoje, funkciją: jos ir polimorfizmo dėka populiacija išsaugo savo gyvybingumą ir biologinį aktyvumą kur kas platesniame aplinkos sąlygų diapazone, nei tai būtų įmanoma monomorfiškumo atveju.

Ši genetinės įvairovės ir ja pagrįstos atrankos savybė gerai matosi iš schemos, kurioje pavaizduotos individualios reakcijos normos polimorfinėje populiacijoje (**15 pav.**). Kaip



yra žinoma, reakcijos normos sąvoka nusako ribas, kuriose aplinkai kintant gali keistis organizmo fenotipiniai požymiai. Kadangi šis organizmo kintamumas daugumoje atvejų, kaip aš bandžiau parodyti, yra adaptyvus, tai reakcijos normos dydis nusako ir organizmo adaptyvumą, arba plastiškumą. Kaip matome iš schemos, polimorfinės populiacijos adaptyvumas neišvengiamai turi būti didesnis už monomorfinės, už jai priklausančio bet kurio individo plastiškumą. Paprasčiau tariant, egzistuoja gan didelė tikimybė, kad kaip besikeičių aplinka genetiškai nevienalytėje populiacijoje atsiras individų, kuriems naujoji aplinka bus tinkama. Jie ir neleis populiacijai išnykti. Monomorfiškoje populiacijoje nepalanki aplinka yra nepalanki visiems.

Dabartinė teorinė ekologija numato, kad konkurencija tarp organizmų yra tuo intensyvesnė, kuo labiau sutampa jų ekologinės nišos. Tai taikytina ir tarprūšinei, ir vidurūšinei konkurencijai. Todėl logiška galvoti, kad polimorfinėje populiacijoje individai konkuruoja mažiau, nei monomorfinėje. Tokiais atvejais sakoma: skirtingi genotipai ir juos atitinkantys fenotipai ne tik konkuruoja, bet ir komplementuoja, arba papildo vienas kitą. Tai, ką vienas daro gerai, kitas atlieka blogiau, ir atvirkščiai. Komplementacijos laipsnis tuo didesnis, kuo labiau skiriasi genotipams būdingos nišos, arba poreikiai.

Poreikių skirtumas pagal idėją turėtų didinti išteklių panaudojimo efektyvumą. Ši mintis pagrįsta plačiai paplitusia, atėjusia iš ekonomikos, nuostata, kad specializacija visada didina darbo efektyvumą. Mūsų aptariamame kontekste tai reikštų, kad monomorfinių populiacijų efektyvumas netgi aplinkai laike nesikeičiant turėtų būti mažesnis už polimorfinių. Ypač kai išteklių yra nedaug. Šią hipotezę nesunku patikrinti eksperimente: pakanka sudaryti individų grupes iš vienodų genotipų, ir grupes, suformuotas iš skirtingų genotipų, po to auginti šiuos

organizmus vienodai neturtingoje maisto ar kitais ištekliais aplinkoje. Jeigu tiriamoje populiacijoje egzistuoja įvairovė pagal poreikį maistui, o aplinkoje - maisto objektų įvairovė, tai mišrios grupės eksperimento pabaigoje turėtų pasižymėti didesne biomase, didesniu vislumu ir pan. Tokį bandymą geriausia atlikti su rūšimi, besidauginančia ir lytiniu, ir nelytiniu būdu. Tokio pobūdžio bandymų ekologinėje genetikoje buvo atlikta nedaug. Viename iš jų, aprašytame 1986 m., E. Lekevičius ir D. Balčiūnas panaudojo gamtinę *Daphnia magna* populiaciją. Laboratorijoje kiekviena dafnijų patelė buvo dauginama partenogenetiškai (klonuojama), po to iš palikuonių buvo sudarytos monomorfinės (vieno klonu) ir polimorfinės (kelių klonų) vienodo dydžio individų grupės. Toliau jos augo vienodomis sąlygomis, duodant joms įvairų, tačiau negausų maistą. Populiacijos biologinio aktyvumo, arba prisitaikymo laipsnio, rodikliu šiame eksperimente tarnavo partenogenetiškai besidauginančių patelių vidutinis vislumas grupėse. Išryškėjo gana aiški tendencija: mišrių grupių individai beveik visuose bandymo variantuose buvo vislesni už grynų linijų individus. Kitaip tariant, tas pats genotipas, būdamas kitų genotipų apsupty, geriau dauginosi, nei būdamas tarp savo klonu individų. Teigiamas genetinės įvairovės poveikis vislumui augo šia kryptimi: izoliuotas individas → monomorfinė grupė → polimorfinė grupė.

Polimorfizmo problema turi ne tik akademinį, bet ir grynai praktinį atspalvį. Vienas toks taikomojo pobūdžio aspektas - tai mišrių pasėlių klausimas. Žemdirbiams ekologinės genetikos specialistai pataria neatsisakyti mišrių pasėlių, tiek dvi- ir keliarūšių, tiek ir polimorfinių vienaarūšių. Tokia strategija leistų stabilizuoti derlius, gaunamus iš metų į metus, o taip pat padidinti maisto medžiagų panaudojimo efektyvumą, taigi - ir derlių. Deja, pastaraisiais dešimtmečiais vyrauja

greičiau priešinga praktika: pasėliai mūsų laukuose darosi vis grynesni genetiškai. Tai daro juos lengvai pažeidžiamus nepalankių klimato sąlygų, parazitų, ligas sukeliančių mikroorganizmų ir augalėdžių gyvūnų.

Taigi polimorfizmo vaidmuo gamtoje yra įvairiapusis. Labai tikėtina, kad genetinė įvairovė

- 1) atlieka buferio vaidmenį demografiniuose procesuose;
- 2) palengvina populiacijų adaptaciją ir koadaptaciją, padidina jų išlikimo tikimybę;
- 3) mažina vidurūšinės konkurencijos intensyvumą;
- 4) didina išteklių panaudojimo efektyvumą.

Visa tai savo ruožtu, be abejo, didina ir stabilizuoja laike populiacijų prisitaikymo prie aplinkos laipsnį.

Užbaigiant šią temą, nereiktų turbūt nutylėti vienos, mano supratimu, apmaudžios aplinkybės. Ekologinė genetika suklestėjo praeito amžiaus septintojo dešimtmečio pabaigoje (žr. įvadinę 4 sk. dalį). Aštuntajame ir devintajame dešimtmečiuose buvo stebimas tikras mokslinės produkcijos šioje srityje bumai. Tačiau jau dešimtajame dešimtmetyje galima buvo pastebėti išsivėpimo ir nuovargio požymių. Visai neseniai pasirodė iš karto du ekologinės genetikos vadovėliai - Conner ir Hartl (2004) bei Lowe et al. (2004), taigi, atrodytų, susidomėjimas šia disciplina lyg ir neblėsta. Tačiau pavartęs šiuos vadovėlius tūlas įsitikintų, jog tai truputį kita ekologinė genetika, nei ta, kurios problematiką bei rezultatus aš čia trumpai reziuumavau. Ir viename, ir kitame vadovėlyje pagrindinis dėmesys skiriamas mikroevoliuciniams procesams, vykstantiems DNR lygmenyje, polimorfizmo palaikymo mechanizmams bei jo adaptyviam vaidmeniui vietos skiriama kur kas mažiau. Autoriai šią sritį dar vadina molekuline ekologija. Tačiau, mano supratimu, būtent ekologijos šiuose vadovėliuose ir trūksta, ypač jei lyginsime su tuo,

kiek jos būta ankstesniuose darbuose. Tokią situaciją lėmė, kaip man atrodo, du dalykai. Pirmiausia, pastaraisiais metais molekulinės genetikos metodai tiek ištobulėjo, kad gal ir natūralu, jog dalis ekologinės genetikos specialistų, ypač jaunoji karta, susižavėjo jais. Na, o metodas, kaip dažnai turbūt atsitinka, pakoregavo ir tikslus. Kita gal ne ką menkesnė priežastis – tai sunkumai, su kuriais buvo be jokios abejonės susidurta bandant apibendrinti gausius rezultatus, gautus tūkstančių ekologinės genetikos specialistų per daugiau nei pusšimtį metų. Mokslo istorikai žino: jei tam tikros pakankamai siauros mokslinės disciplinos pasiekimų nepavyksta sėkmingai inkorporuoti į bendrą tos mokslo srities teorinį kontekstą, šie pasiekimai gali virsti tik jų, mokslo istorikų, ir niekieno daugiau, nuosavybe. Toliau aš bandysiu pademonstruoti, kaip grupė teoretikų vis tik inkorporavo ekologinės genetikos duomenis, suteikė jiems ypatingą statusą, ir tai teikia viltį, kad ištisos armijos ekologų-genetikų pastangos nebus nurašytos.

## 5. Rūšių įvairovė ir ekosistemų stabilumas

Iš aukščiau pateiktos medžiagos lyg ir turėtų susidaryti įspūdis, kad besikaitaliojančioje aplinkoje - o būtent tokia ir yra dažniausiai gamtinė aplinka - struktūrų įvairovė gali suteikti joms papildomo stabilumo, homeostazinių savybių. Tai gali būti fermentų, elgsenos aktų, metabolitinių kelių, o taip pat genotipų įvairovė. Tačiau negali likti nepamintas dar vienas ekologui labai svarbus struktūrų įvairovės tipas - rūšių įvairovė. Kaip gerai žinoma, ji yra stebėtinai didelė. Klausimą "Kodėl gamtoje tiek daug rūšių?" galima padalinti į dvi dalis: "Kaip rūšių įvairovė atsirado?" ir "Kokios jėgos palaiko rūšių įvairovę?" Pirmas klausimas daugiau domi-

na evoliucionistus, nei ekologus, o antrasis, atvirkščiai, yra mažai įdomus evoliucijos specialistui, tačiau aktualus ekologui. Kokį adaptyvų vaidmenį atlieka (jeigu iš viso atlieka) šis struktūrų įvairovės tipas? Prie šių klausimų ir apsistosiu. Vienu žodžiu, aš kelsiu tuos pačius klausimus, kuriuos kėliau kituose poskyriuose, tik šį kartą rūšių įvairovės atžvilgiu.

Hipotezė apie teigiamą ryšį tarp rūšių įvairovės ir ekosistemų funkcinio stabilumo buvo sukurta šio amžiaus viduryje. Ją kūrė garsusis bendrosios sistemų teorijos pradininkas L.Bertalanffy, o taip pat ekologai R.MacArthur, broliai E. ir H. Odum, R.Pinkerton, R.Margalef ir kiti. Šie tyrėjai prisilaukė nuomonės, kad besikaitaliojančioje aplinkoje rūšių įvairovė gali būti naudinga bendrijai, nes esant tokioms aplinkybėms rūšys gali pavaduoti viena kitą. Nepalankios vienai sąlygos gali būti palankios kitai, todėl energijos srauto, tekančio per ekosistemą dydis gali išlikti nepakitęs plačiose aplinkos sąlygų ribose. Ir ne taip svarbu, apie kokį aplinkos kintamumą - laiko ar erdvės atžvilgiu - kalbama: ir tuo, ir kitu atveju susidaro nesuskaičiuojama daugybė ekologinių nišų, kurių kiekvienoje geriausiai jaučiasi, pasižymi didžiausiu aktyvumu kaskart kitos rūšys. Todėl vienoje vietoje ir vienu metu vyrauja vienos rūšys, o kitoje vietoje ir kitu metu - visai kitos. Didžiausi pakitimai stebimi tarp rūšių, priklausančių tam pačiam mitybos lygmeniui. Tuo tarpu ryšiai tarp vartotojų ir jų aukų lieka iš esmės nepažeisti, nors sąlygoms pakitus gali pradėti vyrtauti nauji vartotojai ir naujos aukos.

Ši hipotezė septinto dešimtmečio pabaigoje, galima sakyti, virto neabejotina teorija. Tai tapo ypač akivaizdu per tarptautinį simpoziumą, pašvęstą struktūrų įvairovės ryšiu su ekosistemų stabilumu aptarti. Jis įvyko 1969 metais. Tačiau jau 1974 metais požiūris iš pagrindų pasikeitė. Tais metais

buvo suorganizuotas Pirmasis ekologijos kongresas, kuriame vyravo kiti ekologai, ir jų nuomonė buvo priešinga: įvairovė mažina stabilumą. Prie šios išvados jie priėjo ne stebėjimų ir eksperimento keliu, kaip tai darė jų pirmtakai, o matematinio modeliavimo keliu. Žinomiausi šios pažiūros šalininkai - tai F.E.Smith ir R.M.May. Vėliau dar kiti modeliuotojai parodė, kad priklausomai nuo pradinųjų sąlygų modelis gali duoti ir priešingą šiam atsakymą. Kurį laiką atrodė, kad po matematinų modelių srautu bus galutinai palaidota senoji teorija apie teigiamą įvairovės ir stabilumo ryšį. Tuo labiau, kad vienu metu diskutuojantiems, atrodo, tapo aplamai nebeaišku, apie kieno - rūšinės sudėties ar funkcinę ekosistemos rodiklių - stabilumą kalbama. Pasigirdo nuomonė, ir jos buvo pasigriebta, kad neva pradinėje hipotezėje buvo kalbama apie tai, kad įvairovė stabilizuoja pati save. Tokia istorinio perimamumo stoka tik dar labiau supainiojo ir taip neaiškia problemą. Ši diskusija tarp matematinų metodų šalininkų, taip pat tarp jų ir senosios krypties atstovų tebesitęsia iki šiol, tačiau šiandien mums bent jau aiškūs yra tie pradiniai argumentai, kurie buvo skirtingų stovyklų priimti ir nulėmė skirtumus galutinėse išvadose. Kaip ten bebūtų, dabartiniu metu pradinė hipotezė vėl užsiėmė tvirtas pozicijas, nors jos šalininkai buvo priversti diskusijos metu griežčiau performuluoti savo pagrindinius teiginius.

Sekant pradine „rūšių įvairovės - stabilumo“ hipoteze, rūšių įvairovė turi teigiamai koreliuoti su aplinkos sąlygų įvairove. Taigi šią hipotezę galima lengvai kvestionuoti eksperimentiniu keliu: reikia panaikinti įprastą gamtoje aplinkos sąlygų kintamumą ir stebėti, kas atsitiks su rūšių įvairove. Jei ji sumažės ar visai išnyks, tai greičiausiai reikš, kad aplinkos įvairovė yra viena iš sąlygų, būtinų rūšių įvairovei palaikyti.

Tokie eksperimentai iš tikro buvo atlik-

ti. Elegancija išsiskiria U.Sommer 1984 metais gauti rezultatai. Savo tyrimus jis atliko chemostate, skirtame fitoplanktonui auginėti. Dumbliai (apie 30 rūšių) buvo paimti iš Konstancos ežero Vokietijoje. Temperatūra chemostate buvo 18°C. Kontroliniame variante fosforo, kaip ir kitų biogenų, kiekis terpėje buvo pastovus visą laiką. Bandyminiame variante į terpę be fosforo šis elementas buvo pridedamas porcijomis, kartą per savaitę, ir jo kiekis palaipsniui mažėdavo iki sekančio papildymo. Eksperimentai trukdavo kelias savaites, jiems pasibaigus būdavo nustatinėjama, kiek liko rūšių iš pradžioje buvusio jų skaičiaus. Kaip parodė tyrimai, rūšių įvairovė mažėjo tiek kontroliniame, tiek ir bandyminiame variante, tačiau nevienodu laipsniu. Neretai kontrolėje iš pradžioje buvusių 30 rūšių bandymo pabaigoje telikdavo vos viena, tuo tarpu bandyminiame variante išlikdavo 5-7. Autorius daro išvadą, kad chemostate galima būtų palaikyti ir dar didesnę rūšių įvairovę, gal net tokią, kuri būdinga gamtinėms bendrijoms, jeigu jame kaitaliojūsi ne tik fosforo kiekis, bet ir kiti rodikliai, tiek abiotiniai, tiek ir biotiniai, kaip tai stebima gamtoje.

1990 m. paskelbtame darbe A.C.Upton su bendradarbiais aprašo rezultatus, gautus tiriant vieno iš Antarkties ežero suminį bakteriobentosą. Jis buvo patalpintas į dvi skirtingas sąlygas: pastovią 8°C temperatūrą ir paros bėgyje svyruojančią nuo 1°C iki 16°C temperatūrą. Po kurio laiko buvo patikrinta bakterijų įvairovė kiekviename iš bandymo variantų. Fluktuojančiame režime ji buvo gerokai didesnė, nei pastoviam. Pirmu atveju mėginyje išliko ir „šiltamėgės“, ir „šaltamėgės“ bei „tarpinės“ rūšys, antru atveju – tik „tarpinės“. Autorių teigimu, šie rezultatai rodo, kokį svarbų vaidmenį aplinkos sąlygų kaitaliojimas vaidina rūšių įvairovės palaikyme. Beje, su viena iš *Pseudomonas* genties bakterijų, išlikusių abiejuose režimuose,

buvo atliktas atskiras bandymas. Preadaptuotos prie fluktuojančio režimo bakterijos buvo patalpintos į šį bei į pastovų režimą kartu su preadaptuotomis prie pastovios 8°C temperatūros bakterijomis. Preadaptuotos visada po kurio laiko išstumdavo nepreadaptuotas. Tai greičiausiai rodo, jog šios dvi „ekomorfos“ skiriasi ir genetiškai.

Taigi eksperimentai lyg ir nedviprasmiškai parodė egzistuojant glaudų teigiamą ryšį tarp aplinkos kintamumo ir rūšių įvairovės gildijose (rūšių, atliekančių panašią funkciją, grupėse).

## 5.1. Planktono paradoksas

Beveik kiekviename vandens telkinyje aptinkame fito- ir zooplanktoną, į kurių sudėtį įeina daugybė rūšių. Viename ežero vandens laše kartais randama keliasdešimt dumblių rūšių. Šie faktai ilgą laiką varė ekologus į aklavietę. Mat akivaizdu, jog visoms fitoplanktono rūšims reikalinga šviesa, o taip pat azotas, fosforas, anglies dioksidas, kalis ir kitos neorganinės medžiagos, kurių, ir ypač fosforo bei azoto, dažnai vandens telkiniuose trūksta. Taigi netenka abejoti, jog atskirų rūšių ekologinės nišos persidengia, jeigu ne visiškai, tai bent jau didžia dalimi. Panašiai yra ir su zooplanktonu, ypač šakotausių (Cladocera) būrio filtratoriais. Visi jie, atrodytų, minta tuo pačiu maistu: dumbliais ir bakterijomis. Taigi ir šiuo atveju ilgalaikio koegzistavimo faktas, panašu, nesiderina su konkurentų išstūmimo (competitive exclusion) principu. Faktai prieštarauja teorijai, kurios teisingumu dauguma ekologų taip pat neabejoja. Šią situaciją G.E. Hutchinson 1961 m. pavadino planktono paradoksu.

Pats Hutchinson pasiūlė ir šio paradokso pašalinimo būdą. Jo manymu, planktono rūšių įvairovę palaiko aplinkos sąlygų kintamumas laiko ir erdvės atžvilgiu. Nors iš pir-

mo žvilgsnio atrodo, kad planktoninių organizmų nišos labai panašios, iš tikro jos nėra vienodos. Skiriasi ne tik maisto poreikiai, bet ir palankiausias rūšims temperatūros, pH ir panašiai. Tai ir leidžia joms gyventi kartu.

Esma nemažai duomenų, lyg ir patvirtinančių šias prielaidas.

Iš tikro, hidrobiologams seniai žinoma, kad vidutinio klimato juostoje kasmet vegetacijos sezono pradžioje ežeruose paprastai vyrauja titnagdumbliai, vėliau dominuoja žaliadumbliai, o karštmetėje daugiausia biomasės sukaučia melsvabakterės. Atlikus tyrimus laboratorijose, išaiškėjo, kad šioms organizmų grupėms būdingi skirtingi termopreferencijai (palankiausias temperatūros): titnagdumbliai geriausiai dauginasi vėsesniame vandenyje, melsvadumbliai mėgsta aukštą temperatūrą, o žaliadumbliai užima tarpinę, padėtį. Koegzistuojančios fitoplanktono rūšys skiriasi, atrodo, ir pagal kitus nišos komponentus, pavyzdžiui, poreikį šviesai. Visiems šiems aplinkos veiksniams kaitaliojantis metų eigoje, pranašumu dauginimesi naudojasi skirtingos rūšys, ir tai greičiausiai yra papildomi veiksniai, užtikrinantys koegzistavimą (žr., pvz., U.Sommer 1996 metų ir C.Butterwick 2005 metų publikacijas). Šie tyrimai leido autoriams padaryti ir kitą išvadą: planktono rūšių įvairovė leidžia sumažinti pirminės produkcijos svyravimus laiko atžvilgiu lyginant su tais produkcijos pokyčiais, kurių galima laukti nesant tokios įvairovės.

Prie sezoninės vandens temperatūros kaitos fitoplanktonas, kaip parodė Y.Aruga 1965 m., prisitaiko suteikdamas temperatūrinį optimumą kaskart kitoms rūšims iš koegzistuojančių. Optimumai seka paskui vandens temperatūrą, atkartodami pastarosios svyravimus. Kaip parodė lauko ir laboratoriniai tyrimai, prie sezoninės temperatūrų kaitos optimumus sugeba priderinti ir bakteriobentosas (D.L.Tison su bendradarbiais

1980 m. duomenys) bei bakterioplanktonas (1982 m. V.I.Romanenko publikacija). Tiesa, temperatūrinio optimumo pokytis paprastai šiek tiek vėluoja, kas ir suprantama: įgavę pranašumą tos ar kitos rūšies individai turi padidinti savo gausumą taip, kad jis pakeistų suminių visos bendrijos optimumą. Persitvarkymų greitį šiuo atveju lemia generacijos laikas, o jis nėra nulinis.

Visuose čia apžvelgtuose rezultatuose nesunku įžiūrėti analogiją su polimorfizmo palaikymo mechanizmais: abiem atvejais aplinkos sąlygų kintamumas tikriausiai sukuria atitinkamo dydžio struktūrų įvairovę, kartu tapdamas šių struktūrų - genotipų ir rūšių - koegzistavimo pagrindine sąlyga.

## 5.2. Homeostazė bendrijos lygmenyje: pavyzdžiai su vandens ekosistemomis

Uolėtuose jūrų pakraščiuose dažnai pasitebimos trys besiskiriančios vyraujančios organizmais zonos. Tai litorinų zona viršutinėje litoralėje, jūros gilių arba midijų zona vidurio litoralėje ir makrofitinių dumblių zona šiek tiek giliau, žemutinėje litoralėje. Zonų pavadinimai rodo, kokios organizmų grupės vyrauja, bet tai nereiškia, kad jose gyvena vien tik gyvūnai arba vien tik augalai. Ir litorinų, ir jūrų gilių zonose gausu vienaščių dumblių, o žemutinėje litoralėje gyvena daug gyvūnų. C.E. Gifford ir E.P. Odum 1961 metais atkreipė dėmesį į tai, kad chlorofilo kiekis visose trijose zonose yra labai panašus (3 lentelė).

**3 lentelė.** Chlorofilo kiekis uolėto dugno litoralėje. C.E.Gifford ir E.P.Odum 1961 m. duomenys.

Zona	Fitomasė	Chlorofilas, g/m <sup>2</sup>
Litorinų	Labai maža	0,50
Jūros gilių	Vidutinė	0,87
Makrofitinių dumblių	Didelė	1,07

Viso labo dvigubas chlorofilo kiekio skirtumas tarp viršutinės ir žemutinės litoralės yra stebėtinai mažas palyginus su didžiuliais skirtumais fitomasėje. Autoriai mano, kad šie stebėjimai byloja apie funkcinę homeostazę bendrijos lygmenyje. Šie duomenys neblogai papildo F.Gessner stebėjimus, atliktus dar 1949 metais. Jau tada jis teigė, kad visose ekosistemose chlorofilo kiekis ploto vienoje yra labai panašus, nors rūšies lygmenyje skirtumai gali būti didžiuliai.

Manoma, kad rūšių įvairovė padeda stabilizuoti ekosisteminius rodiklius taip pat ir laiko atžvilgiu. Iš to, kad planktoninių organizmų nišos nesutampa, automatiškai seka, kad aplinkos sąlygoms besikaitaliojant ir vienų rūšių biologiniam aktyvumui kritus, šį kritimą lengvai gali kompensuoti kitos, atliekančios bendrijoje analogišką funkciją. O tai veda prie homeostazės bendrijos lygmenyje. Nors ir nelengva paaiškinti tokios bendrijai naudingos savybės, kaip kad rūšių įvairovė, atsiradimą darvininės atrankos keliu (kuri, kaip galvojama, gali veikti tik atskirų individų naudai), dėl pačios naudos abejonių nekyla.

Toks įsitikinimas ypač sutvirtėjo po eksperimentų su mikrokosmais, arba laboratorinėmis ekosistemomis. Šis metodas atsirado apie 1960 metus, bet plačiai paplito tik aštuntame ir devintame dešimtmetyje. Jis atsirado iš poreikio eksperimentuoti ne tik su atskiromis rūšimis, bet ir su ištisomis ekosistemomis. Kadangi eksperimentuoti su gamtinėmis ekosistemomis ir neetiška, ir brangu, buvo griebtasi materialių analogų, tai yra mikro- ir mezokosmų (išvertus į lietuvių kalbą, tai atitinkamai mažas ir vidutinis pasauliai). Greta matematinių ekosistemų modelių, kuriuos reikėtų laikyti formaliais, arba nematerialiais, ekosistemų analogais, mikrokosmų metodas atnešė daug naudos ekologijai. Ypač tiriant įvairovės ir stabilumo ryšį.

Dabartiniu metu egzistuoja didžiulė

techninių sprendimų, kaip gali būti daromi mikro- ir mezokosmai, įvairovė, pradedant nuo kelių mililitrų talpos mikrokosmų ir baigiant milžiniškais pratekančiais baseiniais, imituojančiais upių ekosistemas, o taip pat didžiuliais pelagininiais maišais ir užtvaromis, įtaisomais pačiame vandens telkinyje. Pastarieji įrenginiai - tai jau mezokosmai. Darbui su mikro- ir mezokosmais keliami tokie reikalavimai:

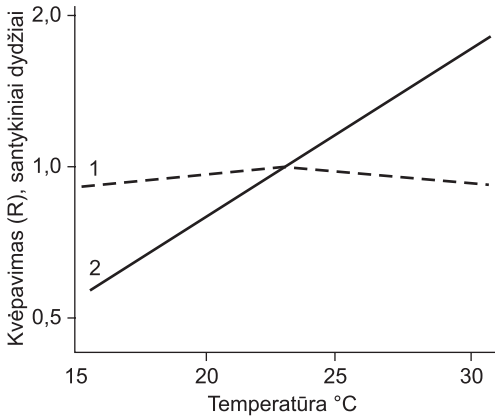
1. Į jų sudėtį paprastai įeina visos trys "funkcinės gamtos karalijos" (E.Odum): gamintojai, gyvaėdžiai ir skaidytojai. Tačiau pageidautina, kad rūšių įvairovė juose būtų mažesnė, nei gamtoje - tai labai palengvina priežasčių paiešką.
2. Vienintelis energijos šaltinis dirbant su materialiais ekosistemų analogais - šviesa. Papildomas maitinimas organiniu maistu nepraktikuotinas.
3. Eksperimentuoti su jais galima pradėti tik po to, kai jie tampa subalansuoti, tai yra kai bendroji produkcija tampa lygi kvėpavimui ( $A = R$ , kur  $A$  – ekosistemos asimiliacija, arba bendroji produkcija,  $R$  – ekosistemos kvėpavimas).
4. Greta bandyminio varianto turi būti numatytas ir kontrolinis variantas, be poveikio.

Jeigu norima imituoti konkrečią gamtinę ekosistemą, tai ji tampa dar viena kontrole, ir tokiu atveju bandymas tęsiamas tol, kol tarp abiejų kontrolių neatsiranda žymesnių skirtumų.

Šios metodinės detalės, manau, padės skaitytojams geriau suprasti duomenų, gautų dirbant šiuo metodu, esmę.

1962 metais R.J.Beyers atliko tokį bandymą su mikrokosmais. Visi jie pradžioje buvo laikomi 23°C temperatūroje, prie kurios jie ilgainiui prisitaikė. Po to juos pernešė į skirtingas temperatūras. Praslinkus kažkuriam laikui buvo nustatinėjamas bendrijos išski-

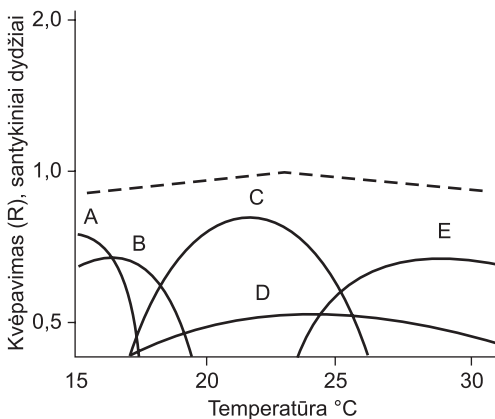
riamas per laiko vienetą  $\text{CO}_2$  kiekis. Pasirodė, kad mikrokosmo bendrija kvėpuoja vienodai intensyviai visame eksperimentinių temperatūrų diapazone - nuo 15 iki 32°C (**16 pav.**). Visai kitaip į temperatūros pokyčius reaguoja vienas iš mikrokosmuose buvusių organizmų - dafnija. Temperatūrai pakilus nuo 23°C iki 32°C, dafnijų kvėpavimas beveik



padvigubėja. Šią bendrijai būdingą homeostazę vėliau E.Odum pavadino temperatūrine kompensacija bendrijos lygmenyje.

Šiuos rezultatus nesunku paaikškinti grafiškai (**17 pav.**). Čia pavaizduota situacija, kuri susidaro, kai į bendriją įeinančios rūšys skiriasi savo reakcijomis į temperatūrą. Todėl temperatūrai pasikeitus atsiranda galimybė vienoms rūšims kompensuoti kitų rūšių metabolizmo intensyvumo kritimą.

O kaip bendrija prisitaiko prie drastiškų pokyčių, neįprastų jai sąlygų? Į šį klausimą atsakymo ieškojo daugelis ekologų. Ypač įdomus šiame kontekste yra B.J.Copeland darbas su akvariuminio tipo mikrokosmu, aprašytas 1965 metais. Kai iš anksto subalansuoto mikrokosmo apšvietimas buvo sumažintas daugiau nei 6 kartus, per kelias paras žymiai sumažėjo tiek asimiliacija, tiek ir bendrijos kvėpavimas. Trečiame bandymo mėnesyje asimiliacija ir kvėpavimas pasiekė pradinę lygį (!), mikrokosmas vėl susibalansavo. Prisitaikymą nulėmė tai, kad iki tol vyravusių jūrinių andrą (jis žuvo dėl šviesos stokos) pakeitė melsvabakterės, kurios turi savybę nepaprastai efektyviai asimiliuoti silpną šviesą. Taigi šiuo atveju adaptacija tapo galima todėl, kad greta šviesamėgių augalų bendrijoje buvo ir ūksmei pakantūs organizmai. Ir, sąlygoms pasikeitus, būtent jie atstatė energijos srauto dydį. Be abejo, persitvarkymai įvyko ne tik gamintojų, bet ir vartotojų lygmenyje. Taigi, laboratorinė ekosistema prisitaikė, tačiau po adaptacijos proceso ji tapo visai kita, jos rūšinė sudėtis pasikeitė iš esmės.



5.3. Homeostazė bendrijos lygmenyje: pavyzdžiai su sausumos ekosistemomis

### 5.3. Homeostazė bendrijos lygmenyje: pavyzdžiai su sausumos ekosistemomis

1975-1977 metais S.J.McNaughton su bendradarbiais bandė išspręsti klausimą, kokią įtaką dviems bendrijoms, besiskirian-

čioms rūšių įvairovė, daro stresinis poveikis. Bandymui buvo pasirinkti du apleisti dirbami laukai, vieno iš kurių sukcesinis amžius 6 metai, o kito 17 metų. Pastarajame augalų įvairovė buvo 1.5 karto didesnė. Stresoriumi buvo pasirinktos trąšos. Rezultatai apibendrinti **4 lentelėje**.

Kaip matyti iš lentelės, tekantis per gausenę rūšimis bendriją energijos srautas nereaguoja į stresorių, skirtumas nėra patikimas ( $P > 0,05$ ). Jaunos, mažiau turtingos rūšimis bendrijos homeostazinės savybės prastesnės. Trąšų poveikyje antžeminė fitomasė joje padidėjo 40%, o požeminė - 56%. Skirtumas tarp patręštų jauno ir senesnio laukų patikimas ( $P < 0,05$ ). Stresorius žymiau nepakeitė rūšių skaičiaus abiejuose laukuose, tačiau sumažino rūšių įvairovę senesniame lauke. Tai reiškia, kad šiame lauke padidėjo skirtumai tarp rūšinių populiacijų tankių.

Kaip mano autoriai, tokio rezultato ir reikėjo laukti: funkcinė homeostazė buvo pasiekta žymių struktūrinių persigrupavimų dėka.

McNaughton tuo neapsiribojo. Kitame eksperimente, atliktame Tanzanijoje, Serengečio nacionaliniame parke, jis iškėlė sau kitą uždavinį, būtent, nustatyti, kokį vaidmenį augalų įvairovė atlieka prisitaikyme prie intensyvaus žolėdžių poveikio fitocenozei. Šiems tikslams nuo stambių žolėdžių buvo atitverti tvora savanos plotai, besiskiriantys žolinių augalų įvairovė (kontrolinis variantas). Duomenys apie šiuos plotelius eksperimento pabaigoje buvo lyginami su duomenimis, gautais stebint neaptvertus plotelius, kuriuose tarp žolėdžių vyravo Afrikos buivolai *Syncerus caffer* (bandyminis variantas). Rezultatai suvesti **5 lentelėje**.

Buivolai gerokai sumažino rūšių įvairovę turtingesnėje rūšimis bendrijoje, tačiau ben-

**4 lentelė.** Tręšimo poveikis apleisto lauko augalų bendrijoms, besiskiriančioms amžiumi ir rūšių įvairovė. M.V.Mellinger ir S.J.McNaughton 1975 m. duomenys.

Bendrijos rodikliai ir lauko amžius	Poveikis		P
	Kontrolė	Patręšta	
Gryna pirminė produkcija (g/m <sup>2</sup> x paros)			
6 metai	28,0	42,7	<0,05
17 metų	19,7	22,8	>0,05
Rūšių skaičius 0,5 m <sup>2</sup>			
6 metai	20,8	22,5	>0,05
17 metų	31,0	30,8	<0,05
Rūšių įvairovė			
6 metai	2,001	1,915	>0,05
17 metų	2,722	2,532	<0,05

<sup>1</sup> Rūšių įvairovė matematinio požiūriu - tai ne tik rūšių skaičius ploto vienetu, bet ir rūšinių populiacijų tankių vienodu mas (angl. equitability): kuo panašesni tankiai, tuo didesnė, esant tam pačiam rūšių skaičiui, ir įvairovė.

**5 lentelė.** Afrikos buivolų poveikis Serengečio nacionalinio parko augalijai. S.J.McNaughton 1977 m. duomenys.

Rodiklis	Rūšių įvairovė prieš bandymą		P
	Didelė	Maža	
Rūšių įvairovė:			
Kontroliniuose (atitvertuose) laukeliuose	1,783	1,069	<0,005
Neatitvertuose laukeliuose, su žolėdžiais	1,302	1,357	>0,05
P	<0,005	>0,05	-
Suėsta fitomasės, %	66,9	75,9	>0,05
Sumažėjo fitomasės, % nuo kontrolės	11,3	69,3	<0,005



drijos fitomasė nuo to tesumažėjo vos 11,3%. Ištyrus tapo aišku, kad šioje bendrijoje yra kam kompensuoti buivolų suėstą fitomasę. Mat būtent išėdimas stimuliuoja netinkamų buivolams žolių augimą, kurios tokiu būdu laimi konkurencinėje kovoje. Mažiau turtingose rūšimis bendrijose kompensacijos galimybės menkesnės. Todėl jose fitomasė buivolų poveikyje sumažėjo net 69,3%. Šią išvadą neblogai iliustruoja vienos iš netinkamų buivolams žolių - *Themeda triandra* - gausumo kaita. Aptvertuose ploteliuose jos biomasė sudaro vos 6,2% bendrijos fitomasės, tuo tarpu eksploatuojamuose laukeliuose šis skaičius pašoka iki 23,1. Tai neaukšta žolė, ir, buivolams išretinus aukštesnius už ją konkurentus, jai pagerėja šviesos režimas.

McNaughton taip komentuoja savo patirtį:

“Tiesiog stebėtina, kiek daug per šį laiką pasirodė matematinių modelių ir kiek mažai - empirinių patikrinimų <...> Mažiau griežtas tradicinis žodinis modelis gali duoti realesnius apibendrinimus apie ryšį tarp įvairovės ir funkcijos augalų bendrijose, nei dauguma “elegantiškesnių” matematinių analizių”.

Taip, gana delikaciai, nors ir be užuolankų, jis pasmerkė tais laikais (1977 m.) bendrijų ekologiją užtvindžiusį matematinio modeliavimo bumą ir su tuo susietą atitolimą nuo empirinės medžiagos, ypač lauko bandymų rezultatų.

#### 5.4. Rūšių įvairovė – stabilumas: istorijos pabaiga?

Pastaraisiais metais buvo surinkta, mano supratimu, pakankamai duomenų, bylojančių apie tai, kad pradinė hipotezė, teigianti esant pozityvų ryšį tarp rūšių įvairovės ir funkcinio ekosistemų stabilumo, vis tik yra teisinga (žr. e.g. Tilman, Downing, 1994; Wardle et al., 1999; Sankaran, McNaughton,

1999; Diaz, Cabido, 2001 ir nuorodas juose). Taigi turbūt visi mes galime lengviau atsipūsti - beveik pusšimtį metų užsitiesusi odisėja, reikia tikėtis, pagaliau pasibaigė. Prie šios neabejotinos sėkmės daugiausia prisidėjo lauko eksperimentai, taip pat eksperimentai su mikro- ir mezokosmais. Matematinis modeliavimas šį kartą greičiau sekė iš paskos, nei diktavo sąlygas.

Eksperimentatoriai šiuo atveju triumfavo, tačiau didelė dalis teoretikų, plūšančių šioje srityje, iki šiol savo darbe susiduria su daugybe kliuvinių. Viena didžiausių teoretikų bėdų šiuo metu – tai į neveltį varanti sąvokų, apibrėžimų ir menkai susietų su empirine medžiaga teorinių konstrukčių gausa. Kaip viename iš straipsnių, paskelbtame 1997 m., teigia V.Grimm ir C.Wissel, ekologinėje literatūroje galima aptikti 70 skirtingų stabilumo sąvokų ir 163 jų apibrėžimus. Be abejo, tai nepanašu į progreso požymį. Šie autoriai netgi siūlo visiškai atsisakyti kai kurių sąvokų, tarp jų ir stabilumo termino, nes jos tapo gana neapibrėžtos. Nuo savęs norėčiau pridėti: matematiniam modeliavimui ir teorijai iš tikro gali ir turi priklausyti paskutinio žodžio teisė, bet tik su sąlyga, jei teorija sugeba apjungti prieinamą empirinę medžiagą ir padaryti iš jos vientisas doktrinas, sėkmingai vykdančias loginio supaprastinimo, aiškinimo ir euristines funkcijas. Jei teorija šių funkcijų nevykdo ir ypač jei ji vis labiau atsiriboja nuo empirinės medžiagos, ji gali taip sukomplikuoti patį klausimą, kad jis ilgam taps “neišsprendžiamu”.

Iš pastarojo meto teorinių darbų, turinčių betarpišką ryšį su rūšių įvairovės – stabilumo problema, norėčiau kaip, mano supratimu, sektiną pavyzdį išskirti Norberg ir jo bendradarbių (2001, 2004) modeliavimo patirtį. Pritaikę metodus, taikomus genetinėje gamtinės atrankos teorijoje, autoriai sumodeliavo rūšių grupių (gildijų) elgseną kai aplinkos sąlygos nuolat kaitaliojasi. Buvo

pasiremta taip pat empiriniais duomenimis, liudijančiais, jog tai pačiai gildijai priklausančios rūšys dažnai turi skirtingus biotinius ir abiotinius optimumus. Modelis parodė, kad esant pakankamai rūšių įvairovei vidurkinis gildijos fenotipas turėtų sekti paskui sezoninius aplinkos pokyčius, nors vėlavimas šiuo atveju yra neišvengiamas – adaptaciniai persitvarkymai reikalauja laiko. Be to, modelis parodė, kad tokių persitvarkymų dėka ilgalaikis gildijų produktyvumas bei suminė biomasė turėtų būti didesni netgi lyginant su produktyviausios modeliuojamomis sąlygomis rūšies rodikliais. Nukenčia tik trumpalaikis produktyvumas, nes gildijose nuolat esama ir rūšių, kurios duotu momentu yra mažai produktyvios. Taigi aukštas adaptyvumas vargu ar yra suderinamas su tiek pat aukštu momentiniu prisitaikymo laipsniu.

## 5.5. Du rūšių specializacijos tipai

Kur kas rimtesnis, nei daugumos modeliotojų, pagrindas nepripažinti idėjos, esą rūšių įvairovė didina ekosistemų stabilumą ir adaptyvumą, yra tas akivaizdus faktas, kad didžiausia rūšių įvairove pasižymi anaip tol ne tie geografiniai rajonai, kurių klimatinės sąlygos labiausiai kaitaliojasi. Atvirkščiai, stebima greičiau atvirkščia tendencija: turtingiausi rūšimis yra drėgnieji atogrąžų zonos miškai, tačiau jie auga kaip reta stabilioje aplinkoje. Jeigu vadovautis ta logika, kuria vadovavomės iki šiol, reiktų padaryti išvadą, kad tokia didelė įvairovė šiltų kraštų ekosistemoms yra nereikalinga, nes čia beveik nėra ir didelių cirkadinių bei sezoninių negyvos aplinkos pokyčių, taip būdingų vidutinio klimato zonai. Tad nespėjus išspręsti planktono ir kitų panašių paradoksų, prieš tyrėjų akis iškilo dar vienas, kur kas didesnis paradoksas už iki tol buvusius. Nejaugi rūšių įvairovei susidaryti ir palaikyti būtinos kaip tik

pastovios, o ne kintančios sąlygos, kaip galvoja broliai E. ir H. Odum, G.E. Hutchinson, U. Sommer, S.J. McNaughton ir jų pasekėjai?

1969 metais H. Sanders į ekologijos teoriją įvedė dvi sąvokas: priderintos biologiškai (biologically accommodated) ir kontroliuojamos fiziškai (physically controlled) bendrijos.

Pirmąsias galima vadinti ir koadaptuotų rūšių bendrijomis, tuo tarpu antrosiose koadaptacija labai silpna arba jos nėra visai, nes ją nuolat pažeidžia drastiški klimatiniai ar kitokie fiziniai pokyčiai. Suprantama, tarp šių dviejų polių telpa kur kas daugiau realių gamtinių bendrijų, nei pačiuose poliuose, tačiau tokia bendrijų klasifikacija yra pagrįsta. Tai štai, pilnai galimas dalykas, kad egzistuoja du rūšių specializacijos tipai: abiotinė ir biotinė specializacija. Pirmu atveju tam pačiam mitybos lygmeniui priklausančios rūšys skiriasi tarpusavyje reakcijomis į abiotinius veiksnius. Tai būdinga bendrijoms, egzistuojančioms besikaitaliojančiose sąlygose, pavyzdžiui, vidutinio klimato juostos bendrijoms. Gi ten, kur abiotinė aplinka kinta mažai, rūšims atpuola būtinybė turėti skirtingus temperatūrinius ar kitus abiotinius optimumus. Tokioje aplinkoje rūšių evoliucija nukreipiama ne abiotinės, o biotinės specializacijos ir koadaptacijos kryptimi. Iš tikro, gerai žinoma, kad mūsų klimato zonos organizmai kur kas mažiau specializuoti maisto išteklių atžvilgiu nei šiltų kraštų organizmai. Užtenka paminėti kad ir vabzdžius, apdulkinančius žiedinius augalus: jų specializacija šiltuose kraštuose yra nuėjusi nepalyginamai toliau, nei vidutinio klimato juostoje.

Tad pilnai galimas dalykas, kad ir šis paradoksas yra pagimdytas mūsų polinkio bandyti visą gyvos gamtos įvairovę įsprausti į vieną ar kelias patogias teoretikų paruoštas "lentynas". Kur kas racionaliau būtų užuot

taikant gamtai vienareikšmę aristotelišką logiką, priimti gyvybės daugiaplaniškumą kaip realybę, su kuria būtina skaitytis.

## 5.6. Apibendrinimas

Empiriniai ir teoriniai rezultatai, gauti per pastaruosius keliasdešimt metų, leidžia padaryti tokias preliminaraus pobūdžio išvadas:

- Rūšių įvairovės fenomenas gali būti aiškinamas kaip specializacijos biotinės ir abiotinės aplinkos atžvilgiu rezultatas. Tuose regionuose, kuriems būdingas didelis abiotinių sąlygų nepastovumas laike ir/ar erdvėje, reikia pripažinti labai tikėtinu buvimą gildijų, t.y. koegzistuojančių rūšių, kurios visos užima tą pačią poziciją medžiagų ciklo ir energijos srauto atžvilgiu, tačiau skiriasi savo reakcija į temperatūrą, šviesą, drėgmę ir pan. Santykiai tarp šių rūšių didžia dalimi yra komplementarūs ta prasme, kad kaip besikeistų aplinkos sąlygos (įprastose evoliucine prasme ribose), kaip taisyklė, visada atsiranda rūšis ar rūšys, kurioms tos sąlygos yra daugmaž palankios. Ši aplinkybė ne tik mažina konkurencijos intensyvumą - tokia vienų rūšių kompensavimo kitų dėka strategija matomai traktuotina kaip evoliucijos eigoje pasiektas prisitaikymas.
- Pavartotą prisitaikymo sąvoką šiame kontekste reiktų suprasti taip, kad rūšių įvairovė greičiausiai pasižymi tendencija pozityviai koreliuoti su energetinių ir medžiaginių resursų panaudojimo efektyvumu, produktyvumu bei sumine gildijos ar net viso mitybos lygmens biomasė – bent jau tokią išvadą perša pastarųjų metų empiriniai duomenys. Tačiau šis iš esmės teigiamas rūšių įvairovės efektas išryškėja greičiausiai tik ilgalaikėje pers-

pektyvoje ir yra paaiškinamas padidintu turtingų rūšimis bendrijų adaptyvumu, taip pravarčiu nuolat kintančios laike ir erdvėje aplinkos fone (Diaz, Cabido, 2001; Norberg et al., 2001). Be to, rūšių įvairovė, atrodo, sumažina globalių funkcinių rodiklių (pirminės produkcijos, suminės biomasės bei medžiagų ciklą apibūdinančių rodiklių) svyravimo amplitudes laiko atžvilgiu (Wardle et al., 1999; Sankaran, McNaughton, 1999; Diaz, Cabido, 2001).

- Gildijos ir ekosistemos gali prisitaikyti ne tik prie įprastų evoliucine prasme aplinkos sąlygų kintamumo laike ir erdvėje, bet ir prie gana drastiškų ir neįprastų pokyčių. Nėra abejonių dėl to, kad suminė gildijos reakcijos norma paprastai yra kur kas platesnė, nei atskiros į ją įeinančios rūšies reakcijos norma, o tai reiškia, kad gildijos plastiškumo ribos turėtų būti didesnės nei atskiros rūšies.
- Savo adaptyvumą gamtinės bendrijos realizuoja vyraujančių rūšių kaitos dėka: praradusios optimumą rūšies populiacija mažėja, o ją atgavusios – didėja, kol sąlygos vėl netampa palankiomis pirmajai rūšiai. Ši kaita leidžia priderinti bendrijos optimumą prie besikeičiančių išorinių aplinkybių, tačiau ji reikalauja laiko, todėl optimumas gana dažnai lieka greičiau siekiamybe, nei realizuota potencija. Vyraujančių rūšių kaita, matyt, leidžia bendrijoms prisiderinti ne tik prie aplinkos sąlygų kintamumo laike, bet ir prie jų geografinės įvairovės. Juk populiacijos, sugebančios migruoti, patiria paprastai didesnius ar mažesnius aplinkos pokyčius, kaip ir tos, kurios yra sėslios.

## 6. Bandymai kurti bendrąją adaptacijos teoriją (BAT)

### 6.1. Vakarietiškoji mokykla: Ashby,

## Conrad, Fedra, Gregorius, Meyers ir Bull

Pagal Ešbį (Ashby, 1956) organizmas funkcinio požūriu – tai rinkinys esminių ir pagalbinių kintamųjų. Esminių kintamųjų pavyzdžiu gali būti deguonies koncentracija smegenyse, gliukozės kiekis kraujuje ar žinduolio kūno temperatūra. Tai patys svarbiausi rodikliai, nuo organizmo gebėjimo juos stabilizuoti (homeostazė) priklauso jo savijauta ir išgyvenimas. Pagalbiniai kintamieji, atvirkščiai, gali ir turi kaitaliois plačiose ribose, ir kaip tik šis kaitaliojimas ir leidžia stabilizuoti esminius kintamuosius nepaisant aplinkos sąlygų neapibrėžtumo. Šių kintamųjų kaitaliojimas – tai atsakai į aplinkos pokyčius ir jie dažniausiai būna adaptyvaus pobūdžio. Gyvoms sistemoms galioja tokia schema:

$$D \rightarrow R \rightarrow E$$

kur D – aplinkos sąlygų pokyčiai; R- regulatorius; E – esminių kintamųjų aibė. R veikla nukreipta ta linkme, kad D poveikis E būtų kuo mažesnis. Esminių kintamųjų pastovumo sąlyga reikalauja, kad organizmas apsirūpintų ne mažesne atsakų įvairove, nei ta įvairovė, kuri būdinga aplinkos sąlygoms. Kitaip sakant, homeostazė galima tik tuo atveju, kai vidinė (atsakų) įvairovė pilnai neutralizuoja išorinę.

Šią sampratą Ešbis vadino būtinos įvairovės dėsniu (law of requisite variety), ir ji yra gerai žinoma daugumai BAT atstovų. Pirmais, kuris šią idėją išplėtė ir pritaikė visiems adaptacijos reiškiniams aprašyti buvo Konradas (M. Conrad).

Savo BAT versiją, kurią jis vadino hierarchine adaptyvumo teorija, šis autorius pradėjo konstruoti prieš daugiau nei 30 metų. Vėliau jis savo darbus šioje srityje apibendrinio monografijoje (Conrad, 1983). Tam, kad Ešbio idėjoms suteikti tikslesnį ir talpesnį pa-

vidalą, jis pasinaudojo kai kuriomis lygtimis iš informacijos teorijos. Dar kitą matematinį aparatą jis sukūrė savarankiškai.

Pagrindinė Konrado idėja buvo tokia: homeostazuoti savo esminius kintamuosius geba ne tik individai, bet ir populiacijos bei ekologinės bendrijos. Tam gyvybė panaudoja visus struktūrų ir funkcijų įvairovės tipus: makromolekulių ir metabolinių kelių įvairovę organizme, genotipų įvairovę populiacijoje ir rūšių įvairovę lokaloje populiacijoje. Kuo didesnė struktūrų ir funkcijų įvairovė, tuo didesnė potencialių atsakų įvairovė. Pastarąją Konradas, pritaikydamas informacijos teorijos tradiciją, vadina entropija, arba tiksliau - biotos elgsenos neapibrėžtumu. Atitinkamai aplinkos sąlygų įvairovė gali būti įvertinta kaip aplinkos neapibrėžtumas.

Štai pagrindiniai rezultatai, gauti Konrado:

- biotos (w) adaptyvumą nusako tokia nelygybė:

$$H(w) - H(w|w') + H(w'|w) \geq H(w'),$$

kur  $H(w)$  – biotos elgsenos neapibrėžtumas, arba jos statistinė entropija, arba dar kitaip – bendrijos elgsenos turtingumo matas;  $H(w')$  – aplinkos elgsenos neapibrėžtumas;  $H(w|w')$  – biotos elgsenos neapibrėžtumas kai yra žinoma aplinkos elgsena, kitaip – biotos nesugebėjimas numatyti aplinkos pokyčius;  $H(w'|w)$  – aplinkos elgsenos neapibrėžtumas kai yra žinoma biotos elgsena. Pastarąją narį Konradas vadina dar ir organizmų indiferentiškumo aplinkos atžvilgiu matu. Kairioji šios lygybės pusė, pagal autorių, nusako ekologinės bendrijos adaptyvumą, arba jos sugebėjimą funkcionuoti nepaisant aplinkai būdingo neapibrėžtumo. Prisitaikymas įmanomas tik su sąlyga, jei kairioji lygybės pusė lygi arba yra didesnė nei dešinioji. Evoliucijos eigoje tikriausiai esama tendencijos nelygybei virsti lygybe

(gamtinė atranka neskatina adaptyvumo pertekliaus).

- Du pirmieji nariai šioje nelygybėje yra susieti minuso ženklu, o tai pagal Konradą reiškia, jog prisitaikymo laipsnio (efektyvumo) augimas paprastai reikalauja adaptyvumo sumažėjimo, taigi didelis prisitaikymo laipsnis nesuderinamas su maksimaliu adaptyvumu. Nors abu šie komponentai yra gyvybei būtini, adaptyvumas yra svarbesnis ilgalaikio funkcionavimo požiūriu, nei prisitaikymo laipsnis. Panašiai yra ir su skirtingais adaptacijos mechanizmais. Jei kokie nors organizmai pasižymi labai gerai išvystytais individualaus prisitaikymo būdais, tai reikia laukti, kad jie nusileidžia kitoms rūšims pagal kitus adaptyvumą apsprendžiančius komponentus, pavyzdžiui, sugebėjimą prisitaikyti populiacinių ir genetinių mechanizmų dėka. Pavyzdžiui, žmogus ir kiti aukštesnieji žinduoliai pasižymi menkomis genetinio prisitaikymo galimybėmis ir neišvystytais populiaciniais mechanizmais, tačiau jie turi efektyvias elgsenines ir imunines reakcijas. Ir atvirkščiai, mikroorganizmai prie aplinkos prisitaiko beveik vien tik biocheminių, populiacinių ir genetinių mechanizmų dėka. Koegzistuojančios toje pačioje aplinkoje rūšys pasižymi panašiu adaptyvumu, nors skirtingų mechanizmų indėlis kiekvienu atveju gali būti kitoks. Autorius šiuos dėsningumus pavadino adaptacijos mechanizmų kompensacijos principu.
- Biotos elgsenos įvairovė susideda iš atsakų, būdingų jai pačiai ir visiems žemesniems organizacinės hierarchijos lygmenims iki pat atskirų ląstelių. Conrad (1983) išskiria tokius adaptacijos mechanizmus (**6 lentelė**):

Lygmuo	Prisitaikymo būdas
Bendrija	Rūšinės sudėties plastiškumas. Mitybos grandinių tarpusavio pavadavimas
Populiacija	Individų gausos pokyčiai, jų persiskirstymas erdvėje
Organizmas	Ontogenezės plastiškumas
Fenotipas	Morfologinis, fiziologinis ir elgsenos plastiškumas
Genotipas	Genetinis kintamumas

- Viena iš pagrindinių adaptacijos teorijos sudedamųjų dalių, pagal Konradą, turėtų būti adaptacijos laipsnio samprata. Ypač svarbu susitarti dėl šio rodiklio mato ar matų, nes kol jo/jų nėra, teoriją negalima laikyti pabaigta. Tačiau jis pripažįsta, kad adaptacijos laipsnio samprata yra kol kas fermentacijos stadijoje, jos kūrimas nebus lengvas, ir iki galutinio rezultato čia toli. Kartu jis savo publikacijose nuolat pabrėžia nesutinkąs su sintetinėje evoliucijos teorijoje įsigalėjusiu supratimu apie adaptacijos laipsnį. Konradas siūlo hierarchinį požiūrį: prisitaiko ne tik genai, bet ir individai, populiacijos bei ekosistemos. Atranka, kaip ir adaptacija, prasižieda nuo viduorganizminių lygmenų ir nusitęsia iki pat ekosisteminio lygmens. Tad ir prisitaikymo laipsnio matų reiktų ieškoti visuose organizacijos lygmenyse.

Užbėgant už akių su apgailestavimu reikia pabrėžti, kad šios ir kitos, čia nepaminėtos, adaptyvumo doktrinos sudedamosios dalys vėliau buvo kitų tyrėjų gerokai primirštos ir neįgavo reikiamo pratęsimo. Tuo tarpu pats Konradas dirbo prie jos daugiau nei du dešimtmečius, iki pat mirties 2000 metais. Kaip visai pagrįstai 2002 m. rašė buvęs jo bendražygis, garsus biologas-teoretikas H.H.Pattee, daugumai iš mūsų adaptyvumo teorijos kūrėjo darbai iš viso nėra netgi girdėti, ką jau bešnekėti apie jų supratimą bei įvertinimą. Pats Pattee mano, kad nuo to daug prarado ir teorinė biologija, ir biologija apskritai. Šiai

pozicijai negalima nepritarti.

Greta šių BAT versijų, paskutiniame praėjo amžiaus dešimtmetyje Vakaruose būta dar kelių bandymų, kuriuos galima traktuoti kaip gana savarankiškus darbus, papildančius ankstesnius.

Pavyzdžiui, Gregorius (1996, 2001) teigia, jog adaptacija kaip procesas vyksta visuose struktūriniuose lygmenyse, pradedant ląsteliniu ir baigiant ekosisteminiu. Adaptacija ekosistemos lygmenyje suprantama kaip medžiagų ciklo stabilizavimas nepaisant abiotinių sąlygų kintamumo, jis įmanomas tik vyraujančių rūšių kaitos dėka. Greta šių adaptyvių persitvarkymų, autorius išskiria taip pat individualius adaptacijos mechanizmus (pvz., fiziologinius), populiacinius (pvz., genotipų dažnio kaitą) ir evoliucinius. Pasinaudamas atvirų dinaminių sistemų teorijoje taikomu matematinio aparatu, Gregorius formuluoja savo "bendruosius adaptacijos principus", iš kurių pagrindinis yra toks: reguliacinė adaptacija eina prieš struktūrinę adaptaciją. Pirmoji čia suprantama kaip sistemos buferinės savybės, ji nesujusi su sistemos būsenos pokyčiais, adaptacija šiuo atveju vyksta neprarandant stacionarumo. Tuo tarpu struktūrinės adaptacijos atveju gali būti sistemos būsenos pokyčiai, pavyzdžiui, atsakant į pokyčius aplinkoje, gali "įsijungti" struktūrinis genas arba gali išaugti reto alelio dažnis. Minėtas principas teigia, kad aukštesniųjų lygmenų atsakai seka po to, kai yra išnaudotos galimybės prisitaikyti, kurias teikia žemesnieji lygmenys. Stabilumas (stacionarumas) viename iš lygmenų automatiškai reiškia stabilumą visuose aukštesniuose lygmenyse.

Meyers ir Bull (2002) bando integruoti visus empirinius ir teorinius duomenis apie adaptacijos mechanizmus į vieną schemą, kurią jie vadina išsamia adaptyvaus kintamumo teorija (a comprehensive theory of adaptive variation). Kaip pagrindinės išski-

riamos šios prisitaikymo prie aplinkos pokyčių strategijos: fiziologinis plastiškumas, somatinės mutacijos, "bet hedging" (pvz., diapauzė ir išsisklaidymas (dispersal)), ontogenetinis plastiškumas, populiaciniai mechanizmai, arba preadaptuotų genotipų dažnio kaita, ir genetinis kintamumas. Jei aplinka būtų pastovi laike ir ervėje, adaptacijos mechanizmai išnyktų ir organizmai turėtų galimybę evoliucionuoti optimalaus genotipo link. Fiziologinio plastiškumo atsiradimą ir egzistavimą autoriai aiškina tuo, jog aplinka dažnai kaitaliojasi gal ir nežymiai, bet gana staigiai ir neprognozuojamai, tad organizmai, nesugebėję rasti tam atsvaros, tiesiog išnyko. "Bet hedging" strategijos atsiradimas gali būti paaiškintas tuo, kad aplinka kartais tampa ypač nepalanki, lokaliai ar laikinai. Genetinis polimorfizmas, kaip ir genetinis kintamumas bei genotipų dažnio kaita, praverčia populiacijai tik esant palyginus lėtiems aplinkos pokyčiams. Prognozuojami ir kryptingi aplinkos pokyčiai, kuriuos mes stebime gamtoje, ilgainiui suformavo ontogenetinį ir fiziologinį plastiškumą, tuo tarpu likusieji adaptyvaus kintamumo būdai yra skirti prisiiderinimui prie neprognozuojamų pokyčių. Atskirų mechanizmų indėlis į adaptyvumą gali labai skirtis ir priklauso daugiausia nuo generacijos laiko: kai jis ilgas, polimorfizmas nėra tinkama strategija, tokiu atveju organizmai turėtų pasižymėti išvystytais individualiais adaptyvaus kintamumo būdais. Daugumą šių išvadų patys autoriai laiko gerokai hipotetinėmis ir tikisi jas patikslinti būsimose publikacijose.

## 6.2. Rytietiškoji versija: Škorbatov, Novoselcev, Lekevičius ir Šilov

Škorbatov (rus. Г.И.Шкорбатов - žr. Lekevičius, 1986) dar 1971 m. ragino biologus kurti bendrąją adaptacijos teoriją. Pagal jį, ši

teorija turėtų apimti ne tik visus prisitaikymo būdus, sutinkamus gyvojoje gamtoje, bet ir analogiškus procesus, būdingus negyvai gamtai bei žmonių visuomenei. Prisitaikymo laipsnio matu galėtų tarnauti energijos sąnaudos adaptacijos procesui. Autorius išskyrė tokius biologinius mechanizmus: individualūs atsakai, įmanomi individualios reakcijos normos ribose, populiaciniai – rūšiniai, arba evoliuciniai, atsakai ir biocenotiniai persitvarkymai, arba ekologinė sukcesija. Visi jie gamtoje dirba kartu, papildydami vienas kitą. BAT turi atlikti sintezę, vienoje doktrinoje aprašyti visus mechanizmus ir jų tarpusavio sąveiką. Tiesa, autorius nesiūlo kokio nors konkretaus būdo, kaip tai atlikti.

Savo monografijoje Novoselcev (1978) neragina kurti BAT, jo tikslai kiek kiti, tačiau jis pateikia kai kurias visai netradicines idėjas, kurių negalima nepaminėti. Jo nuomone, homeostazės ir adaptacijos reiškiniai neatsiejami nuo biologinėms sistemoms būdingų valdymo mechanizmų. Tuo tarpu valdymo mechanizmų paskirtis yra palaikyti stacionarią, termodinamiškai nepusiausvyrinę būseną (pirmos eilės tikslas), stabilizuoti funkcinis rodiklius (antros eilės tikslas) bei optimizuoti funkcijas (trečios eilės tikslas). Homeostazė yra būdinga ne tik individams, bet ir populiacijoms bei ekologinėms bendrijoms. Homeostazę palaiko: genų diferencinis aktyvumas, humoralinės ir nervinės reguliacijos mechanizmai, diferencinis rūšių dauginimasis ir rūšinės sudėties pokyčiai. Žemesnių organizacijos lygmenų homeostazės mechanizmai įeina į aukštesnių lygmenų mechanizmus kaip sudedamosios dalys, todėl aplinkai palaipsniui blogėjant pradžioje įsijungia ląsteliniai, po to kiti individualūs, ir, galų gale, biocenotiniai mechanizmai. Šios idėjos, mano supratimu, gali labai praversti kuriant BAT. Tačiau reikia pažymėti, kad autorius prie jų detalčiau neapsistoja ir beveik neapartinėja empirinių duomenų, galinčių

šias idėjas paremti ar pakoreguoti.

Lekevičius (1986) savo adaptacijos teorijos versiją pradeda kurti nuo to, ką jis vadina sąlyginai pilno priežastinio aiškinimo samprata. Jos esmė yra tokia. Biologiją galima padalinti į du stambius skyrius – funkcionavimo biologiją ir evoliucinę biologiją. Pirmosios atstovai linę naudoti funkciniais (teleologiniais) aiškinimais, antrosios – priežastiniais aiškinimais. Ši aplinkybė dirbtinai atskiria vieną biologiją nuo kitos, neleidžia jų suvienyti ir, kas dar svarbiau, gauti gilesnius gyvybės reiškinų aiškinimus. Savo pozicijai pademonstruoti jis pasitelkia tokį pavyzdį. Į klausimą “kodėl fotosintezė” mes galime atsakyti apeliuodami į chlorofilo molekulę, aprašdami jos sintezės eigą, taip pat ją koduojančių genų evoliucinius pirmtakus. Galimas ir visai kitoks atsakymas, kada apeliuojama į fotosintezės ir chlorofilo vaidmenį (funkciją) augalo funkcionavime. Tačiau fotosintezė nėra nepriklausoma nuo kitų funkcijų tame pačiame organizme. Netgi dar daugiau: vaizdžiai tariant, šios dienos fotosintezė augale yra vakar dienos skaidytojų darbo padarinys. Jei iš ekosistemos eliminuotume skaidytojus, kurių laiką (mėnesį, metus ar kelis) fotosintezė dar vyktų, kol neišsibaigtų neorganinių maistmedžiagių atsargos. Tačiau po to augalai žūtų, o dar po kurio laiko tokia lemtis ištiktų visus vartotojus, tarp jų ir skaidytojus. Taigi, reziumuoja Lekevičius, jei bet kokio reiškinio priežastys yra ne kas kita, o sąlygos, būtinos tam reiškiniui realizuotis, tai netrikdoma skaidytojų veikla yra tokia pat ilgalaikio fotosintezės vyksmo priežastis kaip ir ir šviesa, anglies dioksidas, vanduo bei chlorofilas. Tą pripažinti mums trukdo tik mūsų įprotis apsiriboti viena dviem grandimis priežasčių - padarinių grandinėje. Biologui-teoretikui toks įprotis nėra atleistinas. Toliau vystydamas šią sampratą Lekevičius prieina tokios išvados: naujo tipo evoliucinę biologiją racionaliausia pradėti kurti ne nuo jos pa-

čios, o nuo gyvybės funkcionavimo principų paieškos. Ypač svarbu išsiaiškinti visumos ir dalies santykių pobūdį. Po to funkcionavimo principus reiktų įtraukti į evoliucinių aiškinimų eksplanansą. Ši metodologinė nuostata nėra kažkas iš principo nauja, ji artima gerai žinomam geologams aktualizmo principui, ir panašu, kad ja, nors to gal ir pilnai neįsisąmonindamas, naudojosi ir Darvinas.

Lekevičius (1986) taip apibrėžia visumos ir dalies santykių pobūdį ekosistemose:

- Gyvybė yra funkcijų (ir valdymo) hierarchija, nusitęsianti nuo pavienių makromolekulių funkcijų iki globalios funkcijos – lokalaus medžiagų ciklo bei jį lydinčio energijos srauto. Autorius pateikia tokį paaiškinimą. Nė vienas individas, nė viena rūšis nėra savarankiška funkcionavimo požiūriu, nes nė viena jų negali „sukti“ medžiagų ciklo pati viena. Ir taip kaip virusas yra gyvas tik šeimininke, taip ir rūšys yra gyvos tik ekosistemos (= medžiagų ciklo) sudėtyje. Netgi taip vadinauti autotrofai nėra savarankiški ilgalaikio funkcionavimo kontekste. Čia autorius lieka ištikimas „rusiškajai“ paradigmą ekologijoje. Kooperacijos elementų Lekevičius atranda taip pat viduje populiacijos: santykiuose tarp patino ir patelės, tarp tėvų ir palikuonių (kai kuriose rūšyse), tos pašios kolonijos, bandos, gaujos ar praido narių. Komplementarumo, taigi – konkurencijos redukcijos – esama netgi tarp skirtingų genotipų polimorfijoje populiacijoje. Svarbu pabrėžti ir tai, kad čia autorius valdymo sąvoką traktuoja plačiai: jo nuomone valdymo esmė yra apribojimai, atsirandantys vienodo rango struktūroms sąveikaujant tarpusavyje (pasyvus valdymas populiacijose ir bendrijose sensu Novoseltsev), nors kitais atvejais, pvz., daugialąsčiame organizme, ši sąveika gali vykti dalyvaujant ir specialiai valdymui skirtiems organams.

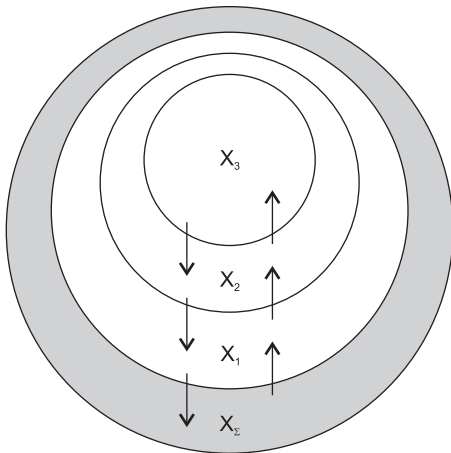
- Visiems biologiniams valdymo mechanizmams yra būdingi jautrumo slenksčiai, ir paprastai didžiausi jie – viršorganizminiuose lygmenyse. Šis teiginys komentuojamas taip. Nei populiacija, nei ekosistema negali būti traktuojami kaip superorganizmai. Biologinė hierarchija, kaip teigė dar A.Koestler 1967 m., turi dvideidžio Jano bruožų: viena jo veido pusė, nukreiptoji į aukštesnį lygmenį, švyti nuolankumu ir atsidavimu, gi kita, nukreipta „žemyn“ – tai tikro despoto, išpažįstančio tik savus tikslus, veidas. Iš to seka, kad visos biologinės struktūros, įeinančios į lokaliai ekosistemos sudėtį, pradedant nuo atskirų ląstelių ir baigiant rūšimis, ir kooperuoja, ir konkuruoja vienu metu. Gyvojoje gamtoje vertos dėmesio tik dvi pagrindinės jėgos: „biotinė trauka“, arba kooperacija, ir „biotinis atostūmis“, arba konkurencija. Šios jėgos, nors ir priešingos krypties, nėra nesutaikomos, greičiau atvirksčiai, jos tarsi atsveria viena kitą, jų taikus sambūvis persmelkia visus organizacijos lygmenis. Tokia iš pirmo žvilgsnio komplikuota situacija biologinėje hierarchijoje yra sąlygojama tuo, kad biologinis valdymas yra „leaky“, valdymo mechanizmams yra būdingi jautrumo slenksčiai, didesni populiacijos ir bendrijos atveju ir mažesni atskiro organizmo atveju. Čia slenksčio sąvokai suteikiama tokia pat prasmė kaip ir sistemų teorijoje (Ashby, 1956). Lekevičius, kaip ir Mesarovic et al. (1970), valdymo slenksčių traktuoja kaip komponento laisvę, kuri gali būti panaudota saviems tikslams, nebūtinai sutampantiems su tais, kurių siekia aukštesnysis lygmuo. Taigi gyvybė pagal Lekevičių – tai funkcijų ir valdymo hierarchija, nusitęsianti nuo makromolekulių iki pat lokalaus medžiagų ciklo, nors slenksčiai šią hierarchiją ir daro dinamiškesnę, mažiau sustabarėjusią. Šis



požiūris turi daug bendro ir gali būti kildinamas iš sistemų teorijos. Labai panašią į šią sampratą yra išdėstęs 1985 m. ir Salthė, nors šio autoriaus darbai Lekevičiui 1986 metais ir nebuvo žinomi.

Toliau Lekevičius (1986) konstruoja savo adaptyvių persitvarkymų modelį (18 pav.). Tam tikru laiko momentu lokalaus medžiagų ciklo ir jį lydinčio energijos srauto palaikyme dalyvauja tik dalis ( $X_3$ ) visų ekosistemoje egzistuojančių elementarių (fermentinių) funkcijų. Kita dalis – tai mažai aktyvuotos funkcijos, jos tūno ikislenkstinėse zonoje, taigi vaidina tam tikrą vaidmenį atskirų populiacijų ar individų funkcionavime. Dar kita dalis egzistuoja zonoje  $X_2 - X_1$  (užstrichuota sritis), kuri yra ikislenkstinė individualių valdymo mechanizmų atžvilgiu.

Eilinį kartą sąlygoms pasikeitus, vienos elementarios funkcijos optimumą praranda, kitos jį atranda. Praradusių optimumą struktūrų aktyvumas slopinamas, o jį atradusių – skatinamas, tad pirmosios suyra ar kitaip inhibuojamos (rodyklės, nukreiptos žemyn), o antrosios, atvirksčiai, multiplikuojamos, taigi – suaktyvinamos (rodyklės, nukreiptos į viršų). Tokiu būdu vyksta adaptyvaus pobūdžio perėjimai iš vienu zonu į kitas. Ele-



18 pav. Biocenozės momentinis (laiko) pjūvis ir adaptyvūs perėjimai (rodyklės) iš zonos į zoną. Kiti paaiškinimai – tekste. Prisiilskant Lekevičiaus (1986).

mentarios funkcijos aktyvumas gali didėti/mažėti tokiais būdais:

- Fermento koncentracija ląstelėje auga/mažėja;
- Mitozės būdu didėja/krenta skaičius ląstelių, nešančių šį fermentą;
- Auga/mažėja genotipų, produkuojančių šį fermentą, dažnis populiacijoje;
- Auga/mažėja pati populiacija.

Pirmi du būdai žinomi kaip individualūs mechanizmai, trečiasis gali būti pavadintas populiaciniu, o paskutinis – specifiniu ekologinėms bendrijoms prisitaikymo mechanizmu. Pagal Lekevičių, trečiasis prisitaikymo būdas yra įmanomas tik genetinio polimorfizmo atveju, kai populiacijoje egzistuoja ptheadaptuoti besikartojančioms sąlygoms genotipai.

Taigi, pagal šį modelį, į adaptaciją (šiuo atveju - homeostazę) siūloma žiūrėti kaip į procesą, kurio metu individai, populiacijos ir ištisos bendrijos gali priderinti savo optimumus prie besikaitaliojančių aplinkos sąlygų. Tačiau tiek homeostazė (esminių kintamųjų stabilumas), tiek ir optimizavimas (tam tikrų biologinių aktyvumą nusakančių parametrų maksimizavimas ar minimizavimas) greičiau yra tik siekiamybė, nei realybė, nes nespėjus prisiderinti prie vienu pokyčių dažnai įvyksta nauji ir t.t.

Išskirtinė šio modelio ypatybė yra ta, kad jame numatytas egzistavimas ikislenkstinėse zonoje nemažo skaičiaus rezervinių struktūrų ir funkcijų. Į jas siūloma žiūrėti kaip į savotišką atminties apie praeities įvykių formą, užslėptą informaciją, kurios dalis retsykliais “išplaukia į paviršių” ir yra panaudojama, kai tie ar kiti praeityje vykę įvykiai pasikartoja. Šis modelis taip pat prognozuoja, kad populiacijose ir ekosistemose turėtų egzistuoti nemažas skaičius funkcinių analogų, t.y. genotipų ir rūšių, kurių vaidmuo populiacinių parametrų ir medžiagų ciklo parametrų palaikymo atžvilgiu nesiskiria, bet

temperatūriniai bei kitokie abiotiniai optimumai nesutampa. Todėl, kaip besikaitaliojant abiotinės sąlygos, visada atsiranda tokios struktūros ir funkcijos, kurioms šie pokyčiai yra palankūs.

Kiek kita situacija susidaro, kai abiotinė aplinka palyginus sparčiai keičiasi viena kuria kryptimi (kaip kad, tarkim, klimato kaitos atveju): pradžioje prisitaikymo laipsnio kritimą, sukeltą tokio pokyčio, turėtų kompensuoti individualūs mechanizmai, sąlygoms dar labiau pablogėjus populiacijose turėtų stebėti vyraujančių genotipų kaitą, kol galų gale, šių mechanizmų galimybės išsisėmus, turėtų prasidėti vyraujančių rūšių kaita bei evoliuciniai procesai. Esminių ekosistemos kintamųjų žymaus pokyčio ir rūšių išmirimo reiktų laukti tik tuo atveju, jei evoliuciniai procesai nespėtų paskui aplinkos pokyčius.

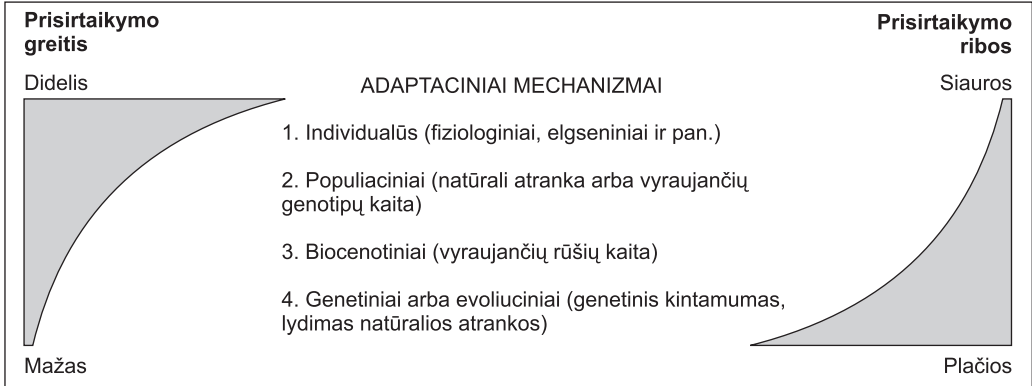
Šis modelis numato, kad prisitaikant prie abiotinių pokyčių neišvengiamai sukuriama „traukos centrai“: pats abiotinis pokytis ir biotinė apsuptis, reikalaujanti neprarasti koadaptacijos. Reikalavimas būti ir adaptuotam, ir koadaptuotam, be abejo, mažina gyvybės adaptyvumą. Štai kodėl gyvybė „išrado“ valdymo slenksčius, ir štai kodėl viršorganizminių lygmenų valdymas yra toks „palaidas“, su didesniais slenksčiais, taigi - silpnesne komponentų integracija ir mažesniais reikalavimais jų koadaptacijai. Galima manyti, kad ekosistemos pavirstų tikrais superorganizmais tik tuo atveju, jei jas suptų visiškai stabili aplinka.

Prisitaikymo mechanizmai sudaro tokią pat hierarchiją, kaip ir atitinkami organizacijos lygmenys. Tai reiškia, jog kai dirba, tarkim, biocenotiniai mechanizmai, kartu turėtų vykti ir fiziologinė adaptacija bei vyraujančių genotipų kaita, atvirksčias teiginys nebūtinai teisingas. Individualūs ir populiaciniai persitvarkymai tėra priemonės subtiliam bendrijos optimumo priderinimui

bei viena po kitos sekančios gynybos linijos stresinio poveikio kelyje link ekosistemos esminių kintamųjų.

Lekevičius (1986, 1997) aptaria ir Conrado išanalizuotą adaptyvumo sąvoką. Jo nuomone, adaptyvumas susideda iš dviejų komponentų – adaptacijos greičio ir plastiškumo ribų. Pastarasis rodiklis apibūdina aplinkos sąlygų diapazoną, kurio ribose prisitaikymas yra iš viso įmanomas. Individualių persitvarkymų greitį riboja daugiausia makromolekulių sintezės ir irimo bei mitozės greitis. Persitvarkymų spartą populiacijoje ir bendrijos lygmenyje riboja generacijos laikas, o evoliucijos greitį – dar ir mutacijų bei rekombinacijų dažnis. Individualūs mechanizmai todėl patys greičiausi, evoliuciniai – lėčiausi, o populiaciniai ir biocenotiniai užima tarpinę padėtį. Tuo tarpu pagal kitą adaptyvumo rodiklį, plastiškumo ribas, vaizdas atvirksčias: čia pirmauja evoliuciniai mechanizmai, o individualūs atsiduria paskutinėje vietoje (19 pav).

Prie Konrado ir Lekevičiaus sampratų neblogai dera ir idėjos, išsakytos Šilov (1988) straipsnyje. Jis tvirtina, kad homeostazė ir adaptyvumas nėra vien individų bruožas – analogiškos paskirties mechanizmai būdingi ir populiacijoms bei ekologinėms bendrijoms. Evoliuciniai mechanizmai priderina organizmus ir ekosistemas prie vidutinių aplinkos parametrų reikšmių. Tačiau egzistuoja ir kiti mechanizmai, padedantys individams, populiacijoms ir ekosistemoms prisitaikyti prie aplinkos sąlygų kaitaliojimosi apie vidutines reikšmes. Tai individualūs (fiziologiniai ir elgseniniai), populiaciniai (išnaudojantys individų įvairovę populiacijose) ir biocenotiniai mechanizmai (išnaudojantys rūšių įvairovę). Sąlygoms kaitaliojantis, šiuose organizacijos lygmenyse vyksta atitinkami kompensatorinio pobūdžio persitvarkymai, kurie ir lemia homeostazę ir adaptaciją. Pagrindinė visų šių mechanizmų paskirtis



**19 pav.** Adaptacijos mechanizmų palyginamoji analizė. Vieni mechanizmai spartūs, tačiau jų dėka prisitaikoma tik siaurose aplinkos sąlygų ribose, kiti - atvirkščiai, lėtaeigiai, tačiau jų galimybės praktiškai beribės. Prisiilaukiant Lekevičiaus (1997).

– priderinti individų ir populiacijų funkcijas prie aplinkos sąlygų, taip pat padaryti ekosisteminę medžiagų ciklą kuo mažiau priklausomą nuo aplinkos užgaidų.

### 6.3. Apibendrinimas

Mokslinės teorijos yra konstruojamos dviem būdais: arba naudojantis induktyvia, arba deduktyvia argumentacijomis. Pirmu atveju pradine medžiaga tarnauja empiriniai faktai, o teorija tėra tik tų faktų apibendrinimas. Antru atveju viskas yra kiek sudėtingiau: mes paprastai žinome kažkokius faktus ir tuos faktus apibendrinančias sampratas, tačiau jos dėl vienokių ar kitokių priežasčių mūsų nepatenkina, tad mes iškeliamo naują, dažnai - apriorinę hipotezę, taigi tiesiogiai nesekančią iš jau žinomų ar dažniausiai aptarinėjamų faktų. Mes tarsi atliekame eksperimentą mintyse: o kas būtų, jeigu... Paprastai tikrinama empiriškai ne pati hipotezė, nes ji būna pernelyg abstrakti, bet konkretūs iš hipotezės dedukuotini numatymai apie kur kas konkretesnius dalykus. Jei šios prognozės laikui bėgant pasitvirtina, kartu patvirtinama ir pradine hipotezė. Šia, deduktyvia, argumentacija konstruodami teorijas naudojasi daugiausia fizikai, biologijoje ji anaipol nėra

tokia populiari. Tai šiek tiek kurioziška, nes mokslo istorikams prieš kelis dešimtmečius pavyko išsiaiškinti, kad ir Darvino gamtinės atrankos teorija buvo kuriama, priešingai nei teigė pats autorius, naudojantis daugiau deduktyviu, nei induktyviu metodu.

Manau, skaitytojui yra akivaizdu, kad BAT kūrėjai taip pat naudojami daugiau deduktyvia, nei induktyvia argumentacija. Tai gi neverta jų klausiti, kokiais faktais jie rėmėsi kurdami savo teorines doktrinas, deduktyvaus metodo kontekste tai nėra esminis dalykas. Kur kas racionaliau žvilgtreti į iš jų teorijų dedukuotinas išvadas, konkrečius numatymus. Juos ir įvertinti, ir patikrinti lengviau.

Čia aš pateiksiu dalį tų numatymų, kurie, kiek aš suprantu, daugumą vienareikšmiškai seka iš įvairių BAT versijų ir kuriuos turbūt yra įmanoma empiriškai falsifikuoti artimiausiu metu. Be abejo, šis sąrašas yra gero kai nepilnas, ypač evoliucijos srityje.

1. Conrad (1986), Novoselcev (1978), Lekevičius (1986), Šilov (1988) and Gregorius (1996): nesant aplinkos sąlygų kaitaliojimosi (cirkadinio, sezoninio ar atsitiktinio), turi išnykti ir jo palaikoma struktūrų - fermentų, genotipų, rūšių- įvairovė. Turima omeny rūšių įvairovė gildijoje.
2. Conrad (1986), Novoselcev (1978), Le-

- kevičius (1986), Šilov (1988), Gregorius (1996): šios struktūros (žr. 1 numatymą) diferencinės multiplikacijos būdu turėtų stabilizuoti laiko ir erdvės atžvilgiu atitinkamų biosistemų funkcinis rodiklius/esminius kintamuosius.
3. Lekevičius (1986) and Gregorius (1996): visose ikislenkstinėse zonose (Fig. 1) greta struktūrų, kurios "skirtos" ekosistemos esminių kintamųjų palaikymui, turėtų egzistuoti, nors (pagal apibrėžimą) ir mažai aktyvioje būsenoje, struktūros, kurios yra besąlygiškai žalingos aukščiau esančiam lygmeniui. Labiausiai tikėtinas egoistinių („selfish“) gametų, individų ir rūšių egzistavimas.
  4. Lekevičius (1986, 2002): tokie egoistiniai požymiai turi tendenciją kauptis evoliucijos eigoje, o tai turėjo iššaukti stiprių konkurentų ir superkonkurentų (sensu Lekevičius) pasirodymą bei ekspansiją.
  5. Conrad (1983), Lekevičius (1986): prie cirkadinio aplinkos sąlygų kaitaliojimosi gildija, sudaryta iš organizmų su generacijos laiku, matuojamam minutėmis, turėtų prisitaikyti panaudodama visus negenetinio prisitaikymo būdus; kai generacijos laikas viršija vieną dvi valandas, telieka tik viena galimybė – individualūs mechanizmai. Struktūrų/atsakų įvairovė abiem atvejais neturėtų žymiai skirtis.
  6. Conrad (1983), Lekevičius (1986): prie sezoninio aplinkos sąlygų kaitaliojimosi gildija, sudaryta iš organizmų su generacijos laiku, ne didesniu kaip vienas du mėnesiai, turėtų prisitaikyti panaudodama visus negenetinio prisitaikymo būdus; jei ši sąlyga netenkinama, lieka tik individualūs mechanizmai. Struktūrų/atsakų įvairovė abiem atvejais neturėtų žymiai skirtis.
  7. Conrad (1983), Lekevičius (1986): mažiausiu adaptyvumu turi pasižymėti bendrijos, egzistuojančios palyginus stabilioje laiko ir erdvės požyūriais aplinkoje, taip pat tos, kuriose rūšys yra labiau specializuotos, o bendrijos – integruotos.
  8. Novoselcev (1978), Lekevičius (1986): sąlygoms blogėjant tolygiai ir taip staigiai, kad evoliuciniai mechanizmai nespėja paskui juos (tikriausiai tą mes ir stebime dabartinės klimato kaitos atveju), labiausiai tikėtina tokia įvykių seka – po individualių atsakų turėtume stebėti genotipų dažnio pokyčius polimorfinėse populiacijose, dar vėliau – vyraujančių rūšių kaitą (sukcesiją), ir tik pastarųjų mechanizmų galimybėms išsisėmus – ženklų ekosistemos esminių kintamųjų pokytį.
  9. Lekevičius (1986, 2002) Šilov (1988): su gyvybės atsiradimu Žemėje turėjo atsirasti ir pirmieji medžiagų ciklai. Kur ateityje beatrastume gyvybę, labiausiai tikėtina, kad ji bus įgijusi medžiagų ciklo pavidalą.
  10. Lekevičius (1986, 2002): ekosistemoms turi būti būdinga funkcinė konvergencija, t.y. medžiagų ciklų ir produkcijos (energijos) piramidžių supanašėjimas. Jis paaiškinamas egzistavimu invariantinio pobūdžio apribojimų, kurie atsiranda vykstant ekosistemų saviorganizacijai (evoliucijai ir sukcesijai).
- Mano supratimu, šie numatymai, nors ir gauti dedukciniu būdu, neblogai dera su tais empiriniais apibendrinimais, kuriuos padarė ekologinės fiziologijos, ekologinės genetikos ir bendrijų ekologijos specialistai (žr. medžiagą 3-5 skyriuose). Šių apibendrinimų atžvilgiu BAT greičiausiai atliks apjungimo ir papildymo, taip pat (reikia tikėtis) euristinę funkcijas.
- Antra vertus, reikia pripažinti, kad ta pažiūrų sistema, kurią aš šioje savo publikacijoje vadinau bendrąja adaptacijos teorija vis tik šiandien negali būti laikoma kaip vientisa ir tuo labiau užbaigta konstrukcija, tinkanti

naudojimui be visapusiškos kritinės analizės. Būtų idealus atvejas, jei jos privalumus ir trūkumus išryškintų platus specialistų ratas: fiziologai, ekologai, evoliucionistai, sistemų teorijos specialistai. Ir aš rekomenduočiau šių sričių specialistams susidomėti BAT tik todėl, kad, deja, jai pakaitalo ar netgi analogo šiuo metu nesama.

## 7. Ekosistemų prisitaikymo prie klimato kaitos galimybės

### 7.1. Ekologų požiūris į klimato kaitos padarinius

Naujųjų amžių žmonės iš pagrindų pakeitė biosferą. Žemėje nėra jūros, ežero, upės nei miško masyvo, kuriuose nesijaustų antropogeninis poveikis. Ten, kur nežengė žmogaus koja, pabuvojo jo veiklos produktai - teršalai. Kai kuriose biosferos vietose teršalų susikaupė tiek, kad iškilo realus pavojus šių rajonų gyvybei apskritai. Pavojų kelia ne tik cheminės medžiagos, bet ir fizinė „tarša“, pavyzdžiui, klimato kaita. Žus ar prisitaikys gamta? Tai anaip tol ne retorinis klausimas, o greičiau akistata su tikrove, kuri jau beldžiasi į mūsų duris.

Klimato kaitos problema neblogai žinoma biologams, tad priminsiu tik kai kuriuos duomenis, daugiausia tuos, kurie buvo paskelbti gerai žinomoje Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (McCarthy et al., 2001; toliau šį dokumentą aš sutrumpintai vadinsiu TAR - Third Assessment Report; žr. taip pat šią ataskaitą papildantį straipsnį – Gitay et al., 2002). Prie šios ataskaitos dirbo didelis mokslininkų kolektyvas iš įvairių šalių, buvo apibendrinta medžiaga iš kelių tūkstančių publikacijų.

TAR prognozuoja, kad vidutinė globali temperatūra 2100 metais gali viršyti užfik-

suotą 1990 metais 1,4 - 5,8°C. Sausumoje temperatūros pokytis bus didesnis, nei vandenynuose, aukštesnėse platumose – didesnis, nei atogrąžose. Pasikeis ne tik vidutinė temperatūra, bet ir jos kintamumas – greičiausiai išsaugus paros, sezoninių ir daugiamečių svyravimų amplitudę. Atšilimas greičiausiai sukels kritulių pagausėjimą bei padidins kritulių kiekio kintamumą laike ir erdvėje.

Tai gana žymūs pokyčiai, ir jie negali neturėti padarinių ekosistemoms. Šie padariniai juntami, ataskaitos rengėjų nuomone, jau dabar (McCarthy et al., 2001, žr. taip pat McCarty, 2001; Root et al., 2003; Jump, Penuelas, 2005; Parmesan, 2006). Savo apžvalgoje Parmesan (2006) rašo, kad daugiau nei pusė iš tirtų 1598 augalų ir gyvūnų rūšių pakeitė savo fenologiją ir/ar arealą per pastaruosius 20-140 metų, ir šie pokyčiai buvo kaip tik tokie, kokių ir reikėjo laukti turint omeny meteorologinius duomenis. Fenologiniu atsaku buvo pavasarinio aktyvumo paankstėjimas vidutiniškai 2,3 dienomis/10 metų. Ypač daug medžiagos sukaupta apie paukščių migracinio kalendoriaus pokyčius per pastaruosius keliasdešimt metų - žr. pvz., Parmesan, 2006; taip pat Žalakevičiaus ir Žalakevičiūtės (2001) apžvalgą apie Lietuvos paukščių fenologinius pokyčius.

Nors ne visur vienodai, daugelyje žemynų stebimas augalų ir gyvūnų arealų slinkimas paskui klimato zonas. Šiauriniame pusrutulyje arealų ribos slenka šiaurės kryptimi vidutiniškai 6,1 km/ 10 metų greičiu, o kalnų viršūnių link – vidutiniškai 6,1 m/10 metų (Parmesan, 2006). Pagal UNEP (United Nations Environment Programme) paskelbtus duomenis, šiame amžiuje laukiama tokių globalių pokyčių:

- Gali 85% sumažėti plotas, užimamas šlapžemių;
- Dėl nesugebėjimo pakankamai greitai plisti (ir taip palikti nepalankią klimato zoną) bei padidėsančio gaisringumo

- miškų užimamas plotas greičiausiai stipriai sumažės;
- Stipriai sumažės alpinių, ypač aukštikalnių, augalų bei gyvūnų įvairovė;
- Taigos miškai pasistūmės bent kelis šimtus km. šiaurės kryptimi, o tundra beveik išnyks, nes neturės kur slinktis;
- Amžinasis įšalas dabartinėje tundros zonoje greičiausiai išnyks ir išsausės ženklių anglies dioksido koncentracijos atmosferoje padidėjimą, kas dar labiau sukomplikuos klimatą;
- Stipriai prasiplės dykumų užimami plotai savanos bei kitų žolynų (grasslands) sąskaita;
- Tikėtinas beveik visiškas koralinių rifų išnykimas.

Vaizdas toks, tarsi Žemė virto milžinišku termogradientiniu įtaisu (žr. 3 pav.), kuris yra šildomas vis intensyviau ir intensyviau, tad įprasta kiekvienai rūšiai vidutinė temperatūra slenka link šaltojo galo (Žemės poliaus), o paskui ją bando sekti ir organizmai. Tiesa, skirtingai nuo termogradientinio lovio, pripildyto vandens, Žemės sausuma dėl gausybės geografinių barjerų nėra tokia palanki migravimui tarpė.

Antra vertus, tyrėjai pastebi, jog kai kuriuose rūšyse nesimato jokių pokyčių, kuriuos galima būtų susieti su klimato kaita. Tačiau esama nemažai rūšių, kurios patiria su temperatūros augimu tiesiogiai ar netiesiogiai susietą stresą, ir jų populiacijos sparčiai mažėja. Pavyzdžiui, yra manoma (žr. McCarthy et al., 2001; Parmesan, 2006), kad būtent klimato kaitos veikiami išnyko maždaug 16% koralinių rifų. Betarpiška priežastis, specialistų nuomone – epizodai, kai pernelyg ilgai išsilaiko neįprastai aukšta vandens temperatūra. Yra duomenų, liudijančių apie tai, kad klimato kaita prisidėjo prie visiško išnykimo kai kurių varliagyvių rūšių, gyvenančių atogrąžų zonos kalnuose, nors kas buvo betar-

piška to priežastimi, kol kas neaišku. Tačiau sutariama dėl to, kad išnykimo atvejų ateityje reiktų tikėtis vis dažniau.

Taigi, kaip galima spręsti iš TAR ir kitų ekologų paskelbtų apžvalgų, organizmai į klimato kaitą kol kas reaguoja dvejopai: vyksta fenologijos priderinimas prie pasikeitusių sąlygų *in situ* ir migracija paskui klimato zonas. Tačiau autoriai vis tik atiduoda pirmenybę migracijai kaip veiksmingesniam mechanizmui. Susidaro netgi įspūdis, kad augalams ir gyvūnams tai yra vienintelė išeitis iš susidariusios padėties. Tačiau TAR konstatuoja, kad dauguma pasaulio ekosistemų vargu ar prisitaikys prie klimato kaitos be ženklių nuostolių, nes: klimato atšilimas vyksta daug sparčiau, nei priešistorinėje praeityje vykę klimato pokyčiai (1); žmonių veikla gerokai nuniokojo gamtines pasaulio bendrijas, sumažino bioįvairovę, o ši yra būtina prisitaikymo sąlyga (2); atmosferos, oro ir vandens tarša sukelia papildomus stresus, kas dar labiau apsunkina adaptaciją (3). Manoma, kad dauguma augalų rūšių tiesiog nesugebės migruoti polių link tokiu greičiu, koku judės klimato zonos (4). Šią migraciją be to labai apsunkins buveinių fragmentacija: gamtines ekosistemas žmonės yra suskaldę į daugybę „salelių“, atskirtų viena nuo kitos sunkiai įveikiamais barjeriais – tvoromis, dirbamais laukais, gyvenvietėmis.

Esama dviejų požiūrių į organizmų ir ekosistemų judėjimo pobūdį: pagal vieną iš požiūrių, kuris TAR dokumente vadinamas ekosistemų slinkimo paradigma, ekosistemos judės polių ir kalnų viršūnių link kaip vieningas frontas. Pagal kitą, slinks ne ištisos ekosistemos, bet pavienės rūšys, todėl naujos ekosistemos gerokai skirsis savo rūšine sudėtimi nuo dabartinių. Tai ekosistemų modifikavimo paradigma. TAR autoriai labiau simpatizuoja antrajai hipotezei. Jų nuomone, skirtingos rūšys skirtingai reaguoja į temperatūros kaitą, tą patvirtina ir gausi empirinė

medžiaga, ypač eksperimentiniai duomenys. Be to, pagal juos, esama ir nenuginčijamų paleontologinių įrodymų, liudijančių, kad į praeityje buvusius klimato pokyčius ekosistemos taip pat nereagavo kaip nedalomas vienetas. Turima omenų paskutinio apledėjimo ir po jo sekusio atšilimo poveikis biogeografiniam augalijos ir gyvūnijos pasiskirstymui (Overpeck et al., 1992). Ir vis tik modeliuotojai ir toliau naudojami daugiausia „ekosistemų slinkimo“ požiūriu, nes šis nekelia tokių didelių reikalavimų duomenų bazei, taigi yra kur kas paprastesnis už „ekosistemų modifikavimo“ požiūrį.

## 7.2. Prisaitykymas prie klimato atšilimo BAT kontekste

Pagrindinis skirtumas tarp tik ką aprašyto tradicinio, paremto nusistovėjusiomis ekologijoje sampratomis, požiūrio į ekosistemų prisitaikymą prie vis šiltėjančio klimato ir to požiūrio, kurį bando ginti BAT atstovai yra toks: pastarieji teigia, kad sėkmingas prisitaikymas reiškia visų pirma išgyvenimą ir dauginimąsi sąlygoms pasikeitus, o išgyvenimas ir dauginimasis nėra atskiro organizmo ar netgi atskiros rūšies funkcija, savybė; organizmai nėra savarankiški funkciniai požiūriu, todėl net jei atskiras organizmas ir prisitaiko fiziologinių ar elgseninių reakcijų dėka, jis ilgainybei negalės egzistuoti be ryšio su kitais organizmais. Sutinkamai su bendrąja adaptacijos teorija, prisitaikymo reikalauja ne tik pavieniai organizmai, bet ir populiacijos bei ekosistemos/ekologinės bendrijos. Tam šios turi specifinius instrumentus – polimorfizmą bei rūšių įvairovę.

Žodžiu, prisitaikymas, kaip taisyklė, yra kolektyvo (bent kelių gentainių, tarp kurių turi būti patelės ir patinai, bent kelių rūšių, tarp kurių turi būti gamintantys organinę medžiagą bei ją skaidantys) bruožas. Dėl tos

pačios priežasties prisitaikymo metu visada susidaro du, o ne vienas, „traukos centrai“: pats abiotinis veiksnys (šiuo atveju – temperatūra) ir biotinė aplinka, verčianti koadaptuotis. Tradiciškame ekologiniame požiūryje BAT atstovai visų pirma ir pasigenda gilesnio požiūrio į koadaptacijos problemą. Kadangi dabartinė ekologija gana mažai domisi „biotinės traukos“ (sensu Lekevičius) įėjomis, beveik visą savo dėmesį skirdama negatyviems santykiams tarp organizmų, „biotiniam atostūmiui“, visai suprantama, kodėl klimato kaitos padarinius modeliuojantys ekologai taip pat apeina koadaptacijos klausimą arba jai skiria nepelnytai menką vietą.

Todėl kai „ekosistemų modifikavimo“ paradigmos šalininkai tvirtina, jog kiekviena rūšis slinks polių ir kalnų viršūnių link savarankiškai, su tuo vargu ar galima be išlygų sutikti. Koadaptaciją BAT kontekste reiktų suprasti kaip rūšies prisitaikymą prie betarpiškos biotinės apsupties: mitybos šaltinių, konkurentų bei ją eksploatuojančių rūšių. Šis prisitaikymas – tai rūšies evoliucinės praeities produktas, todėl turbūt esama pagrindo (žr. 4 sk.) galvoti, kad jos genofonde yra sukaupta adaptyvaus pobūdžio informacija, ir gana detali, apie šią apsuptį. Rūšis gali pabėgti nuo įprastos jai biotinės apsupties ir išsikurti už šimtų kilometrų – tokių pavyzdžių galime atrasti, ir nemažai, tačiau tokiais atvejais tikriausiai rūšis neišvengiamai būdavo priversta mažesniu ar didesniu laipsniu reorganizuoti savo genofondą. Šį kartą – taip, kad jis atitiktų naują biotinę apsuptį. Toks reorganizavimas tikriausiai ne visada būdavo paprastas, ypač kai prie biotinių skirtumų prisidėdavo ir klimatiniai – atranka turėdavo vykti pagal daugybę parametų vienu metu. Žodžiu, skirtingai nei TAR autoriai, BAT atstovai linkę galvoti, kad dažnai koadaptacija gali tapti kur kas rimtesniu išbandymu, nei tie geografiniai barjerai, kurie gali tykoti rūšies kelyje link palankesnės klimato zonos.

Aišku, galima lengvai įsivaizduoti ir kitą scenarijų, kai rūšis juda polių link kartu su savo biotine apsuptimi, tačiau tai būtų grįžimas prie „ekosistemų slinkimo“ modelio, o šis, kaip minėta, nekelia pasitikėjimo TAR autoriams.

Koadaptacija gali būti prarandama ir *in situ*, ne tik migruojant. Visai palyginus neseniai išaiškėjo, kad skirtingos tos pačios ekosistemos rūšys skirtingai reaguoja į klimato pokyčius, ir dėl to nusistovėjęs tarprūšinis balansas gali būti lengvai pažeistas. Pavyzdžiui, prieš keliasdešimt metų Olandijoje ažuolo, jų lapais mintančio žiemsprindžio ir šio vabzdžio vikšrais mintančios didžiosios zylės gyvenimo ciklai buvo suderinti laike, ko nepasakysi apie dabartinę situaciją, ir greičiausiai kaltas čia klimato pokytis. Diferencinių reakcijų į klimato kaitą rezultatas yra toks: ažuolo sulapojimas paskutiniaisiais metais įvyksta maždaug 5 dienom vėliau, nei išsiritą žiemsprindžio vikšrai (taip ši rūšis sureagavo į klimato pašiltėjimą), taigi jie lieka be savo pagrindinio maisto šaltinio; tuo tarpu zylių jaunikliai išsiritą praėjus savaitei po vikšrų biomasės maksimumo (zylės savo fenologijos beveik nepakeitė per pastaruosius keliasdešimt metų) – ir vėl akivaizdus neatitikimas (Visser, Both 2005, žr. taip pat Root et al., 2003). Visser ir Both prognozuoja, kad zylės gali atstatyti prarastą koadaptaciją, bet tik mikroevoliucijos keliu, ir tai yra įmanoma tik tuo atveju, jei zylių populiacijose esama ptheadaptuotų ankstesniam reproduktivumui sezonui genotipų. Jei tokių genotipų nėra, nuo išmirimo ar žytaus populiacijos sumažėjimo gali gelbėti tik naujų genotipų imigracija, tarkim, iš pietinės arealo dalies, arba genetinis kintamumas. Pastarasis atvejas, aišku, mažiau tikėtinas. Panašus reiškinys, kurį autoriai vadina mitybinių ryšių išsiderinimu, pastebėtas ir kai kuriose kitose mitybos grandinėse. Pvz., M.Winder ir D.E.Schindler 2004 m. paskelbtame darbe

praneša, kad netgi fitoplanktono ir jais mintančio zooplanktono gausumo pikai ežeruose išsibalansavo pastaraisiais dešimtmečiais, ir greičiausiai tai taip pat klimato kaitos sukeltas padarinys. Visser ir Both neabejoja, kad tai tik pradžia, su laiku mes išgirsime dar ne vieną pranešimą apie panašius koadaptacijos praradimus.

Šie pavyzdžiai neblogai iliustruoja dažnai BAT autorių kartojamą mintį apie du „traukos centrus“. Būtinybė būti ne tik adaptuotam, bet dar ir koadaptuotam – tai papildomi apribojimai, o tai reiškia, kad individams ir rūšims prisitaikant prie klimato kaitos neišvengiamai įsijungs „biotinės traukos“ jėgos, ir jos tikrai lėtins adaptacijos greitį.

Kai BAT atstovai akcentuoja koadaptacijos problemą, jie turi omeny ne tik dvinarę ar trinarę sistemas, kalba eina apie būtinybę prisitaikyti ištisoms ekologinėms bendrijoms. Jokie augalai, jokie gyvūnai nesugebės prisitaikyti prie klimato kaitos nedalyvaujant skaidytojams, kurių dauguma, kaip žinia – mikroorganizmai. Šiems TAR autoriai apskritai neskiria jokio dėmesio. Kaip savo 1998 m. straipsnyje pabrėžia D.M.Wilkinson, gyvybės ilgalaikio funkcionavimo požiūriu skaidytojai yra nusipelnę ne mažesnio susidomėjimo, nei fotosintetikai, tačiau dauguma ekologų mano kitaip. Todėl TAR dokumente neradus bandymų atsakyti į klausimą, o kaipgi bus su lokaliais ciklais: ar juos organizmai migruodami polių link „temps“ su savimi, ar paliks „gimtinėje“. Gerai žinoma, kad cheminiu požiūriu medžiagų ciklai šiaurėje ir pietuose, rytuose ir vakaruose nesiskiria (žr.,pvz., Lekevičius, 2002), tačiau, antra vertus, juos „sukti“ gali tik tam tikri, ne atsitiktiniai būdu suburti į krūvą rūšių deriniai. Visai galimas dalykas, TAR autoriai nekvaršija sau galvos dėl mikroorganizmų todėl, kad šių rūšys, kaip yra įprasta galvoti, laikomos kosmopolitais, neturinčiais apibrėžtų arealų. Be to, jos dar ir evoliuciškai plastiškos, tad



prie bet kokių pokyčių lengvai prisitaiko. Gal ir taip, bet, kaip ten bebūtų, palikti mikroorganizmų ir jų dėka varinėjamų medžiagų ciklą klausimą neaptarus, nepriderėjo, ypač tokiam rimtame dokumente, kaip TAR.

Ar tas faktas, jog gyvybė negali išsiversti be mikroorganizmų ir medžiagų ciklo BAT autoriams reiškia, kad „ekosistemų slinkimo“ paradigma yra labiau priimtina, nei jos alternatyva? Vargu. Ekosistemos nėra superorganizmai, sudaryti iš rūšių, kurios arba prisitaiko ir išgyvena visos, arba nė viena. Rūšys bandys judėti palankesnio joms klimato kryptimi savarankiškai. Kitas reikalas, kad jos naujoje geografinėje vietovėje beveik neišvengiamai susidurs su biotinio pobūdžio apribojimais. Antra vertus, nors kiekvienai geografiniai vietai būdingi (kad ir nedideli) rūšinės sudėties ypatumai, kaip žinia, ekosistemoms yra būdinga ir funkcinė konvergencija (žr. Lekevičius, 2002): medžiagų ciklą ir produkcijos (energijos) piramidžių supanašėjimas bei egzistavimas daugybės ekologinių ekvivalentų, t.y. rūšių, kurios skirtingose lokaliuose ekosistemose užima labai panašias nišas, taigi jų poreikiai yra panašūs. Kai rūšis migruoja ir atsiduria svetimoje jai biotinėje apsuptyje, tai jokia būdu nereiškia, jog ji čia neturės kur įsiterpti, ypač jei naujojoje bendrijoje esama laisvų nišų (nepanaudojamų ar tik iš dalies panaudojamų išteklių).

Tilman ir Lehman (2001) pateikia gana svarių empirinius ir teorinius argumentus, verčiančius galvoti, kad tarša, pašiltėjimas ir buveinių likvidavimas ne tik mažina rūšių įvairovę, bet ir sukuria daugybę laisvų nišų, kurias ateity gal okupuos vietinės rūšys ar imigravusios svetimoms.

Kuo ekosistemos rūšys yra stipriau integruotos, kitaip tariant, kuo ekosistema yra panašesnė į superorganizmą, tuo griežtesni biotiniai apribojimai joje egzistuoja, tad kraštutiniu atveju (kurį galima tik teoriškai aptarti, bet ne aptikti gamtoje) į aplinkos su-

keltą stresą tokia ekosistema turėtų reaguoti kaip viena visuma - arba ji išlieka, arba žūsta visa. Todėl sunku, pavyzdžiui, įsivaizduoti koralinių rifų ekosistemos judėjimą polių link pagal modifikacinį modelį, šis kur kas labiau tiktų prognozuoti judėjimą tokių „išskydusių“ ekosistemų kaip Šiaurės ar Baltijos jūros ekosistemos. Tačiau net ir šiose ekosistemose egzistuoja ir medžiagų ciklai, ir ekologinės piramidės bei mitybiniai tinklai - tai nustatytas faktas, o tai reiškia, jog jose esama ir biotinio pobūdžio apribojimų, verčiančių rūšis koadaptuotis. Apibendrinant galima teigti, kad „ekosistemų modifikavimo“ modelis vargu ar gali būti laikomas teisingu gryniam pavidale, jį turbūt reiktų papildyti kai kuriais teiginiais iš „ekosistemų slinkimo“ modelio. Kokiais? Turbūt gan išsamų atsakymą į šį klausimą yra pateikusi BAT (žr. 6 sk.). Apibendrinant galima pažymėti, kad priklausomai nuo integracijos laipsnio, vienuoms ekosistemoms labiau tiktų vienas modelis, kitoms – kitas, tad logika „arba tas, arba anas“ – o būtent ji dažniausiai ir naudojama - bet kuriuo atveju nepasiteisina, kiekvienas iš modelių užgriebia tik dalį tiesos.

Kas dėl migracijos polių link galimybės, tai pagal šį požymį (sugebėjimą plisti) augalų ir gyvūnų rūšys, kaip žinia, gerokai skiriasi tarpusavyje. Visai tikėtina, kad ir daugelio populiacijų viduje esama polimorfizmo pagal šį požymį. Jeigu taip, tai klimato kaitą neišvengiamai turi lydėti ne tik selektyvi rūšių reakcija į temperatūros pokyčius, bet ir padidėjęs atrankos pagal sugebėjimą migruoti spaudimas bei jo nulemta gana greita mikroevoliucija. Jos greitį apspręs polimorfizmo lygis, tinkamų genotipų dažnis ir, aišku, atskiroms rūšims būdingas generacijos laikas. A priori galima galvoti, kad būtent generacijos laikas taps pagrindiniu veiksniu, limituojančiu sumedėjusių augalų populiacijų genetinės struktūros persitvarkymus, taigi – ir jų sugebėjimą migruoti. Tuo tarpu tikimybė,

kad mažai judrios augalų ir gyvūnų populiacijos padidins savo migracinius sugebėjimus paveldimo kintamumo keliu dar prieš joms išnykstant, yra beveik nulinė, ši išvada persąsi sugretinus realius klimato kaitos tempus su potencialiais genetinės adaptacijos (evoliucijos) greičiais. Tiesa, genetikai gerai žino, kad pablogėjus aplinkos sąlygoms ir ypač streso atveju, dažnai įsijungia kažkokie vidiniai mechanizmai, generuojantys padidėjusį kombinacinį kintamumą ir/ar papildomą spontanių mutabilumą, tačiau sunku pasakyti, kiek šis reiškinys yra paplitęs gamtoje, ir koks jo galimas vaidmuo mikro- ir makroevoliucijoje.

Ar tie keli °C papildomos šilumos per šimtmetį yra daug, ar mažai prisitaikymo kontekste? Atsakymas galėtų būti tik toks: žiūrint kam. Gamtinės ekosistemos savo dispozicijoje turi individualius, populiacinius ir biocenotinius prisitaikymo prie aplinkos pokyčių būdus, kurie suteikia bendrijoms didžiulį adaptyvumą. Tad tvirtinti, jog gyvybei gresia rimtas pavojus, vargu ar galima. Bent dalis gamintojų ir skaidytojų tikrai išliks, medžiagų ciklai, kaip labiausiai užbuferrinti gyvybės parametrai, išliks taip pat, nors vargu ar kas imtųsi garantuoti, jog nekris ekosistemų pirminė produkcija ar suminė biomasė. Tas scenarijus, kurį aprašė Copeland, eksperimentavęs su jūriniu mikrokosmu (jo prisitaikymas prie 6 kartus mažesnio nei įprastas apšvietimo – žr. 5.2. sk.), taip pat tikėtinas. Jeigu taip ar panašiai bus ir klimato kaitos atveju, 21 amžiuje tikėtini radikalūs rūšinės sudėties pasikeitimai, ypač sausumos ekosistemose.

Reikia pažymėti ir kitą svarbų aspektą. Tie prognozuojami keli °C virš temperatūrinio vidurkio tikriausiai neprisidarys tiek daug bėdų jau vien todėl, kad dažnoje populiacijoje esama genetinės įvairovės pagal reakciją į temperatūrą. Pvz., kaip parodė Carvalho bei Lekevičiaus su bendradarbiais prieš maždaug

du dešimtmečius atlikti dafnijų temperatūrinių optimumų tyrimai, vienoje populiacijoje galima aptikti genotipus, kurių optimumai skiriasi 5-8 °C. Vieni genotipai vyrauja vasaros pabaigoje, ir visai kiti – pavasarį. Panaši padėtis yra, kaip aiškėja iš literatūros, susidariusi ir daugelyje kitų rūšių. Tad mes galime tikėtis ateityje tiesiog „šilumamėgių“ genotipų dažnio augimo daugelyje rūšių. Tai ir garantuos rūšims prisitaikymą prie klimato pokyčių. Tačiau kur kas didesnę susirūpinimą nei vidutinės temperatūros pokytis turėtų, mano supratimu, kelti ekstremaliai aukštų temperatūrų (dar kitaip – pesimalių ir visiškai netoleruojamų) grėsmė. Tokių temperatūrų atsiradimą bei padažnėjimą ir prognozuoja meteorologai. Reikalas tas, kad populiacijų genofonde tikriausiai individualios reakcijos normos ar polimorfizmo pavidaļu nesaugoma informacija apie aplinkos temperatūrą, kurios niekada nebuvo praeityje (žr. 3.6. ir 4.7. sk., nors žr. toliau). Todėl ir adaptyvaus atsako tokiu atveju vargu ar reiktų laukti. Kokių drastiškų tai gali turėti pasekmių, rodo kad ir beprecedentinis koralinių rifų nykimas.

Silpnoji populiacinių mechanizmų vieta – tai palyginus mažas prisitaikymo greitis, kuris šiuo atveju priklauso daugiausia nuo generacijos laiko. Šis varijuoja maždaug nuo vienos paros vienaląsčiams organizmams iki kelių dešimčių metų sumedėjusiems augalams. Tad reto, nors ir preadaptuoto, genotipo virtimas vyraujančiu gali užtrukti priklausomai nuo rūšies nuo savaitės dviejų iki kelių šimtų metų. Taigi anaip tol ne visos rūšys, net jeigu jos yra pakankamai polimorfiskos, gali spėti prisiderinti prie klimato pokyčių be nuostolių.

Taigi egzistuoja didžiulė tikimybė, kad:

- Kai kurios rūšys (pvz., dauguma sumedėjusių augalų) tiesiog nesugebės taip greitai migruoti paskui klimato zonas (per šimtmetį šios zonos gali pasislinkti iki

100-200 km.);

- Dar kitos neturės kur migruoti (pvz., tundros organizmai);
- Daliai rūšių, ypač toms, kurioms būdingas ilgas generacijos laikas ir palyginus nedidelės populiacijos, tiesiog pritruks genetinės įvairovės (preadaptuotų naujoms sąlygoms genotipų bei genetinio kintamumo sukurtų *de novo* mutantų ir rekombinantų).

Daugiausia galima tikėtis iš biocenotinių mechanizmų, ir štai kodėl. Vidutinio klimato biomuose esama nemažai rūšių, palyginus neseniai, matuojant evoliuciniu laiku, atkeliavusių iš šiltesnių regionų. Juk paskutinis ledynmetis pasibaigė vos tik prieš kokius 10 tūkstančių metų. Kaip tvirtina kai kurie paleobiologai, regionuose, kuriuose būta ledynų, rūšinė įvairovė iki šiol nėra pasiekusi to lygmens, kuris buvo būdingas jiems prieš apledėjimą. Kai kuriuose šių regionų organizmuose, galimas daiktas, iki šiol saugoma genetinė informacija, paveldėta iš ankstesnių generacijų, tad jų evoliuciškai apibrėžti temperatūriniai optimumai gali būti šiek tiek aukštesni, nei vidutinė tam regionui būdinga temperatūra. Iš tikro, tie, kurie tiria organizmų, gyvenančių vidutiniame ir šaltame klimate, temperatūrinius optimumus laboratorinėmis sąlygomis seniai atkreipė dėmesį į tą faktą, kad optimumai, nors jie ir keičiasi metų eigoje, paprastai beveik visą laiką išlieka aukštesni už temperatūrą *in situ*, gamtoje ( žr.,pvz., D.L.Tison su bendradarbiais 1980 m. paskelbtą straipsnį apie bakteriobentosą, W.K.W.Li ir P.M.Dickie 1987 m. bei C.Butterwick su bendradarbiais 2005 m. straipsnius apie fitoplanktono ir bakterioplanktono temperatūrinius optimumus). Amerikiečių ir rusų miškininkų atlikti plataus masto eksperimentai (Rehfeldt et al., 2002) leido padaryti išvadą, jog paprastoji pušis turi daug klimatipų (angl. – *climatypes sensu* G.Turesson), kurių kiekvienas yra

neblogai prisitaikęs prie įprasto jam klimato, tačiau kai kurių iš jų, ypač įsikūrusių vidutinio ir šalto klimato zonose, temperatūriniai augimo optimumai yra gerokai aukštesni, nei įprasta jiems gamtinėmis sąlygomis vidutinė vasaros temperatūra. Taigi pušys (tikriausiai nuo pat holoceno pradžios) auga ir dauginasi suboptimaliame terminiaame režime.

Ar tai reiškia, kad tų 10 tūkstantmečių, kurie praslinko po paskutinio apledėjimo, neužteko, kad kai kurie mūsų klimato juostos organizmai pilnai priderintų savo temperatūrinius optimumus prie vietos sąlygų – į šį klausimą aš aiškaus atsakymo neturiu. Medžiaga, aptarta 3 ir 4 skyriuose, skaitytojui gali sudaryti įspūdį, kad gamtinių populiacijų genofonduose esama visos informacijos apie konkrečios vietovės, kurioje gyvenama, aplinkos sąlygas bei jų kintamumą – tuo pasirūpino gamtinė atranka. Tačiau tik ką paminėti faktai verčia pakoreguoti šį įsitikinimą. Prisitaikymas ne visada būna idealus, o optimali būseną, kaip jau buvo minėta – greičiau siekiamybė, nei reali situacija gamtinėmis sąlygomis. Turbūt vis tik bent iš dalies yra teisisus K.Rohde (2005) bei kiti taip vadinamos nepusiausvyrinės ekologinės paradigmos šalininkai teigdami, jog gamtoje nėra ir vargu ar kada būta pusiausvyros tarp aplinkos ir organizmų, ją apgyvendinusių, jog atsitiktinumas gyvosios gamtos formose yra palikęs ne mažiau pėdsakų, nei determinizmas.

Grįžtant prie klausimo dėl to, kurie bio- ir ekosistemos labiausiai nukentės nuo prognozuojamos klimato kaitos, tai greta tų argumentų, kuriuos pateikia TAR autoriai, galima pridurti štai ką. Sekant BAT, mažiausiu adaptyvumu pasižymi ekosistemos, egzistuojančios pastovesnėse laiko ir erdvės atžvilgiu sąlygose. Perteklinis adaptyvumas nėra skatinamas evoliucijos. Jeigu taip, tai vėlgi mes prieiname minties, kad, *ceteris paribus*, pažeidžiamiausios klimato kaitos

akivaizdoje turėtų būti atogrąžų zonos ekosistemos, ypač išsidėsčiusios pusiaujo regionuose - jos turėtų pasižymėti siauriausiomis plastiškumo ribomis ir žemiausiu polimorfizmo lygiu (pagal požymius, apsprendžiančius reakciją į klimatinius veiksmus).

### 7.3. Apibendrinimas

Mano supratimu, modeliavimas, ypač konceptualusis (kartais jį vadina kokybinis arba grubiu), labai praverčia siekiant apibendrinti medžiagą, kuri nepatyrusiam skaitytojui gali atrodyti gerokai paini ir komplikauta dėl empirinių faktų trūkumo, jų nesuderinamumo ar teorinių sąvokų bei sampratų gausos ir painiavos. Be to, gerai atliktas modeliavimas dažnai atneša ne tik pedagoginės naudos, kartais jis dar atlieka ir euristinę, arba aiškinamąją bei numatančiąją, funkciją. Pabandykime tokį, apibendrinantį, modelį sukurti ir mes. Tam tikslui pasinaudokime ne tik kai kuriais jau paminėtais empiriniais faktais, bet ir BAT, jos baziniais teiginiais.

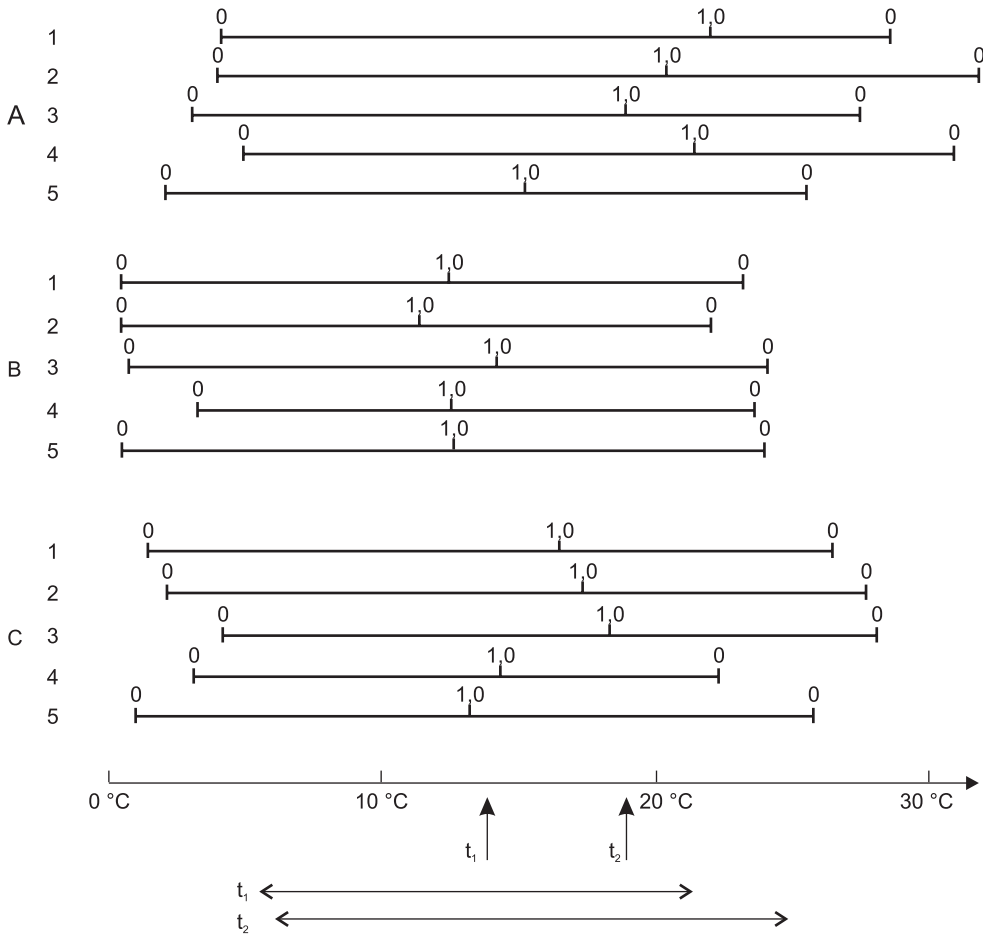
Tarkim, mums reikia sumodeliuoti vidutinio klimato juostos ežere vegetuojančio fitoplanktono reakcijas į klimato atšilimą. Paimkime tris rūšis - A, B ir C, ir tarkime, kad jos yra polimorfinės pagal reakciją į temperatūrą (**20 pav.**). A rūšį galima pavadinti sąlyginai šilumamėge, o B - šaltamėge. Savo ruožtu kiekvienoje iš šių trijų rūšių esama, kaip rodo schema, ir labiau, ir mažiau šilumai ar šalčiui pakančių genotipų. Iš viso schemoje pavaizduota 15 genotipų, po 5 kiekvienai rūšiai. Tiksliau, parodytos tik tiems genotipams būdingos plastiškumo ribos. Primenu, kad (šiuo atveju) plastiškumo ribos - tai individualių krevių „temperatūra - prisitaikymo laipsnis“ slankiojimo aplinkos veiksnio ašimi diapazonas. Jį galima išmatuoti tuo atveju, kai aplinka kaitaliojasi nešiuoliškai, kai adaptacijos mechanizmai spėja paskui

aplinkos pokyčius, priešingu atveju organizmai nesugebėtų realizuoti savo plastiškumo, taigi negalėtų išgyventi tokiaame plačiame, kaip parodyta, aplinkos sąlygų diapazone.

Pradiniu laiko momentu  $t_1$  (prieš atšilimą) geriausiai prisitaikiusiomis, jeigu spęsti iš schemos, reiktų laikyti B ir C rūšis, tuo tarpu A rūšis, reikia manyti, didžiąją laiko dalį egzistuoja suboptimalioje būsenoje ir gausia tampa tik epizodiškai, kai vandens temperatūra ežere tampa ekstremaliai aukšta. Vandens temperatūrai iš sezono į sezoną ir iš metų į metus svyruojant apie įprastą vidurkį keičiasi ne tik populiacijų dydžiai, bet ir genotipų dažnis populiacijose, ir nė viena rūšis, nė vienas genotipas neįgauna permanentinio pranašumo. Taip jos prisitaiko, taigi - išlieka aktyvios ir kažkiek stabilizuoja savo biomasę besikaitaliojančios aplinkos fone. Kartu stabilizuojamas ir suminis, visos gildijos, arba funkcinės rūšių grupės, aktyvumas bei biomasė. Po atšilimo ( $t_2$ ) vaizdas turėtų gerokai pasikeisti: pranašumą įgauna jau A ir C rūšis, tuo tarpu B visiškai eliminuojama po pirmo ekstremaliai aukštų temperatūrų epizodo. Jeigu šios trys rūšys dar prieš atšilimą buvo įtrauktos į konkurencinius santykius, kas fitoplanktono gildijos atveju yra labai realu, išlikusios dvi rūšys greičiausiai pilnai kompensuos biomasės ir produktyvumo praradimus, sietinus su vienos iš konkurencijų eliminavimu. Atkreipkite dėmesį ir į tai, kad, kaip prognozuoja modelis, kryptinga aplinkos sąlygų kaita šiuo atveju greičiausiai sukels kryptingą atranką, taigi sumažės ne tik rūšių, bet ir genetinė įvairovė populiacijose (bus eliminuoti 6 iš 15 genotipų).

Tose gildijose, kuriose rūšių mažiau, ir nišų persiklojimas bei konkurencija ne tokia intensyvi kaip fitoplanktone, vienos ar kelių rūšių išnykimas gali turėti kur kas rimtesnių pasekmių ekosistemai.

Baigdamas norėčiau akcentuoti vieną bendro pobūdžio problemą, su kuria susidu-



**20 pav.** Teorinis modelis, demonstruojantis fitoplanktono gildijos, sudarytos iš trijų koegzistuojančių rūšių (A, B ir C), prisitaikymo prie klimato kaitos mechanizmus ir pasekmes. Čia parodytos 15 genotipų (po 3 rūšiai) būdingos plastiškumo ribos. Skaičiai žymi pritaikymo laipsnį: 0 – pesimumas; 1,0 – optimumas, tarpinės reikšmės nepažymėtos. Vertikalios rodyklės rodo vidutinę vandens temperatūrą prieš atšilimą ( $t_1$ ) ir po jo ( $t_2$ ). Apačioje – sezoninių ir daugiamečių vandens temperatūros svyravimų diapazonas prieš ( $t_1$ ) ir po ( $t_2$ ) atšilimo.

ria visi teoretikai, tarp jų ir aš taip pat, kurie bando biologijoje atlikti tai, ką fizikoje vadinama hipotetiniu deduktyviu metodu. Šio metodo esmė yra tokia: teoretikas, operuodamas faktais ir sampratomis, pasiskolintomis iš įvairių jo mokslo disciplinų bei gretimų mokslo sričių, ieško analogijų, bendrumų, vienijančių idėjų, tikėdamasis ateityje sukurti sampratą ar teoriją, apjungiančią daugybę iki tol, atrodytų, mažai susietų faktų bei nuomonių į vientisą konceptualų darinį. Tam tikslui jis kuria naujas hipotezes, iš kurių po

to dedukuoja konkrečias tą ar kitą reiškinių nusakančias išvadas, o šias jau galima patikrinti eksperimento ar stebėjimo keliu. Jai išvada falsifikuojama, tuo pačiu netenka galios ir pati hipotezė. Šis teoretizavimo ir patikrinimo ciklas kartojamas tol, kol hipotezė patenkina empirikus. Tada hipotezė virsta teorija. Biologijoje, skirtingai nuo fizikos, šis ciklas retai kada dirba, daugiausia dėl nepasitikėjimo deduktyvia argumentacija ir dėl menko bendradarbiavimo tarp teoretikų ir empirikų.

Šią išvadą galima pagrįsti ne vienu pavyzdžiu, tačiau mums čia užteks ir BAT: nepaisant to, kad ši teorija egzistuoja daugiau nei 20 metų, kad per tą laiką jos autoriai paskelbė apie 100 straipsnių ir bent kelias monografijas, ji iki pastarojo meto egzistavo sau, o ekologija ir evoliucijos teorija – sau. Būta kritikos, būta nesupratimo, bet ne paneigimo, falsifikacijos. Dabar, kai susidomėjimas klimato kaita bei jos sukeltais padariniais išaugo beprecedentiniu mastu ir sukėlė tikrą publikacijų audrą, BAT lyg ir įgauna, jeigu spręsti iš pastarųjų kelerių metų publikacijų šia tema, šioki toki pasitikėjimą (daugiausia todėl, kad jai alternatyvių panašaus pobūdžio teorijų kaip ir nėra), tačiau ja iki šiol naudojasi, ir tai – nepilna apimtimi, vos vienas kitas ekologas. Be abejo, tame esama ir mūsų pačių, teoretikų, kaltės: per daug „žaista teoriją“ ir per mažai domėtasi jos pritaikymais. Kaip jau sakyta, teoretikai turi patys pasirūpinti konkrečiais numatytais, sekančiais iš jų doktrinų, bei įvairaus pobūdžio pritaikymais. Visą šią produkciją tiesiog reikia, gal kartais ir rizikuojant įkylėti, atkakliai siūlyti empirikams. Užsispyrę visada pasiekia savo. Deja, tokio užsispyrimo trūko, kiek aš suprantu, visiems be išimties BAT autoriams, taigi – ir man. Tad leiskite užbaigti palinkėjimu skaitytojui: būkite atkaklesni nei mes, ypač jei jaučiate, jog jūsų „prekė“ šio to verta.

## Padėka

Esu dėkingas abiem anoniminiams oponentams, padariusiems nemažai vertingų pastabų šios straipsnio rankraščio parašėse. Į visas jas aš pagal galimybes atsižvelgiau. Dėkoju taip pat Ekologijos instituto kolektyvui, svariai prisidėjusiam rengiant šią publikaciją spaudai.

## Literatūra

- Ashby, W.R. (1956). *An Introduction to Cybernetics*. Wiley, New York.
- Bell, G. (1996). *Selection: the Mechanism of Evolution*. Chapman and Hall, New York and London.
- Diaz, S., Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16: 646-655.
- Conner, J.K., Hartl, D.L. (2004). *A Primer of Ecological Genetics*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Conrad, M. (1983). *Adaptability: The Significance of Variability from Molecule to Ecosystem*. New York – London: Plenum Press.
- Ennos, R. A. (2001). Inferences about spatial patterns in plant populations from the analysis of molecular markers. In: J. Sivertown, J. and J. Antonovics (eds.) *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context*, pp. 45-71. London: Blackwell Science Ltd.
- Gitay, H. et al. (eds.) (2002). *Climate Change and Biodiversity*. IPCC Technical Paper V. Available at [www.ipcc.ch/pub/techrep.htm](http://www.ipcc.ch/pub/techrep.htm).
- Gregorius, H.-R. (1996). The contribution of the genetics of populations to ecosystem stability. *Silvae Genet.* 45, 267-271.
- Gregorius, H.-R. (2001). The notion of stability in open dynamical systems from an ecological perspective. *Int. J. Gen. Systems* 30: 347-378.
- Hochachka, P. W., Somero, G.N. (1984). *Biochemical Adaptation*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Hochachka, P. W., Somero, G. N. (2002). *Biochemical Adaptation*. Oxford University Press, Oxford.
- Jump, A. S., Penuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecol. Lett.* 8: 1010-1020.
- Kirpičnikov, V. S. (B.C.Кирпичников) (1987). *Genetika i Selekcija Ryb*. 2 leid. Leningrad: Nauka (rusų klb.).
- Larcher, W. (2003). *Physiological Plant Ecology*. 4<sup>th</sup> ed. Springer, Berlin, etc.
- Lekevičius, E. (1986). *Elementy Obsčei Teorii Adaptacij*. Vilnius: Mokslas (rusų klb.).
- Lekevičius, E. (1992). *Adaptacija*. Kn.: E. J. Kormondy (1984). *Ekologijos sąvokos*, psl. 253-309. Kaunas: VDU.
- Lekevičius, E. (1997). *A Model of Adaptive Rearrangements on Community, Population and Organism Levels*. Thesis for habilitation. Vilnius: Institute of Ecology.
- Lekevičius, E. (2002). *The Origin of Ecosystems by Means of Natural Selection*. Vilnius: Institute of Ecology Publ.
- Lewontin, R. C., 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. New York and London: Columbia University Press.
- Linhart, Y.B. and Grant, M.C. (1996). Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 237-277.

- Lowe, A., Harris, S. and Ashton, P. (2004). *Ecological Genetics: Design, Analysis, and Application*. Blackwell Publ., Oxford, UK.
- McCarthy, J. J. et al. (eds.) (2001). *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- McCarty, J. P. (2001). Ecological consequences of recent climate change. *Conserv. Biol.* 15: 320-331.
- Mesarović, M.D. et al. (1970). *Theory of Hierarchical Multilevel Systems*. Academic Press, New York.
- Meyers, L. A. and J.J. Bull (2002). Fighting change with change: adaptive variation in an uncertain world. *Trends Ecol. Evol.* 17: 551-557.
- Mitton, J. B. (1997). *Selection in Natural Populations*. Oxford University Press, New York.
- Nevo, E. (2001). Evolution of genome – phenome diversity under environmental stress. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 98: 6233-6240.
- Norberg, J. (2004). Biodiversity and ecosystem functioning: a complex adaptive systems approach. *Limnol. and Oceanogr.* 49: 1269-1277.
- Norberg, J. et al. (2001). Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments : a theoretical framework. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 98: 11376-11381.
- Novoseltsev, V. N. (B.H.Новосельцев) (1978). *Teorija upravljenja i biosistemy*. Moskva: Nauka (rusų klb.).
- Odum, E. P. (1971). *Fundamentals of Ecology*. 3d ed. Philadelphia, etc: W.B. Saunders.
- Overpeck J. T. et al. (1992). Mapping eastern North American vegetation change over the past 18,000 years: no analogs and the future. *Geology* 20: 1071-1074.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 37: 637-669.
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic Plasticity*. John Hopkins University Press.
- Prosser, C.L. (1986). *Adaptational Biology: Molecules to Organisms*. John Wiley and Sons, New York.
- Prosser, C. L., ed. (1991). *Environmental and Metabolic Animal Physiology: Comparative Animal Physiology*. 4th ed., Wiley – Liss, New York.
- Rehfeldt, G.E. et al. (2002). Intraspecific responses to climate in *Pinus silvestris*. *Global Change Biol.* 8: 912-929.
- Ricklefs, R. E. (1976). *The Economy of Nature*. Chiron Press, Oregon, Portland.
- Rohde, K. (2005). *Nonequilibrium Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Root, T. L. et al. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.
- Sankaran, M. & McNaughton S. J. (1999). Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. *Nature* 401: 691-693.
- Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shilov, I. A. (И.А.Шилов)(1988). Biologičeskije problemy biosfernogo gomeostaza. *Zh. Obshch. Biol./J.Gen. Biol.* 49: 166-173 (rusų klb.).
- Tilman, D. & Downing, J. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D. & Lehman, C. (2001). Human – caused environmental change: impacts on plant diversity and evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 98: 5433-5440.
- Visser, M. E., Both C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proc. R. Soc. B* 272: 2561-2569.
- Wardle, D. A. et al. (1999). Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecol. Monogr.* 69, 534-568.
- Willmer, P. et al., (2000). *Environmental Physiology of Animals*. Blackwell Science, Malden, MA.
- Žalakevičius, M., Žalakevičiūtė, R. (2001). Global climate change impact on birds: a review of research in Lithuania. *Folia Zoologica* 50: 1-17.