

### 3. VEIKSNIAI, KURIANTYS IR REGULIUOJANTYS BIOLOGINĘ ĮVAIROVĘ

Šiame skyriuje apžvelgsime veiksnius, kuriančius ir reguliuojančius biologinę įvairovę: 1) laiko ir erdvės poveikis, 2) ekologiniai modeliai – fizinė augavietės struktūra ir mitybos grandinėms būdingi ryšiai bei 3) vidiniai procesai, priklausantys nuo individualių rūšių savybių ir požymių (Jeffries, 2006).

#### 3.1. Pirminiai veiksniai

*Pirminiai ekologiniai veiksniai* yra globalaus ar regioninio masto geografiniai ar fizikinio veiksniai, sąlygojantys aplinką, kurioje kiti ekologiniai veiksniai sukuria vietinę aplinką:

- 1) amžius ir istorija: biologinė įvairovė didžiausia yra senose, brandžiose ekosistemose;
- 2) gradientas: įvairovė kinta pagal aplinkos gradientą: su ilguma, platuma, gyliu, sausuma ar druskingumu;
- 3) plotas: biologinė įvairovė didėja, didėjant buveinės plotui;
- 4) izoliuotumas ar atsiskyrimas: biologinė įvairovė sumažėja, didėjant izoliuotumui.

**Istorija ir amžius.** Ekosistemos biologinė įvairovė priklauso nuo jos egzistavimo amžiaus ir gyvavimo istorijos. Kiekvienos ekosistemos istoriją galima tyrinėti kaip neseną praeitį arba kaip senus geologinius laikotarpius siekiančius laikus. Dabartinis rūšių pasiskirstymas yra dviejų istorinių procesų rezultatas: linijų *susiformavimas* didžiuliame žemyne ir tolesnis skilimas bei fragmentų *žemyninis dreifas*. Šis fizinis atskilimas yra vikariacija ir išsisklaidę diasporos vadinamos vikariantiškomis. Vikariantiškumo pobūdis priklauso nuo to, kur buvo bendra pradinė paplitimo sritis, kai atskiri fragmentai atskilo. Didelio masto linijos išsisklaidymas sąlygojo paplitimo srities išsiplėtimą.

Amžius ir istorija yra svarbūs, nes masiniai fiziniai procesai, tokie kaip žemynų dreifas ir ledynmečiu, susijusiu su linijų išsisklaidymu ir evoliucija, paaiškina pagrindinius biologinės įvairovės pasiskirstymo ir endemizmo principus. Biologinės įvairovės skirtumai tarp žemynų yra priklausomi nuo praeities.

**Gradientas.** Biologinė įvairovė neišsidėstė atsitiktinai planetoje, bet ji paprastai kinta pagal aplinkos gradientą. Gradientai skirstomi į *reguliuojančius*, kur reguliuojantis veiksnys nėra tiesiogiai naudojamas rūšies (pvz., aukštis virš jūros lygio) ir *išteklių* gradientus, pvz., maisto medžiagos. Žymiausias biologinės įvairovės kitimo gradientas yra jos didėjimas nuo šiaurės ašigalių iki tropikų. Šį kitimą paaiškina šviesos, temperatūros, klimato ir sezoniškumo kaitos tendencijos. Tokiu principu didėja sausumos žinduolių, paukščių, roplių, vabzdžių, roplių, moliuskų, medžių ir planktono įvairovė link tropikų. Jūros žuvų įvairovė didėja link tropikų, bet vandenynų kitimo tendencija susijusi su vandens srovėmis. Šios tendencijos išimtys apima kai

kurias organizmų grupes, pvz., pingvinai; sausumoje – spygliuočiai, kurių įvairovė didžiausia vidutinėse platumose.

Geografiniai gradientai apima ir drėgnumą bei druskingumą. Įvairovė yra mažesnė sausuose regionuose, lyginant su panašaus ploto, aukščio ir atstumo iki jūros, drėgnais regionais. Vandens ekosistemų įvairovė yra didelė tiek jūros, tiek gėlavandenėse ekosistemose, bet rūšių skaičius ir gausumas žymiai mažesnis, esant vidutiniam druskingumui.

Biologinė įvairovė kinta keičiantis vandens gyliui, tačiau giluminės vandens ekosistemos išlieka pakankamai neištirtos, todėl apibendrinimus daryti yra sudėtinga. Įvairovė mažėja su gyliu, ypatingai tokiose didelės įvairovės augavietėse kaip koraliniai rifai. Kitų vandens ekosistemų didžiausia rūšių įvairovė yra vidutiniame gylyje. Vandens ekosistemų rūšių įvairovė yra šviesos, temperatūros, slėgio ir ištirpusių medžiagų, tokių kaip deguonis, sąveikos atsakas.

**Plotas.** Biologinė įvairovė didėja, didėjant plotui. Tačiau toks teiginys gali būti klaidingas, nes, pavyzdžiui, dideliame šiaurės ašigalio plote yra daug mažiau rūšių nei mažame drėgnojo atogrąžų miško plote.

Ryšys tarp ploto ir biologinės įvairovės yra apibrėžiamas rūšies-ploto sąveika. Rūšių skaičius didėja, didėjant plotui. Rūšių skaičiaus ir ploto sąveika gali būti aprašyta lygybe:

$$S = cA^z \quad (1)$$

čia  $S$  – yra rūšių skaičius,  $A$  – plotas,  $c$  ir  $z$  – konstantos.

Ryšys paprastai paaiškina daugiau nei 50 % rūšių skaičiaus kintamumo skirtinguose plotuose. Ryšio poslinkis  $z$  paprastai kinta 0,25-0,30 ribose. Tai rodo, kad 90 % buveinės ploto sunykimas sukels 50 % rūšių, kurios užima būtent tą buveinę, sunykimą. Sunykus 99 % buveinės ploto, 75 % rūšių išnyks.  $z$  gali kisti priklausomai nuo to, ar buveinės yra susitelkę (mažesnės yra didesniųjų plotuose), ar jos yra salos ar kontinentų dalys, kintant platumai (Crawley, Hurrall, 2001; Lomolino, Weiser, 2001).

**Izoliacija.** Izoliuotos, atskirtos augavietės turi mažesnę biologinę įvairovę. Izoliacija yra atstumo, rūšių sklaidos galimybių ir kliūčių sąveika. M.L. Rosenzweig (1995) atskyrė žemyne esančią dalį (angl. *mainland*, sausumos plotas) nuo salos (angl. *island*, izoliuota, atskira vieta). Izoliuotomis atskiriomis salomis gali būti ne tik tikros vandenynų salos, bet ir atskiri tos pačios buveinės fragmentai, išsisklaidę kraštovaizdyje. Atskirų salų biogeografija sąlygojama dviejų procesų: rūšių *imigracijos*, kuri priklauso nuo salos izoliuotumo, ir *nykimo* (angl. *extinction*), kuris priklauso nuo salos ploto. Rūšies nykimas gali padidėti dėl atsitiktinių veiksnių neigiamo poveikio ar dėl konkurencinės sąveikos. Įvairovės pusiausvyra pasiekama kai imigracija ir nykimas susilygina, t.y. kompensuoja vienas kitą. Tai yra dinaminė pusiausvyra, kai rūšys atsikelia, nyksta ir

persikelia. Rūšių kaita yra nuolatinė koncepcijoje teritorijoje, nors tai sunku išmatuoti, nes rūšis gali būti aptikta, gali sunykti ir vėl atsikurti. Ši kaita vadinama slaptąja (angl. *cryptoturnover*).

Izoliacija ir plotas sukuria šaltinio (angl. *source*) ir ertmės (angl. *sink*) buveines. Ertmės yra fragmentai, kuriuose rūšys nesugeba išlaikyti gyvybingos populiacijos be imigrantų papildymo. Šaltiniai yra plotai, kur rūšių reprodukcija yra pakankama išgyvenamumui. Imigrantų atvykimas į ertmės fragmentą yra vadinamas išsigelbėjimo efektu (angl. *rescue effect*). Grupė populiacijų, esančių skirtinguose fragmentuose, bet viena su kita susiję imigracijos procesais, vadinama metapopuliacija.

### 3.2. Ekologiniai modeliai

Biologinė įvairovė regioniniu ar mažesniu mastu atspindi buveinės struktūrą, prie kurios rūšių įvairovė yra prisitaikiusi ar skatinama. Struktūra gali būti akivaizdi (pvz., fizinė buveinės struktūra) ar menama (pvz., pagrindiniai principai, nusakantys kaip rūšys susiję mitybos grandinėje).

*Produktyvumas*: pasauliniu mastu biologinė įvairovė didėja, didėjant produktyvumui, bet vietiniu mastu produktyvumo padidėjimas ar sumažėjimas paprastai sumažina biologinę įvairovę;

*Buveinės heterogeniškumas ir fragmentiškumas*: kuo didesnė buveinių tipų įvairovė, tuo didesnė rūšių įvairovė.

*Buveinės struktūra*: įvairovė didėja didėjant fizinės buveinės struktūros kompleksiskumui.

**Produktyvumas.** Pasauliniu mastu biologinė įvairovė padidėja, didėjant produktyvumui. Vietiniu mastu produktyvumas gali riboti arba skatinti rūšių įvairovę. Esant mažam produktyvumui, įvairovė yra maža. Kai kurios rūšys negali išlikti, esant ribotiems išteklių kiekiams. Tai gali ypatingai riboti rūšis, kurios yra labiau specializuotos ir gali išnykti, jei sutrukdomas įprastas jų gyvenimas.

Esant labai dideliame vietiniame produktyvumui, įvairovė mažėja, nes ima vyrėti keletas rūšių, naudojančių pagrindinius išteklius, ir monopolizuoja buveinę. Kitos rūšys, nepajėgiančios pasipriešinti konkurencijai ar galbūt nesugebančios panaudoti išteklių, yra nustelbiamos. Padidėjęs maisto medžiagų kiekis skatina nestabilumą mitybos grandinėse, kuris gali sukelti rūšies išnykimą. Lokalus įvairovės sumažėjimas, esant dideliame produktyvumui, pastebimas sausumos ir vandens augavietėse, ypatingai kur susidaro maisto medžiagų perteklius. Praturtintos vandens ekosistemos praranda įvairovę, nes dumbliai, gebantys greitai reaguoti į padidėjusį maisto medžiagų kiekį, suklesti ir nuslopina didesnius augalus. Maisto medžiagų kiekio padidėjimas pavyzdžiui, pievos ekosistemoje, sukelia rūšių skaičiaus mažėjimą, nes išivyrėja keletas žolinių augalų rūšių. Abiem atvejais maisto medžiagų pertekliaus pašalinimas gali pakeisti šią pokyčių tendenciją ir įvairovė gali atsistatyti.

Esant vidutiniam produktyvumui, pakankamas išteklių kiekis užtikrina daugelio rūšių išlikimą, o ne keletą – dominavimą. Tai yra vidutinio produktyvumo hipotezė. Vidutinis produktyvumas gali išlaikyti įvairovę, nes gyvybės įvairovė sukuria augavietės heterogeniškumą, tiek fizinės struktūros (pvz., augalų augimo formas), tiek išteklių, tokių kaip maisto medžiagos ar drėgmė prasme. Todėl produktyvumas susijęs su rūšies išteklių poreikiais ir konkurencine sąveika.

Drėgnųjų atogrąžų miškų klimatas stabilus ir palankus dideliame produktyvumui. Šiuo atveju patenkinamos abi prielaidos didelei biologinei įvairovei palaikyti. Kaip tik dėl to atogrąžų miškuose tiek daug rūšių su daugybe glaudžiai išsidėsčiusių ekologinių nišų.

Lietuvos klimatas ir kiti aplinkos veiksniai riboja produktyvumą. Žiemą žema minusinė temperatūra riboja produkcijos gamybą ir trukdo organinės medžiagos skaidymąsi bei mineralizaciją. Pavasarį ir rudenį ribojančiais veiksniais tampa temperatūra ir šviesa. Vėlai pavasarį daugelyje ekosistemų lemiamu veiksnium tampa drėgmės kiekis. Kai šviesos, drėgmės ir šilumos pakanka, ribojančiu veiksnium tampa maisto medžiagos.

Produktyvumas taip pat susijęs su trikdžiais. Trikdžiais arba pažeidimais vadinami įvairūs veiksniai, smarkiai suardantys ekosistemą. Pagal rūšių įvairovės pusiausvyros modelį (Jeffries, 2006) įvairovė yra sąlygota produkcijos (ir jos poveikio populiacijos augimui ir konkurencijai) ir trikdžių (dažnio ir stiprumo pokyčiai) sąveikos.

**Buveinės heterogeniškumas.** Fiziškai įvairi aplinka turi didesnę biologinę įvairovę. Heterogeniškumas – tai skirtingų buveinių tipų požymiai, įvairumas ir pasiskirstymas. Visi aplinkos veiksniai kinta laiko ir erdvės atžvilgiu. Kuo daugiau fragmentai skiriasi dydžiu, amžiumi, tipais ir kiekiu, tuo didesnė gyvybės įvairovė. Fragmentai gali būti fiziškai atskiri plotai ar skirtis išteklių kiekiu. Fragmentiškumas, kintantis dar ir laiko atžvilgiu, sumažina galimybę, kad keletas rūšių imtų dominuoti buveinėje. Nėra nei vienos rūšies, galinčios gyvuoti bet kokioje aplinkoje. Net pastebimai homogeniška aplinka taps įvairesnė, kai vienos rūšys konkrečioje buveinėje išnyksta, kitos atsiranda. Pačios rūšys keičia savo gyvenamą aplinką. Dėl to susidaro naujos sąlygos – skirtingi fragmentai, kurie skirtis savo nauda skirtingoms rūšims.

Fragmentiškumas neleidžia monopolizuotis keletui rūšių. Pokyčiai viename fragmente, pavyzdžiui, pralaimėjimas konkurentui, gali būti kompensuoti skirtingo likimo kitame fragmente, pavyzdžiui, pergalingas konkurentas sunaikinamas jo plėšrūno. Vietinis fragmentų kintamumas sukuria rūšių koegzistenciją, gyvavimą kartu tam tikroje teritorijoje, ypač jei atskirtų fragmentų ekologija skiriasi. Pavyzdžiui, jei tam tikra liga sunaikina populiacijos individus tam tikroje gyvavimo stadijoje, kituose fragmentuose gyvuojančios populiacijos, kurios nėra šioje pažeidžiamoje stadijoje, išliks. Buveinės heterogeniškumas skatina plėšrūnų ir aukų koegzistenciją, pvz., daugelis plėšrių paukščių gali sunaikinti boružes tam tikrame fragmente, bet negali rasti visų

aukos kolonijų, pasislėpusių įvairiuose fragmentuose. Heterogeniškumas skatina ir konkurentų koegzistenciją, pavyzdžiui, rūšys augalų, kurių poreikiai maisto medžiagų labai mažai skiriasi, išsidėstys skirtinguose fragmentuose.

**Buveinės kompleksškumas.** Kuo buveinės sandara sudėtingesnė, kompleksiškesnė, tuo didesnė rūšių įvairovė. Kompleksiškumas nurodo kiekvienos augavietės struktūrinę sandarą. Struktūrų kompleksškumo kiekis ir forma aplinkoje sukurs galimybes rūšims (angl. *opportunities for species*). Struktūriškai sudėtingesnės ekosistemos (pvz., daugiakomponentė miško sandara) suteikia daugiau fizinių buveinių rūšims nei paprasta viena, pvz., toks pats plotas po potvynio dumblo.

Buveinės kompleksškumas didėja mažėjant buveinės masteliui. Pavyzdžiui, 1 m aukščio žolinis augalas, toks kaip vėdrynas, elniui yra mažas kašnelis, o 5 mm dydžio vabzdžiui šis vėdrynas yra tik karkasas, ant kurio gali laiptoti ir atskiros jo dalys (lapai, šakos, žiedai, pumpurai) yra skirtingas išteklius. Mikro buveinių kiekis didėja mažesniu mastu ir daugiau galimybių įsikurti mažo kūno dydžio organizmams. Todėl rūšių biologinė įvairovė yra didėja, mažėjant masteliui. Manoma, kad sausumos vabzdžių įvairovė iš dalies gali būti susijusi su fizinės augavietės, kurią augalai kuria, kompleksškumu rezultatas. Daugelis buveinių yra itin tinkamo masto vabzdžių diversifikavimui.

### 3.3. Vidiniai veiksniai

Pirminiai veiksniai ir ekologiniai modeliai paprastai padidina ar sumažina biologinę įvairovę vienu ar kitu tikėtiniu būdu: biologinė įvairovė didėja, didėjant plotui, arba sumažėja, mažėja augavietės kompleksškumui. Trečiasis veiksnių tipas apima veiksnius, kurie veikia biologinę įvairovę erdvės ir laiko atžvilgiu. Jie svarbūs vietiniu mastu ir tiesiogiai priklauso nuo esančių rūšių savybių, elgsenos, sąveikos ir jautrumo:

- **Sukcesija.** Sukcesiniai procesai apima rūšių pasiekiamumą (galimybė pasiekti tam tikrą vietą), įsikūrimą ir išnykimą per laiką. Tai nesezoninis, negrįžtamas, nepertraukiamas bendrijų (tuo pačiu ir rūšių, populiacijų) atsiradimas ir išnykimas konkrečioje vietovėje. Pokyčiai gali būti sąlygoti išorinių aplinkos veiksnių, kurie keičia gyvavimo sąlygas, ir pačių rūšių, kurios keičia savo gyvenamąją aplinką dėl gyvybinės veiklos.

- **Sąveika tarp rūšių.** Sąveika tarp rūšių daro įtaką trumpalaikiams, vietiniams įvairovės pokyčiams. Sąveikos tarp rūšių rezultatas gali būti teigiamas, neigiamas ar neutralus paveiktos rūšies atžvilgiu.

- **Trikdžiai** (angl. *disturbance*). Lokalūs fizinis trikdys gali sunaikinti biologinę įvairovę. Trikdžiai gali būti pakankamai dažni, trukdantys keletui rūšių tapti dominuojančiomis buveinėje, bet ne tokie dažni, kad viską sunaikintų.

- **Sklaida ir kolonizacija.** Sklaida (aktyvi ar pasyvi) ir kolonizacija (pasiekiamumas ir išgyvenamumas) priklauso nuo individualių rūšies savybių ir atspindi rūšies sąveiką su pirminiu izoliacijos veiksmu.

### 3.3.1. Sukcesija

Įvairovė keičiasi kai rūšys įsikuria, sąveikauja ir pakeičia aplinką. Kadangi tam tikri kaitos procesai vyksta be perstojo, nė viena augalų ar gyvūnų bendrija neegzistuoja toje pačioje teritorijoje neribotą laiką. Ankščiau ar vėliau vienos rūšys konkrečioje teritorijoje išnyksta, kitos atsiranda, kol galiausiai pasikeičia pati tos vietos organizmų bendrija. Ekosistemos sukcesija – tai laipsniškas ir nuoseklus vienu ekosistemos bendrijų pasikeitimas kitomis dėl abiotinių veiksnių įtakos ir dėl pačių organizmų veiklos (Stončius ir kt., 2001).

Sukcesija pagal pokyčius sukeliančius veiksmus gali būti autogeninė, vykstanti dėl vidinių ekosistemos veiksnių (sąveikos tarp rūšių: konkurencijos, parazitizmo ir kt.), o alogeninė – dėl išorinių, dažniausiai abiotinių, veiksnių įtakos. Autogeninės sukcesijos pavyzdys gali būti vandens telkinio pakrantė, beužauganti nendrėmis. Alogenes sukcesijas lemia veiksniai, susiję su klimato kaita, dirvožemio, žmogaus veiklos, gyvūnų poveikio ir kitais pokyčiais.

Veikiant įvairiems išoriniams veiksniams, keičiasi gyvavimo sąlygos. Tokiu būdu susidaro galimybė nuolatinei rūšių kaitai konkrečioje teritorijoje. Keičiantis augalų rūšims, su jomis keičiasi ir susijusių gyvūnų rūšių sudėtis. Tačiau rūšis veikia ne tik išoriniai veiksniai. Pačios rūšys gali keisti savo gyvenamąją aplinką dėl gyvybinės veiklos. Dėl to susidaro naujos sąlygos, lemiančios vienu rūšių išnykimą, kitų – atsiradimą. Dėl šio proceso vienos bendrijos išnyksta ir vietoj jų atsiranda naujos, t.y. vyksta bendrijų kaita, vadinama sukcesija (lot. *successio* – sekimas) (Pakeltytė, 2005).

Sukcesija – dinaminis procesas ir įvairovė gali padidėti ar sumažėti. Sukcesija ant pirminio substrato, tokio kaip upių sąnašos, ugnikalnio lava, kopos, iškilęs ežero dugnas ar teritorijoje, kur atsitraukė ledynai, vadinama pirmine. Paprastai čia pradeda augti tokios rūšys pionierės, kurios yra prisitaikiusios augti tokiomis sąlygomis. Būtent rūšys pionierės pakeičia aplinką ir sudaro sąlygas įsikurti kitoms rūšims. Tankėjant augalinei dangai, rūšys pionierės besiformuojančioje bendrijoje išnyksta dėl įvairių priežasčių: nesugeba atlaikyti konkurencijos, gyvūnų poveikio ir pan. Keičiasi abiotiniai aplinkos komponentai – dirvožemis, vandens režimas ir kt. Naujomis sąlygomis jau susiformavusioje bendrijoje susidaro galimybė įsikurti naujoms rūšims, dėl ko toliau kinta pati bendrija.

Antrinė sukcesija paprastai vyksta tuo atveju, kai augalų danga sunyksta, veikiant įvairiems išorės veiksniams (pvz., gaisrui, audrai, kirtimams ir kt.). Esminis antrinės sukcesijos skirtumas nuo

pirminės yra tas, kad šiuo atveju jau yra susiformavęs dirvožemis su mikroorganizmais ir augalų sėklomis.

Sukcesija yra nesezoninė rūšių kaita per laiką. Ar ji gali kada nors baigtis? Manoma, kad sukcesija vyksta tol, kol pasiekia vadinamąją klimaksinę (gr. *klimax* – pakopa, laiptas) bendriją. Tai palyginti pastovi bendrijos raidos pakopa su didele rūšių įvairove ir biomase, nusistovėjusia produkcija, kai asimiliacija atitinka disimiliaciją.

### 3.3.2. Sąveika tarp rūšių

Kiekvienas gyvas organizmas veikiamas ne tik negyvosios aplinkos sąlygų, bet ir biotinių veiksmų. Sąveika tarp rūšių gali teigiamai ar neigiamai paveikti vietinę lokalią įvairovę, bet yra pagrindinis evoliucinės diversifikacijos veiksnys. Sąveika tarp rūšių apima keturias pagrindines kategorijas:

- *Konkurencija* (lot. *concurrere* – bėgti drauge): organizmų, siekiančių pasinaudoti tais pačiais ištekliais, sąveika. Ši sąveika atsiranda tik tarp tokių rūšių, kurių poreikiai yra tokie patys. Kur išteklius yra ribojantis prastesnis konkurentas gali būti pasmerktas išnykimui. Konkurencija dažnai yra vaizduojama kaip žalinga visoms nagrinėjamoms rūšims, bet yra dažnai asimetrinė, kai vienas nukenčia, kitas – nepaveikiamas.

- *Grobuoniškumas* (angl. *exploitation*): viena rūšis naudoja kitą kaip maisto šaltinį. Šios sąveika sąvoka apima plėšrumą, parazitizmą, ligas ir žolėdžius. Auka pralaimi, išnaudotojas – pelnosi, laimi. Įvairovė sumažėja, jei plėšrūnas sunaikina aukas, arba padidėja, jei keletas dominuojančių konkurentų vyrauja.

- *Mutualizmas*: sąveika tarp dviejų rūšių, kai tarp organizmų yra tamprus ryšys ir gaunama abipusė nauda. Organizmai dažnai yra tarpiai koevoliuciškai susieti simbiozinės priklausomybės. Mutualizmas skatina įvairovę, atsiveriant naujoms ekologinėms sąlygoms.

- *Kūrimas*: sąveika, kai vienos rūšies veikla yra palanki, naudinga kitai, bet nėra abipusės naudos ir organizmai tarpiai nesusiję koevoliuciškai. Ekologinis kūrimas gali būti fizinė (pvz., bebrų užtvanka) ar funkcinė (pvz., maisto medžiagų cikliškumas).

**Konkurencija** tarp rūšių atsiranda, kada naudojamų išteklių kiekis yra santykinai per mažas, kad palaikyti rūšies reprodukciją, augimą, gausumą ar pasiskirstymą. Konkurencija yra pagrindinis procesas, reguliuojantis vietinę įvairovę. Rūšys, naudojančios tą patį išteklių, negali koegzistuoti nepriklausomai. Konkurencija tarp jų neišvengiama - viena rūšis laimi, kita - pralaimi. Kartu su trikdžiais ir fragmentiškumu, konkurencinės sąveika gali baigtis įvairiais įvairovės rezultatais. Konkurencinės sąveikos pasekoje gali sumažėti rūšies gausumas ar net išnykti, taip sumažinant vietinę įvairovę. Siekiant išvengti konkurencijos, evoliucijos eigoje rūšys gali

adaptuotis – atskiriant ekologines nišas (gyvenant pakankamai skirtingais būdais, kad išvengti konkurencijos), keičiant požymių (anatominiai skirtumai), perkeliant nišas (trumpalaikis nišų pasikeitimas, kad išvengti konkurencijos) ir papildomumu (rūšys, konkuruojančios dėl to paties išteklių, naudos jį skirtingu laiku ar vietoje).

**Grobuoniškumas** ir konkurencija paprastai nagrinėjamos kaip visiškai atskiros sąveikos, bet jos abi turi labai panašų poveikį. Grobuoniškumas – tai sąveika tarp plėšrūno ir aukos, t.y. grobio. Ji naudinga tik vienai pusei – plėšrūnui, nes tokiu būdu jis apsirūpina maistu, gauna energijos. Aukoms šie santykiai yra žalingi, nes mažėja jų populiacijos dydis.

Grobuoniškumas gali sumažinti ar padidinti vietinę įvairovę. Skirtumai slypi sąveikos sandaroje. Konkurencija dėl maisto sieja rūšis, besimaitinančias tame pačiame mitybos lygmenyje, o grobuoniškumo sąveika apima ryšius tarp skirtingų lygių (įskaitant ir savo konkurento sunaikinimą). Plėšrūno poveikis skiriasi su sąveikos intensyvumu, jų elgsena ir sąveika su konkurenciniais procesais. Plėšrūnai generalistai palaikys įvairovę suvalgant bet ką, ką jie randa, ar susitelkiant ten, kur yra susikoncentravę aukos. Plėšrūnai specialistai gali turėti tokį patį poveikį, jei jų aukos bus išplitę, bet gali sumažinti įvairovę, jei jų objektas yra reta rūšis. Abi strategijos daugiausia padaro žalos aukos rūšims, kurios potencialiai gali monopolizuoti buveinę, nukonkuruojant kitas rūšis. Grobuoniškumas veikia kaip fizinis trikdys: per mažas leidžia kai kurioms rūšims išplisti, per didelis – sunaikina visas aukas. Vidutiniai grobuoniškumo lygiai paprastai skatina vietinę įvairovę. Tai vadinamoji **vidutinio grobuoniškumo hipotezė** (angl. *intermediate predation hypothesis*).

Plėšrūnai, kurie reguliuoja konkurencinius santykius ir keičia rūšių įvairovę, vadinami lemiamais. Pavyzdžiui, Afrikos dramblių minta krūmais ir nedideliais medeliais, todėl miško augalija užleidžia vietą pievų augalijai. Tai nenaudinga patiems drambliams, bet naudinga kitiems augalėdžiams, nors tyrimai rodo, kad eilė paukščių ir kitų individų gausumas žymiai sumažėjo, drambliams sunaikinus medelių lajas (Cumming et al., 1997).

**Mutualizmas** – tai dviejų rūšių sąveika, kai tarp organizmų yra glaudus tarpusavio ryšys ir iš to gaunama abipusė nauda. Naudingi simbioziniai ryšiai yra ekologinės įvairovės pagrindas (Jeffries, 2006). Mutualizmas yra paprastai susijęs specifiniais elgsenos ar fiziniiais ryšiais. Šie ryšiai gali būti tiek specializuoti, kad nei partneris negali išgyventi be kito nei jokia kita rūšis negali tapti alternatyva, vienam iš partnerių sunykus. Mutualizmas apima šias kategorijas:

- 1) *Mitybos mutualizmas* yra paremtas maisto mainais. Dažniausiai vienas iš partnerių aprūpina maisto medžiagomis kitą, nes šis negali pasiimti pats ar pakankamais kiekiais. Pavyzdžiais gali būti miško medžiai ir mikorizė, augalai ir azotą fiksuojančios bakterijos.

2) *Apdulkinimo ir sėklų platinimo mutualizmas* apima augalus ir gyvūnus. Pavyzdžiui, vabzdžiai besimaitindami nektaru, aplanko daugybę žiedų ir perneša žiedadulkes nuo vienu augalų ant kitų, tokiu būdu juos apdulkindami, t.y. atlikdami naudingą darbą augalams. Mainais už žiedadulkės pernešimą nuo vienu augalų ant kitų ar už sėklų transportavimą, gyvūnai gauna maistą nektaro ar žiedadulkes.

3) *Apsaugos mutualizmas* – apima sąveikas, kuriose bent vienas partneris gauna naudos dėl sumažėjusio grobuoniškumo ar konkurencijos. Pavyzdžiui, skruzdėlės atbaido žolėdžius vabzdžius nuo augalo, o mainais už šią apsaugą gauna nektaro.

Didžiausios įvairovės ekosistemos Žemėje, tropiniai atogrąžų miškai ir koraliniai rifai, yra paremtos mitybos mutualizmu. Mutualizmas atveria naujas nišas. Net rūšys, nesiejamos tiesioginio mutualizmo, turi netiesioginę naudą. Maisto grandinėje, siejančioje augalą, žolėdį, plėšrūną ir parazitą, augalas ir plėšrūnas yra mutualistai, nes augalas yra plėšrūno maistas, o plėšrūnas apsaugo augalą, kad jo nesuvalgytų jo aukos. Panašiai žolėdis ir plėšrūno parazitas yra mutualistai.

**Ekologinių kūrėjų** (angl. *ecological engineering*) sieja ekosistemų (susijusių energijos ir medžiagų srautais) ir bendrijų (rūšimis) ekologijas. Pačios rūšys gali keisti ir kurti savo gyvenamąją aplinką dėl gyvybinės veiklos. Kai kurių ekologinių kūrėjų veikla gali būti kaip mutualistinė, bet skirtumas tas, kad tarp ekologinių kūrėjų nėra tamprių ekologinių ryšių. Klasikinis ekologinio kūrimo pavyzdys yra bebras, užsitvenkęs vandens telkinį savo gerovei, netikslingai sukuria buveinę daugeliui kitų rūšių, bet daugelį ir sunaikina. Bebro veikla yra gyvybiškai svarbi, bet ji nėra koevoliucionavusi su naudos gavėjais. Todėl kūrimas apima daugelį sąveikų, kur vienas dalyvis pelnosi, o kitas yra nepaveikiamas. Ekologiniai kūrėjai gali paveikti biogeocheminius ciklus ir augavietės struktūrą.

Kai kurie **struktūriniai kūrėjai** (angl. *structural engineers*) sukuria fizines struktūras iš savo pačių kūnų (pvz., koralai ar medžiai). Tai vadinamasis **autogeninis kūrimas** (angl. *autogenic engineering*). Kitų kūrimas pakeičia egzistuojančią struktūrą (pvz., bebrai ir geniai). Tai vadinamasis **alogeninis kūrimas** (angl. *allogenic engineering*). **Biogeocheminiai kūrėjai** pakeičia cheminius ciklus ir maisto medžiagų prieinamumą. Pavyzdžiui, dėl mikroorganizmų veiklos pakinta maisto medžiagų ir deguonies kiekis nuokritose.

Mutualizmas ir kūrėjai svarbūs kaip reguliuojantys ekosistemos funkcijas ir yra kaip biologinės įvairovės šaltinis. Konkurencinė ir grobuoniškumo sąveikos yra labai svarbios, sukuriančios vietinį kintamumą ir evoliucinį vystymąsi. Be tiesioginio plėšrūnų poveikio aukoms, o konkurencijos atveju – vienas kitam, netiesiogiai paveikia ir ekosistema. Dauguma konkurentų ar aukų gali išvengti atskiros neigiamos sąveikos, bet jie yra veikiami daugelio kitų sąveikų. Žolėdžio parazitai yra augalo mutualistai. Du konkurentai, kurių plėšrūnas yra tas pats, padidina

grobioniškumą vienas kito atžvilgiu, kadangi jų priešas turi didesnį aukų kiekį. Du konkurentai su skirtingais plėšrūnais pelnosi iš vienas kito priešų veiklos. Tuo tarpu ekologiniai kūrėjai sąlygoja savo buveinių geocheminį kintamumą ir fizinę struktūrą. Evoliucijos eigoje šie vidiniai ryšiai skatinami ypatingai šeimininko-parazito sistemoje, nes šeimininko specifikacija (naujų rūšių formavimasis) sukelia parazitų koevoliuciją. Šie vidiniai ryšiai, susieti mutualistų ir keičiami ekologinių kūrėjų, sudaro mechaninę, redukcionistinę biologinės įvairovės ekologiją. Ekosistemos gali būti **kompleksinių adaptacinių sistemų** (angl. *complex adaptive systems*) pavyzdžiais, apibrėžtais jų komponentų įvairove, kompleksiskumu, su energijos ir medžiagų srautais ir galimybe adaptuotis ir evoliucionuoti. Rūšių sąveikos yra gyvybiškai svarbios kartoms ir biologinės įvairovės palaikymui. Taigi, pati biologinė įvairovė skatina biologinę įvairovę.

### 3.3.3. Trikdžiai

Natūralus trikdys yra svarbus veiksnys, sukuriantis ar sunaikinantis vietinę įvairovę. Trikdžiai yra įvairių formų ir veikia įvairiu mastu. Kaip vidinis ekologinis veiksnys, trikdys apima fizinių abiotinių veiksnių poveikį tokį kaip gaisras, potvynis, audra, nuošliaužos ir nuokritos. **Trikdys** apibrėžiamas kaip pavienis įvykis, staigi fizinė destruktija, sukianti mirtingumą greičiau nei pačios populiacija ir danga gali pasikeisti. Destrukcija atlaisvina išteklius, kurie gali būti panaudoti išgyvenusiųjų ir naujai apsigyvenusiųjų individų. Trikdys skiriasi nuo streso, nes pastarasis sulėtina augimą, ar retų, masinių katastrofų, tokių kaip meteoritų poveikis. Vietinis fizinis sutrikdymas šioje studijoje nagrinėjamas kaip ekologinis procesas, nors plėšrūnai ir ligos irgi yra viena iš sutrikdymo formų, bet tai yra biotinės sąveikos rezultatas.

Trikdžio poveikis priklauso nuo šių 5 veiksnių: trikdžio dažnumo, stiprumo, sinchroniškumo (vienas didelis sutrikdymas ar daug mažesnių atskiruose fragmentuose bei santykinis aukos gyvavimo laikas), susidarantys laiko tarpai ir poveikis ištekliams. Biologinė įvairovė po sutrikdymo pasikeičia dėl mirtingumo, išteklių prieinamumo (kiekio ir tipo) ir fizinių buveinės pokyčių bei evoliucinės adaptacijos.

Trikdymo poveikis neatskiriamai susijęs su sukcesijos procesais, konkurencine sąveika bei augavietės fragmentiškumu. Trikdžiai arba pažeidimai daro poveikį ekosistemos stabilumui, bendrijos struktūrai, ypatingai neleidžia keletui pranašesnių konkurentų monopolizuoti buveinę ar išteklius. Jei trikdžiai yra vidutinio stiprumo ir reguliarūs, populiacija gali būti tokia maža, kad nėra išteklių stygiaus ir konkurencijos. Pažeidimai gali vykti skirtingu laiku ir būti įvairaus intensyvumo, todėl atskiri fragmentai gali suformuoti mozaikinę bendriją. Sutrikdymas gali taip pakeisti tam tikro fragmento aplinkos sąlygas, kad jos tampa netinkamos jame gyvenusiems individams.

Jei trikdžiai yra pernelyg dažni ar stiprūs, kad individas nesugeba atsistatyti ir sunykti, bendrijos biologinė įvairovė gali sumažėti. **Įvairovė didžiausia vidutinio stiprumo trikdymo**

**lygiuose. Vidutinio trikdymo hipotezė** teigia, kad pernelyg dažni ir/ar intensyvūs trikdžiai sunaikina rūšis, per maži – leidžia monopolizuotis. Vidutiniai trikdžiai skatina įvairovę, nes tai yra toks trikdymo lygis, kuriame įvairovė yra maksimali (Jeffries, 2006).

Trikdymo ir konkurencinius populiacijos augimo procesus sieja įvairovės **dinaminės pusiausvyros modelis** (Jeffries, 2006). Sąsaja paaiškina kaip vidutiniai trikdžiai skatina įvairovę, kada augimo greitis ir konkurencija yra dideli. Didelis augimo greitis ir jo rezultate susidarantis didelis produktyvumas skatina įvairovę, nes padeda atsistatyti nuo trikdžių. Modelis teigia, kad sutrikdymo poveikis kinta priklausomai nuo mitybos lygmens. Aukštesnio mitybos lygmens vartotojai turi mažesnes populiacijas, kurios jautresnės išnykimui ir reikalauja daugiau energijos atsistatymui. Trikdžiai pavojingesni aukštesniųjų nei žemesniųjų mitybos lygmenų įvairovei, ypač kada produktyvumas yra mažas. Esant dideliame produktyvume, bet nedažniems ir neintensyviems trikdžiams, tampa svarbius biotinis poveikis (pagrindinių plėšrūnų ir žolėdžių) – sunaikina mažos įvairovės monopolius. Esant mažam produktyvumui ir dideliems trikdžiams, svarbiomis tampa pagrindinės ekosistemos rūšys, pakeičiančios išteklių kiekį. Esant mažam produktyvumui ir trikdžiams, svarbia tampa mutualizmo sąveika (populiacijoms naudingi santykiai).

### **3.3.4. Sklaida ir kolonizacija**

Įvairovė kinta su rūšies galimybe pasiekti vietą, kas priklauso nuo rūšies požymių ir elgsenos. Sklaida, individų judėjimas ar persikėlimas, gali būti labai įvairi: kiaulpienės sėklos, nešamos vėjo, ar žolės sėklos, migruojančios kartu su gyvūnu. Kadangi pačią sklaidą sunku apskaičiuoti ar sumodeliuoti, toks skrendančios sėklos likimas mažai kada žinomas, todėl skaidos vaidmuo mažai ištirtas. Įvairovė susijusi su gyvybės formų įvairove, populiacija, bendrija ir ekosistema, bet tai yra individai, kurie juda, sklaidosi.

Sklaida bendrai skirstoma į aktyviają **migraciją** (angl. *migration*), visos populiacijos judėjimą, ir **išplitinimą** (angl. *dispersal*), aktyvų ar pasyvų individų judėjimą. Individai gali būti suaugę, jauni, kiaušiniai, sporos ar dalys, galinčios vegetatyviškai augti. Tikslus sklaidos mechanizmas, greitis ir laikas labai priklauso nuo individualios rūšies. Jūrų planktonas gali išsisklaidyti vandens srovės pagalba. Kai kurių augalų sėklos išsisklaido su vienos rūšies gyvūnu pernešėju, kuriuos sieja tampri koevoliuciškai susiformavusi mutualizmo sąveika. Visos rūšys turi tam tikras sklaidos galimybes, net ir nekintamose, stabiliose buveinėse. Skirtingi sklaidos tipai suformuoja skirtingas struktūras. Esant **šuoliniam išsiplitinimui** (angl. *jump dispersal*) rūšis per didelius atstumus ir barjerus gali pasiekti tolimas populiacijas. **Metapopuliacijų** rūšys priklauso nuo sklaidos, palaikančios jų atskirų kolonijų išsibarstymą. **Difuzija** (angl. *diffusion*) - laipsniškas

judėjimas ir paplitimo didėjimas, susijęs su buveinės heterogeniškumu, ko pasekoje susidaro netolygiai pasiskirsčiusi populiacija.