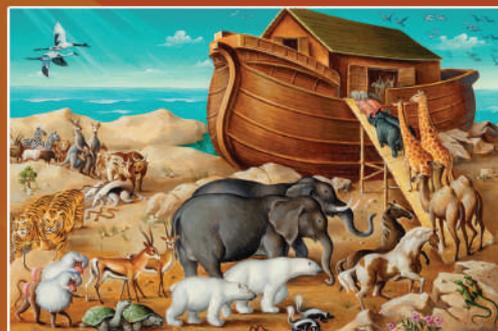


Сіренко А. Г.
Лекції
з концептуальної
диверсикології

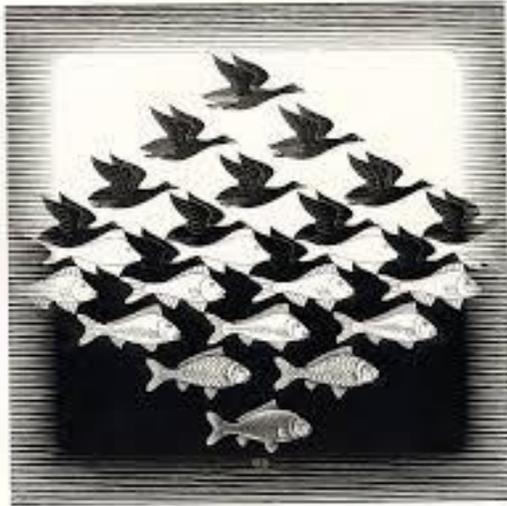


Автор: Сіренко А. Г. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника. Автор низки наукових праць в галузі цитогенетики, онкогенетики, популяційної генетики. У 2000 році захистив дисертацію на тему: «Феномен передчасного розділення центромер метафазних хромосом у хворих на гострий лімфобластний лейкоз дітей».



Сіренко А. Г.

**Лекції
з концептуальної диверсикології**



Івано-Франківськ
2026

УДК 574:504.062
ББК 28.8
С40

Сіренко А. Г. Лекції з концептуальної диверсикології. – Івано-Франківськ, 2026. – 502 с.

Книга являє собою курс лекцій з концептуальної диверсикології, що викладається в Карпатському національному університеті імені Василя Стефаника студентам біологічних спеціальностей. У цій книзі висвітлюються проблеми дослідження та оцінки біорізноманіття на різних рівнях організації живого та проблеми дослідження впливу людської цивілізації на біорізноманіття біосфери в цілому та різних екосистем планети Земля. Для студентів біологічних спеціальностей університетів.

© Сіренко А. Г.

«Шлях – це повага властивостей. Життя – прояв властивостей. Характер – суть життя. Рух характеру називаємо діянням. Неправильне діяння називаємо втратою Шляху...»

(Чжуан Цзи)



«Шлях у величезному не вичерпується, у найдрібнішому не відсутній. Тому Шлях явлений повністю у всій тьмі речей. Широкий, він все собою охоплює. Глибокий, виміряти його неможливо. Тіла, їх властивості, милосердя, справедливість – лише верхівки розуму...»

(Чжуан Цзи)

Вступ

Біорізноманіття органічного світу на нашій планеті Земля (най береже її Господь!) – результат довгого еволюційного розвитку, що тривав більше чотирьох мільярдів років. Будучи фундаментальною властивістю біологічної форми руху матерії в часопросторі і пронизуючи всі сфери мислячого життя, включаючи соціальну, феномен біорізноманіття останнім часом привертає до себе увагу багатьох дослідників різних галузей природничих і гуманітарних наук, як предмет досліджень вийшов за межі чисто біологічних дисциплін.

Сьогодні розв'язання найважливіших питань проблем біорізноманіття має особливе значення, бо ми живемо в чергову епоху великого вимирання – на цей раз штучного, з розвитком людської цивілізації збереження біорізноманіття на нашій планеті є необхідною умовою подальшого існування біосфери і людини як біологічного виду. Це особливо важливо в умовах зростаючого антропогенного тиску на біосферу і прояву локальних, регіональних і глобальних кризових явищ, що здатні, зрештою, призвести до екологічної катастрофи планетарного масштабу. У цьому курсі лекцій, що присвячені цій проблемі, розглянуті питання, від вирішення яких залежить збереження біорізноманіття на нашій планеті, подальше існування і стійкий розвиток людської цивілізації. Аналізуються концептуальні аспекти біорізноманіття, робиться спроба термінологічного впорядкування поняття біорізноманіття для об'єктів різної складності. Доволі детально обговорюються різні підходи до вимірювання біорізноманіття, при цьому особлива увага акцентується на показниках, що найчастіше використовуються для його оцінки. Розглядаються питання інформаційного змісту показників, що застосовуються для його оцінки, зв'язку різноманітності систем з їх стійкістю, стабільністю,

надійністю, а також розглядаються питання комплементарності елементів біосистем та їх диверсогенез.

Під час аналізу прояву феномену біорізноманіття на різних рівнях організації живого у цьому курсі лекцій обговорюються питання системи класифікації біорізноманіття і пропонується оригінальна схема рівнів біорізноманіття, дещо спрощена, як і всі моделі, як і все чим мислить людина. Розглядається структурно-функціональна організація надорганізмених систем, зокрема, біотичних угруповань, аналізується характер змін біорізноманіття під час sukcesій екосистем і вздовж градієнту абіотичних факторів, а також зв'язок з біомасою угруповань і продуктивними характеристиками.

Значний інтерес різних дослідників нині викликає розгляд самого поняття «екологічної ніші» і можливості визначення ширини екологічної ніші через біорізноманіття. У цьому контексті слід звернути увагу на спроби встановити зв'язок між біорізноманіттям угруповань і різноманіттям середовища в часопросторі. У цьому курсі лекцій стверджується, що біорізноманіття лімітується не тільки екзогенними середовищними факторами, але і ендегенними, що пов'язані зі структурою і функціонуванням угруповань. Ці погляди на сьогодні вважаються доволі оригінальними (не скажу екзотичними), зокрема, щодо оптимального біорізноманіття в проміжних умовах середовища, коли ні значна продуктивність, ні висока гомогенність чи гетерогенність середовища не призводять до збільшення біорізноманіття. Тут висувається концепція, що для формування біорізноманіття необхідною умовою є не тільки кількісна, але і якісна різноманітність ресурсів.

Поруч з висуванням та аналізом теоретичних питань, у цьому курсі лекцій належну увагу приділено прикладним аспектам проблеми біорізноманіття. Це стосується,

наприклад, індикації якості середовища. Біорізноманіття насправду належить до числа найважливіших критеріїв оцінки якості середовища. Тому, використовуючи показники біорізноманіття, що розраховані для індикаторних груп організмів, можна проводити оцінку стану екосистем. При цьому важливе місце відведено обговоренню направленості якісних змін біорізноманіття при різному антропогенному навантаженню на екосистеми.

У цьому курсі лекцій на основі детального аналізу проблеми біорізноманіття пропонується виділити в межах сучасної (модернової і навіть постмодернової чи метамодернової) екології окремих напрямків, основним завданням якого є вивчення загальних закономірностей формування різноманітності біотичних надорганізменних систем, механізмів її підтримки.

Спектр питань, що не завжди безперечні, часто дискусійні погляди, що тут висловлюються щодо фундаментальних проблем біорізноманіття цікаві для широкого кола фахівців, що займаються дослідженням цього феномену. Хочеться вірити, що цей курс лекцій буде мати стимулюючу дію на розвиток досліджень у цьому напрямку, пошук нових шляхів і підходів до вивчення процесів, що забезпечують підтримку різноманітності біоти і стійкість структурно-функціональної організації як окремих екосистем, так і біосфери загалом.

Особлива увага в цьому курсі лекцій приділяється біорізноманіттю популяцій – особливого рівня організації живого, вивчення біорізноманіття якого вкрай важливо для розуміння еволюційних процесів, розробки методик збереження видів. Вивчення біорізноманіття популяцій, їх диверсогенезу важливо для формування цілісного світогляду біологів різних спеціальностей. Єдиної концепції, щоб узгодила всі сучасні теорії і факти в царині біорізноманіття популяцій досі не створено, хоча існує

величезна кількість літератури з цієї проблематики. Існують дуже різні підходи до вивчення феномену життя і живого – молекулярно-генетичний, цитологічний, онтогенетичний, екологічний та ін. Один із таких рівнів вивчення живого – популяційний рівень, вивчення біорізноманіття популяцій. Основною елементарною структурою у цих дослідженнях є популяція. Надання цьому терміну вузького сучасного визначення стало можливим після виникнення вчення про мікроеволюцію у 40-50-тих роках ХХ століття. Тільки після цього сформувалась ідея про популяцію як про елементарну еволюційну одиницю. Популяції в біології займають особливе місце: це природний феномен, з яким пов'язане існування всіх видів живих організмів в природі. Вивчення біорізноманіття популяцій важливо як для теоретичної так і для прикладної біології. Без розуміння процесів диверсогенезу на популяційному рівні, без виділення популяцій та їх груп неможливо правильно описати внутрішньовидове біорізноманіття і відмінності між близькими видами. Це особливо важливо з точки зору збереження генофондів і біорізноманіття взагалі. Без популяційного підходу, без вивчення біорізноманіття популяцій неможлива організація тривалої експлуатації будь-яких живих ресурсів – від риб в океані до дерев в тайзі або в тропічному лісі. Без вивчення біорізноманіття популяцій неможливий подальший розвиток вчення про мікроеволюцію. Вивчення біорізноманіття популяцій – широка область знань, що охоплює вивчення структури популяцій, процесів, що відбуваються в природних популяціях, зв'язок цих процесів з подіями і процесами на інших рівнях організації живого. Існує два шляхи формування досліджень біорізноманіття популяцій. Один з них може бути названий «казуальним» і полягає у вивченні механізму диверсогенезу різних явищ у популяції. Цей шлях переважає в розвитку експериментальної популяційної

генетики і популяційної екології, а також у популяційній математиці. Інший шлях – феноменологічний – оснований на вивченні біорізноманіття популяційних структур і явищ у найрізноманітніших групах живих організмів. Цей шлях характерний для сучасного етапу розвитку популяційної морфології і біохімії, фенетики популяцій і популяційної біогеографії. Таке розмежування умовне і будь-яке вивчення популяцій часто містить обидва підходи чи їх елементи.

Ще один важливий аспект проблем концептуальної диверсикології – вивчення біорізноманіття еволюційних процесів. Хоча людство і науковий світ давно вивчають цю проблему, тільки нині стає поступово зрозумілим наскільки різноманітними є еволюційні процеси, що відбувають одночасно у різних видах живих організмах, в різних популяціях, екосистемах та в біосфері загалом. Без розуміння біорізноманіття, диверсогенезу ми навряд чи зможемо зрозуміти сам феномен життя і самих себе, як форму життя у Всесвіті.

Лекція I. Предмет концептуальної диверсикології.

Питання:

1. Поняття різноманіття і біорізноманіття.
2. Визначення біорізноманіття.
3. Перша концепція різноманітності.
4. Друга концепція різноманітності.
5. Третя концепція різноманітності.
6. Закон необхідної різноманітності.
7. Поняття емерджентності.
8. Аксиома емерджентності.
9. Постулат про передачу інформації Шеннона.
10. Поняття системи.
11. Властивості систем.
12. Поняття інформації.

1. Становлення і суть концептуальної диверсикології.

Люди завжди розуміли, що врятуватись від лихої стихії людина не може одна без оточуючих цю людину інших живих істот. Легенда про першу людину, що рятувала генофонд біосфери – це легенда про Ноя, що спорудив свій ковчег не тільки для себе, але і для кожної тварі по парі і цим, власне, біосферу і врятував. Нині людство володіє набагато більшим потенціалом гармонізації стосунків з природою, аніж мав їх патріарх Ной. Одним із аспектів цього потенціалу є знання з екології.

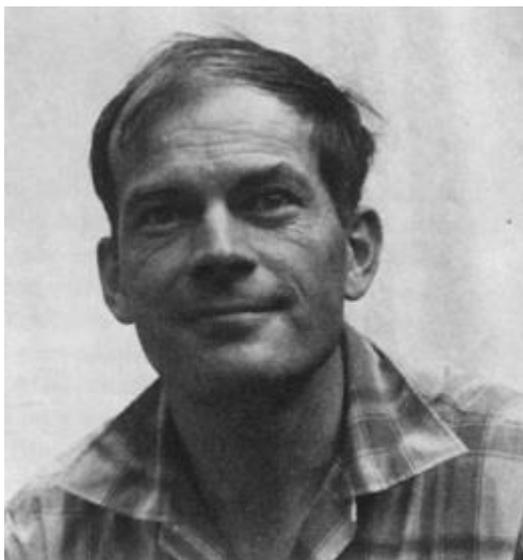
Проблема вивчення та збереження біорізноманіття, інвентаризації всього світу живого на планеті Земля давно вийшла за межі чисто біологічних та зоологічних досліджень. Політичні та політиканські аспекти цієї проблеми розширюються ширше та ширше. Соціологічні та гносеологічні аспекти цього явища потребують серйозного аналізу. Але в будь-яких ситуаціях початково біологічний та екологічний сенс повинен знаходитись в основі будь-яких

дій в царині прикладної екології та природоохоронної політики. Сфера екології, що займається феноменом різноманіття, з'явилась не сьогодні і не вчора, і розвивалась згідно своїх власних законів, не дивлячись на моду «екологізації» політики. Закони формування знання вимагають постійного накопичення фактів, висування гіпотез, формування концептуальних узагальнень.

Сучасні підходи до проблеми біорізноманіття в екології поділяються на два аспекти. Вони мають свої оригінальні оцінки значення та рівня біорізноманіття. Ці напрямки можна назвати синекологічні і такі, що відносяться до проблем інвентаризації, оцінки стану, біозабруднення, відновлення. Існуючий, не завжди виправданий ажіотаж навколо другого аспекту, має свої мотивації і причини. Але біорізноманіття являє собою екологічний феномен і обидва аспекти його дослідження пов'язані. Зв'язок цей наступний: синекологічний аспект (ним займається фундаментальна екологія), досліджуючи закономірності зв'язків біорізноманіття зі структурою і функціонуванням угруповань та екосистем, у своїй прикладній частині неминуче виходить на рекомендації відносно оцінок, прогнозів для другого аспекту. Крім цього, необхідно розуміти, що істинно (а не кон'юнктурно) декларуючи природоохоронну мету, шляхетну справу збереження різноманіття біосфери, неможливо оминати екологічні гіпотези, постулати, теорії. Не протиставлення, а синтез цих двох напрямків (який би очолили вчені-екологи) – основа успіху і наукових розробок, і політичної діяльності.

Цікавість до різноманітності форм життя народилась разом з цікавістю людини щодо оточуючої природи. Але саме протягом останніх десятиліть відбувається інтенсивне накопичення фактів, формування та переосмислення концепцій.

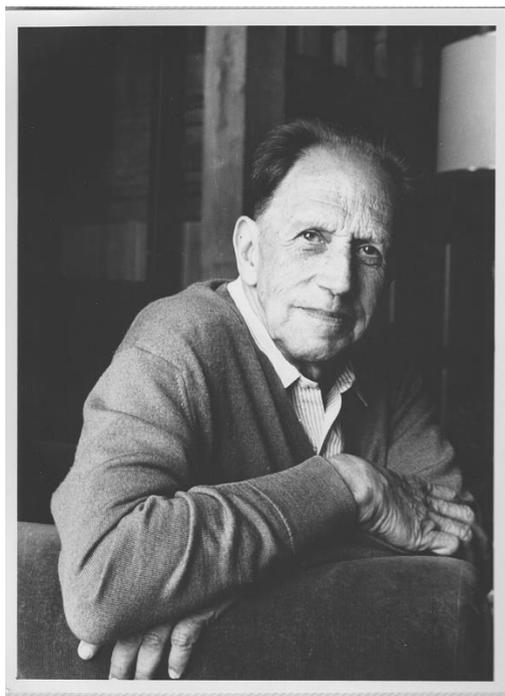
В екології складається самостійний напрям всебічного вивчення феномену біорізноманіття. Цей розділ екології називають ще диверсикологією (від латинського *diversus* – відмінний, різний, різноманітний). Існує велика міжнародна програма по вивченню біорізноманіття – DIVERSITAS. Можливо саме розвиток цього напрямку екології стане основою синтезу двох важливих аспектів досліджень біорізноманіття.



Роберт Гелмер Мак-Артур
(Robert Helmer MacArthur)
(1930 - 1972)

Спроби оцінки і систематизації загального біорізноманіття життя на планеті Земля йдуть від Аристотеля та Карла Ліннея (Carl von Linné), але початок сучасної диверсикології як екологічної дисципліни пов'язано з роботами Роберта Гелмера Мак-Артура (Robert

Helmer MacArthur) та Рамона Маргалєфа Лопеса (Ramon Margalef López).



Рамон Маргалєф Лопес
(Ramon Margalef López)
(1919 – 2004)

Питання, що є головним – емпіричні дані, що накопичуються і роблять необхідними концептуальні узагальнення, або теорії, що передбачають результати емпіричних досліджень, звісно, риторичне. Зміна «очолювання» має циклічний характер. Є передумови вважати, що як в екології в цілому, так і в диверсикології нині епоха концептуальних узагальнень. У 1970 році Ерік

Роджер Піанка (Eric Rodger Pianka) (1939 – 2022) сформулював 10 основних гіпотез про видове біорізноманіття, нині кількість концептуальних положень значно зросла. Чисельні оглядові фундаментальні публікації показують, що накопичення фактів в цій області екології набагато випереджає концептуальні узагальнення і багато з них знаходяться на стадії гіпотез. Фундаментальна праця кількох десятків авторів під назвою «Global Biodiversity Assessment» («Глобальна оцінка біорізноманіття») (1995) містить більше 1100 сторінок досить модернового тексту і сотні цитованих літературних джерел. Але ця праця не знімає багатьох питань щодо вивчення різноманітності, а навпаки, розширює області інтересів концептуальної диверсикології.

Першим використав в науковій літературі поняття і термін біорізноманіття (biological diversity) Г. Бейтс, описуючи свої враження в книжці «Натураліст на Амазонці». Дійсно, одним із факторів інтересу до проблеми біорізноманіття було і є вражаюче різноманіття проявів життя, особливо в тропіках. Одним із основних питань природознавства є: в чому сенс цього нескінченної різноманітності форм, які джерела біорізноманіття, які фактори його лімітують?

У цьому курсі лекцій зроблена спроба узагальнити екологічні концепції, що існують на сьогодні, гіпотези, постулати, закони, сентенції, пов'язані з концепціями біорізноманіття. Цей погляд на концептуальну диверсикологію як на частину концептуальної екології, що нині формується, не претендує на абсолютну повноту огляду проблеми, але зачіпає основні проблемні питання, багато з яких дискусійні.

Одним із фундаторів дослідження біорізноманіття був Роберт Гелмер Мак-Артур (7 квітня 1930 – 1 листопада 1972) – американський еколог канадського походження, що

справив значний вплив на багато галузей екології угруповань, екосистем та популяцій. Його вважають одним із засновників популяційної екології та концептуальної диверсикології. Роберт Гелмер Мак-Артур народився в Торонто, Онтаріо, в сім'ї Джона Вуда Макартура та Олів Тернер у 1930 році. Пізніше він переїхав до Марлборо, штат Вермонт, оскільки його батько перейшов з Університету Торонто до коледжу Марлборо. Роберт Мак-Артур отримав ступінь бакалавра з математики в коледжі Марлборо, а потім ступінь магістра з математики в Університеті Брауна в 1953 році. Будучи студентом Г. Евелін Гатчінсон, Роберт Мак-Артур отримав ступінь доктора філософії в Єльському університеті в 1957 році. Його дисертація була присвячена розподілу екологічних ніш між п'ятьма видами очеретянок у хвойних лісах штатів Мен та Вермонт. З 1957 по 1958 рік Роберт Мак-Артур працював постдоком разом з Девідом Леком. Роберт Мак-Артур був професором Пенсильванського університету з 1958 по 1965 рік та професором біології в Принстонському університеті з 1965 по 1972 рік. Він відіграв важливу роль у дослідженні екологічних ніш, разом з Е. О. Вілсоном він став співавтором «Теорії острівної біогеографії» (1967), роботи, що змінила саму науку біогеографію, сприяла розвитку екології угруповань та призвела до розвитку сучасної ландшафтної екології. Його акцент на перевірці гіпотез допоміг перетворити екологію з переважно описової галузі на експериментальну та сприяв розвитку теоретичної екології, в тому числі концептуальної диверсикології. У Принстоні Роберт Мак-Артур був головним редактором серії «Монографії з популяційної біології» та допоміг заснувати журнал «Теоретична популяційна біологія». Він також написав статтю «Географічна екологія: закономірності поширення видів» (1972), яка підсумовує значну частину його наукової роботи. Його було обрано до

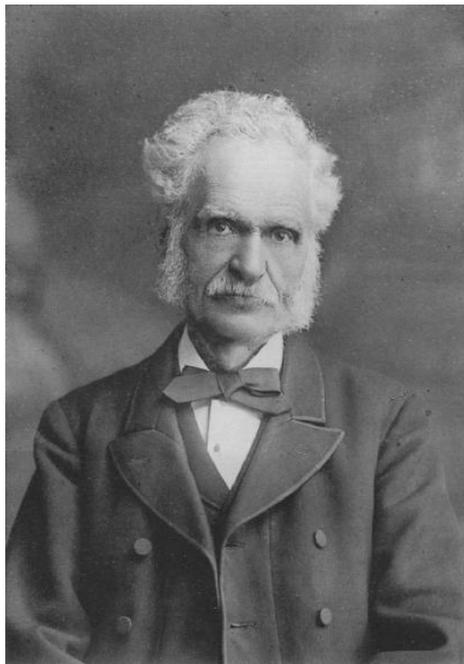
Національної академії наук у 1969 році. Роберт Мак-Артур помер від раку нирок у 1972 році. Роберт Мак-Артур у співпраці з Едвардом О. Вілсоном розробив впливову теорію острівної біогеографії, яка революціонізувала розуміння екологами видів та їхнього поширення. Їхня фундаментальна книга 1967 року «Теорія острівної біогеографії» запровадила концепцію динамічної рівноваги між темпами імміграції та вимирання як детермінантами видового багатства на островах. Вони також запропонували теорію R- та K-відбору, яка описує контрастні репродуктивні стратегії: R-відібрані види максимізують темпи зростання в непередбачуваних середовищах, тоді як K-відібрані види наголошують на ефективності та конкуренції в стабільних середовищах. Їхня теорія рівноваги була ретельно перевірена та загалом підтверджена емпіричними дослідженнями. Наприклад, дослідники підтвердили прогнози щодо впливу розміру острова та ізоляції на видове різноманіття за допомогою спостережень на архіпелагах, таких як Галапагоські острови, та експериментальних робіт на мангрових островах. Теорія також заклала основу для метапопуляційної та ландшафтної екології, розширивши свій вплив далеко за межі досліджень островів. Одним із важливих внесків в екологію Роберта Мак-Артура була його теорія екологічних ніш. У своїй статті 1967 року Роберт Мак-Артур і Річард Левінс формалізували концепцію граничної подібності, математично показавши, що існує верхня межа того, наскільки подібними можуть бути співіснуючі види у використанні ресурсів. Ця робота забезпечила теоретичну основу для розуміння умов, за яких можуть співіснувати види з екологічними нішами, що перекриваються. Раніше Роберт Мак-Артур емпірично продемонстрував поділ екологічних ніш у своїй новаторській статті 1958 року про співочих пташок (види роду *Dendroica*) у північно-східних лісах. Спостерігаючи за

тим, як різні види співочих пташок харчуються на різній висоті та частинах дерев, він навів один з перших чітких прикладів того, як диференціація екологічних ніш дозволяє видам співіснувати. Роберт Мак-Артур також зробив свій внесок у теорію розподілу чисельності видів своєю «моделлю зламаної палички», вперше запропонованою в 1957 році. Ця модель порівнює поділ ресурсів в екосистемі з розбиттям палички на шматки випадкового розміру, прогножуючи відносну чисельність видів у спільноті. Хоча пізніші моделі (наприклад, логарифмічно-нормальний розподіл) набули популярності, «модель зламаної палички» залишається знаковою в історії екологічної теорії. Роберт Мак-Артур був піонером у розробці математичних моделей динаміки споживач-ресурс, прагнучи пояснити, як взаємодія між видами формує екологічні угруповання. Він запропонував загальну основу для взаємодії споживач-ресурс, яка широко використовується теоретичними моделями сьогодні та є основою сучасної теорії співіснування. Він також використав свою модель, щоб продемонструвати, що збільшення кількості видів знижує стабільність спільноти, що стало попередником дебатів щодо гіпотези «біорізноманіття-стабільність». Одним з його ключових внесків було визначення принципу мінімізації динаміки споживач-ресурс. Він показав, що ці системи прагнуть мінімізувати величину, пов'язану з перекриттям ресурсів, забезпечуючи теоретичну основу для розуміння конкурентного виключення та співіснування. У співпраці з Майклом Розенцвейгом Роберт Мак-Артур допоміг розробити модель Розенцвейга-Мак-Артура на початку 1960-х років. Ця модель хижак-жертва включає функціональну реакцію II типу, де рівень споживання хижаком насичується зі збільшенням щільності жертви. Їхня модель примітна тим, що передбачає популяційні цикли у взаємодії хижак-жертва, які виникають через

затримку між зростанням здобичі та її споживанням хижаком. Ця робота залишається центральною для вивчення екологічної динаміки.

Ще одним фундатором концептуальної диверсикології був Рамон Маргалєф Лопес (Барселона, 16 травня 1919 — 23 травня 2004) – іспанський біолог та еколог. Він був почесним професором екології на факультеті біології Барселонського університету. Рамон Маргалєф, один із найвидатніших науковців Іспанії, працював в Інституті прикладної біології (1946 – 1951) та в Інституті досліджень рибальства, яким він керував у 1966 – 1967 роках. Він створив кафедру екології Барселонського університету, де підготував величезну кількість екологів, лімнологів та океанографів. У 1967 році він став першим професором екології в Іспанії. З 1954 по 1974 рік Маргалєф співпрацював з нью-йоркським журналом «Iberica». У 1957 році, завдяки перекладу англійською мовою його інавгураційної лекції як члена Барселонської Королівської академії мистецтв і наук «Теорія інформації в екології», він здобув світову аудиторію. Ще одна новаторська стаття «Про певні об'єднуючі принципи в екології», опублікована в «American Naturalist» («Американський природознавець») у 1963 році, та його книга «Перспективи в екологічній теорії» (1968), заснована на його гостьових лекціях в Чиказькому університеті, закріпили його як одного з провідних мислителів сучасної екології. Влітку 1958 року він був професором морської екології в Інституті морської біології (нині кафедра морських наук) Університету Пуерто-Ріко в Маягуесі та написав працю «Comunidades Naturales» («Природні угруповання»). Деякі з його найважливіших робіт включають застосування теорії інформації до екологічних досліджень та створення математичних моделей для вивчення популяцій. Серед його книг найвпливовішими є: «Природні спільноти» (1962),

«Перспективи екологічної теорії» (1968), «Екологія» (1974), «Біосфера» (1980), «Лімнологія» (1983) та «Теорія екологічних систем» (1991).



Генрі Волтер Бейтс
(Henry Walter Bates)
(1825 – 1892)

Він отримав багато наукових нагород, зокрема першу медаль премії А. Г. Хантсмана за успіхи у дослідженні моря, медаль Наумана-Тінемана від Міжнародного товариства лімнології (SIL), премію Рамона-і-Кахаля уряду Іспанії та золоту медаль Женералітату Каталонії (уряду Каталонії). У 2004 році уряд Каталонії заснував премію Рамона Маргалефа з екології, тоді як Асоціація наук лімнології та

океанографії заснувала премію Рамона Маргалефа за успіхи в освіті у 2008 році.

Як у же зазначалося вище, першим науковцем, хто вжив поняття «біорізноманіття» був Генрі Волтер Бейтс (8 лютого 1825 – 16 лютого 1892) – англійський натураліст і дослідник, який дав перший науковий опис мімікрії у тварин. Він став найбільш відомим завдяки своїй експедиції до тропічних лісів Амазонки разом з Альфредом Расселом Воллесом, що розпочалася в 1848 році. Воллес повернувся в 1852 році, але втратив свою колекцію на зворотному шляху, коли його корабель зазнав кораблетрощі в Атлантиці. Коли Бейтс повернувся додому в 1859 році після цілих одинадцяти років, він надіслав назад в Англію понад 14 712 видів (переважно комах), з яких 8000 були (за словами Бейтса) новими для науки. Генрі Бейтс описав свої висновки у своїй найвідомішій праці «Натураліст на річці Амазонка» (1863). Бейтсова мімікрія названа на його честь. Генрі Бейтс народився в Лестері в грамотній родині середнього класу. Однак, як і Воллес, Томас Генрі Гакслі та Герберт Спенсер, він отримував нормальну освіту приблизно до 13 років, а потім мусив стати учнем у майстра панчішно-шкарпеткових виробів. Генрі Бейтс вступив до Інституту механіки (там була непогана бібліотека), навчався у вільний час і колекціонував комах у лісі Чарнвуд. У 1843 році його коротка стаття про жуків була опублікована в журналі «Зоолог». Генрі Бейтс потоваришував з Воллесом, коли останній обійняв посаду викладача в Лестерській колегіальній школі. Воллес також став завзятим ентомологом (його першим інтересом були рослини). Генрі Бейтс в процесі самоосвіти читав ті ж книги, що читали в той час Воллес, Дарвін та Гакслі. Серед авторів, що справили на нього неабияке враження був Томас Роберт Мальтус з його працею про населення, Джеймс Хаттон і Чарльз Лайелл про геологію, «Подорож Бігля» Дарвіна і,

перш за все, анонімні «Залишки природної історії творіння» (Роберта Чемберса), які зробили теорію еволюції частиною повсякденного обговорення серед грамотних людей того часу.



ADVENTURE WITH CURL-CRESTED TOUCANS.

Генрі Волтер Бейтс в Амазонії. Карикатура того часу.

Генрі Бейтс також прочитав книгу Вільяма Г. Едвардса «Подорож річкою Амазонкою», і це викликало в нього мрію

про експедицію до цього регіону. У 1847 році Воллес і Бейтс обговорювали ідею експедиції до тропічних лісів Амазонки, плануючи покрити витрати, відправивши зібрані колекції назад до Лондона: там агент продавав би їх вигідно.

Двоє друзів, які вже були досвідченими ентомологами-аматорами, зустрілися в Лондоні, щоб підготувати експедицію. Перш ніж вирушити в експедицію, вони дослідили колекції з Амазонії, що зберігалися в Англії. Також вони зібрали «списки побажань» різних музеїв та приватних колекціонерів щодо результатів їх майбутньої експедиції. Бейтс і Воллес відпливли з Ліверпуля в квітні 1848 року, прибувши до Пари (нині Белен) наприкінці травня. Протягом першого року вони жили і працювали на віллі поблизу міста, збираючи птахів і комах. Після цього вони вирішили збирати колекції самостійно. Бейтс поїхав до Камети на річці Токантінс. Потім він рушив вгору по Амазонці, до Обідуша, Манауса і, нарешті, до Верхньої Амазонки (Солімоенс). Тефе був його базовим табором протягом чотирьох з половиною років. Його здоров'я зрештою погіршилося, і він повернувся до Британії в 1859 році, провівши майже одинадцять років на Амазонці. Він відправив свої колекції на трьох різних кораблях, щоб уникнути долі свого колеги Воллеса, який втратив всі свої колекції в 1852 році, коли його корабель згинув серед хвиль Атлантичного океану. Бейтс провів наступні три роки, пишучи свій звіт про подорож, книга «Натураліст на річці Амазонка» вважається одним з найкращих звітів про наукові експедиції. У 1863 році він остаточно облишив експедиції і оселився назавжди в старій добрій Англії, одружився із Сарою Енн Мейсон. З 1864 року він працював помічником секретаря Королівського географічного товариства (фактично, він був секретарем, оскільки цю керівну посаду обіймав джентльмен – представник аристократичного роду, якому не пасувало возитися з паперами). Бейтс продав свої

особисті колекції лускокрилих Фредеріку Дюкейну Годмену та Осберту Сальвіну та почав працювати переважно над жуками (вусачами, турунами та цициндідами). З 1868 по 1869 рік та в 1878 році він був президентом Лондонського ентомологічного товариства. У 1871 році його було обрано членом Ліннейвського товариства, а в 1881 році – членом Королівського наукового товариства. Він помер від бронхіту в 1892 році (сучасною термінологією це може означати емфізему легень). Значна частина його колекцій знаходиться нині в Музеї природної історії. Зібрані ним колекції потрапили в тому числі і до Музею природної історії, який на той час називався Британським музеєм (природної історії), та до приватних колекціонерів. Проте Бейтс все ще зберігав величезну приватну колекцію, яку продовжував досліджувати. Доля колекцій Бейтса після його смерті, згадується у «Спогадах» Едварда Клодда. По смерті Бейтса Воллес опублікував некролог про нього в журналі «Nature». Він описує статтю Бейтса 1861 року про мімікрію у метеликів Heliconiidae як «видатну та епохальну» з «чітким та зрозумілим поясненням», коротко називаючи її критиків «людьми, які не знають фактів». Потім він пише про внесок Бейтса в ентомологію, перш ніж пошкодувати, надзвичайно гіркими словами як для офіційного некролога, що «зайнятість та постійне напруження» «простої виснажливої офісної роботи» для Королівського географічного товариства без сумніву ... послабили його організм і скоротили його цінне життя». Генрі Бейтс був одним із групи видатних натуралістів-дослідників, які підтримували теорію еволюції шляхом природного добору (теорія Чарльза Дарвіна та Альфреда Рассела Воллеса, 1858). Робота Бейтса над амазонськими метеликами призвела його до розробки першого наукового пояснення мімікрії, особливо того виду мімікрії, який носить його ім'я: мімікрія Бейтса. Це мімікрія не отруйного виду комах, що імітує зовнішній вигляд

отруйного виду комах. Яскравим прикладом такої мімікрії, що можна побачити в садах помірного клімату, є дзюрчалки, які не мають жала, але імітують своїм зовнішнім виглядом жалких перетинчастокрилих. Така мімікрія не обов'язково має бути ідеальною, щоб покращити виживання неотруйного виду.

2. Концепція біорізноманіття.

«Різноманіття» - це поняття наявне постійно в процесі сприйняття та пізнання оточуючого світу. Світ різноманітний. Різноманітність – це одне з невід'ємних і найважливіших якостей світу сього. Під різноманітністю розуміють відмінність одних елементів або частин, одних явищ, їх проявів від інших. Різноманітні не тільки матеріальні об'єкти, але і прояви інтелектуальної діяльності людини.

Перша концепція різноманітності. Різноманітність – поняття універсальне, що застосовується на рівні хімічних елементів, молекул, клітин, тканин, органів, організмів, угруповань, екосистем.

Універсальність цього поняття визначається тим, що відмінності встановлюються між об'єктами різного характеру і походження. Вони можуть бути оцінені якісно, тобто по принципу «так» чи «ні», а також на тому чи іншому рівні і кількісно, тобто наскільки одні об'єкти відрізняються від інших.

Друга концепція різноманітності. Різноманітність – це поняття, яке має стосунок до розмаху мінливості або відмінностей між певними множинами або групами об'єктів.

Самі визначення різноманітності стосуються як окремих аспектів, так і претендують на універсальність.

Третя концепція різноманітності. Різноманітність являє собою сукупність типів відмінностей об'єктів світу

сього (універсуму) будь-якого простору (території, акваторії, планети), які виділяються на основі обраної міри.

Вибір цієї міри може бути різним, різноманітність по кількості і об'єму одиниць регіону або планети Земля може значно змінюватись і в загальних рисах векторизує в нескінченність.

Різнманітність, як універсальне поняття, являє собою сукупність елементів, що створюють певну цілісність, тобто систему.

В екології основним є системний підхід, тому дуже важливо для концептуальної диверсикології є наступний закон:

Закон необхідної різноманітності. Система не може складатися з однотипних елементів.

Система повинна складатися хоча б з двох або декількох не схожих між собою по своїм властивостям елементів. При цьому слід згадати **аксіому емерджентності**: Ціле завжди має особливі властивості, що відсутні в її частин. Таким чином, різноманітність найпростішої системи, що складається з двох різних елементів ($A \neq B$) буде визначатися властивості елементів А та В і особливими емерджентними властивостями системи АВ, при цьому сама система АВ може бути одним із елементів системи більш високого рівня.

Емерджентність (виникнення, поява нового) у теорії систем — наявність у будь-якої системи особливих властивостей, не властивих її підсистемам і блокам, а також сумі елементів, не пов'язаних системоутворюючими зв'язками; неможливість зведення властивостей системи до суми властивостей її компонентів.

Наприклад, вивчення окремих мурах навряд чи дасть об'єктивне уявлення про те, як влаштований мурашник. Зазвичай, ціле відрізняється від суми складових його елементів, а отже, сутнісна характеристика системи

складнодосяжна без висвітлення специфіки взаємодії між окремими її частинами. При цьому різні типи взаємодій можуть підкорятися дуже простим, однак міцно вкоріненим поведінковим практикам.

В еволюціоністиці виражається як виникнення нових функціональних одиниць системи, які не зводяться до простих перестановок уже наявних елементів. У ґрунтознавстві: емерджентною властивістю ґрунту є родючість. У медицині: емерджентними називають інфекційні хвороби, що раптово виникають і швидко поширюються великими територіями. Різновидом є також реемерджентні інфекції, що у світі з'являються повторно.

У деяких теоріях фізики частинок навіть такі базові структури, як маса, простір і час, розглядаються як явища, що виникають з більш фундаментальних концепцій, як-от концепція бозону Хігса або Теорія струн. У деяких інтерпретаціях квантової механіки сприйняття детерміністичної реальності, в якій усі об'єкти мають певну позицію, імпульс тощо, насправді є явищем, що виникає, причому справжній стан матерії описується замість хвильової функції, яка не потребує того, щоб мати єдину позицію чи імпульс.

Більшість самих законів фізики, як ми їх знаємо, схоже, виникли з часом, роблячи емерджентність найголовнішим принципом у Всесвіті й таким чином порушуючи питання про те, що може бути найважливішим законом фізики, з якого виникли всі інші. Хімію, у свою чергу, можна розглядати як нестандартну емерджентну властивість законів фізики. Біологія (разом з біологічною еволюцією) може розглядатися як невіддільна емерджентна властивість законів хімії. Аналогічно психологію можна розуміти як невіддільну емерджентну властивість нейробіологічних законів. Нарешті теорії вільного ринку

розуміють економіку як незвичайну емерджентну особливість психології.

Існує положення про те, що підтримка стабільності організму і біологічних систем надорганізменних рівнів інтеграції визначається здатністю запасати інформацію з навколишнього середовища в кількості не меншій числа зовнішніх порушень, що намагаються вивести систему з області виживання. Вважається, що в біологічних системах надорганізменних рівнів організації «носієм інформації» можуть бути показники якісно-кількісних співвідношень окремих компонентів.

Це положення має важливий наслідок: система управління, в тому числі і штучна система управління повинна мати різноманітність, що відповідає різноманітності системи, що управляється. Загалом це положення є дещо трансформованим **постулатом про передачу інформації Шеннона** (1963): Величина інформації, що передається повинна бути більшою за величину, що необхідна для компенсації «шуму». При всій теоретичній важливості і правильності цього закону, цей закон погано інтерпретується в реальних екосистемах. У першу чергу, в зв'язку з невизначеністю поняття інформації щодо екосистем. Вважається, що велику практичну цінність має уявлення, яке постулює зв'язок і адекватність різноманітності екосистем і різноманітності середовища.

Широта проблеми різноманітності при концептуальному підході робить необхідним виділення центральних ключових питань і завдань концептуальної диверсикології. В якості основних проблем А. Краточвіл (1999) виділяє визначення поняття різноманітності і проблему вимірювання різноманітності на різних рівнях організації живого.

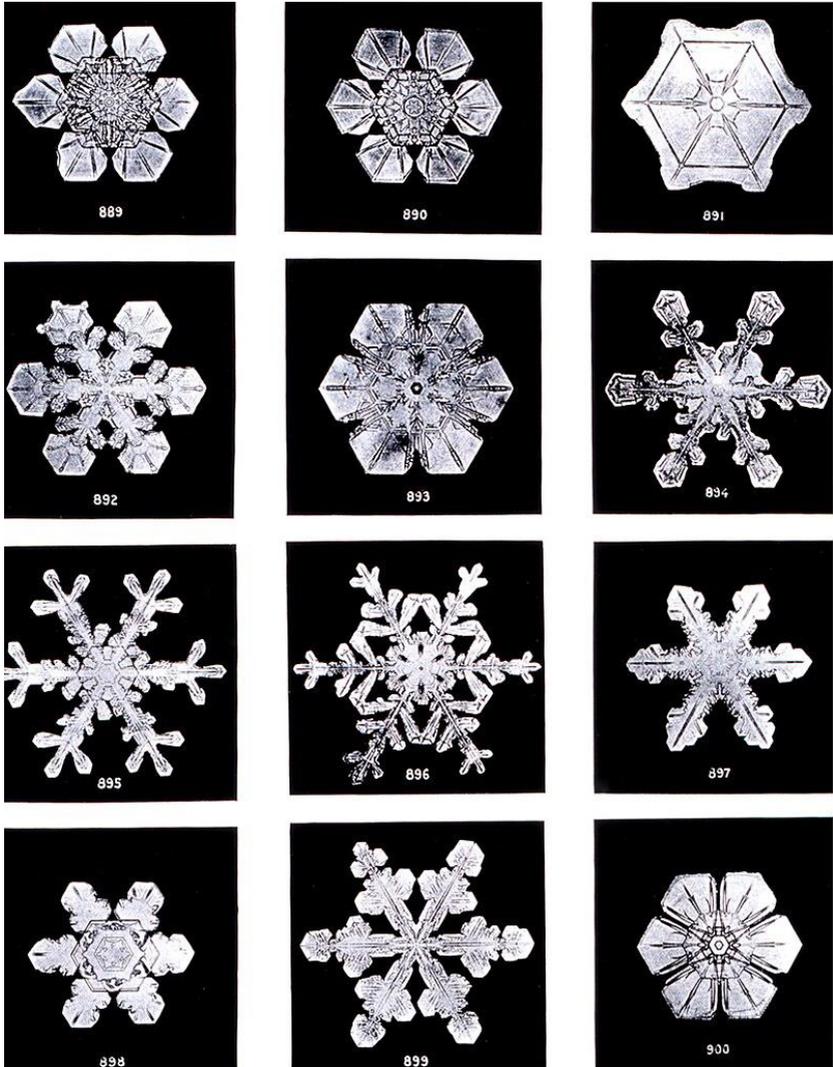


Рис. 1.1. Сніжинки, що формують складні симетричні візерунки, є прикладом емерджентності у фізичних системах.

Біорізноманіття – один з небагатьох загальнобіологічних термінів, формування якого закріплена на рівні міжнародної угоди.

Визначення біорізноманіття. Біорізноманіття означає варіабельність живих організмів з усіх джерел, що включають наземні, морські, інші водні екосистеми та екологічні комплекси, частиною яких вони є, це поняття включає в себе різноманітність в рамках виду, між видами та екосистемами.

З цього визначення можна виділити кілька основних аспектів біорізноманіття: воно охоплює всі прояви варіабельності живих організмів, у формуванні різноманітності беруть участь всі організми, що живуть в будь-яких частинах біосфери, різноманітність багатоярусна, ієрархічна, повинна мати власну структуру, що включає «різноманітність різноманітності».

Не дивлячись на міжнародну стандартизацію, поняття і визначення біорізноманіття продовжують формуватися і кількість дефініцій буде збільшуватись.

3. Поняття системи.

Система (від дав.-гр. σύστημα — «сполучення», «ціле», «з'єднання») — множина взаємопов'язаних елементів, що утворюють єдине ціле, взаємодіють із середовищем та між собою, і мають мету. Системою називають багато різноманітних понять, як фізичних (нервова система, транспортна система, система керування базами даних), так і логічних (банківська система, політична система, система рівнянь). У системному аналізі використовують різні визначення поняття «система». Зокрема, за В. М. Сагатовським, система — це скінченна множина функціональних елементів й відношень між ними, виокремлена з середовища відповідно до певної мети в межах визначеного часового інтервалу. Згідно з Ю. І.

Черняком, система — це відображення у свідомості суб'єкта (дослідника, спостерігача) властивостей об'єктів та їх відношень у вирішенні завдання дослідження, пізнання. Відома також велика кількість інших визначень поняття «система», що використовуються залежно від контексту, галузі знань та цілей дослідження. Множина — це сукупність спостережуваних або мислених об'єктів — елементів множини. За кількістю елементів розрізняють скінченні та нескінченні множини. Якщо X — елемент множини M , то записують $X \in (M)$. Дві множини M і N еквівалентні, якщо кожному елементу множини M точно відповідає елемент множини N і навпаки. Якщо всі елементи множини N є в M , то N — підмножина M тобто $N \in (M)$. Сукупність усіх неналежних N елементів M називають доповненням множини N . Об'єднання M і N — це множина, всі елементи якої належать або M , або N . Перетинання M і N уключає усі елементи, які належать як M , так і N . Система — це сукупність, яка створена із скінченної множини елементів. При цьому між елементами системи існують певні зв'язки. Можливі також системи, що мають ізольовані елементи (або групи елементів), котрі не мають зв'язків з іншими елементами системи. Елемент і система є відносними поняттями з точки зору системного підходу, основним принципом якого є концепція цілісного, неможливість зводити складне до простого, цілого до частини, наявність у цільному об'єкті таких властивостей та якостей, котрі не можуть бути наявні в його частинах. Системний підхід вимагає розглядати систему як частину надсистеми, з елементами котрої вона пов'язана, а окремі елементи системи можна в свою чергу розглядати як підсистеми. Елементом системи називають найпростішу складову частину системи, яку умовно розглядають як неподільну. Поняття неподільності є умовним та визначається залежно від конкретних завдань. Наприклад при дослідженні літака,

як системи, немає потреби враховувати атомну будову його елементів. Підсистемою називають складову частину системи, яка сама є системою. У сукупності елементи й підсистеми називають компонентами системи. Поділ системи на окремі елементи й підсистеми є неоднозначним та залежить від мети й конкретних завдань дослідження. Зв'язком називають співвідношення між компонентами системи, засновані на взаємозалежності і взаємообумовленості. Поняття «зв'язок» характеризує чинники виникнення й збереження цілісності та властивостей системи. З формального погляду зв'язок визначають як обмеження кількості ступенів вільності компонент системи. Зв'язок можна охарактеризувати за напрямом, силою, характером (видом). За першою ознакою зв'язки поділяють на спрямовані й неспрямовані. За другою — на сильні та слабкі. Іноді для цього вводять шкалу сили зв'язків для конкретного завдання. За характером (видом) вирізняють зв'язки підпорядкування, породження (генетичні), рівноправні (байдужі), управління. Деякі з цих класів можна поділити більш детально: наприклад, зв'язки підпорядкування можуть бути типу «рід — вид», «частина — ціле»; зв'язки породження — типу «причина — наслідок». Зв'язки можна класифікувати також за місцем розташування (внутрішні й зовнішні), спрямованістю процесів у системі в цілому чи в окремих її підсистемах (прямі і зворотні) та за деякими більш конкретними ознаками. Зв'язки в конкретних системах можуть бути одночасно охарактеризовані за кількома з названих ознак. Метою системи називають її бажаний майбутній стан. Залежно від стадії пізнання об'єкту, етапу системного аналізу, у цей термін вкладають різний зміст — від ідеальних устремлень, що виражають активну свідомість окремих осіб або соціальних систем, до конкретних цілей-результатів. У першому випадку можуть формулюватися

цілі, досягнення яких є неможливим, але до яких можна безупинно наближатися. У другому — цілі мають бути досяжними в межах певного інтервалу часопростору і формулюються іноді навіть у термінах кінцевого продукту діяльності. Часто розрізняють суб'єктивні та об'єктивні цілі. Суб'єктивна ціль — це суб'єктивний погляд дослідника (керівника, власника) на бажаний майбутній стан системи. Об'єктивна ціль — це майбутній реальний стан системи, тобто стан, до якого буде переходити система при заданих зовнішніх умовах і керівних впливах. Суб'єктивні й об'єктивні цілі системи у загальному випадку можуть розрізнятися. Зокрема, вони не збігаються, якщо система є погано дослідженою або якщо суб'єкт, який визначає цілі, недостатньо обізнаний із закономірностями функціонування системи чи ігнорує їх. Структурою системи називають сукупність необхідних і достатніх для досягнення цілей відношень (зв'язків) між її компонентами. При цьому в складних системах структура відображає не всі елементи та зв'язки між ними, а лише найістотніші, що мало змінюються при поточному функціонуванні системи й забезпечують існування системи та її основних властивостей. Структура характеризує організованість системи, стійку упорядкованість її елементів і зв'язків. Структурні зв'язки є відносно незалежними від елементів і можуть виступати як інваріант при переході від однієї системи до іншої, переносячи закономірності, виявлені й відбиті у структурі однієї з них, на інші. Структура системи характеризує внутрішню організацію, порядок і побудову системи, тобто структура — це сукупність елементів і співвідношення (зв'язків) між ними. Якщо $E = \{e^1, e^2, \dots, e^n\}$ є множина елементів, а $R = \{r^1, r^2, \dots, r^n\}$ — множина співвідношень (зв'язків), то структура $Str = \{E, R\}$ є множиною, яка складається з E й R . Стан системи — це сукупність значень її параметрів (властивостей) у певний

момент часу. Його визначають або через вхідні впливи й вихідні сигнали (результати), або через макропараметри, макровластивості системи (тиск, швидкість, температура, уставний фонд тощо). Якщо система здатна переходити з одного стану до іншого, то говорять, що вона має певну поведінку. Цим поняттям користуються, коли не відомі закономірності (правила) переходу з одного стану до іншого. Тоді зазначають, що система має якусь поведінку, та з'ясовують її характер, механізми, алгоритми тощо. Рівновага — це здатність системи за відсутності зовнішніх впливів, що збурюють (чи при постійних впливах), зберігати свою поведінку як завгодно довго. Під стійкістю стану системи розуміють ситуацію, коли малим змінам зовнішніх впливів відповідають малі зміни вихідних параметрів системи чи її властивостей. Поняття розвитку, як і поняття рівноваги та стійкості, характеризує зміну стану системи в часі. Воно допомагає пояснити складні термодинамічні й інформаційні процеси у природі та суспільстві. Вирізняють еволюційний та стрибкоподібний (революційний) розвиток. У першому випадку характеристики з часом змінюються повільно, структура системи залишається незмінною. У другому — спостерігаються різкі стрибкоподібні зміни окремих параметрів системи, можуть змінюватися її будова й характер зв'язків між компонентами. Адаптацією називають процеси пристосування системи до зовнішнього середовища, унаслідок яких підвищується ефективність її функціонування. Ці процеси можуть супроводжуватися зміною структури та характеристик системи. Функціонування системи задається її структурою, яка повністю визначає спосіб функціонування. Відносно замкнута система з конкретною структурою функціонує однозначно. З іншого боку, функціонування не визначає структуру однозначно, тому що одна і та ж функція може

бути реалізована різними структурами. Оточення (навколишнє середовище) системи теоретично включає все, що не входить в цю систему, реальне довкілля, до якого входять: геосфера, атмосфера, біосфера (з людьми), техносфера, астросфера. Вхід – це зовнішнє відношення навколишнього середовища до системи, тобто «навколишнє середовище - система». Сукупність усіх входів становить узагальнений вхід як вектор окремих дій, зв'язків (відносин) та (або) параметрів стану (операндів). Вихід – це зовнішнє відношення системи до навколишнього середовища, тобто «система – навколишнє середовище». Сукупність усіх виходів може бути зведена до узагальненого виходу (вектору виходу). Входи і виходи системи включають усі види зв'язків з навколишнім середовищем: бажані й небажані (завади), зв'язки матеріального (S), енергетичного (E) та інформаційного (I) характеру.

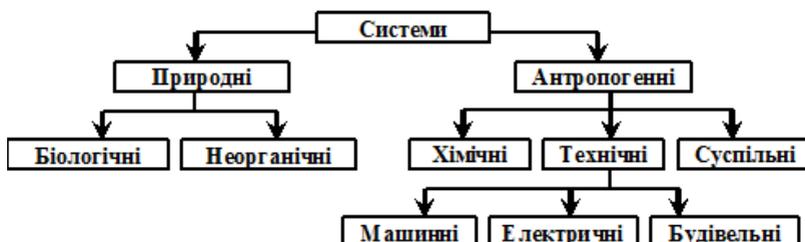


Рис. 2.1. Розподіл систем за їх походженням.

Різновиди систем. Мікросистема (англ. *microsystem*, нім. *Mikrosystem*) – матеріальна система з мікрочастинок (атомів, нуклонів); Макросистема (англ. *macrosystem*, нім. *Makrosystem*) – фізична система, що складається з макротіл. У процесі вивчення можна виділити:

- **Абстрактні системи** – є продуктом людського мислення. Це поняття, категорії, гіпотези, теорії;

- **Матеріальні системи** поділяють на: закриті і відкриті, статичні і динамічні (детерміновані і випадкові).

За рівнем випадковості системи поділяють на:

- **Детерміновані** — рух і розвиток системи повністю зумовлений і не піддається випадковості, а складові частини взаємодіють точно;
- **Випадкові** — рух і розвиток системи є випадковим і розглядається як імовірний процес, неможливо точно передбачити, як вона буде поводити себе в будь-яких заданих умовах.

За внутрішньою побудовою системи поділяють на:

- **Відкриті системи** — системи, які постійно обмінюється речовиною і енергією з зовнішнім середовищем (Л. фон Бергаланфі);
- **Закриті системи** — системи, в яких застосовується лише інформація, яка характеризує внутрішні зміни системи і блок управління є складовою частиною тієї системи, якою він управляє.

За складністю системи поділяються на:

- **Прості системи** — мають невелику кількість взаємопов'язаних елементів і нерозгалужену структуру, виконують найпростіші функції, стан і динамізм цих систем легко описувати і аналізувати;
- **Складні системи** — характеризуються розгалуженою структурою і великою кількістю взаємопов'язаних елементів. Такі системи можуть мати декілька різних структур, опис їх стану можливий;
- **Дуже складні системи** — системи, які неможливо детально і точно описати, тому що для опису потрібно більше часу ніж той, який витрачається системою між змінами її стану, або рівень знань може бути недостатнім

для розкриття суті зв'язків системи. Зв'язки з іншими поняттями та дисциплінами

Системи вивчає та використовує знання про системи і системність світу системологія, технічні та інформаційні системи управління та моделювання (математичне, інформаційне, технічне) відносять до кібернетики, системи-об'єкти та їх класифікацію розглядає систематика, системи та системне проектування розробляються в межах інженерних напрямків та спеціалізації технічних дисциплін, соціальні та політекономічні системи розглядають на синтетичних рівнях відповідних продуктивних напрямків. Штучне виділення об'єктів розгляду на рівні псевдосистем є методологічним прийомом для можливості адекватного модельного опису на системному рівні формалізованого опису об'єктів за функціональними ознаками. Будь-який неелементарний об'єкт можна розглянути як підсистему цілого (до якого відноситься даний об'єкт), виділивши в ньому окремі частини і визначивши взаємодії цих частин, службовців якої-небудь функції.

Елементи системи. Елемент системи — це технічний об'єкт, що входить до складу системи або підсистеми, і який при вирішенні конкретної сукупності задач недоцільно далі розбивати на частини. Наприклад, в складі підсистем приводу виконавчих органів в багатьох випадках доцільно виділити такі основні елементи: електродвигуни, зубчаті колеса, вали, осі, підшипники, виконавчий орган. Під зовнішнім середовищем розуміють сукупність об'єктів технічного або природного характеру, що не входять до складу системи і володіють певними властивостями і параметрами, взаємодія з якими повинна враховуватися при вирішенні поставлених задач. Наприклад, для очисного вузькозахоплювального комбайна як зовнішнє середовище виступає людина-оператор, що безпосередньо керує вийманням вугільного пласта, шар по-роди, який вміщає

вугільний пласт, вибійний конвеєр і мережа електропостачання. При зміні масштабу завдань, що ставляться, система, що вивчається може розглядатися як підсистема або елемент більш складної системи, а підсистема або навіть елемент – як система. Відповідно змінюється і сукупність об'єктів зовнішнього середовища.

Властивості систем. Пов'язані з цілями та функціями. Ефект синергії – односпрямованість (або цілеспрямованість) дій компонентів посилює ефективність функціонування системи. Пріоритет інтересів системи ширшого (глобального) рівня перед інтересами її компонентів (ієрархічність). **Емерджентність** — цілі (функції) компонентів системи не завжди збігаються з цілями (функціями) системи. **Мультиплікативність** — і позитивні, і негативні ефекти функціонування компонентів в системі мають властивість множення, а не додавання. Цілеспрямованість — діяльність системи підпорядкована певній цілі. Альтернативність шляхів функціонування та розвитку. **Робастність** — здатність системи зберігати часткову працездатність (ефективність) при відмові її окремих елементів чи підсистем. Пов'язані зі структурою. Цілісність — первинність цілого по відношенню до частин: появи у системи нової функції, нової якості, органічно впливають зі складових її елементів, але не властивих жодному з них, взятому ізольовано. **Неадитивність** — принципова незвідність властивостей системи до суми властивостей складових її компонентів. Структурність — можлива декомпозицію системи на компоненти, встановлення зв'язків між ними. Ієрархічність — кожен компонент системи може розглядатися як система (підсистема) ширшої глобальної системи. Якщо лінійна динамічна система, описувана системою диференціальних рівнянь першого порядку із сталими коефіцієнтами, достатньо велика (складається з 10 або більше змінних) та її

зв'язність менше 13% (критична зв'язність), то можна сказати, що така система майже стійка. Якщо її зв'язність більша 13%, вона майже нестійка. Коли ступінь організованості системи не дуже високий або навіть низький через неузгодженість та нецілеспрямованість взаємодії елементів системи, потенціал системи дорівнює або менше суми потенціалів складових елементів. При цьому зникає інтегративна властивість системи («системність»), відтак система вже не існує. У добре організованій системі взаємодії структурних елементів взаємоузгоджені, цілеспрямовані та синхронізовані на досягнення спільної мети. Чим вища **взаємоузгодженість** дій елементів у системі, тим вища її організованість і тим більше перевищує потенціал системи суму (суперпозицію) потенціалів усіх складових елементів (підсистем). Такий ефект називають емерджентністю. Пов'язані з ресурсами та особливостями взаємодії із середовищем.

Комунікативність — існування складної системи комунікацій із середовищем у вигляді ієрархії. Взаємодія і взаємозалежність системи і зовнішнього середовища.

Адаптивність — прагнення до стану стійкої рівноваги, яке передбачає адаптацію параметрів системи до мінливих параметрів зовнішнього середовища (проте «нестійкість» не у всіх випадках є дисфункціональною для системи, вона може виступати і як умови динамічного розвитку).

Надійність — функціонування системи при виході з ладу однієї з її компонент, збереженість проектних значень параметрів системи протягом запланованого періоду.

Інтерактивність. **Інтегративність** — наявність системоутворюючих, системозберігальних факторів.

Еквіфінальність — здатність системи досягати станів, що не залежать від вихідних умов і визначаються тільки параметрами системи.

Спадковість. **Розвиток** — характеризує зміну стану системи у часі. Це поняття

допомагає пояснити складні термодинамічні й інформаційні процеси у природі та суспільстві. Порядок. Самоорганізація.

4. Поняття про інформацію.

Інформація (від лат. *informātiō* «роз'яснення, уявлення, поняття про що-небудь» ← *informare* «надавати вигляд, форму, навчати; мислити, уявляти») — відомості незалежно від форми їх подання. Американський вчений-інформатик Ентоні Дебонс описує інформацію як «усвідомлення стану навколишнього світу і фізичні прояви, які його формують». Незважаючи на широку поширеність, поняття інформації залишається одним із найбільш дискусійних у філософії та науці, а термін може мати різні значення у різних галузях людської діяльності. Норберт Вінер: Інформація — це не матерія і не енергія, інформація — це інформація. Визначень інформації існує безліч:

- Інформація – це відомості про предмети, факти, ідеї і т. ін., якими можуть обмінюватися люди в рамках конкретного контексту;
- Інформація – це відомості щодо фактів, подій, речей, ідей та понять, які у певному контексті мають конкретний зміст;
- Інформація – це відомості про суб'єкти, об'єкти, явища та процеси;
- Інформація – це документовані або публічно оголошені відомості про події та явища, що відбуваються у суспільстві, державі та навколишньому природному середовищі
- Інформація – це будь-які відомості та/або дані, які можуть бути збережені на матеріальних носіях або відображені в електронному вигляді.

У своєму первісному значенні «інформація» — відомості, що передаються людьми усним, письмовим або

будь-яким іншим способом (за допомогою умовних сигналів, технічних засобів і т. ін.); з середини ХХ століття термін «інформація» перетворився на загальнонаукове поняття, що включає обмін відомостями між людьми, людиною та автоматом, автоматом та автоматом; обмін сигналами в тваринному та рослинному світі; передачу ознак від клітини до клітини, від організму до організму (наприклад, генетична інформація); одне з основних понять кібернетики. Інформація може бути універсальною — поданою у вигляді символів і знаків, суб'єктивною — у вигляді значення, яке надають символи, або поєднувати їх.

Лекція II. Оцінка і вимірювання біорізноманіття.

Питання:

1. Поняття життя.
2. Проблематичність визначення поняття життя.
3. Життя як функція негативної ентропії.
4. Життя як інформаційна система.
5. Ознаки живої матерії.
6. Поняття ентропії.
7. Рівні біорізноманіття.
8. I закон видового багатства.
9. II закон видового багатства.
10. III закон видового багатства.
11. IV закон видового багатства.
12. Індекс Шеннона-Маргалефа-Мак-Артура.
13. Постулат двокомпонентності.
14. Вирівненість біосистеми.
15. Постулат нормального розподілу.
16. Постулат інформаційної інтерпретації.
17. Постулат накопичення інформації.
18. Отримання інформації.

19. Постулат визначення.
20. Постулат множення.
21. Індекс Глізона.
22. Індекс Маргалєфа.
23. Індекс Менхінка.
24. Індекс Пілу.
25. Індекс Сімпсона.
26. Індекс Реньї.

Одне із визначень біорізноманіття звучить так: Біорізноманіття - це загальні відмінності, варіації, варіабельність, складність і багатство життя на Землі. На сьогодні існує більше 15 визначень поняття біорізноманіття. У загальних рисах вони мало відрізняються від визначення, що наведене вище. Сам предмет концептуальної диверсикології такий, що від нього важко очікувати вузьких і дуже конкретних визначень. Загалом визначення проблематично. якщо визначення «різноманітності», «різноманіття» досить однозначне, то визначення «біологічне» «біо-» досить проблематичне, бо наразі немає чіткого і однозначного визначення що таке «життя», що це за феномен у Всесвіті, що таке «живе» і чим воно принципово відрізняється від мертвого.

1. Проблема визначення поняття «життя».

Життя (Biota) — це явище, що є сукупністю основоположних загальнобіологічних ознак (метаболізму, гомеостазу, зростання, розвитку, відповіді на подразнення, розмноження, еволюції тощо), які притаманні живим істотам та відрізняють їх від неживих предметів. Життя визначається як стан існування матерії, найвизначнішими рисами якого є обмін речовин, самооновлення та самовідтворення. Вивчення властивостей життя здійснює наука біологія, яка покликана з'ясувати ґрунтовні закони

його існування та безперервності у часі. Життя — це спосіб існування дієвих настанов з улаштування матерії. Якщо такі закладені приписи виконуються – тоді цей перебіг подій називається життєдіяльністю. Життю не обов'язково притаманні такі властивості як: метаболізм, гомеостаз, ріст, розвиток, відповідь на подразнення, розмноження, еволюція на певному відрізку існування. Наприклад, заморожені організми, віруси поза клітинами, насіння до пророщення не мають цих властивостей, але обов'язково містять у собі вказівки до їх виконання, за сприятливих умов. Життя на Землі з'явилося приблизно 3,8 млрд років тому. Існує кілька припущень виникнення земного життя, з яких найрозповсюдженішою є гіпотеза самозародження. Припускається, що перші організми були побудовані винятково на основі РНК – гіпотеза світу РНК – без участі ДНК та білків, які розвинулись згодом впродовж еволюції. Єдина відома на сьогодні форма життя ґрунтується на полімерах чотиривалентного карбону, де діяльну частину становлять білки, структурну та енергетичну — вуглеводи та жири, відтворювальну — нуклеїнові кислоти. Живі організми разом із середовищем їх існування утворюють складні устрої — екосистеми, які у планетарному вимірі об'єднуються у біосферу із широтною та висотною зональністю. На сьогоднішній день (2026 рік від Різдва Христового), відомою є лише одна біосфера – земна. Лише передбачається можливість існування біосфер на інших дуже далеких планетах. Термін життя у різних значеннях вживається у філософії та релігії, які, зокрема, стосуються тлумачень буття, свідомості, сенсу життя, сутності Бога або Богів, душі, життя після смерті та інше. На сьогоднішній день (2025 рік від Різдва Христового) не існує єдино-прийнятого розуміння сутності Життя. Тлумачення визначення життя дуже різняться у природничих та математичних науках, у філософії та релігіях. Уявлення про

саме життя, його походження та розвиток настільки відмінні у різних напрямках суспільної свідомості, що часто призводять до запальних обговорень. Тепер досі триває суперечка між креаціоністами та еволюціоністами, суть якої полягає у розбіжності між баченнями походження, розвитку та сутності життя. Різні природничі науки дають відмінні тлумачення Життя, однак, більшість сходиться на кількох основоположних ознаках живої матерії, які окреслюють життя як процес.

Життя — це функція негативної ентропії. Життя є явищем, яке властиве відкритим або безперервним системам, що здатні самочинно знижувати власну внутрішню ентропію за рахунок речовин або вільної енергії, отриманих з довкілля і згодом виділеної у вигляді продуктів життєдіяльності. З точки зору біофізики живий об'єкт відрізняється від неживого тим, що здатен обмінюватись теплом і матерією із довкіллям. Завдяки цьому усуваються суперечності, які виникають у разі опису живої системи за допомогою другого закону термодинаміки — ентропія ізольованих систем повинна зростати, проте, зростання або сталість ентропії притаманне лише адіабатичним системам, які не обмінюються теплом із середовищем, а живі системи є відкритими системами. Життя — це переважання процесів синтезу над процесами розпаду, пул енергоспоживаючих процесів зміни речовини і інших об'єктів фізичної хімії, в яких помітні два цикли (у часопросторі): цикл регенерації необхідних речовин; цикл регенерації механізму регенерації речовини.

Життя – це хімічна хвиля - багатовимірний каталітичний циклічний хімічний процес. У кожен момент часу її існування, званий часом життя, в кожному окремому ланцюзі реакції на будь-якому рівні масштабу розгляду (від молекул до класів живих організмів) присутні три матеріальні елементи: ресурс, каталізатор та результат. Елементи

взаємодіють один з одним в певних тимчасових фазах. Коливанням є концентрації речовин. Кожен результат є ресурсом для наступної ланки взаємодії — хвилі концентрацій речовин. Життя виникло, коли в процесі спонтанної хімічної ланцюгової каталітичної реакції однієї з ниток кінцевий результат виявився тотожним одному з власних ресурсів (ресурсом одного з попередніх поколінь). Всі циклічні хімічні реакції протікають без втрат інформації нескінченно довго — внаслідок чого хімічне життя генотипу вважається нескінченним. У комплексному потоці хімічних хвиль виникає ентропійне загасання, що приводить до необхідності смерті для окремих циклів хвилі (окремі молекули, клітини, організми).

Життя — це особлива форма існування матерії, яка виникла на певному етапі її існування й характеризується процесами метаболізму. Життя є біологічним явищем, якому притаманні: внутрішня структурованість, власний метаболізм, здатність до розмноження, спадковість та підтримка внутрішнього гомеостазу. Вивченням властивостей життя займається наука біологія, яка покликана з'ясувати фундаментальні закони його існування та безперервності у часі. Зокрема життя визначають як безперервний процес обміну матерією та енергією між організмом та довкіллям, і здатністю його (організму) до самовідтворення. Часто-густо, життя визначають як існування білкових тіл, однак, сутність виключно білкового життя була відкинута після відкриття неклітинних організмів, складених лише із єдиної молекули нуклеїнової кислоти, а також висунення Гіпотези світу РНК для пояснення виникнення самого життя.

Життя — це інформаційна структура з пам'яттю, що використовує власну внутрішню мову — систему сигналів, властивостей і методів, не пов'язана з конкретним матеріальним носієм і здатна без втрат інформації

переміщуватися від одного матеріального носія до іншого, репродукуючись без втрат.



Рис. 1.2. Платон та Аристотель – фундатори двох наукових шкіл, що абсолютно по різному розуміли сам феномен «життя».

Життя — це комплексний процес, ключовою частиною якого є реакція матричного синтезу (синтез білків).

Бачення поняття «Життя» у філософії є дуже різним, що залежить від різних течій та напрямків цієї науки. Часто-густо, філософські концепції життя діаметрально відрізняються одна від іншої, ототожнюючи його із ідеальним існуванням, що має божественний початок; наділяючи рисами живого і неживі об'єкти; спрощуючи сутність явища життя до механічних моделей; обмежуючи рамками: органічне походить лише від життя; наділяючи усе живе розумом та здатністю до мислення тощо.

Механіцизм. Життя повною мірою може бути виміряне та пояснене з точки зору руху матерії та фізичних законів. Механіцисти спрощували сутність життя як явища, а здебільшого розглядали окремі живі організми як механічні конструкції.

Віталізм. Живими можуть вважатися лише органічні форми існування матерії, які якісно відрізняються від неживої природи. Все живе характеризується цілеспрямованістю формування своїх же життєвих сил (гомеостаз та розмноження). Віталізм у багатьох аспектах перегукується із теологічними уявленнями про життя та живу природу.

Віталізм спирається на ідею фундаментального поділу органічних і неорганічних матеріалів, і переконання, що органічний матеріал може бути отриманий лише із живих істот. Цей постулат був спростований у 1828 році, коли Фрідріх Велер синтезував сечовину з неорганічних речовин. Це так званий синтез Велера, який вважається відправною точкою сучасної органічної хімії.

Органіцизм. Поняття життя є синтезом механіцизму та віталізму. З одного боку, життя можна описати з позицій фізичних та хімічних вимірювань, а з іншого — живі істоти

мають властивості, які непритаманні неживим об'єктам. Конкретні властивості життя виникають від складності самого живого організму і закладеної у ньому програми (генетичні особливості).

Гілозоїзм. Вбачає прояви життя в у неживій матерії. Античні гілозоїсти наділяли матеріальний всесвіт життям і свідомістю, населяючи їх духами та уособлюючи природу. Сучасні гілозоїсти вважають, що усі процеси у живій та неживій природі відбуваються за єдиним шаблоном, незалежно чи то будь-яка дискретна зміна, чи то підтримання тенденції. Геккель стверджував про існування єдності органічної та неорганічної природи і визначення їхніх властивостей фундаментальними законами буття. Представники аргентино-німецької нейробіологічної традиції наполягали, що будь-яка частина природи здатна поводити себе логічно та економічно, що є надрозумовою властивістю світу. Архітектор Крістофер Олександр висунув теорію Живого Всесвіту, де життя розглядається як широко розповсюджена структура, яка охоплює також і усі неживі об'єкти, зокрема будівлі.

Панпсихізм. Наділяє неживу природу не тільки рисами життя, а й свідомістю, уособлюючи її. Панпсихізм має декотрі риси схожості із анімізмом та гілозоїзмом, які лягли у його основу. Загалом панпсихісти стверджують, що Земля і Всесвіт є єдиним живим організмом, наділеним свідомістю, розумом і здатністю до мислення. Природа існує у вигляді безлічі окремих думок, які об'єднані в єдиний задум. Деякі течії панпсихізму вказують на різний ступінь розвитку свідомості у різних частин природи, відповідно не усі живі чи неживі об'єкти здатні до самоусвідомлення.

Ознаки живої матерії. Усі живі організми характеризуються низкою ключових параметрів, за якими їх

відрізняють від неживих об'єктів. Зокрема, сюди приналежні такі критерії живої матерії:

Внутрішня структурованість. Живим організмам притаманна упорядкованість внутрішніх структур та процесів. Структурованість будови проявляється у наявності окресленої клітинної (у клітинних форм життя) будови та її внутрішніх органел і компартментів з розподілом між ними упорядкованих, почергових метаболічних шляхів і циклів. У неклітинних нуклеїнових форм живих організмів структурованість проявляється у впорядкованості комплексів нуклеїнових кислот (віроїди, транспозони) з білками та цукрами (віруси). У білкових неклітинних форм життя — четвертинною структурою білків (пріони).

Метаболізм — це комплекс безперервних біохімічних перетворень — біологічного окислення (аеробне, анаеробне) органічних речовин, з вивільненням енергії, котра використовується для підтримання процесів життєдіяльності та побудови організму.

Гомеостаз — це властивість живого організму підтримувати стабільність внутрішньої структурованості та процесів метаболізму.

Розмноження — це біологічний процес, за допомогою якого утворюються нові живі організми.

Спадковість — це здатність живої матерії передавати від батьків до нащадків основні ознаки зовнішньої та внутрішньої будови, біохімічних особливостей і фізіологічних функцій.

Подразливість — це здатність живого організму переходити зі стану фізіологічного спокою у діяльний стан у відповідь на дію будь-якої сили, яку називають подразником, процес дії цієї сили — подразненням, а відповідь на нього — біологічною реакцією.

Адаптація — це індивідуальна або групова властивість живих організмів, що проявляється у вигляді реакції у поведінці організму, перебудові фізіологічних процесів або набутті нових анатомічних структур, які розвинулись за певний проміжок часу (недовгочасний або у процесі еволюції) таким чином, що підвищили виживання та репродуктивний успіх конкретного організму або виду.

Еволюція — це групова властивість живих організмів до їхнього історичного безупинного розвитку, що проявляється у якісних та кількісних змінах генофонду популяцій, набутті нових адаптацій, утворенням та вимиранням видів, перетворенням екосистем та біосфери.

2. Ентропія.

Ентропія (S) — фізична величина, яку використовують для опису термодинамічної системи, та є однією з основних термодинамічних величин. Ентропія є функцією стану термодинамічної системи і широко використовується в термодинаміці, в тому числі технічній (аналіз роботи теплових машин і холодильних установок) і хімічній (розрахунок рівноваги хімічних реакцій). Твердження про існування і зростання ентропії та перелік її властивостей складають зміст другого закону термодинаміки. Значущість цієї величини для фізики обумовлена тим, що поряд з температурою, її використовують для опису термічних явищ і термічних властивостей макроскопічних об'єктів. Ентропію також називають мірою хаосу. У статистичній механіці ентропія є широкою властивістю термодинамічної системи. Вона тісно пов'язана з кількістю Ω мікроскопічних конфігурацій (відомих як мікростани), які відповідають макроскопічним величинам, що характеризують систему (наприклад, її об'єм, тиск і температура). Ентропія виражає число Ω різних конфігурацій, яке може прийняти система, визначена

макроскопічними змінними. За припущенням, що кожен мікростан однаково ймовірний, ентропія S є натуральним логарифмом кількості мікростанів, помножених на сталу Больцмана. Макроскопічні системи зазвичай мають дуже велику кількість Ω можливих мікроскопічних конфігурацій. Наприклад, ентропія ідеального газу пропорційна кількості молекул газу N . Кількість молекул у двадцяти літрах газу за кімнатної температури та атмосферному тиску, дорівнює приблизно числу Авогадро. Другий закон термодинаміки говорить, що ентропія ізольованої системи ніколи не зменшується з часом. Ізольовані системи стихійно розвиваються до термодинамічної рівноваги, стану з максимальною ентропією. Неізольовані системи, такі як організми, можуть втратити ентропію за умови, що ентропія їхнього середовища зростатиме щонайменше на таку кількість, щоби загальна ентропія зростала. Тому загальна ентропія у Всесвіті зростає. Ентропія — це функція стану системи, тому зміна ентропії системи визначається її початковим і кінцевим станами. В ідеалізації того, що процес є оборотним, ентропія не змінюється, тоді як незворотні процеси завжди збільшують загальну ентропію.

Оскільки це визначається кількістю випадкових мікростанів, ентропія пов'язана з кількістю додаткової інформації, потрібної для точного визначення фізичного стану системи, враховуючи її макроскопічну специфікацію. З цієї причини часто говорять, що ентропія є вираженням безладу, або випадковості системи, чи відсутності інформації про неї. Концепція ентропії відіграє центральну роль в теорії інформації.

3. Визначення ентропії

Ентропія S (en — в, всередину і $trope$ або $tropos$ — звернення, шлях; у цілому — звернення всередину) — функція стану термодинамічної системи, диференціал якої є

повний диференціал dS_0 у оборотних процесах, який дорівнює відношенню елементарної кількості підведеної ззовні теплоти δQ_0 до абсолютної температури тіла (системи) T .

$$dS_0 = \delta Q_0 / T$$

Нерівноважні процеси в ізольованій системі супроводжуються зростанням ентропії, вони наближають систему до стану рівноваги, в якому S максимальна. Поняття ентропія введено в 1865 Р. Клаузіусом. Як вказано вище, ентропія є функцією стану термодинамічної системи. Це означає, що ентропія залежить від декількох незалежних параметрів, які однозначно визначають стан термодинамічної системи, але вона не залежить від того, яким шляхом був досягнутий цей стан.

Серед величин, що визначають стан системи, ентропія посідає особливе положення. Вона вирізняється своєю абстрактністю, фізичний зміст її не впливає безпосередньо з математичного виразу і не піддається простому інтуїтивному уявленню. Він може бути з'ясований при розгляді різних незворотних фізичних, хімічних, ядерних, біологічних та інших процесів, наприклад: тертя, електронагрів, нерівноважний теплообмін, дифузія, дисипація (розсіювання) енергії.

Слід зазначити, що робилися численні спроби уточнити фізичний сенс ентропії, які засновані на пошуках аналогій з іншими величинами, більш доступними безпосередньому сприйняттю. Наприклад, якщо уявити собі елементарну роботу як добуток сили на елементарне переміщення, то робота буде аналогом кількості тепла, сила — аналогом абсолютної температури, а переміщення — аналогом ентропії. В іншому варіанті елементарна робота може бути представлена добутком тиску на елементарний об'єм. В цьому випадку аналогом ентропії буде об'єм. Такі порівняння штучні і їхня користь для інтерпретації ентропії

вельми сумнівна. Також неспроможна аналогія ентропії з теплоємністю тіла. Порівняємо вираз для питомої ентропії (тобто ентропії одиниці маси)

$$ds = \delta q/T$$

з виразом питомої теплоємності

$$c = \delta q/dT$$

Подібність тут в однаковій розмірності: обидві величини є кількість тепла, віднесена до одиниці маси і одиниці температури. Однак, у формулі теплоємності температура входить в диференціальній формі, і її можна вимірювати в будь-якій температурній шкалі, а в разі ентропії — фігурує абсолютна температура T .

Якщо теплоємність можна уявити як кількість тепла, необхідного для нагрівання тіла масою 1 кг на один градус (Цельсія або Кельвіна), то ентропія по своїй суті являє собою ступінь незворотності, неідеальності реального термодинамічного процесу, міру дисипації (розсіювання) енергії, міру інфляції (знецінення) енергії в сенсі її придатності для перетворення в роботу. (Останнє твердження справедливо для звичайних систем з позитивною абсолютною температурою і не виконується в незвичайних системах з негативною абсолютною температурою). Прирощення ентропії різних речовин при їх нагріві від абсолютного нуля до заданої температури можна обчислити, якщо знати теплоємність цих речовин за усіх температур, теплові ефекти й температури усіх фазових переходів у цьому інтервалі температур. Ейнштейн уявляв кристалічне тіло у вигляді системи незалежних гармонічних осциляторів, внаслідок чого частоти обчислювалися по формулі:

$$V = 1/2\pi \sqrt{ke/\mu}$$

де ke — силова стала осцилятора (різна для різних речовин), μ — приведена маса осцилятора. Рівномірний розподіл енергії по ступеням вільності відповідає моделі

кристалічного тіла. Таким чином, кожний атом у кристалі є трьохвимірний гармонічний осцилятор із шістьма ступенями вільності. Це призводить до двохкратного перевищення теплоємностей кристалів теплоємностей ідеальних газів, які мають лише три ступеня вільності (поступальний рух). М. Планк висловив припущення, яке пізніше назвали аксіомою, відповідно до якої: "ентропія правильно утвореного кристалу будь-якої індивідуальної речовини (простої речовини або сполуки у чистому вигляді) за абсолютного нуля дорівнює нулю.

У 1877 році Людвіг Больцман зрозумів зв'язок між ентропією системи та кількістю можливих «мікростанів» (мікроскопічних станів), якими може реалізуватися макроскопічний стан із заданими властивостями. Розглянемо, наприклад, ідеальний газ у посудині. Мікростан визначений як положення та імпульси кожного атома, з яких складається система. Братимемо до уваги тільки ті мікростани, для яких: (I) розташування всіх частинок не виходить за межі посудини, (II) загальна енергія газу, що визначається як сума кінетичних енергій атомів, дорівнює певній величині. Больцман постулював що

$$S = k_B \ln \Omega$$

де константа $k_B = 1,38 \cdot 10^{-23}$ Дж/К відома тепер як стала Больцмана, а Ω є числом мікроскопічних станів, можливих у заданому макроскопічному стані. Цей постулат, відомий як принцип Больцмана, може розцінюватися, як початок статистичної механіки, яка описує термодинамічні системи, використовуючи статистичну поведінку компонентів, із яких вони складаються. Принцип Больцмана пов'язує мікроскопічні властивості системи (Ω) з однією з її термодинамічних властивостей (S).

Згідно з визначенням Больцмана, ентропія є функцією стану. Більш того, оскільки (Ω) може бути тільки

натуральним числом (1,2,3...), ентропія повинна бути додатною — виходячи з властивостей логарифма.

У разі дискретних станів квантової механіки підрахунок кількості станів не викликає проблем і проводиться звичайним чином. Складніше підрахувати кількість станів у рамках класичної механіки, в рамках якої мікроскопічний стан системи описується координатами q_i ; p_i окремих частинок, що пробігають неперервні значення. Для підрахунку станів у класичних системах фазовий простір розбивають на невеликі комірки із об'ємом, який відповідає зведеній сталій Планка. В такому випадку

$$S = k_B \ln 1/(2\pi\hbar)^s \int \prod dq_i dp_i,$$

де s — число незалежних координат, \hbar — зведена стала Планка, а інтегрування проводиться по об'єму фазового простору, який відповідає певному макроскопічному стану. Згідно з визначенням Больцмана, ентропія є функцією стану. Більш того, оскільки (Ω) може бути тільки натуральним числом (1,2,3...), ентропія повинна бути додатною — виходячи з властивостей логарифма.

4. Термінологія визначень різних рівнів біорізноманіття.

Існуючі терміни, що стосуються до визначення самого поняття біорізноманіття мають певні визначені особливості і відображають різні аспекти біорізноманіття.

Біологічне різноманіття — частина загального різноманіття в природі, що має стосунок до живих організмів та до їх підсистем.

Біотичне різноманіття — частина загальної різноманітності в природі, що має відношення до біологічних систем надорганізмального рівня.

Біорізноманіття — об'єднує попередні дві категорії.

Середовищне різноманіття — різноманітність систем життя, може включати біологічні елементи, що є середовищем для інших організмів.

Екосистемне різноманіття – різноманітність, що включають біотичні, біозалежні і неживі елементи.

Біосферне різноманіття – різноманітність в масштабах екосистем гідросфери, аеросфери, біосфери Землі.

Різнманітність біосфер – різноманітність між біосферами, які гіпотетично можуть існувати в числі більшим на одиницю, на сьогодні рівна нулю, бо інші біосфери невідомі.

Слід звернути увагу на перекривання цих понять. Перекривання біологічного і біотичного різноманіття очевидне, оскільки надорганізменні системи базуються на організмі як на основному елементі. Перекривання областей біорізнманіття, а точніше біотичного і середовищного різноманіття створює нову область – екосистемного різноманіття. Доволі поширене найбільш «пряме» уявлення про біорізнманіття як про число видів організмів у певному часопросторі (чи то гіперпросторі, чи гіперчасопросторі). На цьому підході базуються деякі аксіоматичні закони видового багатства:

I закон. Видове багатство регіонів, областей залежить від процесів видоутворення, вимирання, імміграції та еміграції.

II закон. Число видів, їх різноманітність зростає від високих широт до низьких.

III закон. Число видів зростає зі збільшенням площі обмежених оселищ, наприклад островів.

IV закон. Для більшості груп організмів існує широкий градієнт видового різноманіття в залежності від географічного положення і умов середовища.

Однією з важливих проблем диверсикології є оцінка і вимірювання біорізнманіття. Першим кроком до оцінки може бути графічне зображення видової різноманітності, що побудоване на основі залежностей між числом видів і

числом особин, що живуть в певному часопросторі. Графічний аналіз має дві переваги перед показниками: вирівнюються відмінності щодо величини проб, не висувуються ніякі гіпотези про характер математичних залежностей. Вимірювання біорізноманіття через число елементів системи, наприклад через число видів організмів не завжди коректне, бо воно залежить від розмірів досліджених оселищ. Тому було запропоновано низку індексів біорізноманіття, в яких число видів нормується по іншим характеристикам.

$$d_1 = S/\log A \quad (1.1)$$

$$d_2 = S/\log N \quad (1.2)$$

$$d_3 = S-1/\log N \quad (1.3)$$

$$d_4 = S/\sqrt{N} \quad (1.4)$$

$$d_5 = S/1000 \quad (1.5)$$

Де: d – біорізноманіття; A – площа дослідної ділянки; S – число видів; N – чисельність особин.

Оскільки число видів, переважно, зростає зі збільшення площі дослідної ділянки, вважається, що цей простір можна обмежити такою площею, де ділянка різкого зростання кривої числа видів змінюється на поступове (в рамках логістичної залежності). Помітно, що всі ці індекси мають різні розмірності і відрізняються по величині, коли наявні однакові характеристики вибірки. Результати аналізу важко співставляти. Нині в літературі існують кілька десятків індексів біорізноманітності, але цілком можна визнати найпоширенішим так званий індекс Шеннона, який мав би називатися в екології індексом Маргалефа-Мак-Артура.

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i \quad (1.6)$$

де: p_i – частота або відношення значимості i -того елемента (виду) до загальної значимості n елементів (видів).

Наприклад, чисельність або біомаса i -того виду до сумарної чисельності або біомасі угруповання.

Переважно індексом H (без штриху) позначають кількість інформації в повній кінцевій сукупності, біорізноманітність «на особину» - H' (з штрихом). Але в багатьох роботах індекс Шеннона позначається H . Тут буде таке ж позначення.

Не дивлячись на недоліки цього індексу, який різні автори критикували зва «примітивність і відсутність будь-яких суворих обмежень», і те, що ця функція абсолютно не відповідає всім вимогам, які висувають до подібних показників, багато авторів визнають, що на його використанні базуються широкі емпіричні узагальнення. І з цим, безумовно, слід погодитись. Але, багато аналогій, що пов'язані із застосуванням цього індексу дійсно мало обґрунтовані, а екологічна його інтерпретація при всій широті використання ще не до кінця розроблена. Перевагою цього індексу є те, що чітко визначаються компоненти біорізноманітності, що вимірюється – багатство елементів системи (видове, фенотипічне, екоморфна та ін.) і вирівнюваність, тобто рівномірність представленості елементів системи по якійсь ознаці (відношення, частоти, ймовірності p_i).

Постулат двокомпонентності: Різноманітність системи визначається двома характеристиками – багатством елементів і відносною їх представленості по вибраній ознаці.

Використання логарифму з основою 2 призводить до отримання результату в бітах, наприклад на особину, грам біомаси або джоуль енергії. Цілком можливо використання інших основ логарифму, але, при цьому слід брати до уваги відношення між величинами.

Основа логарифму	Одиниця вимірювання	Коефіцієнт перекладу значення логарифмів для отримання значень Н у бітах
2 (\log_2)	біт	-
10 (\lg)	децит	3,3219
e (\ln)	ніт	1,4426

Не зовсім ясна екологічна інтерпретація результатів розрахунків – середня різноманітність на особину. Якби ми користувалися такими показниками значимості, як біомаса в одиницях маси, чи енерговміст біомаси, то інтерпретація є ще більш складною. Формально, згідно з теорією інформації, мова йде про ймовірність того, що випадково взята особина буде належати до і-того виду. Чим вище рівномірність розподілу особин по видам, тим вище ця ймовірність і вище різноманітність, середня різноманітність на особину. Під час рівноімовірних подій, тобто рівної імовірності вилучення особини для всіх видів біорізноманіття буде максимальним і визначатися тільки числом видів.

$$H_{\max} = \log_2 S \quad (1.7)$$

Де S – число елементів (видів).

Оцінка максимальної біорізноманітності показує, що діапазон її не такий вже й великий:

Число елементів	Максимальна біорізноманітність (біт/елемент)
4	2,000
10	3,322
100	6,643
1000	9,965
1500000	20,515

Використання логарифму призводить до того, що збільшення числа елементів системи зростає на 2 порядки (наприклад, від 4 до 100), біорізноманіття збільшується всього в 3 рази. Максимальне біорізноманіття для системи в 1000000 елементів, що на рівні з числом видів у біосфері Землі складає 20,5 біт/елемент. Якщо врахувати, що максимальне біорізноманіття відповідає малоймовірному абсолютно рівномірному розподілу значимості і ця ймовірність знижується при збільшенні числа елементів, то в реальній ситуації навряд чи можна очікувати високих значень індексу Шеннона. Наприклад, видове біорізноманіття реальних угруповань навряд чи буде більше 6 – 7 біт/екз. Порівняння цих двох показників – максимального значення біорізноманіття і реального може дати нам важливу інформацію про систему, а саме: в якому в співвідношенні представлені елементи системи, наскільки вирівняні ці показники. Вирівненість (equitability, evenness) являє собою відношення реального біорізноманіття системи до максимального значення від 0 до 1.

$$J = H/H_{\max} \quad (1.8)$$

Вирівненість буде тим меншою, чим вище домінування 1 елементу системи. Це можна виявити і під

час порівняння між собою ймовірностей $p_1, p_2, p_3, \dots, p_n$, аранжуючи їх. Але показники вирівненості використовують всю інформацію про розподіл особин по видам і дозволяє уникнути довільності при встановленні числа найбільш ясно домінуючих видів. Максимальних значень індекс Шеннона досягає при відсутності значного домінування, що може бути сформоване як положення про нормальний розподіл індексу H :

Постулат нормального розподілу: Нормальний розподіл здійснює екстремум такого функціоналу, як ентропійний показник (H).

Необхідно відмітити, що індекс Шеннона – далеко не єдиний індекс, що заснований на відносній значимості, імовірносних показниках. Приклади інших індексів біорізноманіття:

$$PIE = 1 - \sum p_i^2 \quad (1.9)$$

$$S_\lambda = 1/(\sum p_i^\lambda) \quad (1.10)$$

$$S_H = \exp\{-\sum p_i \log p_i\} \quad (1.11)$$

Перевага індексу Шеннона для вимірювання біорізноманіття пов'язана з концепцією його інформаційного вмісту. Перевага використання логарифму з основою 2 також пов'язане зі співпадінням інформаційної одиниці – біт.

Постулат інформаційної інтерпретації. Інформаційна інтерпретація ентропійного індексу Шеннона полягає в тому, що біорізноманіття трактується як припадаюча на одну особину кількість інформації, що укладена в розподілі по видам, особинам або енергії по трофічним зв'язкам.

Постулат накопичення інформації. Для організму, популяції, угруповання характерно накопичення інформації, про що свідчить збільшення вільної енергії.

Інформація в найбільш загальному розуміння цього поняття – це відображення матеріального та ідеального світів за допомогою певних знаків і сигналів.

Отримання інформації – це усунення невизначеності відносно певного об'єкту. Кількість невизначеності прямує до нескінченності, але реально ми вимірюємо її отриманою інформацією: невизначеності було стільки, скільки отримано інформації. Великою є інформативність «неймовірних» фактів. В якості прикладу визначення інформації: можна взяти будь-який текст, наприклад фрагмент з книги Алімова А. (2000) «Елементи теорії функціонування водних екосистем». У результаті підрахунку зустрічальності літер української абетки і проміжків між словами визначаємо ймовірності, на основі цього вираховуємо H в бітах на знак. У рядку в середньому 59 знаків. При ймовірностях p від 0,01 до 0,18 знаходимо, що різноманітність H нашої вибірки рівна 3,871 біт/знак. Максимальна різноманітність рівна 4,247 біт/знак, вирівненість рівна 0,911. Після підрахунку середнього числа рядків на сторінці (40) і числа сторінок (147) отримуємо загальну інформацію 1342,9 Кбіт. Здійснення такої ж операції з англійським текстом Краточвіла (1999) дає дуже схожі результати: $H = 3,910$ біт/знак; $H_{\max} = 4,322$ біт/знак, $J = 0,905$. Інформація на весь текст (стаття в збірнику *Biodiversity in ecosystems*, 32 сторінки, середнє число рядків на сторінці – 73, число знаків в рядку – 73) склала 347, 1 Кбіт. Це доволі формальний приклад має багато спільного зі застосуванням індексів для оцінки біорізноманіття, що засновані на функціях ймовірності. Як і особини різних видів, знаки абетки у своїх комбінаціях підлягають певним закономірностям (які можуть бути нам невідомі і найчастіше невідомі), утворюють слова, що несуть певний зміст. Більш об'ємні тексти, як і більш об'ємні угруповання живих істот, мають більшу сумарну інформацію. Але

результати підрахунків на основі співвідношення ймовірностей зустрічальності знаків і отримання інформації під час прочитання тексту не одне і те ж. Тут мова має йти не кількість, а про якість інформації. І тут також бачимо певні аналогії з вивченням біорізноманітності. При цьому сучасна теорія інформації не володіє методами для оцінки якості інформації, хоча в біології це має вирішальне значення. Кількість інформації, ефекти малих об'ємів інформації в біологічних системах можуть бути дуже значимими, аналогічно тому, як один біт інформації – заміна червоного кольору світлофора на зелений – викликає переключення транспортних потоків.

В угрупованні з великою кількістю видів і відносно невеликою представленістю кожного виду виявлення видової належності кожної випадково взятої особини усуває значну невизначеність, тобто високоінформативне. При цьому необхідно врахувати, що це не характеристика даного виду, а всієї системи, всього угруповання. У сосновому лісі очевидна велика ймовірність зустріти саме сосну лісову (*Pinus sylvestris* L.), і висока ймовірність цієї події (оскільки саме цей вид тут домінує) малоінформативна, тому біорізноманіття такого угруповання невисоке.

Поняття інформації втратило вже свій доволі вузький початковий сенс як щось, що пов'язане з повідомленням, знанням, вибором, характеризуючи квантову міру збільшення впорядкованості стану систем.

Постулат визначення. Під час визначення (вимірювання) різноманітності приймається, що ймовірності p_i не залежать від їх характеристик, властивостей елементів систем.

Очевидно, що біотичних угрупованнях та інших біосистемах цей постулат не чинний. Наприклад, при схожості відносної чисельності (n/N) види можуть сильно відрізнятися по розмірам, а значить і по біомасі. Крім того,

обговорюючи проблеми вимірювання біорізноманіття виникають складності, які створює невизначеність рослинної індивідуальності. Не зовсім коректно порівнювати по одній шкалі такі різні по розміру біооб'єкти як трав'янисті рослини і дерева. Труднощі створюють також колоніальні форми, облік яких в одиницях чисельності може бути взагалі неможливим. Не виключено, що вирішити проблему може хіба що усереднення індексів біорізноманіття, що отримані під час розрахунків різних характеристик. Формально підхід до результатів вимірювання в одиницях біт/екз., біт/г і таке інше відкриває звабливу перспективу оцінити загальне біорізноманіття угруповань в одиницях біт/м² або біт/м³.

Постулат множення. Інформація всього біоценозу або його частини в одиниці часопростору рівна інформації на один елемент (особину, одиницю біомаси), помножену на кількість елементів.

При не дуже виразній математичній правомірності подібної оцінки слід відмітити, що показники насиченості варіюють значно, а показник H, навпаки, доволі слабо, тому вимірювання сумарної інформації будуть відображати коливання чисельності біомаси.

Отже, для оцінки біорізноманіття використовують такі основні індекси:

Індекс Шеннона:

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

$$\text{де: } p_i = \frac{x_i}{\sum_{i=1}^n x_i}$$

де p_i – число особин певного виду у вибірці;

Індекс Глізона:

$$J = \frac{N}{\ln(p_i)}$$

Індекс Маргалефа:

$$J = \frac{N-1}{\lg(p_i)}$$

Індекс Менхініка:

$$J = \frac{N}{\sqrt{p_i}}$$

Індекс Пілу:

$$J = \frac{H}{\lg N} = \frac{H}{H_{\max}}$$

Індекс Сімпсона:

$$\lambda = \sum_{i=1}^R p_i^2$$

Де R – кількість видів.

Індекс Ренї:

$$H^g = \frac{1}{1-g} \ln \left(\sum_{i=1}^R p_i^g \right)$$

Не сама по собі різноманітність груп продуцентів, консументів і редуцентів разом з різноманітними елементами абіотичного середовища створюють екосистему, а їх взаємодоповнюючі функції. На основі принципів комплементарності слід розглядати не тільки загальні питання, пов'язані з направленістю диверсогенезу, а також і характер укладення екологічних ніш, різноманітність життєвих стратегій, структури популяцій.

Лекція III. Індеси біорізноманіття як показники ентропії біосистем.

Питання:

1. Постулат суттєвості.
2. Закон надлишковості системних компонентів при мінімумі варіантів організації.
3. Постулат надлишковості як передумови стійкості.
4. Постулат універсальності надлишковості біосистем.
5. Поняття голорізноманіття.
6. Концепція надлишковості.
7. Постулат надлишковості інформації.
8. Постулат мінімального біорізноманіття.
9. Принцип субсистемної організації екосистем.
10. Постулат слабкої взаємодії.
11. Принцип Мьобіуса-Петерсенковського.
12. МР-біоценотичний градієнт.

13. Принцип праски.
14. Постулат невизначеності.
15. Постулат складності.
16. Постулат біосистем.
17. Постулат про пряму залежність стійкості біосистем від їх різноманітності.
18. Правило конструктивної емерджентності.
19. Принцип екологічної комплементарності.

Концепція біорізноманіття не ставить якихось обмежень щодо предмету дослідження, в її основі лежить ідея голорізноманітності, тобто повної різноманітності, необмеженої важливості всіх елементів, що складають різноманітність. Але не можна не погодитись з наступним постулатом: **Постулат суттєвості:** В екосистемі не всі зв'язки суттєві. Тому немає ніякої необхідності вивчати їх всіх.

1. Інформація та біомаса

Інформація набагато сильніше корелює з біомасою, аніж з біорізноманіттям, що теж розраховується по біомасі. Якщо коефіцієнт кореляції між інформацією та біомасою складає 0,98, то між інформацією та біорізноманіттям всього 0,31.

Це відбувається внаслідок того, що біомаса вносить більш вагомий вклад у мультиплікативну функцію в порівнянні з біорізноманіттям. Індекс Шеннона називають ще ентропійним індексом. Але не слід перебільшувати екологічне значення деякої подібності. Згідно другого закону термодинаміки в ізольованих системах ентропія зберігає постійні значення для зворотних процесів і досягає максимуму під час термодинамічної рівноваги. Фізичний сенс ентропії полягає в тому, що вона є мірою

молекулярного хаосу. Зростання ентропії відображає дезорганізацію системи.

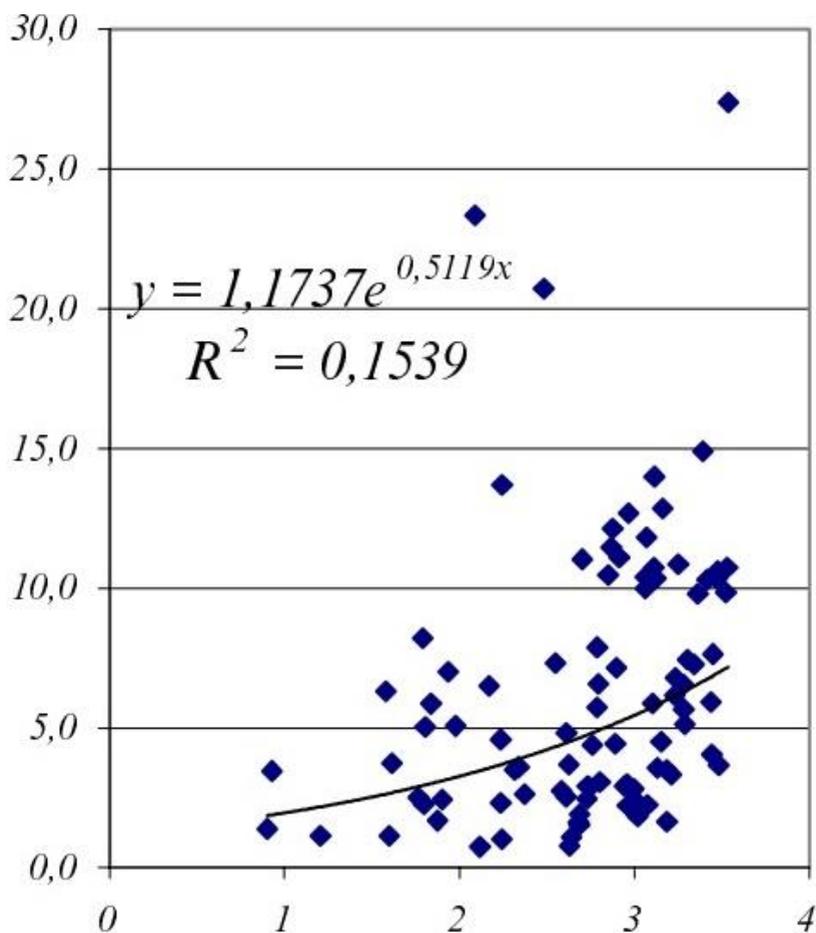


Рис. 1.3. Залежність інформації угруповання фітопланктону водойми-охолоджувача Криворізької ГРЕС (1991 рік), що розрахована по біомасі від видової різноманітності Нв. По горизонталі біт/мг, по вертикалі біт/л (Протасов А., 2002).

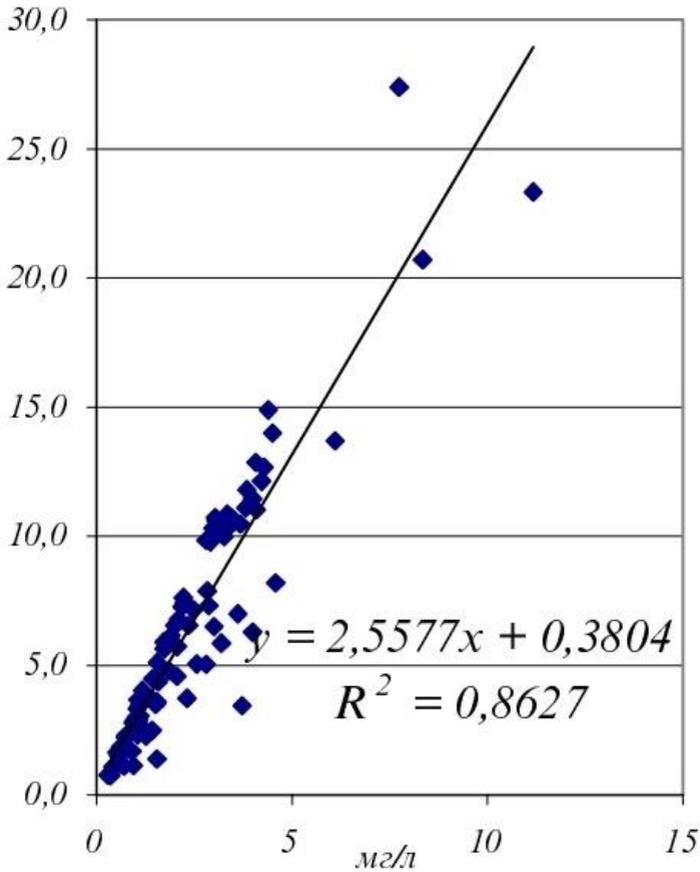


Рис. 2.3. Залежність інформації угруповання фітопланктону водойми-охолоджувача Криворізької ГРЕС (1991 рік) від біомаси (Протасов А., 2002).

Наприклад, якщо в m камерах знаходиться n молекул у випадковій кількості в кожній, то подальші процеси їх переміщення можуть гіпотетично завершитись двома крайніми станами: молекули рівномірно розподіляються по всім камерам (в кожній буде n/m молекул) або всі молекули

будуть знаходитись в одній камері (в 1 камері буде n молекул, в інших 0 молекул).

Згідно з принципами визначення термодинамічної ймовірності перший процес має найбільшу ймовірність, а другий – найменшу, тобто ентропія другого стану мінімальна, а першого – максимальна. Найбільш впорядкованому стану відповідає мінімальна ентропія, і цей стан термодинамічно найменш імовірний. Таким чином, ентропія є характеристика стану системи.

Поняття ентропії являє собою вже не тільки фізичну концепцію, але і частину світоглядних уявлень, на основі чого і робляться найширші аналогії. Ще Геракліт висловив положення: «Змінюючись всі речі прямують до спокою». З постулатів термодинаміки слідує, що відмінне від «стану спокою», «теплової смерті», максимуму ентропії стан повинен підтримуватись затратами енергії. У фізиці зв'язок ентропії з імовірністю стану системи означає зв'язок ентропії з кількістю інформації. Ентропія – це кількісна міра недоліку інформації в системі. Збільшення інформації пов'язане зі зменшенням ентропії і навпаки. Еквівалентність інформації та ентропії не більш дивна, ніж еквівалентність маси та енергії по Ейнштейну. Цей взаємний зв'язок означає, що за отримання інформації потрібно платити збільшенням ентропії. Застосування ентропійного індексу Шеннона для визначення видового біорізноманіття угруповання показує тільки відносну насиченість (імовірність) виявлених видів організмів у певній вибірці (пробі). Якщо є рівне число видів біорізноманіття вище там, де розподіл відносної насиченості (чисельності) більш рівномірний. Формально можна провести аналогію розподілу видів в угрупованні з розподілом молекул в об'ємах. Але екологічні аналогії тут дуже сумнівні. Емпірично корисним є постулат про те, що відома функція вимірювання біорізноманіття, яка була

запропонована Маргалєфом-Мак-Артуром формальна аналогічна інформаційній функції Шеннона, яка в свою чергу, аналогічна ентропійній функції. Загальносистемні аналоги не завжди доречно використовувати для аналізу конкретних біотичних угруповань. Широке використання індексу Шеннона в екології на сьогодні визначається тим, що на основі достатньо однотипних вимірювань біорізноманіття отримано велику кількість емпірично важливих залежностей. Відбувається те необхідне накопичення фактів, яке започаткує нові парадигми. Сама концепція біорізноманіття не ставить якихось обмежень щодо предмету досліджень, більше, в її основі лежить ідея голорізноманітності, тобто повної різноманітності, необмеженої важливості всіх елементів, що складають різноманітність. Але неможливо не погодитись з наступним постулатом:

Постулат суттєвості. В екосистемі не всі зв'язки суттєві. Тому немає ніякої необхідності детально вивчати всі зв'язки.

З цього слідує, що навіть приблизні знання про основні взаємодії і зв'язки більш важливі, аніж точні знання про множину окремішностей. Це положення цілком узгоджується із законом надлишковості системних компонентів.

Закон надлишковості системних компонентів при мінімумі варіантів організації: Динамічна система прямує до відносної надлишковості основних своїх складових при мінімумі варіантів організації.

Але невірно надлишковість ототожнювати з несуттєвістю, тобто надлишковість елементів є обов'язковою умовою надійності системи. А значить, Закон надлишковості можна доповнити наступними постулатами:

Постулат надлишковості як передумови стійкості. Підвищення біорізноманіття по компоненті багатства

елементів може призвести до надлишковості, наявності деяких несуттєвих елементів у чинних умовах. Надлишковість, виражена в «підвищеному» біорізноманітті по компоненті багатства елементів, є передумовою стійкості системи при зміні умов.

Постулат універсальності надлишковості біосистем. Надлишковість є початковою та універсальною властивістю всіх біосистем, що забезпечує їх існування, пристосування та еволюцію.

Здатність до надійного функціонування в умовах, що постійно змінюються обумовлена надлишком підсистем, якостей, інформації.

Таким чином, вимірювання біорізноманіття може проводитись «на сьогодні», по найбільш суттєвим компонентам в конкретних умовах середовища і «на перспективу» з врахуванням малозначних в цей момент елементів. Як бачимо, це не протирічить ідеї голорізноманіття. Крім того, різноманітність елементів і зв'язків між ними по їх значимості – це теж частина загального різноманіття системи. Важливість надлишковості підтверджена чисельними прикладами з екоморфології, екології, тому висновок про її роль у функціонуванні біосистем є цілком обґрунтована.

Концепція надлишковості. Стійкість угруповань базується на надлишковому біорізноманітті.

Виникає питання: чи не породжує концепція надлишковості проблему «поганого біорізноманіття» (bad diversity)? Навряд чи можна погодитись з думкою Пучковського С. В. (1994): «Ідею Вернадського про тиск життя також можна звести до надлишковості живої матерії». Надлишкове біорізноманіття повинно певним чином регулюватися, в цьому випадку доводиться визнати існування диференціації ємності середовища для ненадлишкових елементів та для надлишкових. Але це не

може бути єдиним шляхом регулювання. Проводячи аналогії між біорізноманіттям та інформацією, де важливі не тільки кількість, але і «цінність», якісні оцінки, слід звернути увагу на принцип надлишковості.

Постулат надлишковості інформації. Цінність інформації може бути визначена рівнем її надлишковості, найбільш цінними є ненадлишкові елементи. Зниження числа надлишкових сигналів підвищує цінність інформації.

З цього постулату слідує взаємозв'язок кількісного вираження інформації і якісного.

Постулат мінімального біорізноманіття. Мінімальне біорізноманіття визначається числом (багатством) і співвідношенням ненадлишкових, істино суттєвих елементів.

По ходу еволюції цінність інформації зростає, це означає, що все більше число елементів біорізноманіття стають надлишковими. Це ще раз підкреслює значення голорізноманіття і потенційної важливості «несуттєвих» елементів. При цьому постулат суттєвості не втрачає свого методологічного значення.

Оцінюючи біорізноманіття необхідно враховувати **принцип субсистемної організації екосистем**: Екосистеми виявляють таку структуру зв'язків, яка призводить до існування підсистем, сильно пов'язаних в середині себе і взаємодіючих на рівні підсистем, а не напряму між елементами.

Така організація являє собою також один із механізмів стійкості, коли зміни на рівні підсистем не відображаються на взаємодіях між підсистемами і цілісності всієї системи. З точки зору концептуальної диверсикології це створює як певні складності, так і відкриває нові горизонти дослідження біорізноманіття. Цілі підсистеми можуть розглядатися як елементи систем більш високого порядку. Так, при визначенні видового біорізноманіття угруповання

розглядають складні системи – популяції як прості його елементи. Сила біотичних взаємодій може бути обмеженням у використанні тих чи інших підходів до вимірювання біорізноманіття.

Постулат слабкої взаємодії. Використання індексів біорізноманіття доречно і правильно тільки для систем зі слабкими взаємодіями між елементами.

Питання про силу взаємодій також пов'язане з різномірністю елементів системи, і тут проглядаються доволі серйозні проблеми. Так, зниження значення вимірюваного біорізноманіття показує, що зменшується число елементів або (що буває частіше) знижується вирівнювання за рахунок збільшення домінування одного чи двох видів. Збільшення домінування неминуче призводить до зміни характеру та сили взаємодій. Виникає питання: чи не змінюється якість біорізноманіття в угрупованнях різної структури і чи правильно підходити з одними мірками біорізноманіття до угруповань різної структури?

2. Градієнт змін екосистем та угруповань

Необхідно чітко розуміти, що угруповання різномірні по своїй «конструкції», тому порівняння результатів вимірювання біорізноманіття повинне враховувати відмінності найзагальніших характеристик угруповань.

Для того, щоб врахувати значимість популяцій різних видів в угрупованнях може бути використаний **принцип Мьобіуса-Петерсенковського або МР-біоценотичного градієнту**: Угруповання можна розташувати в градієнті змін їх структури в зв'язку з роллю домінуючого виду (форми), розмістивши їх між полюсами Р – слабких взаємодій, незначного впливу домінуючого та М – едифікуючої ролі домінуючого, сильної дії на все угруповання.



Карл Август Мьобіус (Karl August Möbius)
(1825 – 1908)

Слід визнати, що в екології до нині існує подвійний підхід до структурної організації угруповань, що в першу чергу є об'єктом досліджень. Ці відмінності йдуть ще з часів формування основних екологічних парадигм. Вивчаючи життя устричної банки (де очевидний сильний доміант, едифікатор угруповання) Карл Август Мьобіус (Karl August Möbius) зробив висновок про найважливішу роль біотичних взаємодій в біоценозах і на цьому збудував свою концепцію біоценозу. Працюючи з абсолютно іншими угрупованнями,

а саме з бентичними, де домінування і структурно, і функціонально не виражене, С. Петерсен (Petersen) зробив висновок, що угруповання побудоване не на сильних біотичних взаємодіях, а на індивідуальних відповідях кожної популяції на дію оточуючого середовища. Введення принципу МР-градієнту дозволяє «примирити» ці дві концепції, помістивши в безперервному градієнті описання структури різних угруповань у відповідності з умовним наближенням до одного чи другого полюсу з наступними характеристиками:

М-полюс	Р-полюс
Домінуюча форма реально і суттєво модифікує середовище, визначає переважання біотичних зв'язків. Стабільність всього угруповання визначається стабільністю ценопопуляції домінанта.	Домінант формальний, статистичний, не чинить суттєвого впливу на формування біотичних взаємодій. Зміна домінанта не має катастрофічних наслідків для угруповання, носить характер флуктуацій.

В угрупованнях, що близькі до М-полюсу зовнішніми діями зачіпаються в першу чергу едифікуючі види. Їх життєдіяльність у великій мірі визначає склад, співвідношення чисельності інших видів і біорізноманіття угруповання в цілому.

В угрупованнях Р-типу навіть незначні коливання умов середовища можуть викликати зміну біорізноманіття, появу локально і в часопросторі нових ценопопуляцій. Образ презентуючи роль сильного домінанта вводиться «Принцип праски»:

Принцип праски. Вид едифікатор у силу своєї більшої віолентності більш чи менш сильно вирівнює незначні неоднорідності середовища.



Устрична банка виду (*Ostrea edulis* Linnaeus, 1758).

Повертаючись до постулату слабкої взаємодії можна припустити, що адекватне вимірювання біорізноманіття можливе тільки в угрупованнях, що близькі до Р-полюсу градієнту. Відповідь повинна бути неоднозначною, вже хоча б тому, що діапазон значень біорізноманіття доволі плавно, градієнтно змінюється і складно провести межі «вимірюваності». Наприклад, в угрупованнях з домінуванням по біомасі м'якуна *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 індекс видового біорізноманіття змінювався від 2,9 біт/мг (ювенільні угруповання Р-типу) до менш, ніж

0,001 біт/мг в угрупованнях вторинно агрегованого домінанта (М-типу).

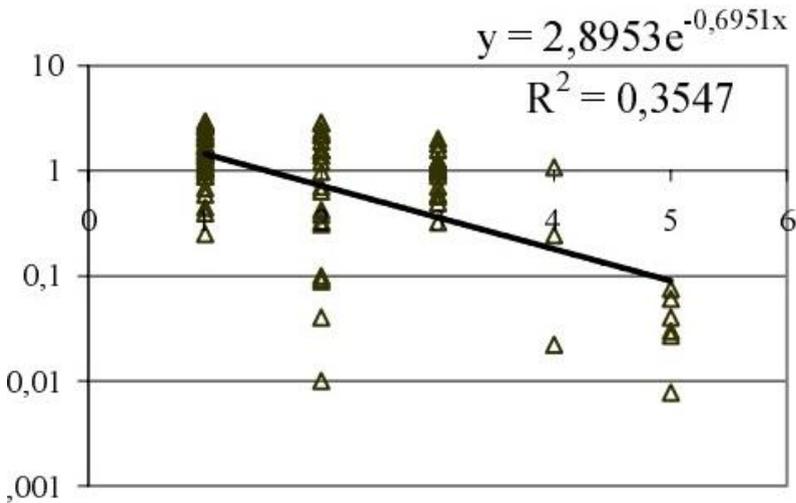


Рис. 3.3. Залежність біорізноманіття по масі від просторової складності зооперифітону. По горизонталі – умовні бали, по вертикалі – H біт/мг.

Слід розрізняти **однорідність першого роду**, що пов'язана з високим біорізноманіттям, однорідною, вирівняною представленистю всіх елементів і **однорідністю другого роду**, що пов'язана з великою однорідністю одного домінуючого елемента. У першому випадку однорідність, що асоціюється зі складністю, зокрема, трофічних зв'язків, етологічних та ін. Однорідність другого роду розглядається як ознака більш простої системи, вже тому, що основна ланка трофічного ланцюга концентрована в одній ценопопуляції. Тут мова йде про протилежності біорізноманіття – однорідність, причому в двох аспектах. У

зв'язку з різноманітністю і складністю постулюється наступні принципи:

Постулат невизначеності: Різноманітність угруповань (спільнот) може служити мірою складності структури. Зростання величини індексу біорізноманіття вказує на збільшення невизначеності і однорідності структури.

Із цього постулату роблять висновки, що мають практичне значення.

Постулат складності: Складність угруповань (спільнот) зменшується під час забруднення, евтрофікації, ацидифікації води та інших явищах, що пов'язані з погіршенням якості середовища.

Універсальність постулату невизначеності ставить під сумнів тим, що угруповання (спільноти), збудовані по консортивному, близькому до полюсу М-типу при загальному малому вирівнюванні навряд чи можна назвати нескладним, спрощеним. Приклади того, що такі угруповання (спільноти) мають велику складність. Під час загального зниження біорізноманіття, що вимірюється індексом Шеннона, що пов'язане з високим домінуванням центрального виду, формується складне «субугруповання» («субспільнота») консорбентів.

Доволі широкий діапазон, як показник насиченості, так і біорізноманіття демонструють угруповання (спільноти) перифітону. Різноманітність показників пов'язане з широким спектром умов, в яких можуть жити види перифітону навіть в межах однієї водойми. Під час значного зниження видової біорізноманіття (менше 0,01 біт/мг), пов'язане з високим домінуванням таких організмів як *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771, *Plumatella emarginata* Allmann, 1844, відбувається збільшення чисельності організмів, числа видів і видового біорізноманіття по чисельності.

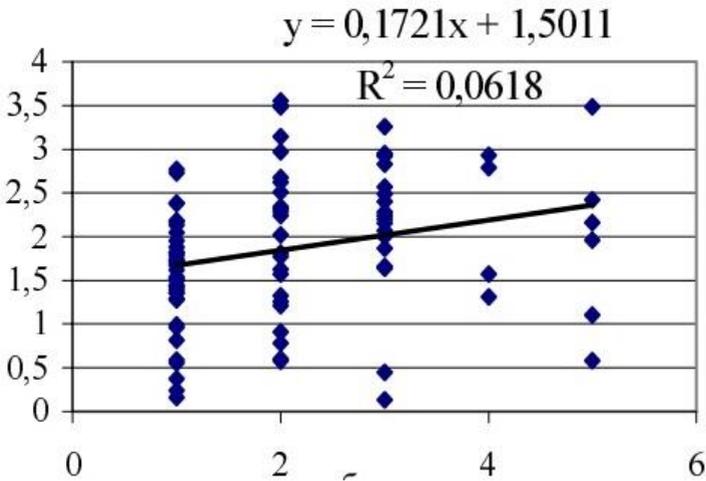


Рис. 4.3. Залежність біорізноманіття по чисельності від просторової складності зооперифітону. По горизонталі – умовні бали, по вертикалі – біт/екз. (Протасов А., 2002)

Навряд чи можна тут говорити про спрощення структури угруповання (спільноти), враховуючи високу просторову складність і складність стосунків між окремими особинами домінуючої популяції і внутрішньопопуляційних груп. Ймовірно, слід зробити більш обережний висновок:

Постулат біосистем: Складність біосистем не може бути прямо ототожнена з їх структурним біорізноманіттям і прямо оцінена через біорізноманіття.

Рівень організації біосистем визначається багатством зв'язків, а індекси біорізноманіття тільки до певної міри оцінюють це багатство і тому не можуть бути універсальним мірилом складності, організованості систем.

Проблема біорізноманіття, існуюча, наприклад в біогеографії у вигляді контрастуючого аспекту, тобто

відповіді на питання: «Яка кількість і яких видів живе на даній ділянці суші або акваторії?», в екології ставить інші запитання: «Чому одні угруповання (спільноти) багатші видами, аніж інші?», «Чому значимість видів в угрупованнях (спільнотах) різна?», «Як пов'язані біорізноманіття і стійкість угруповань?»

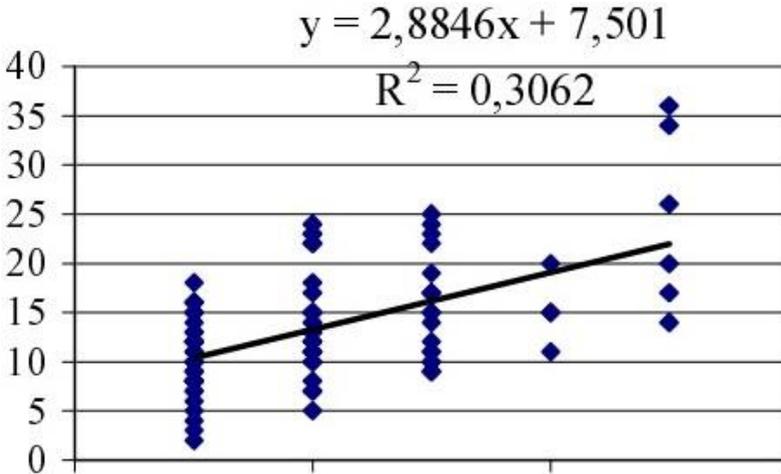


Рис. 5.3. Залежність біорізноманіття по числу видів від просторової складності зооперифітону. По горизонталі – умовні бали, по вертикалі – число видів (Протасов А., 2002).

Ідея внутрішньої саморегуляції біосистем на всіх рівнях пропонує існування на рівні екосистеми пам'яті і регулятора, яким є генопласт, де зберігається інформація про всі можливі норми реакції всіх організмів – компонентів екосистем. Запас інформації в пам'яті екосистем дає їм можливість існувати від кількох років на рівні індивідуальних консорцій до сотень мільйонів років і навіть мільярдів років на рівні океанічних і материкових екосистем і біосфери в цілому.

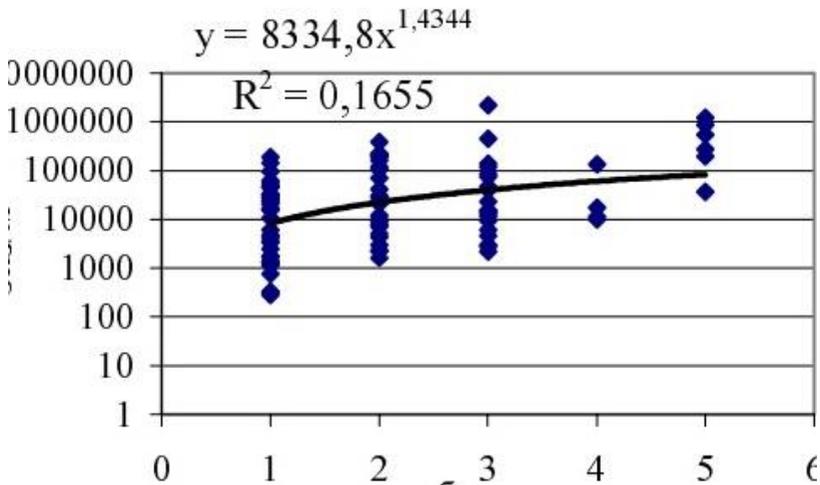


Рис. 6.3. Залежність біорізноманіття по чисельності від просторової складності зооперифітону. По горизонталі – умовні бали, по вертикалі – екз/м² (Протасов А., 2002).

Прикладом вкрай широкого використання поняття біорізноманіття може служити наступна сентенція: «Біосфера, завдяки своєму автотрофному біорізноманіттю і безперервно діючому кругообігу речовин, яке забезпечується гетеротрофним біорізноманіттям, являє собою цілісну стійку функціонуючу систему». Цей надлишково детерміністичний підхід відображає ідею відповідальності біорізноманіття за стійкість всіх компонентів біосфери і всіх екологічних рівнів. Тому існує **постулат про пряму залежність стійкості біосистем від їх різноманітності**: Стійкість і стабільність біосистем підвищується зі збільшенням їх складності і різноманітності.

Гіпотеза про стійкість, надійність функціонування угруповань (спільнот) базується на принципах конструктивної емерджентності і функціонального заміщення, яке відкриває один із аспектів функціонального заміщення, яке відкриває один із аспектів функціонального зв'язку в угрупованнях (спільнотах).

Правило конструктивної емерджентності: Надійна система може бути складена з ненадійних елементів або підсистем, що не здатні до самостійного існування.

У більш багатих компонентами системах, і більш багатих видами угрупованнях (спільнотах) є більше варіантів перерозподілу потоків енергії, випадання якогось виду менш небезпечно для більш різноманітного угруповання. При цьому потрібно враховувати вище зазначені особливості структур угруповань (спільнот). Крім того, використовуючи досвід експлуатації технічних систем, можна стверджувати, що не завжди їх надійність визначається складністю. Для біологічних систем, імовірно, слід говорити про іншої залежності: більш надійно функціонуючі угруповання (спільноти) більш стабільні в умовах середовища, що змінюється, а ця стійкість є передумова для збільшення числа елементів, характер взаємодії між якими може бути різним (у напрямку формування угруповань Р- або М-типу). В якості міри стійкості угруповань (спільнот) можна використовувати показник відношення мінімальної біомаси за певний період (наприклад, рік або вегетативний сезон) до максимальної ($S = B_{\min}/B_{\max}$). Розмах коливань визначається як автогенними процесами, так і впливом факторів середовища. На основі аналізу даних по зообентосу і зоопланктону встановлена наступна залежність: Більш стійкі угруповання мають більш високе біорізноманіття.

$$S = 0,045 e^{0,51H} \quad (1.12)$$

З цієї залежності слідує, що при повній відсутності коливань біомаси, тобто при $S = 1$ біорізноманіття досягається 6,08 біт/екз. Лишається неясним: це угруповання з 68 видів з максимальною вирівненістю або більшим числом видів і меншою вирівненістю? Та навряд чи сперечатися з версією, що угруповання зі 100 видів з більшою вирівненістю (щоб домогтися показника індексу біля 6 біт/екз.) не буде змінювати своїх показників сумарної насиченості протягом довшого періоду. Біорізноманіття угруповань пов'язане зі стабільністю, з рівнем варіабельності показників, але навряд чи можна встановити, чи завжди високе біорізноманіття визначається стабільністю, або навпаки – більше біорізноманіття (багатство і вирівненість) мають рівні важливість і значення, то можна висунути версію, що багатовидові угруповання з малим домінуванням являють собою великий буфер для коливальних явищ, аніж угруповання зі зворотними показниками структури.

Кожний елемент системи, в тому числі і біосистеми сам по собі володіє властивостями різноманітності. Тільки встановлення межі між об'єктами дозволяє зробити перший крок до різноманітності. Через однорідне неможливо провести межу, однорідність і є відсутність меж. Проведення меж розділяє дві різнорідності. Виявляється не предмет, а межі предмету доступні спостерігачу. Таким чином, межі, що розділяють різнорідні елементи, і створюють різноманітність системи. Приділяючи увагу біорізноманіттю, різнорідності елементів системи і зв'язуючи з ними чисельні функції, необхідно прийти до висновку, що сама по собі різнорідність частин не створює системних властивостей цілого. Різнорідні елементи взаємопов'язані і повинні доповнювати один одного. Комплементарність різнорідних елементів і створює функціонуючу систему.

Принцип екологічної комплементарності:

Біорізноманіття біотичних елементів створює основу для їх комплементарності, структурно і функціонально доповнюючи один одного, різнорідні елементи створюють систему.

Появу «поганого» біорізноманіття завжди буде пов'язане з порушенням принципу комплементарності. Біорізноманіття в будь-якому зоопарку дуже велике, але сукупність тварин не являє собою біотичного угруповання. Різноманітність біотичних елементів створює основу комплементарної організації біосистем, елементи не просто різноманітні, але і доповнюють один одного в своїх функціях створюють специфічну систему. Популяції в угрупованнях не тільки і не стільки різні по своїм якостям, але на основі цього біорізноманіття доповнюють одне одного, і тільки за рахунок цього створюються нові емерджентні властивості угруповання.

Отже, виходячи з принципу екологічного доповнення, можна пояснити і збільшення видового багатства під час зростання біомаси угруповань. Слід відмітити, що комплементарність не завжди визначає позитивний диверсогенез. Конкурентне виключення може переводити деякі види в ранг «надлишкових», а консортивні відносини створюють умови для існування одних популяцій саме в присутності інших.

Лекція IV. Рівні біорізноманіття.

Питання:

1. Принцип різномасштабності.
2. Постулат дивергенції.
3. Постулат рівнів ієрархії.
4. Типологія категорій біорізноманіття.
5. α -, β -, γ -, δ -біорізноманіття.
6. Поняття біокванту.
7. Концепція біосфери.

Біорізноманіття має багато аспектів. Далеко не повний перелік різних проявів біорізноманіття може включати велику множину: біорізноманіття генотипів, фенотипів, життєвих форм, екоморф, структур популяції (вікове, генетичне, статеве, просторове, екологічне, етологічне, фенетичне, онтологічне біорізноманіття структур популяцій), типів життєвих циклів, видів, родів, родин та інших таксонів, видових популяцій, ценопопуляцій, консорцій, трофічних ланцюгів, трофічних груп, угруповань, таксоценів, екосистем, біосфер... Перше, що можна виокремити, це – різномасштабність біорізноманіття. Виникає необхідність у впорядкуванні цієї майже необмеженої різноманітності різноманіття.

1. Градієнти біорізноманіття

Розгляд рівнів біорізноманіття слід почати з принципів та постулатів.

Принцип різномасштабності: Існують різномасштабні градієнти біорізноманіття – від глобального широтного до локального на рівні мікроугруповань.

Один із найпоширеніших прийомів впорядкування біологічних систем – залучення ієрархічної системи рівнів організації живого. Оскільки біорізноманіття притаманне

всім живим системам, класифікацію біорізноманіття пов'язують з ієрархією рівнів організації живого.

Постулат дивергенції: Біорізноманіття має типовий віяльний, дивергентний тип організації, від базових рівнів якого відходять похідні рівні.

При цьому згідно деяким гіпотезам існує тенденція зростання біорізноманіття на кожному з вищих рівнів організації живого.

Постулат рівнів ієрархії: Голорізноманіття зростає на кожному рівні ієрархії біосистем, на кожному рівні організації живого.

Згідно схеми ієрархічних рівнів біорізноманіття організаційний рівень є першим рівнем власне біорізноманіття. Організаційний рівень є базовим для всіх надорганізаційних рівнів інтеграції, які представлені сукупностями індивідумів. Ієрархічні рівні біорізноманіття виділяються в кількох рядах і лініях, що дозволяє виділити філетичні, ценотичні, флористичні, фауністичні біорізноманіття. Є підстави розрізняти біохорологічне біорізноманіття. Біорізноманіття об'єднує кілька категорій систем, в яких його вміст різний, тому висувається наступна

типологія категорій біорізноманіття:

- Різноманітність видових популяцій;
- Ценотична різноманітність;
- Екосистемна різноманітність;
- Флористична різноманітність;
- Фауністична різноманітність.

Біорізноманіття популяцій базується на варіюючих характерних ознаках, що забезпечує розширення адаптаційних можливостей. Збільшення чисельності популяції визначає зниження популяційного ризику, знижує ризик вимирання популяції. Якщо є критично малою чисельність популяції, то є високою загроза зникнення

популяції, тому важливо в природоохоронній діяльності відслідковувати динаміку чисельності популяцій, особливо видів, що перебувають у критичному стані. Але слід відмітити, що і надлишкова чисельність, що визначає дуже напружені стосунки з середовищем, її ємністю, не може не піти на шкоду популяції, тобто охорона популяції потребує підтримки певної оптимальної її чисельності. Що стосується ценотичного біорізноманіття, то існує постулат про ємність екосистеми. Здатність екосистеми зберігати в своєму просторі видові популяції і є її ємністю відносно біорізноманіття. Мірою цієї ємності може бути розмір сукупної біомаси і числа видів в екосистемі. Існують схеми рівнів біорізноманіття з їх мінімальною кількістю – генетичний, видовий, екосистемний рівні. Базуючись на загальних уявленнях про біорізноманіття, що виражені в його визначенні, класифікують склад та рівні біорізноманіття згідно трьох розділів:

Екологічне біорізноманіття	Генетичне біорізноманіття	Біорізноманіття організменного рівня	Глобальне біорізноманіття
Біорізноманіття біомів, біорегіонів, ландшафтів, екосистем, оселищ, екологічних ніш, популяцій	Біорізноманіття популяцій, індивідумів, хромосом, генів, нуклеотидів	Біорізноманіття царств, типів, родин, родів, видів, підвидів, популяцій, індивідуумів	Біорізноманіття біосфери, біосфер

По багатьом позиціям рівні біорізноманіття перекриваються і це, як і сам набір елементів біорізноманіття, вказує на прагнення авторів охопити всі рівні живого і всі можливі системи. Крім того, очевидно

намагання включити і всі можливі системи. Крім того, очевидно намагання включити в екологічне біорізноманіття не тільки живі, але і неживі біозалежні елементи екосистем. Ієрархічну структуру власне біорізноманіття пропонує наступна схема:

Ієрархія біорізноманіття являє собою кілька рівнів:

- α -біорізноманіття – біорізноманіття популяцій та видів;
- β -біорізноманіття – біорізноманіття угруповань та оселищ;
- γ -біорізноманіття – біорізноманіття ландшафтів, флористична, фауністична біорізноманітність регіонів;
- δ -біорізноманіття – зміна типів угруповань в екологічному градієнті.

α та β -біорізноманіття є формами біорізноманіття і для кожної форми може бути запропонований власний метод вимірювання. Для α -біорізноманіття використовуються різні індекси. Для вимірювання β -біорізноманіття може використовуватись показник «напівзмін» або НС-показник (half change). Якщо при визначенні змін складу угруповання в якомусь градієнті фактору відбувається зміна половини складу, то біорізноманіття цієї частини градієнту оцінюється в 1 НС. Різноманітність градієнта в реальних умовах може досягати 4 – 6 НС. Біорізноманіття регіону або γ -біорізноманіття являє собою похідну середнього числа видів в угрупованні (спільноті) на число типів угруповань. Таким чином, розрізняють не тільки елементи, але і схеми оцінок біорізноманіття.

Відмінності біорізноманіття можуть базуватися на 4 типах:

- Різноманітність елементів.
- Різноманітність взаємодій.

- Механізми, що формують різноманітність.
- Різноманітність процесів функціонування.

Перший тип включає таксономічне і синтаксономічне, видове, ценотичне біорізноманіття. Оскільки елементами, що створюють біорізноманіття, можуть бути як види, так і ценози, як групи ценозів, так і ландшафти. α , β -біорізноманіття належить до типу різноманітності елементів. У число елементів біорізноманіття, крім того, слід включити різні життєві форми, екоморфи, трофічні групи та інше. Динамічний аспект являє собою біорізноманіття позитивних (мутуалізм, симбіоз, протокооперація) і негативних (хижацтво, паразитизм, конкуренція) взаємин. Є доцільним у динамічний включити не тільки зв'язки визначеної направленості і знаку (+ чи -), але і зв'язки, що відмінні по їх «змісту» - трофічні, топічні, фабричні і форичні.

Проблема оцінки такого біорізноманіття полягає в кількісному вираженні співвідношення показників цих зв'язків. У причинному аспекті виділяють два основних елементи: ефект еволюційного часопростору і ефект екологічного часопростору. Сюди слід включати також ефект фізичного часопростору, часопростору складності, часопростору неоднорідності, а також доповнити часопросторні ефекти біологічною неоднорідністю часопростору. У цьому аспекті важливою є теза про те, що в біосистемах різноманіття породжує різноманіття. Функціональний аспект біорізноманіття пов'язаний з питанням про його роль в процесах ефективної трансформації речовини та енергії, стійкості біосистем. Очевидно, що різноманіттю форм життя повинно відповідати різноманіття життєвих процесів, і оцінка цього різноманіття в першу чергу повинна бути пов'язана з різноманіттям потоків речовини та енергії.

До проблеми класифікації біорізноманіття має безпосереднє відношення і концепція потоків життя, яка полягає в тому, що життю притаманні розвиток, еволюція, а біологічна еволюція є потоком життя в еволюційному часопросторі. Існують два аспекти цього явища – безперервність потоку життя в часопросторі і його обмеженість еволюційним часопростором. Але живому притаманна не тільки безперервність, але і дискретність, що може бути виражена в понятті біокванту або кванту життя. Привабливість цієї концепції для диверсикології полягає в тому, що біоквант може розглядатися як уніфікована одиниця елементів біорізноманіття. Крім того, ідея квантованості потоків життя повинна примусити інакше подивитися на біорізноманіття з позицій безперервної зміни різноманіття форм та процесів життя на основі дискретних елементів.

Не існує недоліку в різних концепціях і підходах до класифікації тих чи інших аспектів біорізноманіття, які ще далекі від вирішення проблеми в цілому. Одним із центральних напрямків тут є концепція, що бере початок з вчення Вернадського В. І. про біосферу.

Концепція біосфери: Різноманітність будови біосфери, різка відмінність її речовини та її енергетики в формі живих і біозалежних неживих природних тіл є основний її прояв.

Рівні біорізноманіття пов'язані зі структурованістю живої речовини в біосфері. Хоча сам Вернадський В. І. виділяв доволі велике число форм існування живої речовини (видове, расове, автотрофне, гетеротрофне та ін.), певно, що основними формами диференціації живої речовини є жива речовина організму і видова жива речовина. Неоднорідність, різноманітність живої речовини, яка утворює різні типи, біологічні відмінності, сукупчення особливо виділялись Вернадським В. І. як одну з основних його властивостей. Те, що біорізноманіття різноаспектне та

ієрархічне не викликає сумнівів. При цьому першим рівнем біорізноманіття необхідно вважати різноманітність речовини біосфери. Речовина біосфери складається з глибоко різнорідних частин, геологічно не випадкових. Таким чином, з усієї різнорідності речовини виділяють живу речовину, що розсіяна в нескінченному числі живих істот на планеті Земля. У силу того, що жива речовина різко відокремлена від оточуючого неживого середовища в формі мільярдів живих організмів доцільно виділити організменну живу речовину. Її особливість полягає в структурованості цих неповторних індивідуальностей, різноманіття яких майже нескінченне. Звужує, редукує це неймовірне різноманіття явище схожої відповіді на основні умови середовища, що виражається в існуванні екоморф – принципово схожих конструкцій тіла організмів, що формуються у відповідності до умов середовища. Другий тип живої речовини може бути названий видовою живою речовиною. При всій специфічній індивідуальності організмів особини одного біологічного виду мають низку загальних характеристик і рис, що виділяють їх з сукупності інших організмів.

Таким чином вимальовується наступна схема рівнів біорізноманіття:

- I рівень – біосфера
- II рівень – різноманітність живої речовини, різноманітність неживої біозалежної речовини
- III рівень – біорізноманіття живої речовини, біорізноманіття видової живої речовини, біорізноманіття екоморф, біорізноманіття індивідуумів
- IV рівень – біорізноманіття асоціацій індивідуумів та екоморф
- V рівень – біорізноманіття угруповань (спільнот)
- VI рівень – біорізноманіття екосистем

На першому рівні біорізноманіття на сьогодні рівне нулю (інші біосфери ще не відкриті і взагалі невідомо чи вони існують). Другий рівень біорізноманіття формують різні речовини біосфери. З відокремлення живої речовини починається власне біорізноманіття. На третьому рівні біорізноманіття живої речовини представлене біологічним різноманіттям індивідуальної живої речовини і біорізноманіттям екоморф, а також біорізноманіттям видової живої речовини. Індивідууми об'єднані в різні асоціації – істинні популяції, ценопопуляції, консорції зі своїм біорізноманіттям (четвертий рівень). Біорізноманіття асоціацій організмів є основою біорізноманіття угруповань (п'ятий рівень). Біорізноманіття цього рівня разом з біорізноманіттям неживої біозалежної речовини створює біорізноманіття екосистем (шостий рівень). Продовжуючи далі цю схему, прийдемо до того, що біорізноманіття шостого рівня є властивістю біосфери, шостий рівень пов'язаний з першим!

Отже, структура біорізноманіття має не поступально-ієрархічний, а більше циклічний характер. Біорізноманіття тісно переплітається з біорізноманіттям неживої біозалежної речовини.

Лекція V. Біорізноманіття і структурно-функціональні характеристики угруповань

Питання:

1. Принцип біоценотичного прогресу.
2. Постулат енергетичного потоку.
3. Гіпотеза олігомікських спільнот.
4. Перший постулат біомаси.
5. Постулат сукцесії.
6. Постулат видового багатства.

7. Постулат забруднення.
8. Другий постулат біомаси.

В екології поняття біорізноманіття в значній мірі пов'язане з біорізноманіттям угруповань (спільнот), видовим біорізноманіттям, хоча це лиш один з його аспектів. Будь-який біоценоз являє собою динамічну систему, в якій, зокрема, відбуваються процеси, що визначають рівень біоценотичного прогресу, а саме: збільшення взаємодій між елементами, збільшення просторової складності, стратифікації, числа життєвих форм.

1. Біорізноманіття та біоценотичний прогрес

Принцип біоценотичного прогресу: Біорізноманіття збільшується з підвищенням рівня біоценотичного прогресу.

Це доволі очевидно, оскільки ознаки прогресивного розвитку пов'язані зі збільшенням видового багатства, варіантів і можливостей різноманітних взаємодій, ускладнення структур. Але якщо ускладнення, збільшення біорізноманіття пов'язане з прогресом, то не завжди спрощення є ознакою регресу та деградації. Так само, як, наприклад, в еволюції седентарного образу життя спрощення структур організмів не можна розглядати як ознаку регресу, а навпаки, воно являє собою прогресивну, адаптивно вигідну ознаку. Біологічне процвітання седентарних форм досягається морфологічним регресом і чим він глибший, тим біологічний прогрес вищий. Схожа логіка наявна і в різнополярній оцінці біорізноманіття з точки зору ефективності використання ресурсів всім угрупованням. Функціональна ефективність угруповання (спільноти) пов'язана з біорізноманіттям.

Постулат енергетичного потоку: Угрупування з низьким видовим біорізноманіттям більш ефективні в умовах легкодоступних джерел енергії. Угрупування з високим видовим біорізноманіттям більш ефективні в умовах обмеженого енергетичного потоку.

Як в еволюції седентарних (а також паразитичних форм), в структурі угруповань спрощення пов'язане з певною спеціалізацією. Наприклад, угруповання солоних маршів з низьким біорізноманіттям існує в специфічних умовах зони приливів і при цьому вони високопродуктивні. Високий рівень їх спеціалізації саме до цих умов очевидний. Для концептуальної диверсикології може бути корисна ще одна аналогія з еволюційної морфології. Організми, яким властивий морфологічний регрес, виробляють широкий спектр адаптацій, вся їх еволюція направлена на пристосування до умов середовища. У той же час прогресивна еволюція направлена на вироблення більшої незалежності від середовища або навіть активної дії на середовище. Аналогія полягає в тому, менш різноманітні, але більш спеціалізовані угруповання (спільноти) більш середовищнозалежні. У більш різноманітних угрупованнях посилюються біотичні залежності, такі угруповання більш залежні від біотичних факторів, аніж від факторів середовища. Тут може бути висловлена наступна гіпотеза:

Гіпотеза олігомікських спільнот: Олігомікські, з високим домінуванням, малим біорізноманіттям спільноти більш адаптовані до дій середовища, у більш біорізноманітних спільнотах формуються механізми зниження залежності від впливу зовнішнього середовища.

Однією з важливих характеристик живої речовини є її маса, яка виражається в біомасі всіх організмів спільноти. У моделі екологічної сукцесії Одуми вказується на паралельне зростання загальної органічної речовини (біомаси), видового багатства і вирівненості, тобто біорізноманіття.

Виходячи з такої залежності, постулюється, що зі збільшенням біомаси живої речовини (а, значить, з ростом вільної енергії біотичної спільноти) спостерігається зростання біорізноманіття біосистем.

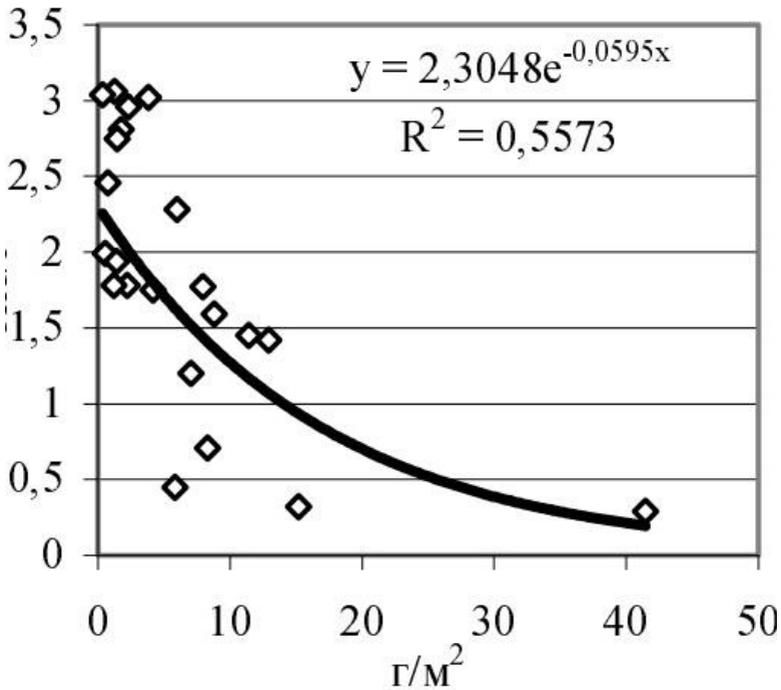


Рис. 1.5. Залежність індексу біорізноманіття (розрахованого по біомасі) від біомаси в угрупованнях (спільнотах) зооперифітону водойм півострова Ямал (Сибір). По горизонталі – г/м², по вертикалі – біт/г (Шарапова, 2000).

З іншого боку, є чимало даних, що демонструють зворотний зв'язок між біорізноманіттям угруповань (спільнот) та їх біомасою. На великому матеріалі було показано, що біомаса фітопланктону та зоопланктону,

бентосу, перифітону пов'язані зворотною залежністю з показниками біорізноманіття.

Перший постулат біомаси: Біомаса спільнот знижується при рості їх біорізноманіття з закономірністю: $V = a e^{-bx}$, де $a = 0,875/43,99$; $b = 0,65$.

Логіка оберненої залежності між біомасою та видовим біорізноманіттям зводиться до того, що по мірі спрощення структури біосистем, зниження їх біорізноманіття в результаті, наприклад, забруднення або евтрофікації водойм або водотоків зростає біомаса. Дані по зооперифітону водойм півострова Ямал у глухому та безнадійному Сибіру показують також обернену залежність між біорізноманіттям спільнот і показниками чисельності (насиченості).

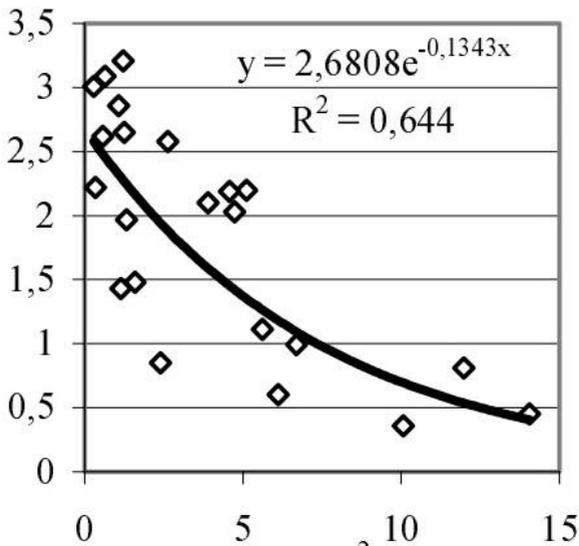


Рис. 2.5. Залежність індексу біорізноманіття (розрахованого по біомасі) від біорізноманіття, що розраховане по деструкції від споживання кисню в угрупованнях

зооперифітону водойм півострова Ямал (Сибір). По горизонталі – $\text{мгO}_2/\text{м}^2\text{год}$, по вертикалі – $\text{біт}/\text{мгO}_2\text{м}^{-2}\text{год}^{-1}$ (Шарапова, 2000).

Але слід відмітити, що чисельні дані свідчать не тільки про наявність оберненої залежності між показниками насиченості та біорізноманіття.

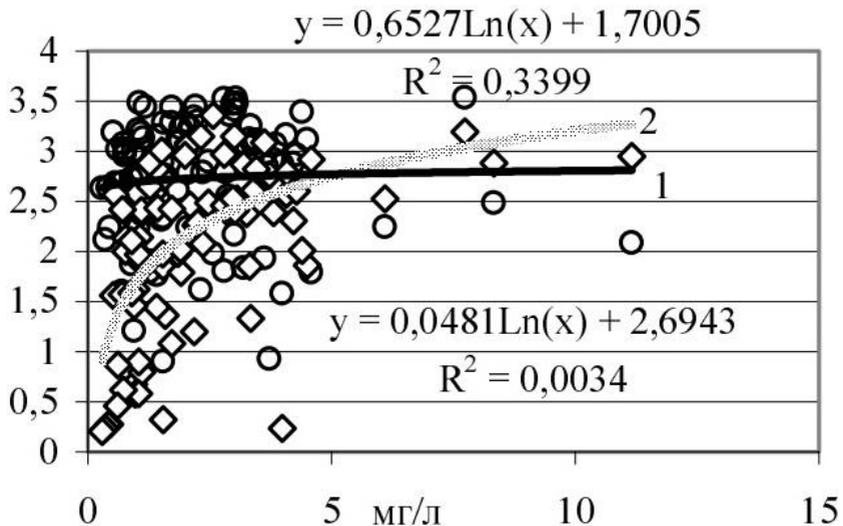


Рис. 3.5. Залежність біорізноманіття від біомаси в угрупованнях фітопланктону водойми-охолоджувача Криворізької ГРЕС (1 – біорізноманіття по біомасі, кола; 2 – біорізноманіття по чисельності, ромби.) по горизонталі – $\text{мг}/\text{л}$, по вертикалі – $\text{біт}/\text{екз.}$ та $\text{біт}/\text{мг}$ (Протасов А., 2002).

Зв'язок показників чисельності (насиченості) і біорізноманіття неоднозначний. Наприклад, біорізноманіття, що розраховане по чисельності та по біомасі по різному зв'язане зі значенням біомаси.

2. Біорізноманіття та біомаса

При зростанні біомаси в спільнотах зооперифітону зростає біорізноманіття по чисельності при зниженні біорізноманіття, що розраховане по біомасі. Це пов'язане з тим, що збільшення біомаси (на рівні $100 - 1000 \text{ г/м}^2$) відбувається за рахунок колоніальних форм, що створюють нові мікрооселища для чисельних рухомих форм. У певному сенсі (зауважте!) схоже явище спостерігали в експерименті і під час оцінки видового багатства рослин в різних умовах. Було показано, що під час зростання видового багатства збільшується біомаса. При цьому автори досліджень необачно називають видове багатство біорізноманіттям (що не тотожно!). Ймовірно, тут грає роль (свою) сумація (summa, але не theologiae) двох різних процесів: паралельне збільшення видового багатства і біомаси в зв'язку з загальною сприятливістю умов і позитивні біотичні зв'язки, коли існування одних популяцій та їх ріст сприяє появі інших і загальному підвищенню видового багатства спільноти. Це ще називають комплементарністю екологічних ніш (complementarity of ecological niches – sic!). Таким чином, приходимо до парадоксальних висновків, що взаємно виключають одне одного. Світ збудований з парадоксів. До цього давно час звикнути. А ми все ніяк не звикнемо. Ми – це не тільки науковці. Ми – люди планети Земля. Ми ще не стали космічним явищем. І судячи по всьому ніколи не станемо. Тільки не називайте мене песимістом. Не варто. Отже, постулати:

Постулат сукцесії: Зі збільшенням біомаси під час сукцесії біорізноманіття зростає.

Постулат видового багатства: Біомаса спільноти зростає під час збільшення видового багатства.

Постулат забруднення: Зниження біорізноманіття спільнот під час евтрофікування, під час забруднення пов'язане зі збільшенням біомаси.

Другий постулат біомаси: Зі збільшенням біомаси спільноти біорізноманіття зменшується.

Можна висунути наступну гіпотезу про зв'язок між показниками насиченості спільнот та їх біорізноманіттям – гіпотезу двох шляхів реалізації правила максимального тиску життя. Це правило визначає, що організми розмножуються з інтенсивністю, що забезпечує максимально можливу їх насиченість в конкретних умовах.

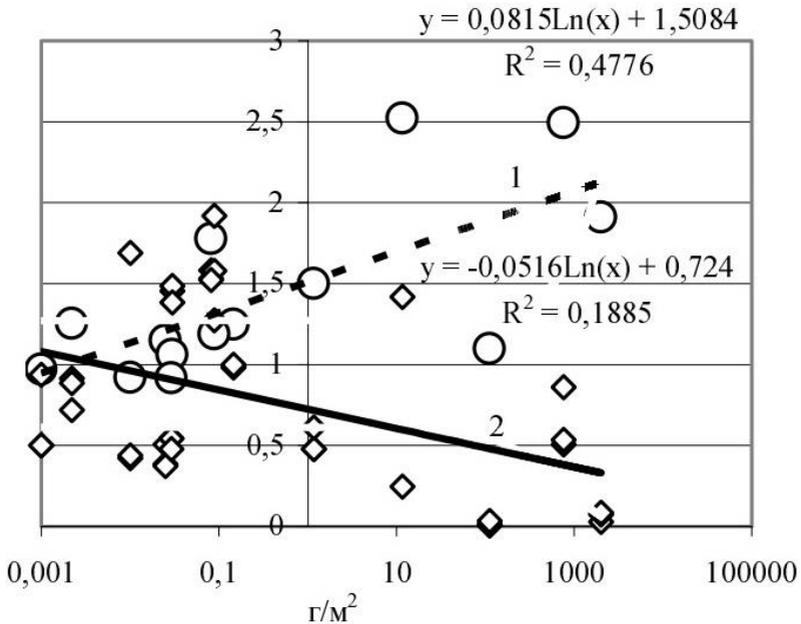


Рис. 4.5. Залежність видового біорізноманіття, розрахованого по чисельності (1, кола) та по біомасі (2, ромби) в угрупованнях (спільнотах) зооперифітону

Ташликського та Олександрівського водосховищ (у степах на Миколаївщині) від біомаси. По горизонталі – г/м², по вертикалі – біт/екз., біт/г (Протасов А., 2002).

Жива речовина має майже нескінченний потенціал самозбільшення, який, проте, постійно обмежується тиском середовища.

Стадія клімаксу і є результат збалансованості цих двох процесів. У силу особливої структурованості живої речовини тиск життя здійснюється двома шляхами, має дві взаємопов'язані складові: тиск видової живої речовини і тиск індивідуальної живої речовини. У суцесійному процесі переважає перший шлях, що однозначно призводить до зростання видового багатства. Другий шлях, як, наприклад під час антропогенного тиску, евтрофуванні здійснюється за рахунок індивідуальної живої речовини невеликого числа видів. При цьому можна спостерігати збільшення домінування, зниження вирівненості і біорізноманіття в цілому. Другий шлях більш мобільний. У реальній ситуації ці процеси взаємопов'язані, адже видова жива речовина існує у вигляді живої речовини конкретних реальних організмів, що належать до того чи іншого виду. Тому вище відмічені два шляхи скоріше можна представити як переважання та накопичення біомаси за рахунок особин нових видів в одному випадку або за рахунок існуючих видів. Останнє частіше за все відбувається за рахунок малого числа видів. Тому перший шлях пов'язаний з підвищенням біорізноманітності, а другий навпаки, зі зниження біорізноманіття. Зі збільшенням видового багатства спільноти середня маса ценопопуляцій зростає, але знижується під час збільшення біорізноманіття.

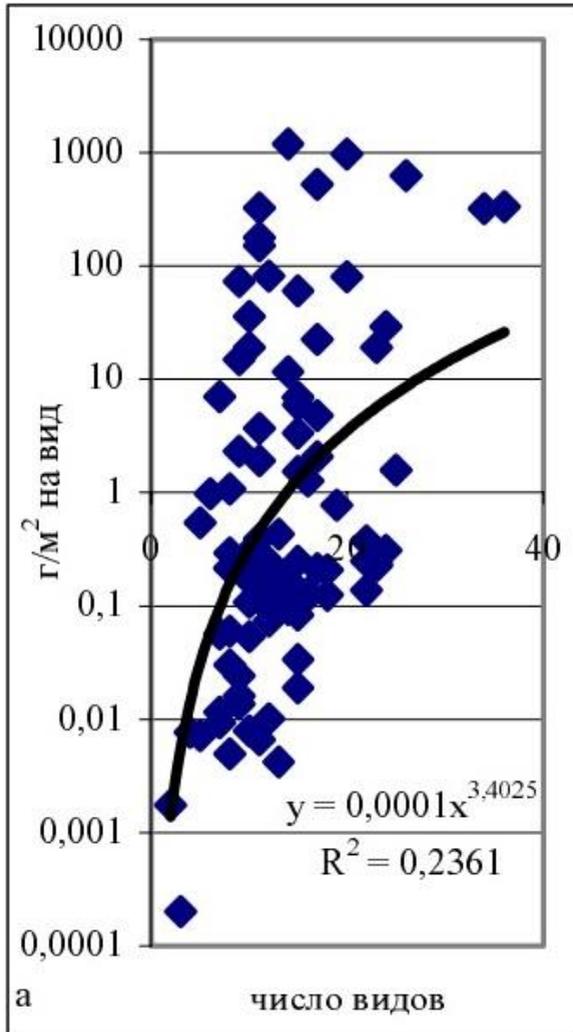


Рис. 5.5. Залежність середньої біомаси популяції від числа видів у спільнотах зооперіфитону у водоймах (Протасов А., 2002).

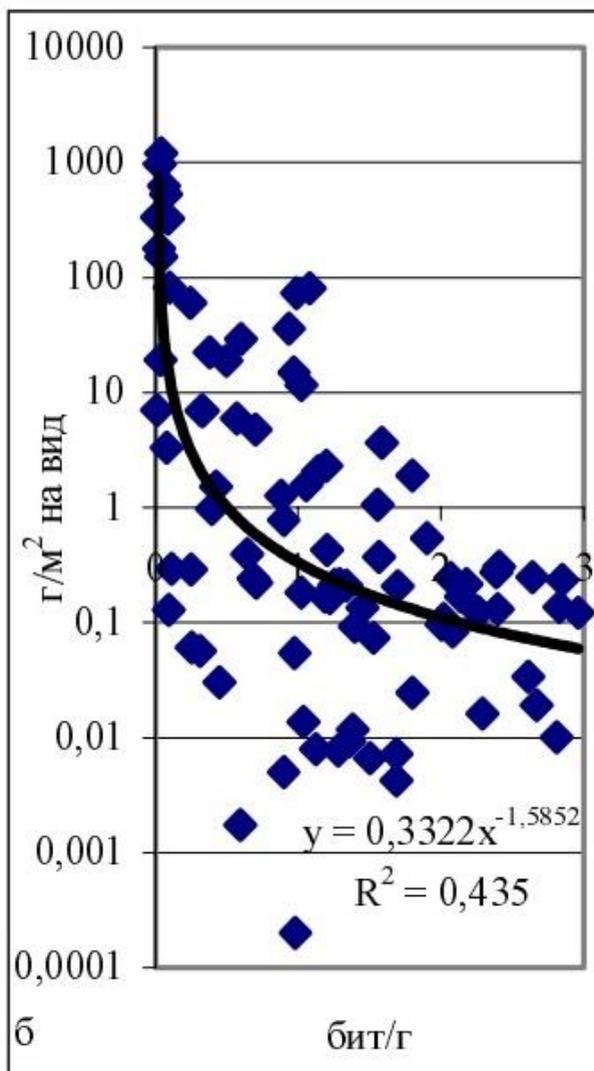


Рис. 6.5. Залежність середньої біомаси популяції від біорізноманіття зооперіфітону в водоймах (Протасов А., 2002).

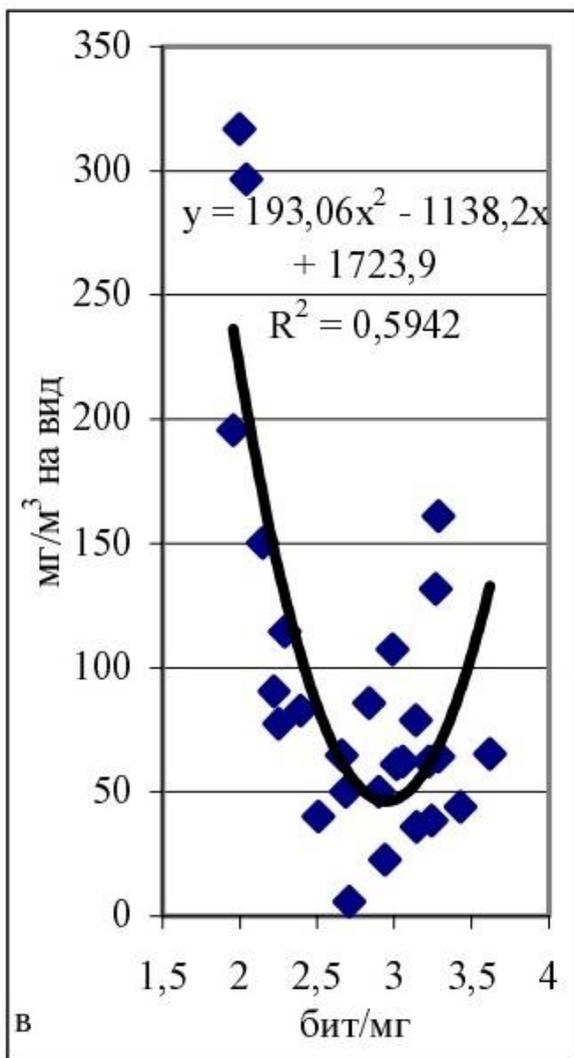


Рис. 7.5. Залежність середньої біомаси популяції зоопланктону водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС від біорізноманіття (Протасов А., 2002).

Отже, більш різноманітні спільноти складаються (у середньому!) з менш насичених популяцій (хоча слід звернути увагу на унімодалний розподіл для зоопланктону. Цим підтверджується правило про досягнення високої насиченості за рахунок малого числа популяцій.

Лекція VI. Біомаса та біорізноманіття.

Питання:

1. Правило зв'язку біорізноманіття з чисельністю угруповань.
2. Постулат амплітуди коливань.
3. Постулат продуктивності.
4. Закономірність продуктивності.
5. Постулат розсіяної енергії.
6. Парадокс продуктивності.
7. Постулат рівномірності розподілу біомаси.
8. Постулат про збільшення кількості енергії на підтримку більш різноманітної структури.

Існують умови, в градієнті яких можна прослідкувати за змінами як показників чисельності (насиченості), так і показників біорізноманіття. Так видове багатство мікроперіфітону знижується від верхніх ділянок ріки до нижніх, при цьому знижується і середня чисельність водоростей в розрахунку на один вид.

1. Чисельність популяції та біорізноманіття

Постулат малочисельних популяцій: Високе біорізноманіття властиве угрупованням (спільнотам) з відносно малочисельними популяціями.

Правило зв'язку біорізноманіття з чисельністю (насиченістю) спільнот: Зниження біорізноманіття угруповань (спільнот) пов'язане зі збільшенням загальної

біомаси, і зі збільшенням середньої біомаси ценопопуляцій, що розрахована на один вид.

Ці процеси переважно залежить від тиску індивідуальної живої речовини, а саме – в зниженні біорізноманіття з ростом біомаси. Як видно з характеру змін біорізноманіття по течії річки, для верхньої і середньої ділянки характерний більш високий рівень біорізноманіття, аніж для нижньої.

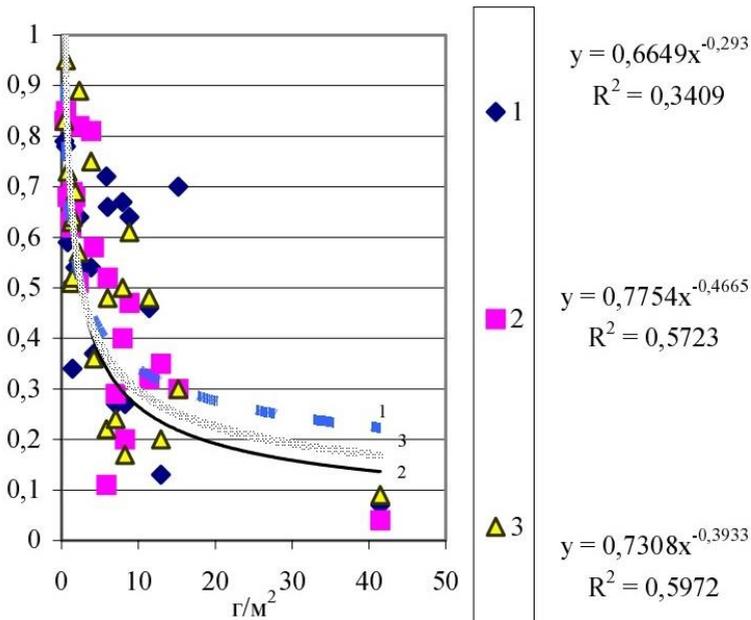


Рис. 1.6. Залежність вирівненості (по вертикалі), що розрахована по чисельності (1), по біомасі (2) і по диханню (3) в угрупованнях (спільнотах) зооперифітону від біомаси (Шарапова, 2000).

Згідно концепції річкового континууму в доволі довгому водотоці можна спостерігати цілком закономірну

зміну складу та структури угруповань. У цьому випадку більш різноманітні угруповання з великим видовим багатством складаються з більш чисельних популяцій. З цього можна зробити висновок саме для перифітону в річковому континуумі про те, що в найбільш оптимальних умовах тиск життя може проявлятися як у вигляді збільшення числа видів, так і чисельності.

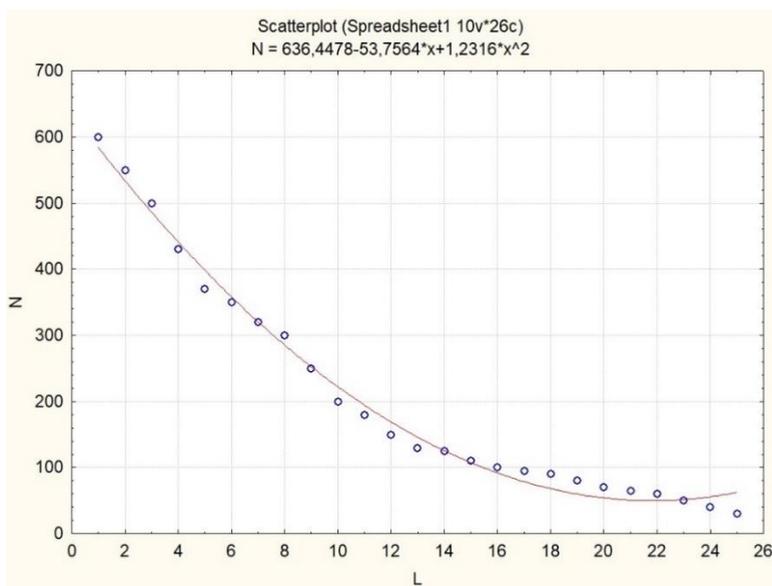


Рис. 2.6. Зміна середньої чисельності на вид (N) на ділянках річки Південний Буг (Бог) від с. Холодець вниз по течії до с. Біловусівка (L). По горизонталі – стації вниз по течії, по вертикалі середня чисельність у млн. клітин/м² на вид. $y = 24,379e^{0,1519x}$. $R^2 = 0,9411$ (Протасов А., 2002).

Вирівненість, тобто різну представленість, відносну чисельність, переважно пов'язують з відношенням реального біорізноманіття до максимального. Можна

запропонувати більш прямий спосіб визначення вирівняності як відношення середньої чисельності на один вид до максимального значення чисельності домінуючого виду (далі – коефіцієнт K_B). Чим ближчий максимум до середнього, тобто, чим ближчий K_B до 1, тим вища вирівненість. На прикладі зоопланктону водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС можна відмітити, що коефіцієнт K_B і видове біорізноманіття добре скорильовані.

Постулат амплітуди коливань: Чим менша амплітуда коливань показників чисельності в угрупованні, тим вище біорізноманіття. Чим більші максимальні показники чисельності відрізняються від середніх, тим нижче біорізноманіття.

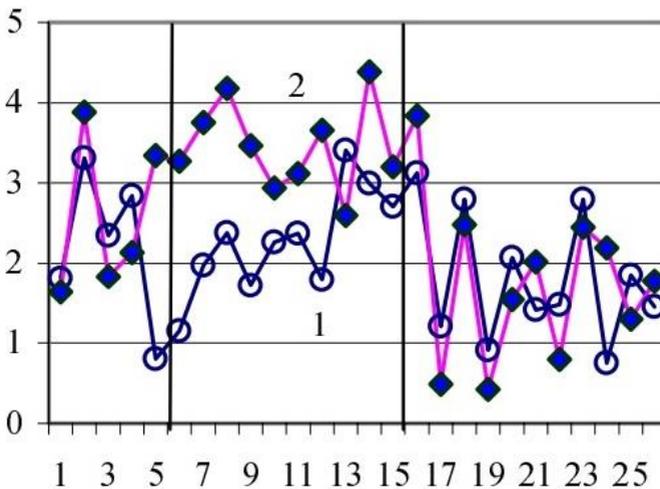


Рис. 3.6. Зміна видового біорізноманіття по чисельності (1) та по біомасі (2) на ділянках річки Південний Буг (Бог) від с. Холодець вниз по течії до с. Біловусівка. По горизонталі – стації вниз по течії, по вертикалі біт/кл, біт/мг Протасов А., 2002).

У якості функціональних показників угруповань (спільнот) можуть бути використані продуктивність, швидкість обороту біомаси, кількість розсіяної під час дихання енергії, співвідношення між продукцією і розсіюванням енергії. У системі структурно-функціональних зв'язків бере участь і біорізноманіття. Встановлена залежність між біорізноманіттям і продукційними характеристиками.

Постулат продуктивності: Питома добова продукція угруповання знижується по мірі збільшення її біорізноманіття. $P/\text{доба} = 0,025 e^{-0,103H}$.

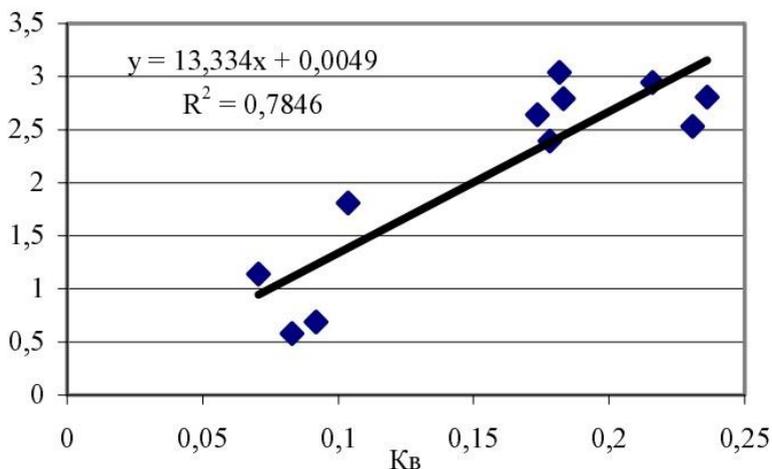


Рис. 4.6. Залежність біорізноманіття по біомасі в угрупованнях (спільнотах) зоопланктону від коефіцієнту K_b . По вертикалі – біт/мг (Протасов А., 2002).

Для зообентосу Конінських озер отримана залежність, згідно якої мінімальне значення продукції відповідає структурі з низьким біорізноманіттям по біомасі. При наявності біорізноманіття більше 1,5 біт/Дж біомаси питома

продукція зберігалась на рівні біля 0,013/добу. Продуктивність угруповання (спільноти) теж знаходиться у зворотній залежності від його біорізноманіття. Згідно даних, що отримані для річки Іжори та дельти ріки Нево (Інгерланмандія) розраховані кількісні параметри залежності і виведена наступна закономірність:

Закономірність продуктивності: Продукція біотичних угруповань (спільнот) зростає під час зниження біорізноманіття: $P_b(\text{г/м}^2 \text{ доба}) = 58,82 e^{-1,51H}$ (3.3)

Ці залежності відображають загальне правило негативного зворотнього зв'язку біорізноманіття з біомасою, продукцією. Багаторічні емпіричні дані показують, що збільшення показників чисельності відбувається частіше всього за рахунок 1 – 2 видів. Але потрібно підкреслити, що тут має місце певне правило, а не загальна закономірність. Між основними показниками угруповань (спільнот) існують цілком певні взаємозв'язки. Зокрема, для угруповань (спільнот) донних тварин встановлені наступні емпіричні залежності між продукцією (P), деструкцією (R), енергією, що накопичена в біомасі (B):

$$P(\text{кДж/м}^2 \text{ сезон}) = R/(2,879 \pm 0,046) \quad (3.4)$$

$$P(\text{кДж/м}^2 \text{ сезон}) = (2,198 \pm 0,496) B \quad (3.5)$$

Тобто, можна визначити, що розсіяна енергія приблизно в 3 рази більша продукції, а продукція за вегетаційних сезон перевищує середню біомасу приблизно в 2,2 рази. Очевидно, що якщо результуюча продукційно-деструкційного процесу – енергія, що накопичена в біомасі, має певний зв'язок з біорізноманіттям угруповання, то інші функціональні показники повинні бути з ним пов'язані. Функціональні характеристики угруповань і показники біорізноманіття пов'язані залежністю типу експоненти.

Постулат розсіяної енергії: Відношення продукції до розсіяної в цей же період енергії знижується під час збільшення біорізноманіття угруповань (спільнот):

$$\text{Для зоопланктону: } P/R = 0,888 e^{-0,519H} \quad (3.6)$$

$$\text{Для зообентосу: } P/R = 0,693 e^{-0,328H} \quad (3.6)$$

Також знижується і відношення продукції до середньої біомаси за сезон:

$$P/V = 6,45 e^{-0,424H} \quad (3.8)$$

З цього слідує, що при біорізноманітті 0,5 біт/екз. коефіцієнт P/V складає 5,2/год., а при біорізноманітті 3,0 біт/екз. цей коефіцієнт буде в 2,9 рази нижчий. На основі встановлених залежностей робиться висновок про зв'язок ефективності продукування з біорізноманіттям.

Парадокс продуктивності: Екосистеми з високим біорізноманіттям відрізняються низькою ефективністю продукування, в цих екосистемах переважають популяції з низьким значенням коефіцієнту P/V .

Низькі значення P/V коефіцієнтів більш характерні для видів K -стратегів, тому можна припустити, що зі збільшенням біорізноманіття знижується роль R -стратегів і зростає роль K -стратегів. Співвідношення рівнів обмінних процесів і накопичення енергії в біомасі можна виразити в показнику відносної деструкції $R(\text{кДж}/\text{м}^2 \text{ год.})/V(\text{кДж}/\text{м}^2)$. Для угруповань перифітону показник R/V пов'язаний прямою залежністю як з вирівненістю (що розрахована по біомасі в енергетичних одиницях), так і з коефіцієнтом вирівненості K_v . Таким чином, можна зробити висновок про взаємозв'язок відношення розсіяної енергії до енергії, що накопичена в біомасі і вирівненості як одного з компонентів біорізноманіття:

Постулат рівномірності розподілу біомаси: В угрупованнях (спільнотах) з більшою вирівненістю, більшою рівномірністю розподілу біомаси по видам збільшується відносна частка розсіяної енергії до енергії, що накопичена в біомасі.

За цими залежностями стоїть висновок найзагальнішого екологічного характеру, а саме **постулат**

про збільшення кількості енергії на підтримку більш різноманітної структури: Структура угруповань організмів зберігається за рахунок постійних затрат енергії на підтримку впорядкованості. Більш різноманітні, більш складні угруповання для підтримки своєї структури вимагають більшої кількості енергії.

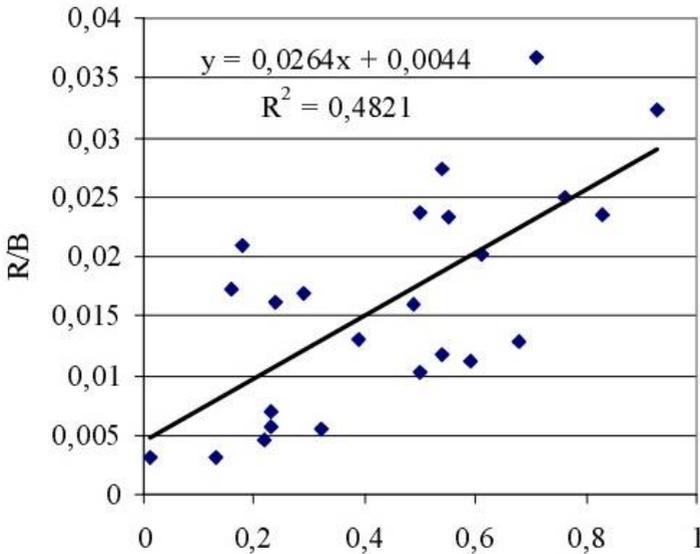


Рис. 5.6. Залежність показника R/B від вирівненості (J – по горизонталі) в угрупованнях зооперифітону Ташликського водосховища та водойми-охолоджувача Криворізької ГРЕС (Протасов А., 2002).

Отже, на підтримку певної структури угруповання вимагається угруповання потрібна енергія, яку можна оцінити як розсіяну енергію всією системою. Але розсіяна енергія всього угруповання складається з енергії, що розсіяна окремими особинами (хоча є певні передумови

сумніватися в абсолютній адитивності). Будучи біологічними системи, організми витрачають енергію на підтримку своєї системною цілісності, своєї життєдіяльності, вирішення індивідуальних проблем боротьби з ентропією. Розглядаючи сумарну розсіяну енергію як плату за структурну впорядкованість угруповань, потрібно зробити припущення, що енергія витрачається як на власні, так і на суспільні потреби.

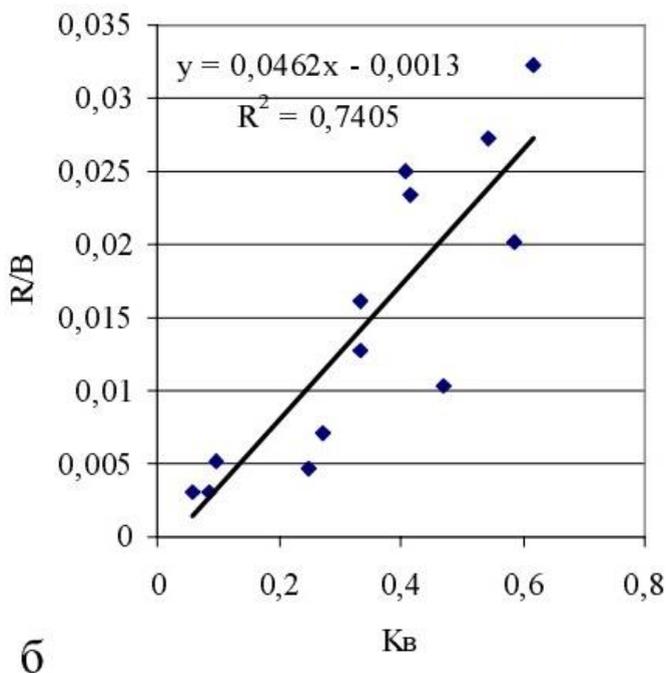


Рис. 6.6. Залежність показника R/B від коефіцієнта K_в в угрупованнях зооперифітону Ташликського водосховища та водойми-охолоджувача Криворізької ГРЕС (Протасов А., 2002).

Розглядаючи модель біорізноманіття, виділяють два типи затрат енергії – затрати елементів системи на самопідтримку і нормальне функціонування в постійних умовах середовища і затрати на пристосування до змін зовнішнього середовища. Ріст числа елементів з одночасною їх спеціалізацією веде до зменшення енергетичних затрат на адаптацію всієї системи. Аналіз моделі приводить до висновку, що збільшення числа елементів біорізноманіття призводить до збільшення затрат на її підтримку.

До цього часу неясно, яку роль відіграє збільшення або зменшення числа видів, їх вирівненості, тобто зміни біорізноманіття в розподілу потоків енергії. І який механізм затрат енергії на підтримку біорізноманіття як властивості цілісного угруповання. Існує певне протиріччя між залежностями типу гіпотези олігомікських спільнот та унімодального зв'язку між біорізноманіттям і продуктивністю. Слід відмітити, що мова йде не про прямий зв'язок біорізноманіття і продуктивності, а про бідність або надлишок ресурсів, що залежить від продуктивності, але не завжди однозначно. З іншого боку, залежності, що згадуються в літературі, основані на емпіричних даних, що мають певний діапазон значень, і зниження біорізноманіття при рості продукції в діапазоні великих значень не обов'язково повинно апроксимуватися на малі і дуже малі значення. Цілоком можна висунути версію, що в області малих значень продукції її ріст буде прямо пов'язаний з біорізноманіттям.

Для того, щоб примирити ці дві концепції – про унімодальний або зростаючий розподіл біорізноманіття при зростаючій продуктивності висувують концепцію про те, що в градієнті фактору біорізноманіття змінюється унімодально, але у вузьких діапазонах більш-менш сприятливих умов зростає до певного в даних умовах рівня.

Отже, питання про зв'язок біорізноманіття і продуктивності виходить за рамки фундаментальних екологічних питань, оскільки об'єднує дві основні категорії інвайронменталістської політики, охорони природи в її утилітарному значенні. Одні з найпродуктивніших екосистем планети Земля – гілея, коралові рифи – володіють найбільшим біорізноманіттям. Але чи є всі підстави стверджувати, що висока продуктивність обумовлена саме високим біорізноманіттям? Це питання вкрай важливе для розуміння біосфери в цілому і вимагає глибоких досліджень.

Лекція VII. Біорізноманіття і концепція екологічної ніші.

Питання:

1. Поняття екологічної ніші.
2. Принцип Гаузе.
3. Екологічна ніша як атрибут екосистеми.
4. Комбінативна система екологічних ніш.
5. Концепція двох станів видової екологічної ніші.
6. Реалізована екологічна ніша.
7. Фундаментальна екологічна ніша.
8. Концепція екологічних відмінностей співіснуючих видів.
9. Постулат екологічних відмінностей співіснуючих видів.
10. Аксиома системного сепаратизму.
11. Постулат трьох вимірів.
12. Постулат вираженості домінування.
13. Гіпотеза про зв'язок числа екологічних ніш та їх вирівненості.
14. Біорізноманіття екоморфних груп.
15. Постулат трофічних зв'язків.

16. Постулат видового біорізноманіття.
17. Постулат ресурсів.
18. Постулат залежності.
19. Постулат споживання.
20. Принцип збільшення біорізноманіття в трофічних ланцюгах.
21. Гіпотеза розміру, тривалості життєвих циклів і рухомості.
22. Постулат широкого використання ресурсів.
23. Постулат співвідношення.
24. Постулат звуження ніш.
25. Постулат перекривання еконіш.
26. Принцип діапазону.

1. Концепція і поняття екологічної ніші.

Екологічна ніша — термін в екології, що описує взаємовідносини виду або популяції з екосистемою, та їхнє в ній розташування. Лаконічнішим визначенням поняття може бути формулювання «спосіб життя організму». Ще одне визначення екологічної ніші: екологічна ніша – це місце, яке займає вид в екосистемі, не конкуруючи з іншими видами за джерело енергії. Екологічна ніша (як поняття) описує також як організм, популяція або вид відповідають на особливості розподілу ресурсів та/або конкурентів (тобто, скажімо, збільшуючи свою чисельність при надлишку ресурсів та відносно малій кількості хижаків, паразитів та патогенних факторів) та як ці суб'єкти, в свою чергу, впливають на аналогічні фактори (тобто, обмежують життєві ресурси для інших організмів, виступають в ролі харчового ресурсу для хижаків, і хижаком — для інших видів). Різні параметри екологічної ніші представляють вплив різноманітних біотичних та абіотичних факторів. До цих факторів можуть належати життєвий цикл організму, параметри його природного середовища, місце в харчовому

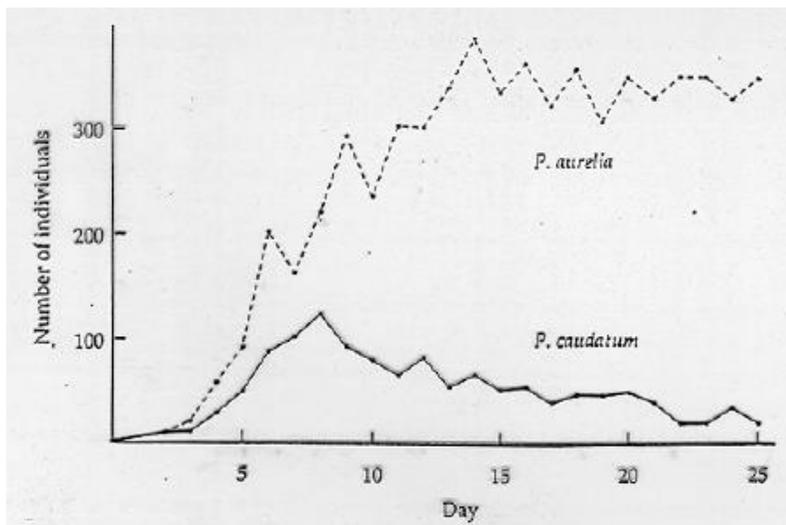
ланцюзі та в харчовій піраміді, географічне розповсюдження тощо. Відповідно до принципу Гаузе, або принципу витіснення, ніякі два види не можуть займати одну і ту ж екологічну нішу в тому самому середовищі впродовж тривалого часу.



Георгій Францович Гаузе
(1910 – 1986)

Різні види можуть займати однакові ніші, а один і той самий вид може займати різні екологічні ніші в географічно різних місцезростаюваннях. Так, наприклад, види, що населяють австралійські сухі рівнини (в основному великі сумчасті), займають однакову екологічну нішу з копитними, що населяють степи Євразії та прерії Північної Америки. Саме по собі слово «ніша» для опису даного поняття було введено натуралістом Джозефом Грінеллом (Joseph Grinnell)

в 1917 році, в його статті «The niche relationships of the California Thrasher» («Нішеві взаємовідносини у каліфорнійських пересмішників»).



Дослід Г. Гаузе з інфузоріями: *Paramecium aurelia* Ehrenberg, 1833. витісняє *Paramecium caudatum* Ehrenberg, 1833.

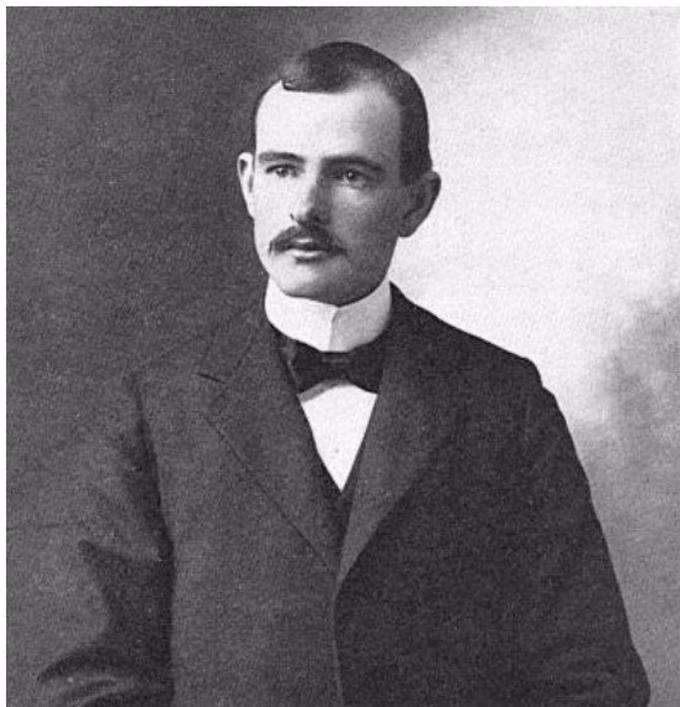
Тим не менше, поняття «екологічна ніша» лишалось нерозробленим та маловживаним в науковому обігу до 1927 року, коли британський еколог Чарльз Сазерленд Елтон дав перше концептуальне визначення даного поняття. Він, зокрема, зазначив: «Коли еколог каже «ось іде борсук», він повинен мати на увазі деяку концепцію розташування цієї тварини в угрупованні, до якого вона належить, так само, як коли він каже «ось іде священик». Пізніше концепція екологічної ніші була популяризована зоологом Евеліном Хатчинсоном в 1958 році. Хатчинсон намагався зрозуміти та сформулювати, чому в одному і тому ж середовищі може жити велика кількість організмів різного типу. Повний набір

варіацій умов навколишнього середовища (біологічних та фізичних), при яких організм може існувати, був визначений ним як «фундаментальна ніша», або «теоретично можлива ніша».

У результаті тиску з боку (або взаємодії з) інших організмів види звичайно змушені займати вужчу нішу, ніж теоретично можлива; ця вужча ніша отримала назву «реалізована ніша». Реалізована ніша є такою, до якої даний організм найбільш адаптований. Також екологічна ніша була визначена Джорджем Евеліном Гатчинсоном (George Evelyn Hutchinson) як «гіпероб'єм». Під цим терміном він мав на увазі багатовимірний простір ресурсів (світло, поживні речовини, придатні місця для життя, і та ін.) доступні та використані організмами деякого виду або популяції. Пов'язане з поняттям екологічної ніші поняття «адаптивна зона» визначається як набір екологічних ніш, котрі можуть бути зайняті групою видів, що використовують однакові ресурси однаковим чином. Треба зауважити, що поняття «ніша», як воно було сформульоване Гатчинсоном (як екологічний простір, зайнятий організмами), є дещо відмінним від поняття «ніші» у формулюванні Джозефа П. Грінелла (Joseph P. Grinnell) (екологічна роль, яку може виконувати (або не виконувати) деякий організм).

Теорія екологічної ніші пройшла довгий шлях розвитку від перших спроб визначити нішу як цілісну функціональну одиницю через диференційоване вивчення окремих її показників до створення сучасної концепції цілісного опису екологічної ніші виду. Важливим кроком на цьому шляху стало виявлення цілісних властивостей кормової поведінки, які є ключовими системними ознаками, що зумовлюють функціональну єдність ніші при структурній множинності складових її елементів. Кормова поведінка характеризує екологічну нішу виду як ціле,

впливає на формування і синтезує в собі всі інші ознаки виду.



Джозеф П. Грінелл (Joseph P. Grinnell)
(1877 – 1939)

Тому вивчення системних властивостей поведінки і розробка методів їх опису служать одними з найбільш актуальних і перспективних напрямів досліджень в теорії екологічної ніші, поведінкової екології та екології угруповань. Розвиток екології і в першу чергу теорії екологічної ніші призводить до суттєвого підвищення значущості екологічних досліджень у вирішенні багатьох важких питань еволюційної теорії.

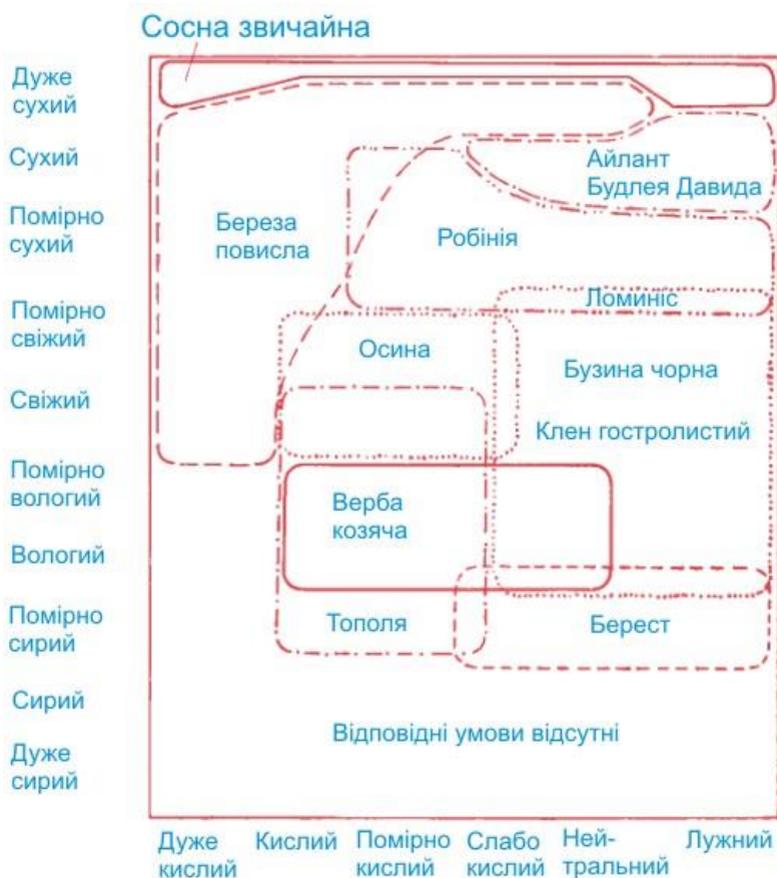


Рис. 1.7. Розподіл екологічних ніш в залежності від вологості і рН ґрунту в околицях Берліну.

За допомогою концепції одномірної ієрархічної ніші стало можливим визначити екологічну нішу виду як цілісну функціональну одиницю при множинності складових її структурних елементів і виявити єдність еволюційного процесу як закономірний результат спільної дії

різноманітних екологічних і генетичних чинників еволюції. Завдяки точному знанню специфічних екологічних вимог організмів до середовища проживання і характеру біотичних відносин відкриваються широкі перспективи для вивчення механізмів видоутворення і кращого розуміння сутності та природи біологічного виду. Аналіз екологічних ніш 50 видів рослин, частина яких свого часу проникла з Північної Америки до Євразії, а частина - з Євразії до Північної Америки, показав, що ці переселення не супроводжувалися змінами їх ніш (відношенням до абіотичних факторів). Цей результат виглядає дещо несподіваним на тлі інформаційного буму з приводу загрози біологічних інвазій.

2. Екологічна ніша як атрибут екосистеми

Поняття «екологічна ніша» - одне з найбільш використовуваних в екології, але одночасно одне з найбільш нечітких понять. Широке вживання цього поняття пояснюється постійною необхідністю користуватися концептуальною одиницею, коміркою в складній системі організм ↔ середовище. Ідеї, що відповідають сучасному поняттю екологічної ніші, були сформовані ще в працях К. Ліннея та Ч. Дарвіна, які вважали, що число місць в «економіці природи» цілком визначене і лімітоване, що повинно обмежувати біорізноманіття життя на Землі. Поняття екологічної ніші було запропоноване Дж. Гріннелом для позначення найдрібнішої одиниці розподілу виду в часопросторі, хоча І. Дедю віддає пріоритет у цьому питанні Джонсону. У зв'язку з тим, що концепція екологічної ніші об'єднує два основних об'єкта екології – біосистему та середовище, вона розвивається, змінюється, доповнюється, тобто являє собою одну з найживіших найактивніше динамічних екологічних концепцій.

Уявлення про екологічну нішу традиційно використовується в сучасній екології в розумінні місця та «професії», ролі виду в угрупованні (спільноті). Згідно визначення П. Джиллера, екологічна ніша – це відображення місця, що займає вид в угрупованні чи екосистемі, його зв'язків з абіотичним середовищем та іншими організмами. У центрі такого визначення знаходиться популяція, але екологічна ніша повинна розглядатися як певна складна поверхня контакту живої речовини з середовищем. Такий підхід до концепції екологічної ніші призводить до висновку про те, що ніша як екологічне явище не належить в повній мірі ні живій речовині, ні середовищу. Це так само, як межі розділення фаз мають потрібну природу, належать одночасно кожній фазі і в той же час є зовсім самостійним утворенням. Екологічна ніша може бути диференційована на певні «компоненти» - розглядається як спектр використання ресурсів, абіотичних факторів, біотичних позитивних та негативних взаємодій. Певна меристичність і градієнтність цих елементів дозволяє говорити про принципово можливій вимірюваності об'єму, розмірів екологічної ніші.

Екологічна ніша – доволі абстрактне поняття, тому існує чимало способів її візуалізації. Дуже спрощена в цьому плані двовимірна модель, де на осях знаходяться градієнти фактору і відповідний значенню фактору відгук популяції, наприклад, в розмірності її чисельності. У відповідності з правилом Раменського-Тіннемана про те, що кожний вид володіє своїм характерним преферендумом, крива біотичного відгуку має унімодальний характер. Оскільки кількість факторіальних осей дуже велика, то екологічну нішу можна представити як амебоподібний утвір з вип'ячуванням і западинами поверхні, при цьому досить рухомим. Крім того, необхідно відмітити, що ці умовні поверхні (різні екологічні ніші) при контакті одна з одною

можуть перекриватися, взаємно пронизують одна одну. Більш-менш вдала візуалізація не вирішує основного питання, пов'язаного з концептуальною диверсикологією: як об'єм та конфігурація екологічних ніш пов'язані з їх числом і співвідношенням їх розмірів?

Не безпідставно ставиться ще одне важливе питання: чи є екологічна ніша характеристикою виду або це атрибут угруповання (спільноти)? Кожна ценопопуляція займає свою специфічну екологічну нішу, а система їх сусідства і складає власне угруповання. У зв'язку з цим пропонують поняття **комбінативної системи екологічних ніш**.

Досить широке поширення отримала **концепція двох станів видової екологічної ніші**, яку запропонував Г. Хатчінсон. Один з цих станів – **реалізована екологічна ніша** являє собою частину певної **фундаментальної екологічної ніші**, що охоплює всю розмаїтість оптимальних умов, в яких конкретний вид може жити. Фундаментальна екологічна ніша являє собою найбільш абстрактний об'єм, в якому існування тої чи іншої популяції не обмежене конкуренцією з іншими видами і абіотичне середовище оптимальне.

Правомірність застосування поняття фундаментальної екологічної ніші викликає сумнів вже тому, що формування уявлення про фундаментальну екологічну нішу для конкретного виду можна тільки на основі інтегрального знання про реалізовані екологічні ніші, тобто про відповіді реальних популяцій на ті чи інші фактори середовища. Проста сумація цієї різноманітної інформації (яка ніколи не буде дійсно повною), порушує принцип емерджентності. Якщо говорити про фундаментальну екологічну нішу, то не про видову, а про екоморфну, оскільки загальний характер умов визначає загальну конструкцію тіла, поведінку, образ життя, а

екоморфа може бути представлена різними таксономічними дуже далекими видами.

Оскільки під фундаментальною екологічною нішею розуміють всю множину умов для того чи іншого виду, завжди можна знайти певну область умов, що задовольняє вимогам певної популяції, яка могла б тут жити. Такий підхід породив ідею про існування незайнятих екологічних ніш. Формально відкидаючи поняття «вільна», «незайнята» екологічна ніша, але по суті модифікуючи його пропонують концепцію ліцензій, порівнюючи їх з незайнятими вакансіями в штатному розкладі. Екологічна ніша не існує поза екологічної єдності популяції та середовища, в силу чого слід погодитись з висловом, що поняття вільна незайнята екологічна ніша позбавлене екологічного змісту.

3. Концепція екологічних відмінностей співіснуючих видів

Чисто формально не позбавлені були б інтересу порівняння реальних і вільних екологічних ніш в різних екосистемах, якби вдалось уникнути волюнтаризму у визначенні вільних екологічних ніш. Найбільш очевидним є постулат, що зв'язує концепцію екологічної ніші з концептуальною диверсикологією і прямо вказує на біорізноманіття екологічних ніш.

Постулат екологічних відмінностей співіснуючих видів: Якщо два види існують, то між ними повинні бути якісь екологічні відмінності.

З цього постулату випливає, що угруповання може бути сформовано тільки з різних популяцій, що суттєво відрізняються, що і створює біорізноманіття. У зв'язку з цим із загальносистемних постулатів постає **аксіома системного сепаратизму:** Різнокісні складові системи завжди структурно незалежності.

Так само, як органи в системі організму пов'язані гуморально та функціонально, але входять в структурно різні системи органів (серце не може виконувати травних функцій, а печінка – дихальних), в угрупованнях різні види, утворюючи систему, прагнуть до сепаратизму, певного рівня ізолюваності, володіють різними механізмами ізоляції. При цьому, згідно системним принципам, така дискретність (наприклад, дискретність екологічних ніш) є однією з передумов системної цілісності під час виконання принципу екологічної комплементарності.

Поняття екологічної ніші як «гіпероб'єму» пов'язане з ідеєю необмеженого числа ресурсів, факторів, зв'язків в системі популяція↔середовище. Але зі всіх систем координат гіперпростору екологічних ніш виділяють три основні – просторову, часову, трофічну.

Звідси випливає **постулат трьох вимірів**: Види заміщують один одного і розділяються в кожному з трьох вимірів – простір, час, їжа – внаслідок цього і виникає біорізноманіття.

Якщо із всіх можливих факторів виділяються три основних, то з цих трьох у певних умовах для тих чи інших видів існує переважаючий. Був сформований підхід до екологічної ніші як до ієрархічної системи: таке уявлення про екологічну нішу передбачає концепцію одномірної ієрархічної ніші, згідно якій розходження видів по екологічним нішам відбувається по одному найбільш важливому фактору, що обумовлює формування всіх відмінностей.

Безумовно, ієрархічність, супідрядність осей ніш дуже суттєво змінює сам характер екологічної ніші, але по суті при цьому екологічна ніша не перестає бути багатовимірною. Для диверсогенезу в цій концепції важливе те, що на формування біорізноманіття впливає перекривання саме по домінуючим осям екологічної ніші як

найбільш життєво важливим. Слід взяти до уваги, що в різних популяціях може бути своя система ієрархії осей екологічних ніш, що створює чимало проблем в інтерпретації взаємовідносин різних екологічних ніш. Навіть в такому досить однорідному екоморфологічно таксоценозі як угруповання птахів може бути висунуто кілька гіпотез про домінуючий фактор підвищення біорізноманіття (тобто головної осі екологічної ніші): просторова неоднорідність оселища, структура фітоугруповання, характер харчових об'єктів, основні способи добування їжі.

Поєднання різноманітних екологічних ніш створює неповторну картину кожного угруповання, але, з іншого боку, існування екологічного заміщення свідчить про певній схожості характеру ніш.

Один із рівнів схожості взаємозв'язків екологічних ніш відображається в достатньо обмеженому числі типів розподілу значимості видів. Це відомі розподілу відносної чисельності – геометричної, логнормальної, випадкових меж між екологічними нішами, які цілком визначено пов'язані з біорізноманіттям. Аналіз цих розподілів призводить до важливого для концептуальної диверсикології узагальнення про характер взаємозв'язку об'ємів і числа екологічних ніш.

Постулат вираженості домінування: В угрупованнях з малим видовим багатством домінування виражено, і об'єм екологічних ніш зменшується різко по геометричному ряду. В угрупованнях з великим видовим багатством частіше всього спостерігається логнормальний розподіл з поступовим зменшенням відносної чисельності, з великим числом видів з середньою чисельністю.

Таким чином, можна висловити **гіпотезу про зв'язок числа екологічних ніш (видового багатства) та їх відносного об'єму (вирівненості):** Видове багатство і

вирівненість знаходяться в прямій залежності. В олігомікських угрупованнях сильно виражене домінування. У багатих видах угрупованнях висока вирівненість.

У цих розподілах значимість екологічної ніші визначається через масу живої речовини. Для візуалізації використовують графічну двовимірну модель, де площа прямокутних фігур відповідає біомасі або продукції тої чи іншої популяції. Але слід враховувати, що крім кількісних існують і якісні характеристики. Високе формальне домінування не обов'язково пов'язане з істинно едифікуючою, середовищеутворюючою роллю того чи іншого виду. Едифікатор не тільки повинен відповідати «принципу праски», розпрасовуючи «нерівності» середовища, але і сам створювати суттєві неоднорідності.

4. Біорізноманіття екоморфних груп

Угруповання (спільноти) складаються не тільки з однорідних груп – популяцій, ценопопуляцій, але і з екоморфних груп. Найпростіший приклад розділення видових та екоморфних ніш – це представленість одного виду в угрупованні різними екоморфами на різних стадіях онтогенезу (що характерно для комах та земноводних). У двостулкових м'якунів (*Mytilus*, *Dreissena*) личиночна стадія представлена планктонною формою, а дорослі особини – прикріплені організми. Конкретну екологічну нішу в умовах життя того чи іншого угруповання займає цілком конкретна екоморфа. На цьому базуються чисельні явища екологічної конвергенції. Наприклад, спектр еконіш фагобіонтів (організмів, що використовують фаготрофних способів живлення) більш схожий між собою, ніж спектр екологічних ніш адсотрофів. Структура угруповання багатопланова. Крім видової важливе значення мають трофічна, розмірна, екоморфна структури. Базуючись на концепції розділення екологічних ніш, постулюють тісний

взаємозв'язок між видовим біорізноманіттям і трофічною структурою.

Постулат трофічних зв'язків: В угрупованнях з великим біорізноманіттям слід очікувати наявність більш складних трофічних зв'язків.

Цей постулат може мати і зворотне прочитання:

Постулат видового біорізноманіття: Більш складні трофічні зв'язки і взаємодії базуються на структурі угруповань з більшим видовим біорізноманіттям.

Якщо врахувати, що в онтогенезі чисельні види представлені не однією екоморфою, то слід очікувати і збільшення екоморфного біорізноманіття. Ясно, що біорізноманіття трофічних ніш пов'язане з біорізноманіттям доступних ресурсів. При цьому в якості ресурсу слід розглядати не тільки зовнішні для угруповання об'єкти, але і враховувати внутрішньоспільнотні трофічні зв'язки.

Постулат ресурсів: Угруповання більш різноманітні в умовах більшого біорізноманіття доступних ресурсів.

У зв'язку з цим постулатом знаходиться гіпотеза про взаємозв'язок біорізноманіття автотрофного блоку з біорізноманіттям тварин. Рослини, як наземні, так і водні модифікують середовище в аспектах просторової гетерогенності, впливу на фізичні, хімічні умови середовища, а також обумовлюють формування трофічних ланцюгів пасовищного типу.

Постулат залежності: Біорізноманіття тварин зростає при збільшенні біорізноманіття рослин.

Трофічні стосунки, що виникають між рослинами і тваринами-пасовищниками, хижаками та жертвами (при не дуже сильно вираженій спеціалізації споживачів), складаються таким чином, що більш імовірно, в більшій кількості споживаються домінуючі види. Такий чином, знижується домінування і зростає вирівненість, а значить і біорізноманіття.

Постулат споживання: Пасовищники і хижаків, більш інтенсивно споживаючи організми домінуючих видів, підвищують вирівненість і біорізноманіття угруповання взагалі.

Таким чином, підвищення біорізноманіття ресурсів підвищує біорізноманіття споживачів. Як було показано для угруповання бентосу, в угрупованнях з переважанням мирних видів біорізноманіття знижується, тобто присутність хижаків підвищує біорізноманіття. Але перевищення деякого рівня чисельності хижаків (пасовищників) призводить до різкого зниження біорізноманіття, як, наприклад, у випадку масового розмноження морської зірки *Acantaster planci* (Linnaeus, 1758) на коралових рифах. Трофічна структура визначається не тільки числом взаємопов'язаних популяцій, але і довжиною трофічних ланцюгів. Біорізноманіття вимірюється по принципу зворотної піраміди, якщо відому піраміду продукції та біомаси вважати прямою і нормальною. Таким чином формується **принцип збільшення біорізноманіття в трофічних ланцюгах:** Біорізноманіття зростає по ходу трофічних ланцюгів.

Це правило позбавлено універсальності. При суворій спеціалізації, коли одна популяція служить трофічним об'єктом для іншої, біорізноманіття рівне нулю по всьому ланцюгу харчових зв'язків. Слід визнати, що більш поширеним і звичайним випадком є доволі широкий спектр первинних ресурсів внизу піраміди, більш вузьким – споживачів первинної продукції, ще більш вузьким – хижаків. Але з принципу збільшення біорізноманіття в трофічних ланцюгах можна зробити висновок, що чим довші трофічні ланцюги, тим вище біорізноманіття всього угруповання. З цього випливає, що в більш різноманітних угрупованнях довші трофічні мережива, що і постулює постулат трофічних зв'язків. Деякі угруповання організмів

в силу своїх якостей та характеристик можуть вносити в загальне біорізноманіття великий вклад, ніж інші, здійснювати великий вплив на загальне біорізноманіття. Це свідчить про якісне біорізноманіття екологічних ніш. Одна з гіпотез – **гіпотеза розміру, тривалості життєвих циклів і рухомості**: Біорізноманіття вище для таксонів з малими розмірами, короткими життєвими циклами і великою рухомістю.

Тут розглядається питання більш значне, аніж припущення про видове багатство окремих таксономічних груп. Аналогією цієї концепції є те, що навряд чи заслуговує серйозної уваги версія про те, що на ділянці лісу число видів великих ссавців буде менше, аніж дрібних комах. Але, і це важливо, питання може бути поставлене про масштабування в системі організм ↔ популяція ↔ середовище. Якщо співставляти розміри організмів і елементів середовища. (масштабний ефект середовища), то питання про гетерогенність середовища не може бути вирішений однозначно, точніше – антропоцентрично. Для дрібних організмів середовище більш гетерогенне. Але можна стверджувати і зворотне: враховуючи масштабність середовища і організмів гетерогенне для великих організмів середовище, що складається з чисельних елементів, являє собою для дрібних набагато менше число однорідностей. Те, що для великих організмів – елемент гетерогенності, то для дрібних – цілісний, доволі однорідний (або зі своїми, недоступними для великих неоднорідностями) біотоп.

Це штовхає до висновку, що оцінка біорізноманіття угруповань не може бути коректною без врахування масштабності середовища і організмів. Методичним прийомом може бути оцінка біорізноманіття розмірних угруповань, таксоценів, екоморфних угруповань. Аналогічна релятивістська концепція повинна бути прийнята і для інших характеристик організмів, оскільки і

тривалість життєвих циклів (біологічний часопростір), і рухомість відносно, як при співвідношенні з іншими організмами, так і з часопросторовими елементами середовища. Загальний рівень адаптаційних можливостей, еврибiонтичність, стенобiонтичність, здатність виду до розширення екологічної ніші теж є одним із біотичних факторів диверсогенезу.

Постулат широкого використання ресурсів: Біорізноманіття вище для таксонів, що більш широко використовують наявні ресурси.

Високий рівень стенобiонтичності може поєднуватись з високим біорізноманіттям угруповань тільки в умовах високої стабільності умов. Навіть незначні їх зміни будуть викликати зниження біорізноманіття по причині випадіння вузькоадаптованих видів. Добре організовані і вузькі екологічні ніші просто перестають існувати. В угрупованні, що складається з евриеків, навпаки, високі можливості різних перебудов під час змін умов. Але перекривання екологічних ніш і напруженість конкурентних взаємин тут настільки високі, що неминуче призведуть до гіпертрофування декількох ніш за рахунок інших, тобто знову ж до зниження біорізноманіття. Але реальні угруповання завжди складаються з видів, більш чи менш близьких до одного з полюсів градієнту еврибiонтичності-стенобiонтичності.

Постулат співвідношення: В угрупованнях з високим біорізноманіттям повинно бути деяке оптимальне співвідношення стенобiонтичних та еврибiонтичних видів.

Часопростір екологічних ніш дуже динамічний в зв'язку з постійною взаємодією процесів тиску життя і тиску середовища. Збільшення біорізноманіття по компоненті видового багатства є, напевно, збільшенням числа еконіш в угрупованні. Цей процес може проходити двома шляхами.

Постулат звуження ніш: Збільшення біорізноманіття може відбуватися за рахунок звуження ширини еконіш.

Постулат перекривання еконіш: Збільшення біорізноманіття може відбуватися за рахунок більшого перекривання екологічних ніш.

Очевидно, що поява, а потім стабільне функціонування нових ценопопуляцій можливе тільки при умові ущільнення часопростору екологічних ніш, хоча може відбуватися і збільшення кількісного і якісного спектру ресурсів.

Принцип діапазону: Збільшення біорізноманіття пов'язане зі збільшенням діапазону ресурсів, розширенням ресурсних можливостей середовища.

Цей принцип використовується, наприклад, при створенні так званих штучних рифів. Занурення під воду людиною твердих поверхонь, формування біль чи то менш масштабних складних біотопів створюють умови для існування і розвитку різноманітних угруповань перифітону. Таким чином, збільшення біорізноманіття відбувається за рахунок «додаткових ліцензій». Збільшення діапазону ресурсів може бути пов'язане не тільки зі зміною поля абіотичних факторів, але і з тим, що нові види стають ресурсом в широкому розумінні, тобто біорізноманіття породжує біорізноманіття. На сьогодні процеси інвазії нових видів стали дуже інтенсивними. Це велика проблема знаходиться в рамках не тільки регіональної диверсикології, але стосується і глобальних змін картини біорізноманіття цілих континентів та морів. Доповнення угруповань новими видами відбувається постійно. Угруповання живуть у потоці інтенсивно мігруючих організмів. Тому одним із важливих факторів диверсогенезу є фактор доповнення (recruitment) угруповань іншими видами.

Отже, діяльність людини тільки прискорює, інтенсифікує деякі екологічні процеси, адже збільшення і

звуження простору екологічних ніш, їх поява та виникнення відбувались в екосистемах завжди. Саме ці процеси створили сучасний вигляд біорізноманіття біосфери.

Лекція VIII. Біорізноманіття та середовище.

Питання:

1. Концепція різноманітності середовища.
2. Концепція рівнів біорізноманіття.
3. Постулат динамічної рівноваги.
4. Постулат основного градієнту біорізноманіття.
5. Постулат стабільності умов.
6. Гіпотеза гетерогенності оселищ.
7. Постулат гетерогенності елементів.
8. Гіпотеза унімодальної відповіді біорізноманіття на зміни різноманіття абіотичних умов.
9. Постулат розмірів та наближення.
10. Постулат імміграційного пулу.
11. Постулат екстремальних умов.
12. Постулат середнього рівня гетерогенності.
13. Гіпотеза про середні порушення (IDH).
14. Постулат порушених оселищ.
15. Біорізноманіття і характеристика стану екосистем.
16. Постулат впливу енергії на біорізноманіття.
17. Оцінки взаємозв'язку біорізноманіття і ресурсної бази.
18. Принцип балансу екосистем.
19. Принцип балансу мінливості та консервативності.
20. Гіпотеза про зовнішню і внутрішню регуляцію біорізноманіття.
21. Концепція обмеження біорізноманіття ємністю середовища.
22. Принцип альтернативного біорізноманіття.
23. Постулат оптимуму стабільності.

Розглядаючи біорізноманіття необхідно виділяти зв'язок загального біорізноманіття з середовищним різноманіттям, що цілком закономірно в рамках концептуального протиставлення біосистем і середовища їх існування. Але існує і більш широке поняття біорізноманіття, найновіша концепція якого включає всі рівні організації, інтегруючи біотичні та абіотичні структури та процеси.

1. Концептуальні положення зв'язку біорізноманіття і середовища

Можуть бути сформовані наступні концептуальні положення зв'язку біорізноманіття та середовища:

Концепція різноманітності середовища: Існує біорізноманіття як різноманіття біологічне, біотичне, але також існує різноманіття середовища.

Концепція рівнів біорізноманіття: Видове біорізноманіття – атрибут угруповань, біорізноманіття включає всі рівні, як біотичні, так і абіотичні структури і процеси.

Остання концепція є, очевидно, відображенням як популярності біорізноманіття, спроб пов'язати його з найрізноманітнішими явищами, так і пошуками певної універсальної концепції, що пов'язала б екологію з еволюцією, генетикою, біогеографією. Саме тому до складу екологічного біорізноманіття включається різноманіття ландшафтів, оселищ, екологічних ніш. Є точка зору, що таке розширення не тільки не виправдане, але протирічить основним екологічним уявленням. Але не можливо не відмітити, що проведення різких меж тут, як і взагалі в екології, проблематично, хоча б тому, що одні біотичні системи являють собою елементи середовища для інших, так само як ландшафт включає не тільки геоморфологічні, але і біотичні елементи.

Питання про розмежування біосистем та середовища їх існування має релятивістську природу, тобто питання про середовище може розглядатися тільки відносно самої біосистеми. Біосистема та середовище утворюють нову систему зі своїми особливими емерджентними властивостями.

Можна без перебільшення сказати, що більша частина так званих гіпотез про біорізноманіття, тобто концептуальних положень, що пояснюють ті чи інші залежності, мають стосунок саме до зв'язку біорізноманіття з середовищем життя організмів, популяцій, угруповань, екосистем. Це природньо для екологічних концепцій. Те, що біорізноманіття біосистем пов'язане з умовами середовища очевидно, але які особливості і направленість цього зв'язку?

Різноманітність умов життя, різноманітність оселищ, яке може бути виражене у багатьох аспектах: часова варіабельність або стабільність, число і співвідношення розмірів оселищ і меж між ними, різноманітність часопросторових циклічних процесів, різноманітність і сила факторів середовища, безумовно, є найважливішими складовими факторів диверсогенезу.

Фактори, що впливають біорізноманіття угруповань, включають: стабільність і гетерогенність середовища, рівень первинної продукції в екосистемі, хижацтво і конкурентні відношення між видами.

Середовище може розглядатися як система, що має деяку кількість елементів (фактори, ресурси, джерела енергії, джерела інформації), що пов'язані між собою специфічними зв'язками. Середовище має свої системні властивості, одне з них – біорізноманіття.

Слід розглянути питання про зворотний зв'язок в системі різноманіття середовища ↔ біорізноманіття. Слідуючи закону максимуму біогенної енергії Вернадського-Бауера, можна припустити, що в певних

умовах, на певних етапах еволюції різноманіття середовища може визначатися біогенними факторами.

Постулат динамічної рівноваги: Будь-яка біосистема знаходиться в рухомій рівновазі з середовищем та еволюціонує збільшує свій тиск на середовище.

Навряд чи варто заперечувати, що високе різноманіття середовища, наприклад, коралових рифів визначається саме біогенними факторами. Можна також припустити, що на світанку формування сучасної біосфери Землі в бентосі мілин архейських морів, що майже позбавлені розчиненого кисню, існували сукупчення донних водоростей, що були острівцями фототрофного метаболізму, а значить – специфічними мікрооселищами з підвищеним вмістом кисню у воді. Важко переоцінити важливість такого біогенного збільшення гетерогенності середовища для всього еволюційного процесу біосфери.

2. Середовище і основний градієнт біорізноманіття

Зміна біорізноманіття, зокрема багатства видів пов'язане, безумовно, з багатьма факторами, але може бути виділений основний градієнт біорізноманіття.

Постулат основного градієнту біорізноманіття: Зменшення біорізноманіття видів від рівнин тропіків у сторону високих широт і великих висот – головний градієнт біорізноманіття.

Цей незаперечний біогеографічний феномен породив велику кількість різних гіпотез і, дійсно, чи не в цьому градієнті ховається основна закономірність диверсикології? Одна з найпоширеніших гіпотез – гіпотеза про стабільність умов в екологічному та еволюційному часопросторі.

Постулат стабільності умов: Біорізноманіття вище там, де умови більш стабільні протягом року, а також протягом більш довгих періодів.

Одним із аргументів, що підтверджують цю гіпотезу, є те, що низькоширотні екосистеми досягли «більшої зрілості» і характеризуються високим біорізноманіттям завдяки тому, що вони довгий час не підпадали під якісь екстремальні дії, і організми мали можливість і час еволюціонувати і зайняти різні екологічні ніші. Три великих кліматичних пояси Землі – жаркий, помірний і холодний – можна назвати просто поясами однорідних, змінних і крайніх фізичних умов. Таким чином, можна зробити висновок, що високе біорізноманіття обумовлене значною одноманітністю умов. У стабільних в часопросторі умовах на більшому рівні проявляється принцип «Біорізноманіття породжує біорізноманіття». Але слід звернути увагу і на тезу, що робить цю залежність не такою вже очевидною і безумовною: «Рівномірність клімату – джерело всього цього пишного достатку і нескінченного різноманіття рослинності – є в той же час і причиною часто просто гнітючої її одноманітності».

Якщо стабільність умов в часопросторі виглядає як цілком реальний фактор позитивного диверсогенезу, то відносно одноманітності, то відносно одноманітності умов лише в просторі існує зворотна точка зору.

Гіпотеза гетерогенності оселищ: Угруповання більш різноманітні в просторово більш гетерогенних оселищах.

Оскільки в цій гіпотезі передбачається важливий зв'язок біорізноманіття та умов середовища, необхідно більш детально зупинитись на цьому аспекті буття екосистем. Тут проглядається системна аналогія з самим біорізноманіттям, тобто високе різноманіття середовища, гетерогенність передбачає значну кількість елементів, факторів середовища і відсутність високого домінування, переважання, свого роду тиранію одного фактору або елемента. Таким чином, можна говорити про факторіальне багатство і факторіальну вирівненість. Такий же підхід

можна застосувати не тільки до просторових аспектів середовища, але і ширше – до часопросторовим. Якщо значимість якогось фактору не змінюється занадто суттєво протягом певного проміжку часопростору, можна говорити про велику часопросторову вирівненість факторів середовища.

Постулат гетерогенності елементів: Різноманіття середовища, неоднорідність, гетерогенність може бути оцінена на основі багатства елементів, факторів та їх вирівненості.

Це робить можливим кількісно оцінювати взаємозв'язок і співвідношення абіотичного і біотичного різноманіття. Але виникає складна проблема оцінки абіотичного різноманіття, що пов'язана з очевидними відмінностями розмірностей виразу тих чи інших факторів. (Наприклад, швидкість течії річки вимірюється в м/с, а температура в °C чи °F). Якщо ж характеристика середовища описується в одних одиницях, то оцінки різноманіття середовища цілком можливі. Наприклад, можна використовувати застосовані в ландшафтознавстві ентропійні засоби складності малюнку ландшафту, що аналогічні індексу Шеннона. Тут в якості частот беруться відношення площі i -того однорідного контуру до загальної площі всіх контурів. Використання функції Шеннона для оцінки різноманіття середовища можливе також під час обліку зовнішніх потоків енергії або потоків речовини (сумарно потоків речовини-енергії).

Оцінки різноманіття середовища мають значні методичні складності і основна важкість пов'язана з оцінкою частки кожного фактору в загальному факторіальному полі. Те, що при розрахунку індексу Шеннона (або інших індексів) для біорізноманіття, де всі значимості окремих видів виражені в одних одиницях, здійснюється простим додаванням, викликає великі

проблеми під час оцінки різноманітності середовища. Одним із варіантів вирішення питання може бути експертна оцінка співвідношення значимості факторів. Виходячи з досвіду дослідження різних водних екосистем пропонують різні варіанти оцінки значимості факторів середовища.

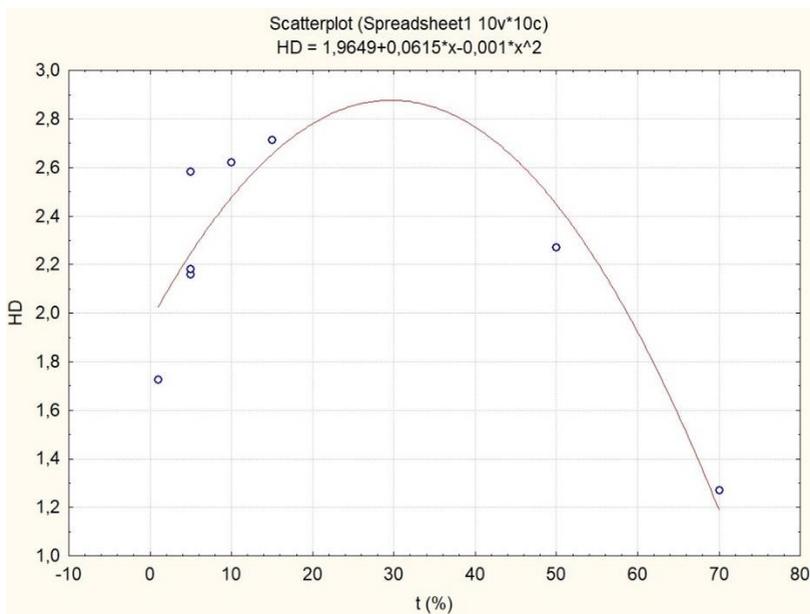


Рис. 1.8. Зв'язок значимості температури t (%) і різноманіття середовища HD для різних водойм.

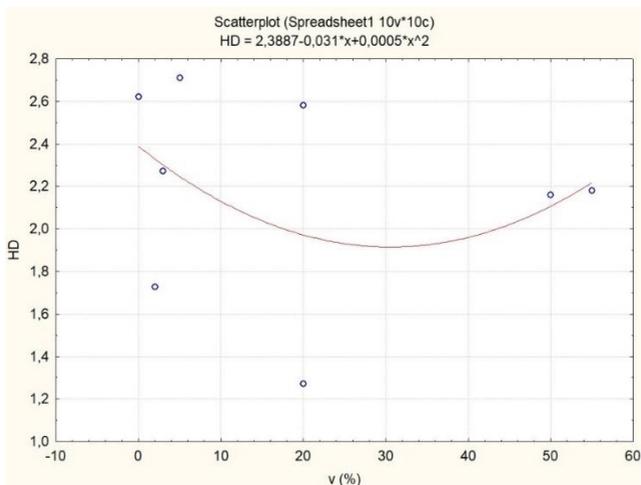


Рис. 2.8. Зв'язок значимості швидкості течії v (%) і різноманіття середовища HD для різних водойм.

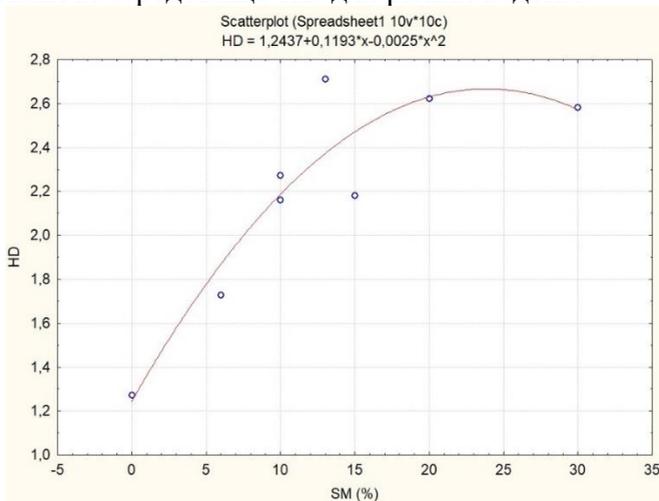


Рис. 3.8. Зв'язок значимості забруднення завислими речовинами SM (%) і різноманіття середовища HD для різних водойм.

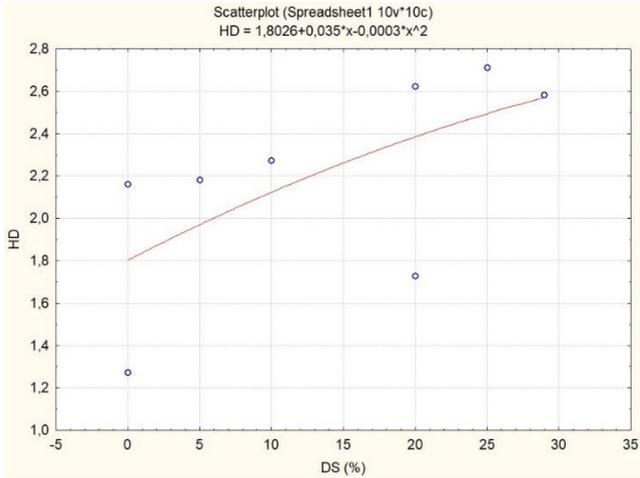


Рис. 4.8. Зв'язок значимості забруднення розчиненими речовинами DS (%) і різноманіття середовища HD для різних водойм.

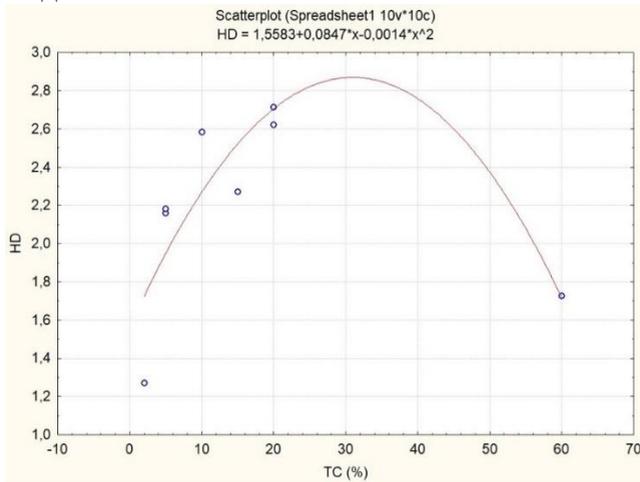


Рис. 5.8. Зв'язок значимості трофічних умов TC (%) і різноманіття середовища HD для різних водойм.

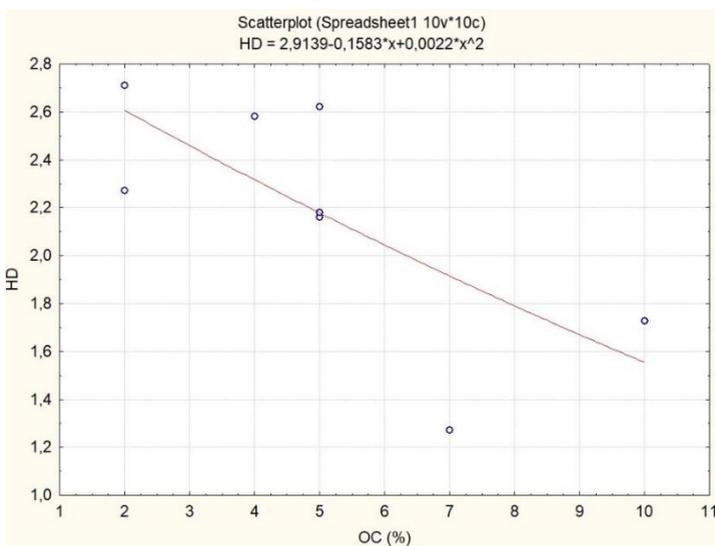


Рис. 6.8. Зв'язок значимості вмісту кисню ОС (%) і різноманіття середовища HD для різних водойм.

Складність таких оцінок полягає в тому, що в обліку одразу кількох аспектів, які слабо піддається формалізації: співвідношення даних значень з максимально можливим, середнім або лімітуючим розвиток організмів і порівняння відносного значення кожного фактору з іншими, а також з деякою умовною сумою дії. Але можна виділити оселища, де явно домінують один або два фактори, із-за чого різноманітність середовища різко знижується. Наприклад, навряд чи можна обговорювати припущення, що в каналі, який відводить воду від АЕС і охолоджує її, де температура досягає 40°C і вище, саме цей фактор, а потім і гідродинамічний є значно домінуючим. Також у верхній течії рік, у гірських потоках, течія, захоплені частки, якість субстрату є домінуючими факторами. У лентичних умовах не вдається легко виділити один переважаючий фактор,

тому різноманіття середовища тут вище. Цілком очевидним є те, що в умовах різкого переважання одного фактору угруповання в цілому об'єднані і домінують види число яких невелике. Різке переважання одного фактору асоціюється з екстремальними умовами. У такому випадку більша вирівненість повинна асоціюватися з більш сприятливими умовами, де зростають конкурентні відносини, які можуть також знизити біорізноманіття. Напевно, в градієнті «екстремальні умови ↔ сприятливі умови» зміни біорізноманіття мають унімодальний характер.

Провіши аналіз змін числа видів в угрупованнях зоопланктону та їх видового біорізноманіття, дослідники прийшли до висновку, що наближення значень факторів середовища (рН, мінералізації) до екстремальних значень відбувається збіднення видового складу мезозоопланктону і зниження індексу видового біорізноманіття. В якості екстремальних умов для угруповань розуміють такі, при яких ці угруповання вже не існують. Наприклад, для мезозоопланктону такі значення рН знаходяться за межами діапазону 3,5 – 10,5.

Гіпотеза унімодальної відповіді біорізноманіття на зміни різноманіття абіотичних умов: Біорізноманіття максимальне при деякому оптимальному значенні різноманіття умов середовища і знижується при наближенні до екстремальних.

Важливо підкреслити, що існує доволі доволі багато видів зоопланктону, що можуть складати угруповання при доволі низьких значеннях рН. Число видів в озерах зі значенням рН = 5,5 нараховує біля 100. Але видове багатство угруповань не перевищує 10 – 15 видів, а видове біорізноманіття в середньому складає біля 1 біт/екз. Це може означати тільки те, що угруповання реагує на зміну умов середовища як система у відповідності до власних

емерджентних властивостей. Велике практичне значення має проблема можливості зміни біорізноманіття за рахунок зміни вирівненості факторів середовища. У чисто утилітарній площині питання може бути поставлене так: «Чи можна уникнути зниження біорізноманіття в угрупованні шляхом підвищення вирівненості, тобто зниження домінування одного фактору середовища?» Або, наскільки реальний ефект формального зниження відносної значимості одного фактору за рахунок збільшення значимості інших? Наприклад, чи може створення штучних рифів у водоймі-охолоджувачі АЕС, тобто посилення фактору гетерогенності субстратів знизити негативний вплив екстремальних температур на біорізноманіття?

Слід підкреслити небезпеку занадто спрощеного і формального підходу до таких заходів управління. Формально можна висунути версію, що збільшення різноманіття середовища за рахунок розширення спектру речовин-полютантів, що викидаються у воду або в атмосферу. Крім того, формальні оцінки значимості факторів не враховують їх взаємодії та взаємовпливи. При всій значній складності кількісних оцінок різноманіття середовища вирішення цього завдання є однією з найважливіших у концептуальній диверсикології.

Певний інтерес містять деякі окремі залежності між тими або іншими факторами середовища і біорізноманіттям. Доведено, що видове багатство гідробіонтів у різних морях (від моря Лаптевих до морів Малайського архіпелагу) поступово зростає при збільшенні середніх температур до 15°C і потім різко збільшується при підвищенні температури до 30°C. Залежність добре описується формулою:

$$N_{SP} = 400 e^{0,15t} \quad (5.1)$$

Де N_{SP} – число видів, t – температура.

Вважається цілком встановленим фактом залежність видового багатства від розмірів обмежених оселищ – істинних чи екологічних островів. Частіше всього на порядок збільшення площі островів відповідає подвійне зростання числа видів:

$$N_{SP} = CA^Z \quad (5.2)$$

Де N_{SP} – число видів, C – константа, що характерна для конкретної місцевості, A – площа острова, показник $Z = 0,24 - 0,35$.

Число видів в угрупованнях гідробіонтів континентальних водойм зростає по мірі збільшення їх площі, об'єму води у водоймах. Залежність числа видів різних гідробіонтів від площі озер аналогічна (5.2), значення коефіцієнтів C та Z змінювались в широких межах, C – від 2,67 до 110,33; Z – від 0,051 до 0,358. Така ж залежність відмічається і між числом видів безхребетних та риб з об'ємом води в озерах, значення тих же коефіцієнтів: C – від 32,42 до 187,76; Z – від 0,099 до 0,373.

Крім розмірів островних оселищ і пов'язаною з цим довжиною берегових ліній як межі контакту з оточуючим середовищем, має значення ізолюваність їх від джерел видів. Деяка рівноважне число видів на островах є результатом двох процесів – імміграції та розсіювання видів (це включає як еміграцію, так і вимирання видів). Чим ближче до джерела видів (материку) і чим більше по розміру острів, тим більше буде його видове багатство і навпаки.

Постулат розмірів та наближення: Видове багатство ізолюваних оселищ (істинних або екологічних островів) прямо пов'язане з їх розміром та наближення до джерела видів.

Процеси імміграції та еміграції мають важливе значення не тільки для диверсогенезу островних оселищ. Завжди між угрупованнями відбувається обмін організмами, і деякі можуть стати засновниками нових

популяцій, тобто створити екологічні ніші в нових для себе угрупованнях. При цьому в часопросторі розмір імміграційного пулу не лишається постійним.

Постулат імміграційного пулу: Видове біорізноманіття прямо залежить від розміру імміграційного пулу.

Рівень біорізноманіття пов'язують з найзагальнішими оцінками і характеристиками умов середовища.

Постулат екстремальних умов: Біорізноманіття мінімальне в екстремальних умовах.

При всій нечіткості цих характеристик середовища екологи часто застосовують такі узагальнені поняття, які можуть мати деякий антропоцентричний відтінок. Екстраполяція цього положення на весь градієнт умов примушує висловити гіпотезу про те, що при поліпшенні умов середовища біорізноманіття зростає. З цього слідує цілком практичне питання: наскільки необхідно покращити умови (і які!), щоб досягти максимального біорізноманіття? Теоретично є дві відповіді: перша пов'язана з простою екстраполяцією – біорізноманіття монотонно зростає по мірі поліпшення умов; друга впливає з характерного для екологічних систем унімодальної зміни екологічних характеристик у градієнті фактору. Очевидно, що до деяких значень умов середовища ці залежності повинні співпадати.

Найважливішою характеристикою оселищ є їх просторова гетерогенність. Вона має певну структуру, а саме являє собою мозаїку різнорідних одне відносно другого, але однорідних в середині себе елементів середовища і перехідних зон, меж, екотонів між ними. Біорізноманіття тісно пов'язане з розмірами однорідностей (patch size) і щільністю екотонів (ecotone density).

Занадто великі однорідності і, відповідно, мала кількість екотонних зон не створюють необхідного різноманіття для існування різних по своїм потребам видів,

а занадто велике число дрібних однорідностей з великим числом межових зон не забезпечує необхідного доволі однорідного простору для життєдіяльності популяцій або їх груп.

Постулат середнього рівня гетерогенності: Видове біорізноманіття максимальне при середньому рівні просторової гетерогенності середовища.

Від концепції монотонно зростаючої залежності між умовами середовища і біорізноманіттям відбувається зміщення до концепції унімодальної зміни біорізноманіття в градієнті фактору по принципу: «високе біорізноманіття там, де не занадто мало, але і не занадто багато, не занадто погано, але і не занадто добре. На цьому принципі побудована **гіпотеза про середні порушення (IDH)**: Максимальне біорізноманіття угруповань відповідає рівню середніх порушень зовнішніми діями.

Невеликі порушення можна прирівняти до одного з факторів підвищення гетерогенності середовища. З емпіричних даних і спостережень сформулювали положення про певну користь для біорізноманіття невеликих порушень в угрупованнях за рахунок певних зовнішніх факторів.

Постулат порушених оселищ: Угруповання найбільш різноманітні в дещо порушених оселищах.

Простежується певне протиріччя концепцій. Згідно однієї концепції (постулат стабільності умов) найбільша стабільність середовища є передумовою збільшення біорізноманіття. Згідно іншої концепції (гіпотеза гетерогенності оселищ) цей же ефект досягається при збільшенні гетерогенності, різнорідності середовища, і, нарешті, IDH-гіпотеза говорить про максимальне біорізноманіття при певних середніх значеннях дії. IDH-концепція є більш універсальною, хоча б тому, що

відповідає більшості розподілів екологічних характеристик в градієнті фактору.

3. Біорізноманіття і характеристика стану екосистем

Той чи інший рівень біорізноманіття розглядається не тільки як певна характеристика стану, але і результуюча певного процесу, що вимагає енергетичних затрат.

Постулат впливу енергії на біорізноманіття: Екосистема повинна отримувати певну кількість енергії (що перетворюється в ресурси), що необхідна для підтримки структурного біорізноманіття угруповання.

При цьому, якщо підвищення біорізноманіття призводить до більш ефективного використання ресурсів, то навіть невелике збільшення енергетико-ресурсних можливостей середовища повинно призводити до прогресуючого збільшення біорізноманіття під час росту ресурсної бази.

Різноманітні ресурси – це те, що забезпечує успіх тиску життя, який може відбуватися двома (хоча і взаємопов'язаними) різними шляхами – за рахунок збільшення кількості індивідуальної живої речовини, що найчастіше відбувається за рахунок 1 – 2 видів (нульовий або негативний диверсогенез) і за рахунок збільшення кількості видової живої речовини (позитивний диверсогенез). У зв'язку з цим є доволі суперечливими **оцінки взаємозв'язку біорізноманіття і ресурсної бази:**

Оцінка 1: Біорізноманіття угруповань зоопланктону та зообентосу знижується по мірі зростання первинної продукції планктону.

Оцінка 2: Біорізноманіття угруповань гідробіонтів знижується по мірі зростання вмісту органічної речовини у воді.

Оцінка 3: Біорізноманіття зростає зі збільшенням енергії фотосинтетичної радіації і вологості.

Оцінка 4: Біорізноманіття видів і продуктивність не мають простої лінійної кореляції.

Оцінка 5: Максимальне біорізноманіття в зоні помірного клімату припадає на середню частину градієнту зволоження.

Оцінка 6: Максимум видового біорізноманіття властивий системам з певною середньою продуктивністю.

Оцінка 7: Стійка висока передбачувана продуктивність є передумовою високого біорізноманіття.

Таким чином, складно встановити однозначні зв'язки між біорізноманіттям, ресурсною базою середовища і факторами, що визначають експлуатацію ресурсу. Але, аналіз емпіричних даних показує, що високому біорізноманіттю відповідає зовсім не максимально можлива продуктивність. Дослідниками було показано, що найбільше число видів тварин слід очікувати у водоймах з первинною продукцією планктону біля 1400 ккал/м² год, в той час як при значно більшій продуктивності (2500 – 3000 ккал), число видів знижується, так само як і при мінімальних значеннях продукції. Число видів фітопланктону також не пов'язане прямою лінійною залежністю з первинною продукцією. Дуже бідні і багаті видами альгоценози володіли високою продуктивністю, а мінімум її припадав на угруповання з числом видів водоростей більше півсотні.

4. Принцип балансу екосистем.

Цілком очевидно, що біорізноманіття визначається не одними тільки умовами абіотичного середовища, тому розділяють фактори диверсогенезу на три групи: первинні (які діють через одне тільки фізичне середовище), вторинні (що діють через фізичні і біотичні фактори), третинні (що діють тільки через біотичні фактори). Існує гіпотеза, згідно якої угруповання більш різноманітні в умовах, де біотичні

фактори переважають. Зробити однозначний висновок щодо цього питання важко, оскільки можна висунути версію, що навпаки, в угрупованнях з високим біорізноманіттям інтенсивні і різноманітні конкурентні, симбіотичні відносини, тобто різні біотичні взаємозв'язки. Навряд чи можна вважати універсальним правило переважання в диверсогенезі третинних факторів над первинними. Скоріше фактори всіх трьох рівнів діють разом, комплексно.

Яким би великим не було біорізноманіття тої чи іншої біосистеми, немає ніяких сумнівів в тому, що потенціал її різноманіття значно вищий існуючого. Збільшення біорізноманіття є одним з аспектів тиску життя, що має тенденцію до наростаючого збільшення. Не випадково у вигляді гілкуватого дерева, що розширюється зображають результат еволюційного процесу. Так само як тиску життя протистоять фактори тиску середовища, існують фактори обмеження біорізноманіття. Можна використати поняття «поганого біорізноманіття», яке вже порушує певний оптимальний баланс між особливим, відмінним, індивідуальним, специфічним і загальним, типовим, системним. Погане біорізноманіття може бути такою ж ознакою патології в екосистемі, як і відсутність адаптаційних змін, мінливості, що вкрай необхідні для розвитку. Процеси позитивного (зростання біорізноманіття) і негативного (зниження біорізноманіття) диверсогенезу, формування новаторських, мінливих та консервативних структур повинні бути збалансовані, інакше починається бозна що, як палеоцені та еоцені.

Принцип балансу мінливості та консервативності:
Процеси мінливості та консервативності біосистем повинні бути зрівноважені.

З цього принципу слідує, що такий баланс повинен існувати в стабільних системах. Розвиток систем можна представити як послідовне переважання мінливості і

закріплення оптимального в даних умовах за рахунок консервативності (Ох, вже цей консерватизм!). Можна висунути припущення, що як мінливість, так і консервативність як характеристика біосистем, мають тенденції значного збільшення при взаємному обмеженні один одного. Середовищні фактори також входять в число регуляторів. Таким чином можна висловити **гіпотезу про зовнішню і внутрішню регуляцію біорізноманіття**:

Існують як зовнішні для біосистеми, так і ендогенні механізми обмеження біорізноманіття.

Що стосується консервативності, то вона обмежується самим біорізноманіттям. Що ж тоді обмежує біорізноманіття?

Існує **концепція обмеження біорізноманіття ємністю середовища**:

Збільшення біорізноманіття обмежене ємністю середовища, тією кількістю енергії, що перетворена в ресурси, яка дозволяє підтримувати структурне різноманіття біотичної спільноти при межовій для даної екосистеми біомасі живої речовини.

Таким чином, можна зробити висновок, що зовнішня регуляція біорізноманіття визначається часопросторово-біотопічними та енергетичними характеристиками середовища.

Говорячи про внутрішні, біотичні механізми обмеження біорізноманіття, слід розрізняти зміни його по двох компонентах – багатству та вирівненості. Обмеження по багатству пов'язане з характеристика і щільністю упаковки екологічних ніш. Обмеження по вирівненості визначається міжпопуляційними стосунками, прямою експлуатацією однією популяцією іншої, подавленням за рахунок особливих факторів, наприклад, хімічних речовин.

Цікавими і доречними можуть бути в цьому контексті паралелі між біодиверсогенезом та етногенезом. В

етногенезі працюють як зовнішні фактори – особливості ландшафту та природних умов, так і внутрішні. Філософствуючи про етнічний мономорфізм деякі мислителі-історики відмічали: «... Етнос знищує тих, кого справедливо (зі своєї дзвіниці) вважає потворами та виродками. І все ж нові етноси з'являються. Значить існують такі умови, які дозволяють окремим особинам не тільки вижити, але і перемогти. Очевидно, що ці умови – умови середовища, як ландшафтного, так і етнічного, під яким розуміється характер взаємовідносин між сусідами». Особини, що занадто відхиляються від певної норми не тільки можуть бути погано пристосовані до середовища існування, але активно подавляються сусідами. Є певна міра різноманіття, необхідного – для розвитку тої чи іншої системи і надлишкового, поганого, що дестабілізує систему, що веде до її руйнування.

Питання про збереження біорізноманіття є в центрі природоохоронних проблем. На фоні антропогенного збіднення видового багатства екосистем та біосфери в цілому, подавляючого домінування особливо толерантних, але марних чи навіть шкідливих видів, тобто зниження біорізноманіття по вирівненості, питання про надлишкове біорізноманіття виглядає не дуже доречним. Але не можна забувати, що різні антропогенні дії викликають мутації, серйозні порушення в структурі угруповань, можуть підвищувати біорізноманіття з непередбачуваними наслідками. Чи не доцільно початково, згідно загальним концепціям ставити питання про підтримку певного оптимального біорізноманіття в екосистемах?

Висока надійність природних екосистем забезпечується оптимальним біорізноманіттям. Одне з важливих концептуальних узагальнень в області оцінки взаємозв'язки між біорізноманіттям і середовищем є **принцип альтернативного біорізноманіття:**

Зменшення або збільшення різноманіття абіотичних компонентів повинно супроводжуватись відповідними альтернативними змінами в біорізноманітті підсистем біотичного блоку.

Цей принцип постулює зворотний зв'язок між різноманіттям середовища і біорізноманіттям. Початковою логічною його передумовою є наступне: застосування формули Шеннона для визначення біорізноманіття абіотичних факторів веде до отримання найвищих величин біорізноманіття в стабільному неваріабельному, що вирівняне в часопросторі середовищі. Таким чином, у стабільному в часопросторі, тобто доволі однорідному маловаріабельному середовищі формується найбільш високе біорізноманіття.

Не дивлячись на складності оцінки різноманіття середовища, важливість її полягає в тому, що середовище розглядається як система. Формулювання тих чи інших концепцій направлена на виявлення зв'язку між абіотичною і біотичною системами або підсистемами екосистеми.

Виділення основних, найбільш важливих факторів, що визначають біорізноманіття доволі умовне, що пов'язане з динамічністю середовища, змінами як факторіального багатства, так і вирівненості. Але, для диверсогенезу важливим є кількість ресурсів і рівень різних зовнішніх порушень, просторова гетерогенність біотопів і часова стабільність факторів. Можлива деталізація у вигляді додавання частоти, інтенсивності, передбачуваності, тривалості порушень, варіабельності ресурсів. Зміна біорізноманіття в градієнтах цих факторів можна схематично представити у вигляді одновершинних унімодальних кривих.

Найбільш очевидним є виділення зон, областей зниження біорізноманіття – області сильних зовнішніх дій, бідності ресурсів, низької стабільності в часопросторі

факторів середовища, низької гетерогенності біотопів. Менш очевидним є зниження біорізноманіття в інших областях. Надлишок ресурсів, наприклад, сильна евтрофікація водойм, надлишок органічних речовин може розглядатися вже як фактор сильного порушення, тут біорізноманіття повинно знижуватись. Під час майже повного порушення, відбувається зниження вирівненості, а значить і зниження біорізноманіття. Занадто велика гетерогенність середовища призводить до зменшення розмірів доступних для буття однорідностей, що знижує видове багатство.

Суперечлива картина змін біорізноманіття в градієнті стабільності умов. Є багато прикладів збільшення біорізноманіття в більш стабільному, більш передбачливому середовищі. Але чи слід вважати ті ж умови тропіків надстабільними, межово стабільними? Абсолютна часопросторова стабільність факторів являє собою умови більше для існування танатоценозів, аніж біоценозів. Чи не буде більш вірною гіпотеза про те, що в біомах з високим біорізноманіттям існують оптимально стабільні умови. Зниження, так само як і зростання стабільності, буде визначати тільки зниження біорізноманіття.

Постулат оптимуму стабільності: Стабільність умов середовища є фактором збільшення біорізноманіття до тих меж, доки стабільність не досягає оптимуму. Надлишкова стабільність умов середовища в часопросторі, так само як і недостатня, призводить до зниження біорізноманіття.

Визначення оптимальної стабільності – складне завдання, і тут дуже широке поле для експериментальних досліджень.

Спробуємо представити графічно взаємодію чотирьох градієнтів середовища, проаналізуємо їх взаємодію попарно (рис. 8.8.).

Не викликає сумнівів, що в умовах дуже бідних ресурсів, хоч і слабких зовнішніх порушень (точка А) біорізноманіття не буде високим із-за загальної мізерності життя. Ще нижче біорізноманіття можна очікувати при високому рівні зовнішніх порушень і малій чисельності ресурсів (точка В), по цілком зрозумілим причинам із-за крайньої несприятливості середовища. Тут більш імовірні угруповання Р-типу з невисоким рівнем біотичних взаємодій. Навпаки, в точці С умови найбільш сприятливі, бо тут чисельні ресурси і мінімальні порушення. Але тут багаторазово зростають взаємодії, регуляція диверсогенезу переходить від абіотичних до біотичних факторів. Тут формуються угруповання М-типу або *interactive assemblages*. Посилення конкурентних взаємин може призвести до конкурентного виключення, тобто до зниження видового багатства. Формування відносин по консортивному типу призводить до значного зміщення вирівненості в сторону домінування центрального виду консорції. І те, і інше призводить до зниження біорізноманіття, хоча, меншому, аніж в точці В. Умови в точці D характеризуються надлишком ресурсів, але значно меншими порушеннями. Тут можна очікувати високої чисельності організмів, але з дуже малою вирівненістю. Ця ситуація відповідає високоевтрофній водоймі, де надлишок органічних речовин є вже забрудненням, тобто інтенсивним порушенням. У всіх інших точках поверхні ABCDE біорізноманіття буде вищим, досягаючи максимуму в точці Е.

Яка поведінка біорізноманіття при взаємодії ще двох найважливіших градієнтів – часової стабільності і часопросторової гетерогенності середовища? У точках А, В та С біорізноманіття мінімальне із-за дуже малої стійкості умов середовища або малої гетерогенності середовища, або малих значень і того, і іншого. Максимальні їх значення

також не сприяють високому біорізноманіттю. У точці D, де (вибачайте за тавтологію!) максимальні гетерогенність середовища і її стійкість в часопросторі, середовище можна уявити собі (уявляйте!) як дуже строкату і абсолютно незмінну систему мікробіотопів. Таке вкрай специфічне середовище може бути освоєне досить малим числом видів, тобто біорізноманіття буде малим по компоненті багатства. У інших точках площини ABCDE біорізноманіття буде вищим, досягаючи максимуму в точці E.

Суворо і відверто кажучи, передбачена цією моделлю поведінка показників біорізноманіття з унімодальним розподілом не є відповіддю лише тільки на умови середовища, зовнішні впливи. Тут можна застосувати трьохрівневий комплекс первинних, вторинних або третинних факторів або запропонувати більш складну схему. Але очевидно, що диверсогенез визначається в одних умовах в основному зовнішніми для угруповання, частіше за все фізичними факторами середовища, в інших переважають біотичні взаємодії, що можуть призводити до конкурентного виключення, або створювати в консорціях сприятливі умови для росту видового багатства, але при цьому – до зниження вирівненості. Враховуючи принцип двокомпонентності біорізноманіття, потрібно зауважити, що збільшення видового багатства не є обов'язковою ознакою збільшення біорізноманіття.

Таким чином, виявляється, що ні чисельні ресурси, ні повна відсутність зовнішніх порушень, ні надстабільне середовище, ні дуже гетерогенні умови, тобто так зване поєднання сприятливих умов самі по собі не є передумовами високого біорізноманіття! Слід звернути увагу на принципові відмінності контролюючих факторів у точках моделі А та В. Якщо в першому випадку біорізноманіття визначається абіотичними факторами, то в другому – біотичними взаємодіями. В умовах багатства

ресурсів при мінімальних порушеннях, біорізноманіття контролюється конкурентними виключеннями. Якщо зниження біорізноманіття в несприятливих умовах не викликає сумнівів, то зниження біорізноманіття на іншому полюсі, в точці В не очевидне. По перше, багатство ресурсів може бути як кількісним, так і якісним. При цьому якісне різноманіття ресурсів повинно позитивно вплинути на біорізноманіття, оскільки може бути передумовою створення нових екологічних ніш. По друге, використання навіть не різноманітних, але чисельних ресурсів може бути різноманітним під час звуження або перекривання екологічних ніш. Але частіше в природних умовах спостерігається наступна картина: якщо ресурсу багато, то він малорізноманітний, якщо він нерізноманітний, то він охоплюється одним або двома видами, що і призводить до зниження біорізноманіття.

Таким чином, максимальне біорізноманіття в точці Е обумовлене унімодальною відповіддю в градієнтах основних факторів, і ця точка не обов'язково розташовується в центрі поперічній.

Якщо в екстремальних умовах біорізноманіття мінімальне, то, здавалось би варто максимально покращити ці умови (зниженням антропогенного тиску, зменшенням забруднення, внесенням добрив, вологості та інше), і біорізноманіття буде зростати і зростати (рис. 9, а). Але біорізноманіття зростає не монотонно, а досягає певного максимуму і знижується, навіть якщо умови сприятливі або продовжують покращуватись (рис. 9.8, б). Оскільки покращення середовища лімітоване рівнем реальних можливостей, до хід лінії ВС буде мати скоріше асимптотичний характер, і біорізноманіття відносно стабілізується на рівні, що набагато нижчий від максимально можливого (рис. 9.8, в).

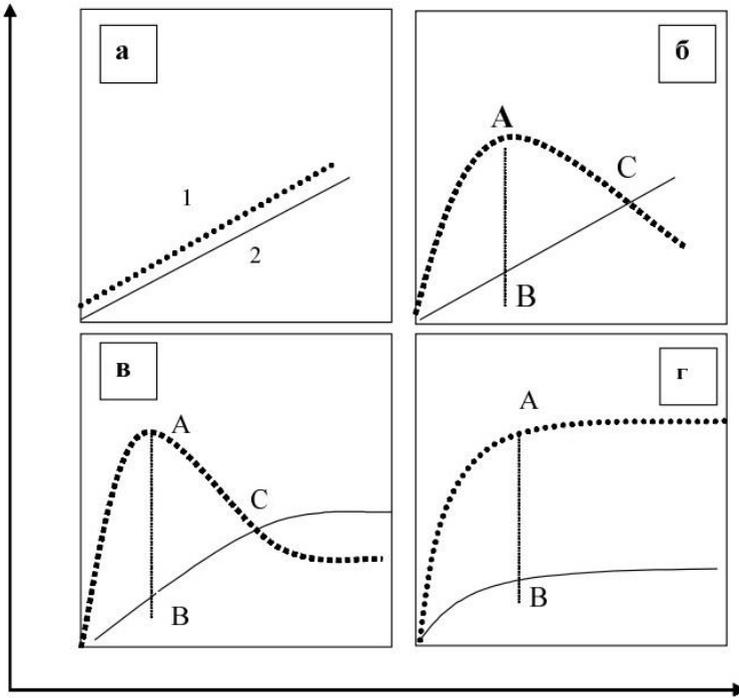


Рис. 9.8. Модель зміни біорізноманіття під час покращення якості середовища. Гіпотеза паралельного збільшення біорізноманіття і підвищення якості середовища (а); гіпотеза унімодальної зміни біорізноманіття (б), зміна біорізноманіття під час покращення якості середовища до максимально можливого рівня (в), до оптимального рівня (г). По горизонталі – час (t); по вертикалі: біорізноманіття – 1, якість середовища – 2 (Протасов А., 2002).

Таким чином, доцільно зупинити покращення середовища ще далеко до максимально можливого (точка В), і тоді є надія, що біорізноманіття відносно стабілізується

(рис. 9.8, г) поблизу максимально можливого (в конкретних біогеографічних умовах) рівня. Покращення середовища з метою отримання максимальної біомаси майже завжди призводить до зниження біорізноманіття.

Тут ми обговорюємо лише принципові положення моделі змін біорізноманіття, які в подальшому повинні бути наповнені кількісними залежностями. Але результати аналізу якісної моделі вже дозволяють зробити деякі неабиякі висновки.

Виявляється, що ні максимальний захист від порушень, ні підтримка дуже високої ресурсної трофоенергетичної бази, ні створення найбільш стабільних умов і максимально гетерогенних біотопів не будуть сприяти збереженню і підвищенню біорізноманіття. Цей висновок тягне за собою певну економію енергії і засобів, що витрачаються на боротьбу за так звані максимально сприятливі умови для збереження біорізноманіття.

Відверто кажучи (будемо відверті, панове!) концепція «чим кращі умови, тим вище біорізноманіття» не вимагає глибокого наукового аналізу екологічних процесів: потрібно покращити умови, і біорізноманіття збережеться або стане вище автоматично. Концепція унімодальної відповіді вимагає достатньо суворого визначення оптимуму умов для максимального біорізноманіття угруповань. Саме на ці дослідження і повинні бути направлені зусилля екологів та філософів від біології, жадаючих істини і пізнаючих живе, зекономлені на зусиллях досягнути недосяжного.

Який же з цього можна зробити висновок для вирішення природоохоронних проблем? А ось який:

Якщо ми хочемо підтримувати високе біорізноманіття, недоцільно витрачати засоби та зусилля на підтримку виключно високотрофного середовища і не слід боятися невеликих порушень. Але тут дуже важлива міра, яка може бути визначена тільки шляхом ретельних досліджень.

Лекція IX. Біорізноманіття і проблема індикації якості середовища

Питання:

1. Концепція адекватної відповіді біосистем.
2. Принцип екологічної відповідності.
3. Принцип альтернативних механізмів.
4. Сапробність та біорізноманіття.
5. Види-індикатори та біорізноманіття.
6. Біоіндикація на різних рівнях організації живої матерії.
7. Відгуки біосистем на зовнішні дії.
8. Принцип точок застосування дії.
9. Постулат точки часопростору.
10. Постулат застосування індексів біорізноманіття.
11. Постулат трофності.

Екосистеми і окремі їх елементи володіють певними характеристиками, які крім іншого, можуть розглядатися з точки зору оцінки їх здоров'я, нормального функціонування. При очевидній важливості проблеми норми і патології екосистем, вкрай складна формалізація відповіді на питання про близькість екосистеми до певної норми. Людину ж, що вступає в контакт з екосистемою, що використовує її компоненти та продукти, цікавить, в першу чергу, власне здоров'я і рівень безпеки цих контактів. Таким чином, завжди актуальна проблема оцінки якості середовища як з антропоцентричних так і з екосистемних позицій.

1. Концепція адекватної відповіді біосистем

Зв'язок цієї проблеми з біорізноманіттям подвійний: біорізноманіття є одним із важливих компонентів середовищеутворюючих факторів біосфери, що змінюють

саме обличчя Землі, біорізноманіття є чутливою шкалою оцінки умов середовища, в тому числі і середовища приживання людини.

В основі другого вказаного аспекту лежить **принцип екологічної відповідності**: Форма існування організмів, популяцій, угруповань, екосистем завжди відповідає умовам їх існування.

Концепція адекватної відповіді біологічних систем на сукупність умов середовища лежить в основі біологічної індикації якості середовища, зокрема якості води. Ця концепція являє собою оцінку якості води в певному біотопі або точці спостереження, що базується на вивченні сукупності організмів. Системи оцінки по видам-індикаторам сапробності, методи оцінки по біотичним індексам припускають, що стан біологічних систем (угруповань, таксонів, груп організмів з певними індивідуальними показниками сапробності) формуються під дією певних умов. Але необхідно при цьому враховувати **принцип альтернативних механізмів**: Будь-який кінцевий утвір в біосистемах здатний виникати більш, ніж одним Шляхом.

Тут термін Шлях має інакший зміст, ніж в конфуціанстві, де Шлях (Дао) (道) – це означає найвищий принцип поведінки, що втілює істину, справедливість та мудрий устрій життя. Це етична норма, «правильний шлях», якому має слідувати людина, щоб жити в гармонії з собою та суспільством, наслідуючи доброчесності та шануючи встановлені норми поведінки. Основні аспекти поняття або терміну «шляху» (дао) в конфуціанстві наступні:

- Шлях (Дао) — це не універсальний закон природи, як у даосизмі, а, перш за все, найвищий етичний принцип людської поведінки. Він визначає, як людина повинна діяти, щоб бути доброчесною.

- Шлях (Дао) – це сенс людського існування, правильний шлях, яким має йти кожна людина. Шлях пов'язаний з самовдосконаленням та дотриманням моральних принципів.
- Слідувати «шляху» означає дотримуватися встановлених норм поведінки, етикету та соціальних ролей, які Конфуцій розглядав як основу для побудови гармонійного суспільства.
- «Шляхетний муж» (цзюнь-цзи) – це людина, що дотримується Шляху, це ідеал людини, яка досягла найвищого рівня доброчесності, дотримуючись «шляху».
- Слідування Шляху — це спосіб жити відповідно до волі Неба – універсального першопочатку та універсальної першопричини всього суцього.
- Для Реалізації Шляху (Де - 德) важливо називати речі своїми іменами і діяти відповідно до їхніх визначень. Неправильне використання слів призводить до хаосу.

У даосизмі Шлях (Дао) — це фундаментальне поняття, яке означає природний порядок Всесвіту, універсальний закон, що керує всіма речами. Це не просто фізичний шлях, а глибший, метафізичний принцип, який включає природний плин життя, основу реальності та етичну норму для людини. Згідно з даосизмом, дотримання Шляху (Дао) приносить порядок у Всесвіт, а його порушення призводить до хаосу. Основні аспекти поняття Шляху (Дао) в даосизмі наступні:

- Шлях (Дао) — це природний шлях еволюції Всесвіту, природний плин речей, який проявляється без зайвого опору.

- Шлях (Дао) – це всеосяжна реальність, першооснова будь-якого буття, незбагненна для людського розуму, але відчутна через досвід.
- Шлях (Дао) – це сенс життєвого шляху людини та етичну норму, яка вказує на правильний спосіб життя.
- Шлях (Дао) – це джерело порядку, який протистоїть хаосу. Людина має підкорятися цьому всезагальному закону, щоб жити в гармонії з собою та світом.
- Щоб досягти гармонії, людина повинна слідувати «природному шляху», жити в злагоді з природою, уникаючи надмірного втручання та боротьби.

Принцип альтернативних механізмів означає, що не завжди можна встановити прямі і прості причинно-наслідкові зв'язки в системі структура біосистем ↔ умови середовища, і можуть існувати ситуації, коли та чи інша структура угруповань, включаючи і показники біорізноманіття більш визначається внутрішніми причинами, наприклад хижаками, а не забрудненням.

Велика кількість емпіричних даних дозволяє виділити великі категорії або класи показників середовища, пов'язуючи їх з індикаторними групами організмів: зона евсапробності ділиться на 4 рівні – ізосапробність (розвиток інфузорій), метасапробність (розвиток незабарвлених джгутикових), гіперсапробність (розвиток бактерій та грибів), ультрасапробність (абіотична зона).

Тут **сапробність** — здатність водних організмів жити у воді, яка містить різну кількість органічних речовин. За рівнем органічного забруднення водоймища прийнято поділяти на полі-, мезо- та олігосапробні, а організми, що в них проживають, відповідно називати полі-, мезо- або олігосапробами. Кожне з таких водоймищ має перелічені нижче ознаки.

Полісапробні — у воді практично немає кисню; багато нерозкладених білкових речовин; значна кількість сірководню та вуглекислого газу.

Мезосапробні — вода не містить нерозкладених білкових речовин; у ній дуже мало сірководню та вуглекислого газу, але досить помітна концентрація кисню; у воді присутні слабко окислені азотисті сполуки — аміак, аміно- та амідокислоти.

Олігосапробні — вода не містить сірководню; у ній мало вуглекислого газу; кількість кисню наближається до нормальної; вкрай мало нерозкладених розчинених органічних речовин.

Також часто говорять про токсобність — здатність водних організмів жити у воді, яка містить різну кількість токсичних речовин.

Тут недоцільно детально зупинятися на проблемі норми та патології в екосистемах, але важливо відмітити, що цілі оцінок на основі біологічних показників вельми відмінні (принцип антропоцентричності, принцип біоцентричності, принцип екосистемоцентричності). Але всі оцінки побудовані по принципу порівняння або з еталонними (реальними або гіпотетичними) системами, або відхилення від певної норми.

Біологічні види-індикатори — це живі організми, за станом яких можна судити про певні властивості середовища, наприклад, про забруднення, родючість ґрунту чи якість води. Вони можуть бути рослинами (наприклад, ягиця як індикатор родючості), тваринами (личинки комарів-хірономід в забрудненій воді) або мікроорганізмами (наприклад, у споріднених системах для контролю стерилізації).

Приклади біологічних видів-індикаторів:

Для ґрунту:

Висока родючість: Малина, кропива, іван-чай.

Низька родючість: Сфагнові мохи, брусниця, журавлина.

Нечутливі до родючості: Жовтець їдкий, сосна звичайна.

Для води (система сапробності):

Олігосапроби (вимогливі до кисню, живуть у чистій воді): личинки веснянок (Plecoptera), личинки одноденок (Ephemeroptera), личинки волохокрилих (Trichoptera), форель, багато личинок мошок (Simuliidae).

Мезосапроби (живуть у воді середнього ступеня забруднення): карась, короп, лин, інфузорія-парамеція.

Полісапроби (живуть у дуже забрудненій воді, витримують дефіцит кисню): личинки деяких комарів (наприклад, Chaoborus), личинки деяких сирфід (наприклад, Eristalis).

Для повітря:

Лишайники: Чутливі до забруднення повітря промисловими газами. Їх відсутність або поганий стан свідчить про високий рівень забруднення.

Для медичного застосування:

Автономні біоіндикатори: Спеціальні тест-системи зі спорами бактерій, які використовуються для контролю ефективності стерилізації та дезінфекції.

Як це працює:

Біоіндикація: Це метод оцінки стану навколишнього середовища за реакцією живих організмів на певні умови. Організми реагують навіть на невеликі зміни у довкіллі, тому їхній стан може бути дуже точним показником.

Типи біоіндикації:

Аутбіоіндикація: Дослідження стану середовища за допомогою організмів, що в ньому живуть (наприклад, стан лишайників у лісі).

Інтбіоіндикація: Дослідження стану середовища за допомогою організмів, винесених із нього (наприклад,

лабораторний аналіз води з використанням певних бактерій).

Біоіндикатор (від bios - життя і пізньолат. indicator — показчик) — організм, вид або біоценоз, за наявності і станом якого можна судити про властивості середовища, в тому числі про присутність і концентрацію забруднювачів. Виділяють дві форми реакції живих організмів, що використовують як біоіндикатори — специфічну і неспецифічну. У першому випадку відбуваються зміни, пов'язані з дією одного якогось фактора. При неспецифічній біоіндикації різні антропогенні фактори викликають однакові реакції. У залежності від типу відповідної реакції біоіндикатори поділяють на чутливі і кумулятивні. Чутливі біоіндикатори реагують на стрес значним відхиленням від життєвих норм, а кумулятивні накопичують антропогенний вплив, що значно перевищує нормальний рівень в природі, без видимих змін. Організм-індикатор повинен задовольняти ряду вимог:

- бути типовим для даних умов;
- мати високу чисельність в досліджуваному екоотопі;
- мешкати в даному місці протягом ряду років, що дає можливість простежити динаміку забруднення;
- перебувати в умовах, зручних для відбору проб.

Так, кропива є індикатором високої концентрації в ґрунті кальцію; багато рослин-галофілів вказують на високий ступінь засолення ґрунту. Деякі водні організми свідчать про ступінь забруднення води (наприклад, малошетенкові черв'яки роду *Tubifex*, личинки двокрилих комах родів *Chironomus*, *Eristalis* та ін.); про чистоту води судять по нормальному розвитку вищих ракоподібних — наприклад, бокоплавів роду *Gammarus*, водоростей роду *Fontinalis* та ін. При виборі біоіндикаторів необхідно мати на увазі, що стеноойкні види більш надійні, ніж евріойкні; багаторічні краще, ніж однорічні; великі організми краще,

ніж дрібні; біоценози з домінуванням таких видів вельми надійні. Імовірність зв'язку біоценозу з певним фактором середовища виражається у відсотках випадків спряженості або балах умовної шкали: 1 — від 1 до 60% випадків спряженості — біоценоз не є біоіндикатором; 2 — від 61 до 75% — сумнівний біоіндикатор; 3 — від 76 до 90% — задовільний біоіндикатор; 4 — від 91 до 99% — вірний біоіндикатор; 5 — 100% — абсолютний біоіндикатор. Багато організмів досить чутливі і вибагливі по відношенню до різних факторів середовища проживання (хімічного склад ґрунту, води, атмосфери, кліматичних і погодних умов, присутності інших організмів тощо) і можуть існувати тільки в певних, часто вузьких межах зміни цих факторів. Наприклад, скупчення морських рибоїдних птахів свідчить про підхід косяків риб. Специфічні організми планктону і бентосу вказують на походження водних мас і течій, характеризують певні параметри середовища проживання (солоність, температуру тощо). Лишайники і деякі хвойні дерева є біоіндикаторами чистоти повітря. Ряд ґрунтових мікроорганізмів і індикаторні рослини служать біоіндикаторами при пошуках різних корисних копалин. За комплексами ґрунтових тварин можна визначати типи ґрунтів і їх зміни під впливом господарської діяльності людини. Локальні внутрішньовидові угруповання у багатьох тварин, наприклад у риб, характеризуються в залежності від району проживання різними комплексами паразитів-індикаторів. За допомогою біоіндикаторів встановлюють вміст в субстраті вітамінів, антибіотиків, гормонів та інших біологічно активних речовин, а також визначають інтенсивність різних хімічних (рН, вміст солей та ін.) і фізичних (радіоактивність та ін.) факторів середовища. Важливий аспект застосування біоіндикаторів — оцінка з їх допомогою рівня забруднення навколишнього

середовища, постійний контроль (моніторинг) його якості і змін.

Зазвичай рослини-біоіндикатори використовуються для оцінки забруднення повітря, а тварини-біоіндикатори — води. При екологічному моніторингу використання біоіндикаторів часто дає більш цінну інформацію, ніж колишня оцінка забруднення приладами, так як біоіндикатор реагує відразу на весь комплекс забруднень. Крім того, маючи «пам'ять», вони своїми реакціями відображають забруднення за тривалий період. На листках дерев при забрудненні атмосфери з'являються некрози (відмираючі ділянки). По присутності деяких стійких до забруднення видів та відсутності нестійких видів (наприклад, лишайників) визначається рівень забруднення атмосфери міст. Здатність деяких видів біоіндикаторів акумулювати забруднюючі речовини дозволила Швеції виявити наслідки аварії на Чорнобильській АЕС при аналізі лишайників. Береза і осика можуть сигналізувати про підвищений вміст барію та стронцію в навколишньому середовищі неприродно зеленим кольором листя. Аналогічно в ареалі розсіювання урану навколо родовищ пелюстки іван-чаю стають білими (в нормі — рожеві), у лохини темно-сині плоди набувають білий колір і т. д. Для виявлення забруднюючих речовин використовуються різні види біологічних індикаторів: для загального забруднення — лишайники і мохи, для забруднення важкими металами — слива і квасоля, діоксидом сірки — ялина і люцерна, амоніаком — соняшник, сірководнем — шпинат і горох, поліциклічними ароматичними вуглеводнями (ПАВ) — недоторка та ін. Використовуються і так звані «живі прилади» — рослини-індикатори, висаджені на грядках, поміщені в вегетаційні судини або в спеціальні коробочки (в останньому випадку використовуються мохи, коробочки з якими називаються біометрами). «Живі прилади»

встановлюють в найзабрудненіших частинах міста. При оцінці забруднення водних екосистем як біоіндикатори можуть використовуватися вищі рослини або мікроскопічні водорості, організми зоопланктону (інфузорії-туфельки) і зообентосу (молюски та ін.). У середній смугі у водоймах при забрудненні води розростається кушир, рдест плаваючий, ряска, а в чистій воді — водокрас жаб'ячий і сальвінія. За допомогою біологічних індикаторів можна оцінювати засолення ґрунту, інтенсивність випасу, зміни режиму зволоження і таке інше. У цьому випадку весь склад фітоценозу використовується як біоіндикатор. Кожен вид рослин має певні межі поширення (толерантності) по кожному фактору середовища, і тому сам факт їх спільного зростання дозволяє достатньо повно оцінювати екологічні фактори. Широке поширення набуло використання дерев як біоіндикаторів зміни клімату та рівня забруднення навколишнього середовища. Враховується товщина річних кілець: в роки, коли випадало мало опадів або в атмосфері підвищувалася концентрація забруднюючих речовин, утворювалися вузькі кільця. Таким чином на спилі стовбура можна бачити відображення динаміки екологічних умов. Можливості оцінки середовища за рослинності вивчаються спеціальним розділом ботаніки — індикаційною геоботанікою. Її основний метод — використання екологічних шкал, тобто спеціальних таблиць, в яких для кожного виду вказані межі його поширення по факторам зволоження, багатства ґрунту, засолення, випасу і т. і. У СРСР екологічні шкали були складені Л. Г. Раменським. Розроблено різні методи біоіндикації — фітологічне картування (картування числа видів і ступеня проективного покриття і порівняння з еталоном), експозиція в забрудненому середовищі рослин-біоіндикаторів, вирощених в нормальних умовах, аналіз видимих пошкоджень організмів, вміст забруднюючих речовин в

організмах у разі біоаккумуляції. Зазвичай біоіндикатори використовуються при великомасштабних дослідженнях забруднень навколишнього середовища. У більшості випадків збираються базові дані про біотичні умови в межах попередньо визначеної еталонної ділянки. Еталонні ділянки повинні характеризуватися незначним або відсутнім зовнішнім втручанням (наприклад, антропогенним впливом, змінами у землекористуванні, інвазійними видами). Біотичні умови конкретного індикаторного виду вимірюються як на еталонній ділянці, так і в досліджуваному регіоні з плином часу. Дані, зібрані в досліджуваному регіоні, порівнюються з аналогічними даними, зібраними на еталонній ділянці, для того, щоб зробити висновок про відносний екологічний стан або цілісність досліджуваного регіону.

Біоіндикація — це оцінка стану середовища за допомогою живих об'єктів. Живі об'єкти (або системи) — це клітини, організми, популяції, спільноти. З їх допомогою може проводитися оцінка як абіотичних факторів (температура, вологість, кислотність, солоність, вміст поллютантів тощо), так і біотичних (життєва здатність організмів, їх популяцій і угруповань). Термін «біоіндикація» частіше використовується в європейській науковій літературі, а в американській його зазвичай заміняють аналогічним за змістом назвою «екотоксикологія». Біоіндикація базується на спостереженні за складом та чисельністю видів-індикаторів. Метод біоіндикації заснований на вибірковому біологічному накопиченні речовин з навколишнього середовища організмами рослин і тварин. Найбільш небезпечними для біотичних спільнот є антропогенні забруднення ґрунту та водою важкими металами, радіонуклідами, деякими хлорорганічними похідними, оскільки накопичення цих речовин в живих організмах (як усім організмом, так і його

окремими частинами) порушує нормальний метаболізм, впливає на біохімічні, цитологічні і фізіологічні процеси, та в цілому погіршує стан і відтворюваність популяції. Одним з напрямів дослідження рівня атмосферного забруднення є біоіндикація, себто застосування мохоподібних як біоіндикаторів. Цей вид біоіндикації поряд з ліхеноіндикацією набуває дедалі більшого поширення.

2. Завдання біоіндикації

Існують принаймні три випадки, коли біоіндикація стає незамінною:

Фактор не може бути виміряний. Це особливо характерно для спроб реконструкції клімату минулих епох. Так, аналіз пилку рослин в Північній Америці за тривалий період показав зміну теплого вологого клімату на сухий прохолодний і далі заміну лісових угруповань на трав'яні. В іншому випадку залишки діатомових водоростей (співвідношення ацидофільних і базифільних видів) дозволили стверджувати, що в минулому вода в озерах Швеції мала кислу реакцію з цілком природних причин.

Фактор важко виміряти. Деякі пестициди так швидко розкладаються, що не дозволяють виявити їх вихідну концентрацію в ґрунті. Наприклад, інсектицид дельтаметрин активний лише кілька годин після його розпилення, в той час як його дію на фауну (жуків і павуків) простежується протягом декількох тижнів.

Фактор легко виміряти, але важко інтерпретувати. Дані про концентрацію в навколишньому середовищі різних полютантів (якщо їх концентрація не надзвичайно висока) не містять відповіді на питання, наскільки ситуація небезпечна для живої природи. Показники гранично допустимої концентрації (ГДК) різних речовин розроблені лише для людини. Однак, очевидно, ці показники не можуть бути поширені на інші живі істоти. Є більш чутливі види, і

вони можуть виявитися ключовими для підтримки екосистем. З точки зору охорони природи важливіше отримати відповідь на питання, до яких наслідків призведе та чи інша концентрація забруднювача в середовищі.

Біоіндикація — оцінка якості середовища існування або її окремих характеристик за станом біоти у природних умовах. Використовуючи біоіндикацію можна оцінити ступінь забруднення навколишнього середовища, здійснювати постійний контроль (моніторинг) його якості та змін.

Головна мета біоіндикації — діагностика стану екосистем шляхом встановлення здатності організмів до адаптації у відповідних умовах довкілля.

Основним завданням біоіндикації є виявлення видів-біоіндикаторів, які реагують на зміни у стані довкілля, що виникли під дією природних і антропогенних факторів, і добір індикаторів-тестерів з високим порогом чутливості до змін у стані довкілля.

Біоіндикатори — види, групи видів або угруповання, за наявності, ступенем розвитку, зміною морфологічних, структурно-функціональних, генетичних характеристик яких роблять висновок про стан довкілля. Як біоіндикатори часто виступають лишайники та мохоподібні, у водних екосистемах — угруповання бактеріопланктону, фітопланктону, зоопланктону, зообентосу, фітобентосу, перифітону.

Біоіндикаційні дослідження поділяються на два рівні: видовий і біоценотичний.

Видовий рівень включає констатацію присутності організму, облік частоти його трапляння, вивчення його анатомо-морфологічних, фізіолого-біохімічних властивостей.

При біоценотичному моніторингу враховуються різні показники різноманітності видів, продуктивність цього угруповання.

3. Критерії вибору біоіндикатора

- швидка відповідь;
- надійність (помилка <20 %);
- простота;
- моніторингові можливості (постійно присутній в природі об'єкт).

Методи біоіндикації поділяються на два види: реєструвальна біоіндикація і біоіндикація за акумуляцією. Реєструвальна біоіндикація дозволяє робити висновок про вплив факторів середовища за станом особин виду або популяції, а біоіндикація за акумуляцією використовує властивість рослин і тварин накопичувати ті чи інші хімічні речовини. Відповідно до цих методів розрізняють реєструвальні і накопичувальні індикатори. Реєструвальні індикатори реагують на зміни стану навколишнього середовища зміною чисельності, пошкодженням тканин, соматичними проявами (в тому числі повторюваність), зміною швидкості росту та іншими добре помітними ознаками. Накопичувальні індикатори концентрують забруднювальні речовини в своїх тканинах, певних органах і частинах тіла, які в подальшому використовуються для визначення ступеня забруднення навколишнього середовища за допомогою хімічного аналізу. Прикладом подібних індикаторів можуть служити хітинові покриви ракоподібних і личинок комах, що живуть у воді, мозок, нирки, селезінка, печінка ссавців, черепашки моллюсків, мохи. Біоіндикаційне діагностування стану навколишнього середовища має ряд переваг перед хімічними та фізико-хімічними методами дослідження, а саме:

- вирізняється високою чутливістю до надслабких антропогенних змін якості середовища;
- дозволяє своєчасно виявляти наслідки впливу техногенних факторів на якісні показники довкілля (наприклад, передбачити «цвітіння» води, запобігати токсикозам, пов'язаним з цим явищем та з впливом стічних вод);
- дає можливість оцінити рівень забруднення в умовах великого різноманіття ситуацій;
- забезпечує вчасне виявлення наслідків та надання характеристики антропогенних впливів на екосистему, які мали місце в минулому (або напередодні аналізу), та прогнозування їх післядії.

Застосування у геологічних дослідженнях

Ряд рослин-індикаторів певним помітним способом реагують на підвищення або зниження концентрації мікрота макроелементів у ґрунті. Це явище використовується для попередньої оцінки ґрунтів, виявлення можливих місць пошуку корисних копалин.

4. Біоіндикація на різних рівнях організації живої матерії

Біоіндикація може здійснюватися на всіх рівнях організації живого: біологічних макромолекул, клітин, тканин і органів, організмів, популяцій (просторова угруповання особин одного виду), спільнот, екосистем і біосфери в цілому. На нижчих рівнях біоіндикації можливі прямі і специфічні форми біоіндикації, на вищих — лише непрямі і неспецифічні. Однак саме останні дають комплексну оцінку впливу антропогенних впливів на природу в цілому.

Клітинний і субклітинний рівні

Біоіндикація на цих рівнях заснована на вузьких межах протікання біотичних і фізіологічних реакцій. Її

переваги полягають у високій чутливості до порушень, що дозволяє дуже швидко виявити навіть незначні концентрації поллютантів. Саме на цих рівнях можливо найбільш раннє виявлення порушень середовища. До числа недоліків відноситься те, що біоіндикатори-клітини і молекули вимагають складної апаратури. Результати дії поллютантів наступні:

- порушення біомембран (особливо їх проникності);
- зміна концентрації та активності макромолекул (ферменти, білки, амінокислоти, жири, вуглеводи, АТФ);
- акумуляція шкідливих речовин;
- порушення фізіологічних процесів в клітині;
- зміна розмірів клітин.

Щоб розробити той чи інший спосіб біоіндикації на цьому рівні, необхідно з'ясувати механізми дії поллютантів.

Вплив поллютантів на біомембрани

Розглянемо вплив поллютантів на біомембрани на прикладі клітин рослин.

Сірчистий газ. SO_2 проникає в лист через продихи, потрапляє у міжклітинний простір, розчиняється у воді з утворенням $\text{SO}_3^{2-}/\text{HSO}_3^-$ -йонів, що руйнують клітинну мембрану. У результаті знижується буферна ємність цитоплазми клітини, змінюються її кислотність і редокс-потенціал.

Озон та інші окисники, наприклад, пероксиацетилнітрат порушують проникність мембран. Цей ефект посилюється в присутності іонів важких металів.

У всіх випадках особливому впливу піддаються тилакоїдні мембрани хлоропластів. Їх руйнування — основна причина зниження фотосинтезу під впливом поллютантів. Процес фотосинтезу дуже чутливий і служить для біоіндикації забруднення середовища. При цьому оцінюють:

- 1) інтенсивність фотосинтезу,

2) флуоресценцію хлорофілу.

Як тест-організм часто використовують мох мніум. Зміна концентрації та активності макромолекул (ферментів). Дія полютантів на ферменти порушує процес нормального приєднання ферменту до субстрату (утворення субстрат-ферментного комплексу (С-Ф)). Це може відбуватися трьома різними способами:

1) До ферменту замість субстрату приєднується поллютантами-інгібітор з утворенням комплексу Ф-І (наприклад, отруєння СО);

2) Полютант інгібує фермент, розщеплюючи його зв'язок з субстратом;

3) Приєднуючись до субстрату разом з ферментом, поллютантами інгібує його активність — утворюється стійкий комплекс С-Ф-І. У підсумку порушуються різні процеси, наприклад, асиміляція вуглекислого газу в процесі фотосинтезу.

SO₂ зв'язується з активним центром ключового ферменту фотосинтезу (рибулозодифосфаткарбоксилази) замість CO₂ і гальмує фіксацію CO₂ в циклі Кальвіна. Газообмін CO₂ гіпотетично є придатним для біоіндикації; взаємодія SO₂ з HS-групами білків, призводить до руйнування ферментів (доведено для малатдегідрогенази). Синтез захисних речовин в клітині. У клітинах рослин під дією різних порушень накопичуються певні захисні речовини. Біоіндикація пов'язана з визначенням концентрації цих речовин у рослинах:

Пролін — амінокислота, яка вважається індикатором стресу. Її концентрація зростала в листях тису поблизу доріг з інтенсивним рухом транспорту, в листі каштана внаслідок засолення ґрунту;

Аланін — амінокислота, накопичувалася в клітинах водорості требоуксії, сосни та кукурудзи при забрудненні;

Пероксидаза і супероксиддисмутаза. Під впливом стресових агентів утворюються токсичні пероксиди, які знешкоджуються пероксидазою. Наприклад, SO₂ викликає збільшення активності пероксидази і появу ізоферментів супероксиддисмутази. Ці зміни можна виявити за допомогою гель-електрофорезу.

Пігменти. При забрудненні в клітинах рослин відбуваються такі зміни пігментів: зменшується вміст хлорофілу, який послідовно руйнується (до феофетину, феофорбіду, розпадається пірольне кільце); знижується відношення хлорофіл а/хлорофіл в. Відзначається, що, зокрема, у ялини внаслідок хронічного задимлення SO₂; сповільнюється флуоресценція хлорофілу. При біоіндикації всі ці зміни фіксують за допомогою приладів: хроматографа, спектрофотометра і флуориметра.

Аденозинтрифосфорна кислота. Значення АТФ — універсального джерела енергії в клітині — важливий показник її життєздатності. Для його кількісної оцінки запропонований показник «енергетичного заряду». АДФ і АМФ — менш насичені енергією молекули аденозиндифосфорної та аденозинмонофосфорної кислот. Показано, що з ростом концентрації SO₂ в повітрі енергетичний заряд клітин рослин (сосна, водорість требоуксія) знижується.

Білки. При забрудненні в клітинах зменшується концентрація розчинних білків.

Вуглеводи. З метою біоіндикації може бути використано спостереження зміни вмісту глюкози і фруктози в листі гороху за дії автомобільних викидів.

Ліпіди. Газові викиди ведуть до зменшення вмісту міристинової, пальмітинової і лауринової кислот та до збільшення лінолевої і ліноленової кислот у складі ліпідів.

Акумуляція шкідливих речовин.

Показником забруднення середовища може служити підвищена концентрація полютантів в клітинах живих організмів. Так, виявлена кореляція між вмістом свинцю в листках тису і інтенсивністю автомобільного руху в містах. Накопичення ртуті в пір'ї птахів дозволило за допомогою опудал простежити динаміку забруднень ртуттю. Виявлено, що з початку 40-х років ХХ століття вміст ртуті в пір'ї фазана, куріпок, сапсана та інших збільшилася в 10 – 20 разів, у порівнянні з 1840 – 1940 рр.

Зміна розмірів клітин.

Показано, що за газодимового забруднення:

збільшуються клітини смоляних ходів у хвойних дерев;

зменшуються клітини епідермісу листя.

Порушення фізіологічних процесів в клітині.

Плазмоліз.

У клітинах рослин під дією кислот і SO_2 цитоплазма відшаровується від клітинної стінки.

Організмий рівень

Ще в давнину деякі види рослин використовували для пошуку руд та інших корисних копалин. Пошкодження рослин димом були відзначені в середині ХІХ століття навколо содових фабрик Англії та Бельгії. Переваги біоіндикації на цьому рівні — це невеликі витрати праці і відносна дешевизна, оскільки не потрібні спеціальні лабораторії і висока кваліфікація персоналу. Морфологічні зміни рослин, які використовуються в біоіндикації:

Зміна кольору листя (неспецифічна, рідше специфічна, реакція на різні полютантів):

Хлороз — бліде забарвлення листя між жилками. Виявляється за надлишку в ґрунті важких металів і за газодимового забруднення повітря.

Пожовтіння ділянок листя. Характерно для листяних дерев при засоленні ґрунту хлоридами.

Почервоніння, пов'язане з накопиченням антоціану. Виникає під дією сірчистого газу.

Побуріння або побронзовіння. Часто означає початкову стадію некротичних ушкоджень.

Листя немов просякнуті водою (як при морозних пошкодженнях). Виникає під дією ряду окислювачів, наприклад, пероксиацетилнітрату.

Сріблясте забарвлення листя. Виникає під дією озону на листі тютюну.

Некрози — відмирання ділянок тканини листка, їх форма іноді специфічна. Міжжилковий некроз — це некроз тканин між бічними жилками 1-го порядку. Часто відзначаються при впливі сірчистого газу. Крайові некрози часто зустрічаються на листі липи під впливом солі (хлориду натрію), якою взимку посипають міські вулиці для танення льоду. «Риб'ячий скелет» — поєднання міжжилкових і крайових некрозів. Верхівкові некрози найчастіше зустрічаються у однодольних покритонасінних і хвойних рослин. Наприклад, хвоїнки ялиці і сосни після дії сірчистого газу стають на вершині бурими, верхівки листя гладіолусів після обкурювання фтористим воднем стають білими.

Передчасне в'янення. Під дією етилену в теплицях не розкриваються квітки у гвоздики, в'януть пелюстки орхідей. Сірчистий газ викликає оборотне в'янення листя малини.

Дефоліація — опадання листя. Зазвичай спостерігається після некрозів і хлорозів. Наприклад, осипання хвої у ялини і сосни при газодимових забрудненні повітря, листя лип та кінських каштанів — від солі для танення льоду, агрусу та смородини — під дією сірчистого газу.

Зміни розмірів органів, зазвичай неспецифічні. Наприклад, хвоя сосни поблизу заводів добрив

подовжується від нітратів і коротшає від сірчистого газу. У ягідних кущів дим викликає зменшення розмірів листків.

Зміни форми, кількості та положення органів. Аномальну форму листя відзначали після радіоактивного опромінення. В результаті локальних некрозів виникає роздування або викривлення листя, зрощення або розщеплення окремих органів, збільшення або зменшення частин квітки.

Зміна життєвої форми рослини. Кущувата або подушкоподібна форма зростання властива деревам, особливо липі, за сильного стійкого забруднення повітря (HCl, SO₂).

Зміна життєвості. У присутності багатьох поллютантів бонітет дерев знижується від 1-2 класу до 4-5. Зазвичай це супроводжується «іржавінням» крони і зменшенням приросту. Зміни приросту неспецифічні, але широко застосовуються. Вимірюють радіальний приріст стовбурів, приріст у довжину пагонів і листя, коріння, діаметр талона лишайника.

Зміна плодючості. Виявлено у багатьох рослин. Наприклад, за дії поллютантів зменшується утворення плодових тіл у грибів, знижується продуктивність у чорниці та ялини. Деякі види лишайників не утворюють плодових тіл в сильно забрудненому повітрі, але здатні розмножуватися вегетативно.

Біоіндикація на рівні біосфери

Деякі приклади індикаторів глобальних змін середовища: «повзуча евтрофікація». Присутність в морській воді стічних вод все частіше індукують червоні та бурі припливи. Вони виникають через спалахи чисельності одноклітинних водоростей: токсичних дінофлагелат (червоні) і діатомових водоростей (бурі);

Глобальне потепління клімату. Звичайним явищем стає «червоний сніг». З'являється в горах при підвищеній

інсоляції завдяки зростанню чисельності одноклітинних водоростей (в основному гемококів).

Фонове забруднення середовища. Навіть на заповідних територіях за останні 40 років знизилася різноманітність і чисельність тварин. Регулярне та повсюдне застосування пестицидів призвело до зниження чисельності ґрунтових членистоногих на полях за останні 30 років в кілька разів.

Індекс Майєра — це метод оцінки якості води за ступенем забруднення, який базується на кількості та типах організмів, знайдених у водоймі. Для розрахунку цього індексу кількість груп, знайдених у першому розділі таблиці (наприклад, риби, ракоподібні), множиться на 3, у другому розділі (наприклад, молюски, черви) — на 2, а в третьому (наприклад, павуки, ракоподібні) — на 1, а потім ці значення сумуються. Отримана сума дозволяє класифікувати водойму за рівнем забруднення: від чистої (більше 22 балів) до дуже забрудненої (менше 11 балів). Індекс Майєра в реальних дослідженнях розраховують наступним чином. Здійснюють відлов організмів у водоймі і розподіляють їх на три групи відповідно до їхньої стійкості до забруднення. Підраховують кількість груп. Підраховують, скільки груп з кожної категорії було знайдено. Розраховують бали: Кількість груп з першої категорії (найбільш чутливих до забруднення) множиться на 3. Кількість груп з другої категорії (менш чутливих) множиться на 2. Кількість груп з третьої категорії (найбільш стійких) множиться на 1. Підсумовують бали: Додають отримані значення, щоб отримати загальний показник індексу Майєра для конкретної водойми. Інтерпретація результатів: $S > 22$ - дуже чиста водойма (1 клас якості). $S = 17-21$ - чиста водойма (2 клас якості). $S = 11-16$ - помірно забруднена водойма (3 клас якості). $S < 11$ - брудна водойма.

5. Відгуки біосистем на зовнішні дії

Відгуки біосистем на зовнішню дію, наприклад забруднення, завжди мають стохастичний характер, що ускладнює оцінку результатів. При цьому однієї з реакцій біосистем на зовнішню дію є збільшення розкиду параметрів. Будь-яка екосистема, в тому числі і нормально функціонуюча, знаходячись під зовнішньою дією, трансформується, а збільшення розкиду різних показників під час зсуву від норми може бути прийнято за збільшення біорізноманіття.

До загальних зауважень, що стосуються оцінок стану екосистем, якості середовища по біологічним показникам, слід вказати на необхідність врахування **принципу точок застосування дії**: Біологічний ефект-відповідь визначається не тільки характером, силою дії, але і тим, на якій сукцесійній стадії знаходиться угруповання, який стан тих чи інших популяцій і якими є внутрішні зв'язки.

Тобто важливою є точка часопростору дії, а не тільки її середньостатистичні характеристики. Важливими є і характеристики самого угруповання, в тому числі, очевидно, і біорізноманіття угруповання.

Постулат точки часопростору: Біологічний ефект зовнішньої дії залежить від точки часопростору і структурно-функціональних характеристик біотичних систем.

Не може бути жорстких критеріїв для вибору абсолютно адекватних біологічних показників при оцінці дій на екосистеми, змін якості середовища. Найбільш прийнятні критерії наступні: зміна рівня дихання особин популяції, оцінка серед особин популяції білатеральної симетрії та інших морфологічних ознак, час генерації, співвідношення статей - статева структура популяції), вікова структура популяції, видове біорізноманіття угруповань, співвідношення продукції різних трофічних

груп. Біорізноманіття розглядається к один з чисельних критеріїв.

Не зменшуючи важливості інших показників, слід зауважити, що біорізноманіття входить до числа найважливіших. З 17 груп методів екологічного моніторингу з використанням характеристик зообентосу більшість містять показники біорізноманіття, в широкому значенні цього поняття. Але, в одній з ретельних розроблених систем оцінки води відсутні показники, що прямо пов'язані з біорізноманіттям.

Одним із аспектів біорізноманіття є морфологічне біорізноманіття популяцій. Так, у малопорушених людиною оселищах частка личинок хірономід, що відхиляються від певної морфологічної норми складає не більше 8%, а в оселищах, що потрапили під забруднення, частка особин з морфологічними аномаліями зросла до 50%. Варіабельність форм може бути оцінена і в термінах біорізноманіття, розрахованого по індексу Шеннона. Морфологічне біорізноманіття фенотипів *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 було досліджено Протасовим А. А. і співавторами (1997) у чисельних водоймах України, Білорусі, Польщі. Зміна значень фенотипового біорізноманіття від 2,99 (Конінські озера) до 4,27 біт/екз. (оз. Сасик) визначалось як великим числом фенотипів малюнку мушлі, так і значною вирівненістю їх розподілу в популяціях. Біорізноманіття фенотипів може бути оцінено різними способами, зокрема показниками внутрішньопопуляційного біорізноманіття μ , значення якого корелювали в цих дослідженнях з біорізноманіттям по індексу Шеннона ($\rho = 0,972$).

Якщо встановлені кількісні залежності між рівнем дії, забруднення і варіабельністю ознак, то біорізноманіття популяцій може бути корисним індикатором цієї дії.

Індикаційні оцінки можуть носити описовий характер. Наприклад, використовується показник розподілу числа

видів по числу родів (так звана залежність Вілліса). Більше чи менше наближення кривої такого розподілу до гіперболи, коли є мало родів з дуже великим числом видів, розглядається як критерій системності флори водоростей, а також як показник загального стану екосистеми.



Рис. 1.9. *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771.

Одним із важливих аспектів біорізноманіття є біорізноманіття таксонів, яке виражається не тільки таксономічним багатством, але і характерним для різних умов розподілу нижчих таксонів у вищих. Такий розподіл може бути описаний у вигляді таблиць або графічно. Застосовуються, зокрема, радіальні діаграми, фігура яких має вигляд, характерний для того чи іншого складу флори, фауни або біоценозу. Але ці ж дані з описаної форми легко перевести в більш порівняльну, числову, якщо розрахувати індекс біорізноманіття розподілу нижчих таксонів по більш

високим. Таким чином, можна встановити кількісно, в якому спектрі біорізноманіття знаходяться, наприклад, альгофлори кількох водойм.

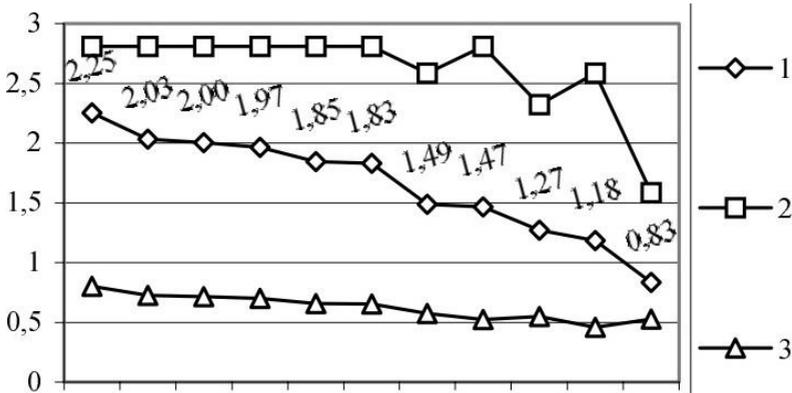


Рис. 2.9. Таксономічне біорізноманіття (1, H , біт/вид), максимальне біорізноманіття (2), вирівненість (3) альгофлор 11 озер Східної Маньчжурії (東滿洲) (Барітонова, 2000).

При розташування водойм по ранжируванню значень біорізноманіття H , можна відмітити, що H_{\max} лише в трьох водоймах більш чи менш суттєво знижується, а вирівненість знижується доволі незначно. Розподіл видів водоростей по відділам далеко не рівномірне, і хоча діаграми можуть показувати, які саме відділи більш багаті видами, вирахування індексів біорізноманіття дозволяє отримати інформацію в більш згорнутому вигляді, що може бути використано для подальшого аналізу екосистем.

Схожим чином можна отримати інформацію про таксономічне біорізноманіття функціональних груп, наприклад, трофічних груп тварин. Не викликає сумнівів,

що, наприклад, високе багатство групи бентосних фільтраторів в одному угрупованні і відносно велике намулоїдів (лімусофагів) в іншому свідчить про існування різних умов середовища. У дуже спрощеній для практичного використання формі цей принцип по суті використаний в системі Френсіса Вудвісса (Francis Woodwiss), де виокремлені індикаційні групи і оцінюється їх таксономічне багатство. Існує взаємозв'язок загального біорізноманіття бентосних угруповань і кількісної представленості однієї таксономічної групи – олігохет: біорізноманіття бентосних угруповань знижується при зростанні в них частки олігохет (Oligochaeta).

Методи оцінки стану угруповань, оцінки по біологічним показникам якості води, основані на вивченні біорізноманіття, є доволі перспективними. Їх можна розділити на кілька груп, варіантів, що пов'язані з використанням різних аспектів біорізноманіття. До першої групи можна віднести методи, що засновані на обліку варіабельності кількісної представленості (чисельності, біомаси і такого іншого) всіх видів, або тільки тих, які мають індикаційні властивості. Матеріалом для таких оцінок є кількісні проби, що враховують показники чисельності організмів в об'ємі або на площі субстрату. Друга група методів базується на оцінці зустрічальності (яка, в свою чергу, визначається чисельністю: більш чисельні мають більшу зустрічальність). Це дозволяє використовувати матеріал менш працезатратних якісних проб, спостережень. Біорізноманіття в цьому випадку може бути оцінено як багатство великих груп, таксонів, і вирівненість розподілу в них таксонів або груп більш низького порядку.

В якості прикладу можна привести дані щодо перифітону водойми охолоджувача Криворізької ГРЕС. Визначення таксономічного біорізноманіття проведено як оцінка розподілу видів у 8 великих таксонів (класах і рядах)

Protozoa на 11 стаціях при усередненні даних на кожній стації протягом річного періоду досліджень (рис. 3.9.).

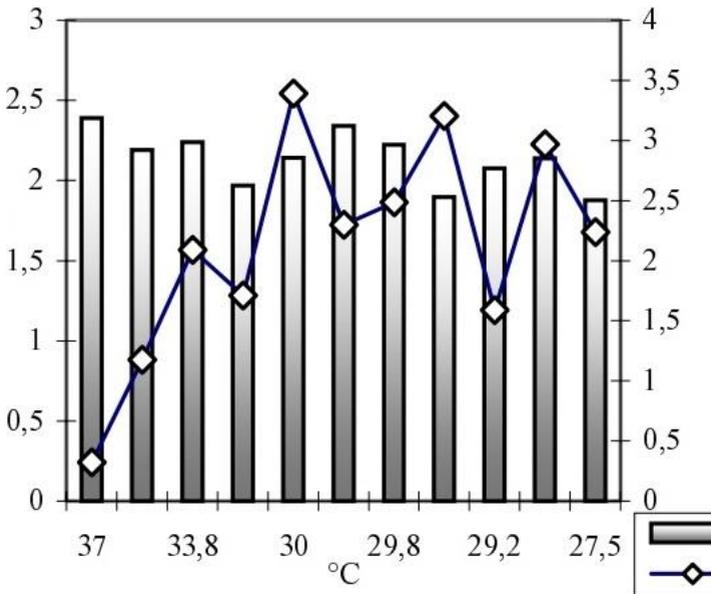


Рис. 3.9. Зміна таксономічного (стовбчики) та видового (лінія з ромбами) біорізноманіття угруповань Protozoa перифітону в термічному градієнті (врахована максимальна температура на стаціях відбору проб у водоймі охолоджувачі Криворізької ГРЕС протягом року досліджень). По вертикалі зліва – біт/вид, справа – біт/екз. (Протасов А., 2002).

Паралельно було визначено видове біорізноманіття по тим же усередненим даним (біт/екз.). При розташуванні стацій в термічному градієнті по максимальним за рік температурам (від скидання підігрітої води до водозабору і району підкачки води в охолоджувач) відмічено деяке зниження таксономічного біорізноманіття. При цьому

суттєво знижувалось число видів (37-41 вид поблизу місця скидання види і 13-26 видів – в зоні мінімальних температур). Значення індексу видового біорізноманіття були підпорядковані значним коливанням, що відображає цілком зрозумілі зміни відносної чисельності як при усередненні в часопросторі, так і від стації до стації відбору проб в просторі. Максимум видового біорізноманіття спостерігався при температурі 30°C. Слід відмітити, що зі зниженням таксономічного біорізноманіття зростала таксономічна вирівненість при зниженні числа видів. Можна зробити висновок, що велике число видів (у цих умовах) менш рівномірне розподілялось по більш високим таксонам. Індикаційна роль таксономічного біорізноманіття вимагає ретельних досліджень, але важливість та актуальність цього питання не викликає сумнівів.

Оцінка таксономічного біорізноманіття різних груп гідробіонтів може бути основою для контролю за станом водних екосистем. На основі польових оцінок і визначення таксономічної належності може заповнюватись таблиця, що служить основою для розрахунку таксономічного біорізноманіття. Ця таблиця може враховувати, наприклад, багатство видів і форм вищих водних рослин, фітопланктону та зоопланктону, зооперифітону та зообентосу. Варіантів таких таблиць може бути багато, зокрема для різних типів водних екосистем. Може бути використана оцінка змін біорізноманіття в екоморфологічних групах, наприклад, деревних форм, трав, кущів.

Різні прояви, аспекти біорізноманіття можуть відігравати індикаторну роль в оцінці якості середовища. Але ці оцінка можлива на основі деяких кількісних значень, що отримані за допомогою різних індексів.

Постулат застосування індексів біорізноманіття:
Застосування індексів біорізноманіття угруповань з метою

біоіндикації базується на положенні про те, що структура угруповання може змінюватися в зв'язку зі змінами оточуючого середовища і що рівень змін в структурі угруповань, яка відображається в числовому вираженні індексів, може бути використана для оцінки інтенсивності дії.

Кількість методик оцінки якості середовища, зокрема, якості води, доволі велика. Були спроби їх інтеграції, порівняння різних індексів та підходів. Була в свій час встановлена негативна залежність між індексом біорізноманіття Шеннона і значення інтегрального показника (IP) для оцінки якості води по структурним характеристикам бентосних угруповань. Зворотною залежністю описують зміни біорізноманіття в градієнті збільшення трофності. Дані, що отримані дослідниками показують зниження біорізноманіття від 3,5 біт/екз. в ультраоліготрофних умовах до 1,03 – в гіперевтрофних, а сама залежність описується експонентним рівнянням, тобто при малих значеннях БПК5 біорізноманіття знижується більш різко, аніж при великих.

Постулат трофності: З підвищенням трофності біорізноманіття угруповань знижується. Мінімум біорізноманіття спостерігається при найбільшій евтрофікації.

Розглядаючи дані, що представлені різними дослідниками (рис. 4.9.), можна відмітити зниження коливань значень індексу Н по мірі погіршення якості води. У зоні чистої води значення Н складала 1,6 – 4,5 біт/екз. У зоні помірно забрудненої води: 1,5 – 3,5 біт/екз., у зоні забрудненої води: 1,0 – 3,2 біт/екз., у зоні вкрай забрудненої води: 1,3 – 1,7 біт/екз. Слабкий рівень евтрофікації сприяє розвитку багатьох (у тому числі доволі чистоводних) видів, а потім при підвищенні рівня забруднення вони починають зникати з угруповання, що призводить до різкого зниження

індексу видового біорізноманіття. Потім в зоні забрудненої води з'являються інші види, але вже в меншій кількості, величина індексу видового біорізноманіття знову зростає, знижуючись потім по мірі зростання забруднення. Вербальна модель динаміки біорізноманіття бентосних угруповань в градієнті трофності наведена на рис. 4.9.

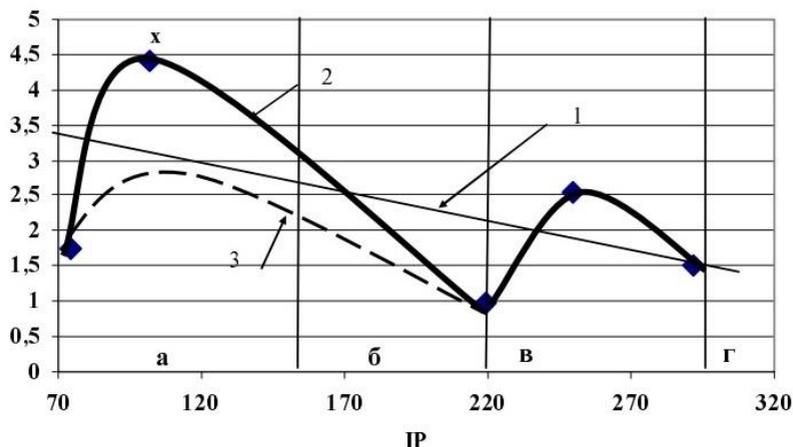


Рис. 4.9. Характер зміни видового біорізноманіття в угрупованнях зообентосу в умовах підвищення трофності водойм. По вертикалі – H в біт/екз. 1 – пряма залежності H від IP ; 2 – крива зміни біорізноманіття; 3 – частина кривої змін біорізноманіття без врахування екстремальної точки X . а – зона чистої води; б – зона помірно забрудненої води; в – зона суттєво забрудненої води; г – зона сильно забрудненої води (Балушкіна, 1997).

Як бачимо, екстремум в зоні чистої води пов'язаний з єдиною точкою (точка X). Якщо нею знехтувати, то ця ділянка кривої не буде вище значень 3,0 – 3,5 біт/екз.

Таким чином, залежність між біорізноманіттям та трофністю навряд чи може бути описана як лінійна, монотонно спадаюча по мірі евтрофування. В угрупованнях фітоперифітону поява нових і посилення розмноження раніше поодиноких видів підвищує біорізноманіття альгоценозів на початкових етапах збагачення природних водойм біогенними речовинами. Під час подальшого збільшення антропогенного навантаження відбувалося формування олігодомінантного комплексу видів.

Існує доволі велике число моделей співвідношення зон якості види, трофності, сапробності, які дозволяють робити співставлення біорізноманіття з іншими показниками якості середовища. Була в свій час показана висока кореляція індексу видового біорізноманіття з біотичним індексом Вудвісса та Вільямса. Ці залежності показують неоднозначність зв'язку між біорізноманіттям і показниками якості середовища. Слід поставити під сумнів монотонне зростання біорізноманіття від евтрофних умов до оліготрофних. Виходячи з міркувань, що високе біорізноманіття повинно підтримуватись трофоенергетичними можливостями середовища, слід очікувати швидше зниження, аніж зростання біорізноманіття в олігосапробній, а тим паче в ультраолігосапробній зоні.

Але емпіричні дані мають і тут певну неоднозначність. Наприклад, біорізноманіття водоростей перифітону та бентосу, що розраховане по біомасі, в цілому узгоджується з цією концепцією (рис. 5.9.), але під час підрахунків по чисельності такий зв'язок з показником сапробності виражений дуже слабо.

Дані, що були отримані в доволі широкому діапазоні показників сапробності під час усереднення по сезонах року дають більш визначену картину (рис. 6.9, 7.9).

Помітно, що біорізноманіття в чапросторовому аспекті мінімальне, як при низьких, так і при високих значеннях сапробності. Тут коректно зробити зауваження, що у водоймах-охолоджувачах теплових електростанцій на склад організмів (у тому числі індикаторних) для розрахунку показника сапробності впливає не тільки рівень трофності, органічного забруднення, але і температура, термічне навантаження, що пов'язана зі скидуванням нагрітої води.

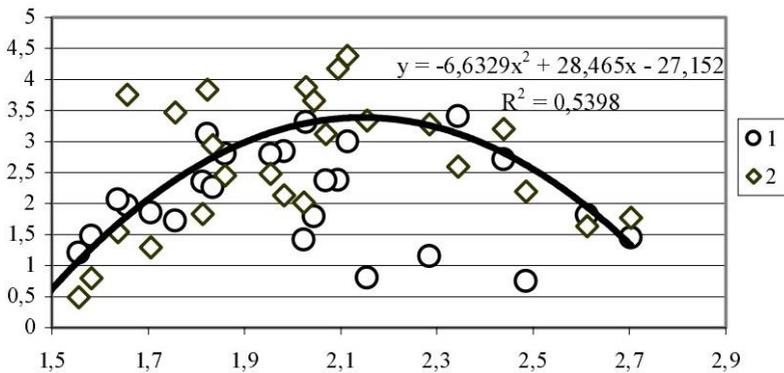


Рис. 5.9. Залежність індексу біорізноманіття угруповань мікрофітобентосу та мікроперифітону (по вертикалі, в біт/екз. та біт/мг) і показника сапробності (по горизонталі) по цим групам в річці Південний Буг: 1 – біт/екз.; 2 – біт/мг, криві та рівняння (Протасов А., 2002).

Дослідження показали кілька важливих моментів (рис. 8.9). Загальна закономірність куполоподібної кривої порушується полем точок з великим розкидом значень показника Н в області сапробності біля 3 (межа евполітрофної та політрофної води).

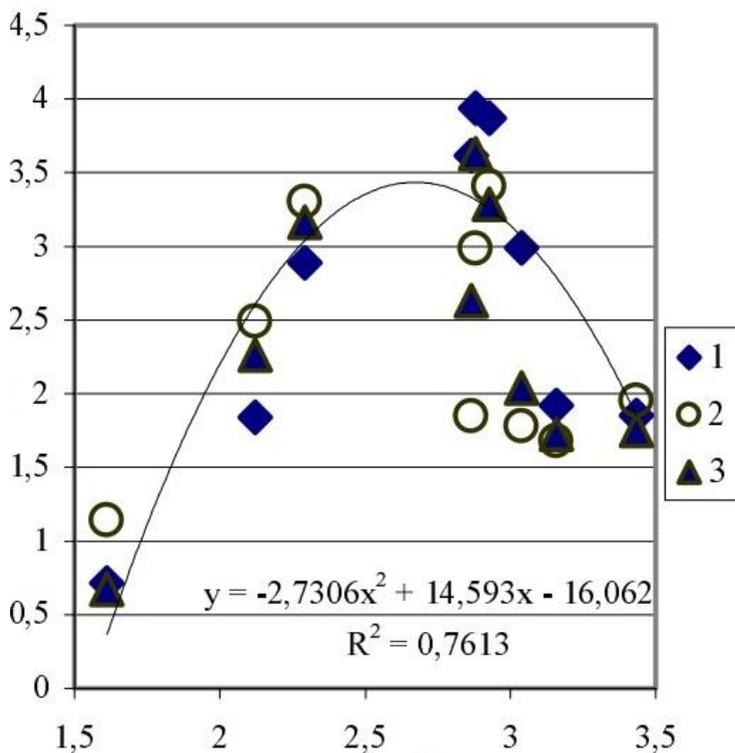


Рис. 6.9. Залежність видового біорізноманіття, що розраховане по чисельності (1), по біомасі (2) і деструкції (3) угруповань Protozoa перифітону водойми-охолоджувача Криворізької ГРЕС від індексу сапробності – усереднення по сезонам року (Протасов А., 2002).

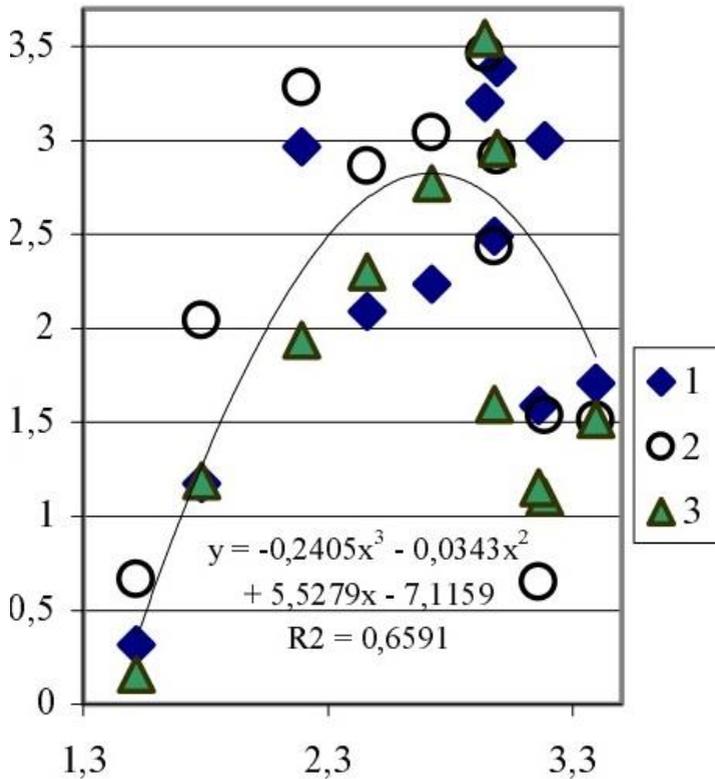


Рис. 7.9. Залежність видового біорізноманіття, що розраховане по чисельності (1), по біомасі (2) і деструкції (3) угруповань Protozoa перифітону водойми-охолоджувача Криворізької ГРЕС від індексу сапробності – усереднення по стаціям відбору проб (Протасов А., 2002).

Доволі схожа картина спостерігалася під час аналізу даних по протозойному планктону та перифітону Ладжинського, Ташликського та Олександрівського водосховищ (два перших також перебувають під впливом підігрітої стічної води) (рис. 8.9). Тут спостерігався

найбільший розкид і скупчення точок на межі вказаних вище зон трофності.

Дані щодо епіфітних водоростей водойми Криворізької ГРЕС (рис. 9.9) при загальній схожості картини вказує на особливу зону найбільшого розкиду показників біорізноманіття в області межі мезоевтрофної та евтрофної води.

Згущення точок і великий розкид значень біорізноманіття поблизу зон переходу від середнього рівня трофності до наступного цілком закономірний і опосередковано підтверджує реальність існування цих зон. У цих межових ділянках своєрідного екотону висока варіабельність індексу біорізноманіття свідчить про перебудову структури угруповання, його нестійкий, ніби такий, що належить до двох зон, характер.

Лінія, що огинає поле точок, обмежує специфічну структуру з одним екстремумом максимуму і трьома екстремумами мінімуму. Форма цієї фігури, на відміну від кривої, погано піддається кількісній інтерпретації для порівняння, але схожість загального виду доволі велика і визначена.

У роботах дослідників пропонується оригінальна модель функціонування водних екосистем, де співставляються різні показники, що характеризують трофність води і процеси самоочищення, зміна видового багатства і видового біорізноманіття в градієнті якості води. У моделі значення видового багатства і біорізноманіття представлені не усередненою залежністю, а полями, що охоплюють емпіричні значення. Поля ці симетричні відносно середніх значень оцінки якості води (індекс DA_{pro} Ватанабе, показник сапробності по Пантле-Букку). Ліве крило відповідає природній, а праве – антропогенній сукцесії. При цьому зниження біорізноманіття майже до

нуля при збільшенні забрудненні є катастрофічною стадією антропогенної сукцесії.

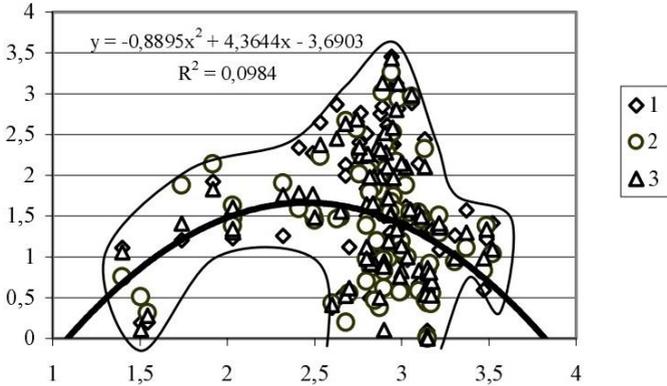


Рис. 7.9. Залежність індексу біорізноманіття (по вертикалі, в біт/екз., мг, Дж) і показника сапробності (по горизонтальні) в угрупованнях протозоа перифітону у водоймі-охолоджувачі Криворізької ГРЕС. Позначення як на рис. 6.9.

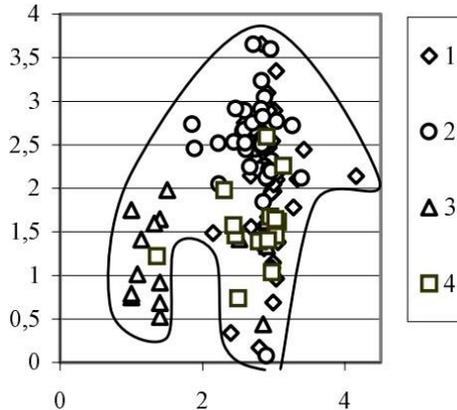


Рис. 8.9. Залежність індексу біорізноманіття (по вертикалі в біт/екз.) та індексу сапробності (по горизонталі) в

угрупованнях протозоа планктону та перифітону в Ладжинському, Ташликському і Олександрівському водосховищах. Перифітон (1 – весна, осінь, 2 – літо), планктон (3 – весна, осінь, 4 – літо) (Протасов А., 2002).

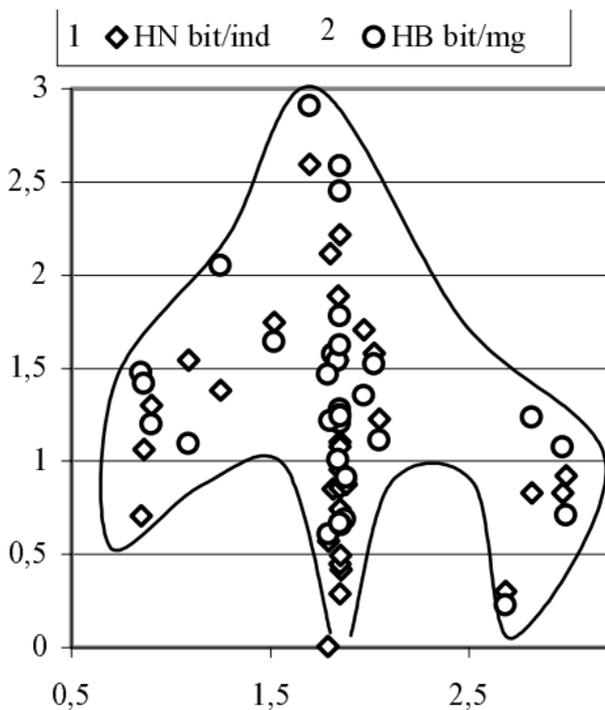


Рис. 9.9. Залежність біорізноманіття епіфітних водоростей (по вертикалі) у водоймі Криворізької ГРЕС від індексу сапробності (по горизонталі): 1 – біт/екз.; 2 – біт/мг (Протасов А., 2002).

Особливий інтерес в плані взаємозв'язку трофності, рівня забруднення і біорізноманіття становлять екосистеми, в яких досить широко виражений градієнт факторів

забруднення. Дослідження проведені в Центральній Азії показали, що в річках, що беруть початок в горах, потім течуть по рівнині крізь густонаселені території, можна виділити кілька класів якості води з врахуванням як гідрохімічних, так і біотичних показників (табл. 1.9.).

Таблиця 1.9. Гідрохімічні і біотичні характеристики груп річок Центральної Азії (Турану) різних класів якості води.

КЯВР	ПЯВ	ВК	ІВЧП	ІХ	С	БПІ	ЧВ (с)	ЧВ (м)	Н (с)	Н (м)	В
1. ДЧ	1.1	-	62	1	0,83	10	19	29	4,25	4,85	0,4
	1.2	10,42	30	8	1,41	8,5	46	71	5,52	6,14	0,5
2. Ч	2.1	10,55	29	9	0,73	8	37	53	5,21	5,72	0,5
	2.2	10,32	9	11	1,51	8	29	59	4,86	5,88	0,6
3. ПБ	3.1	9,26	9	13	1,84	7	51	68	5,67	6,08	0,6
	3.2	9,72	5,8	16	1,95	5,5	47	65	5,55	6,02	0,6
4. З	4.1	7,87	0,8	26	2,21	4	16	64	3,99	5,99	0,6
	4.2	9,99	3,9	25	2,17	4	16	64	3,99	5,99	0,5
	4.3	8,75	8,85	12	2,03	4	16	64	3,99	5,99	0,4
5. Б	5.1	6,98	0,48	71	3,14	2,5	15	16	3,91	3,99	0,2
6. ДБ	6.1	1	0	100	4,22	1	4	6	1,99	2,58	0,1

Примітки: КЯВР – клас якості води в річках; ДЧ – дуже чисті; Ч – чисті; ПБ – помірно брудні; З – забруднені; Б – брудні; ДБ – дуже брудні; ПЯВ – підклас якості води; ВК – вміст кисню (мг/л); ІВЧП – індекс відносної чисельності продуцентів; ІХ – індекс Хорасави; С – сапробність; БПІ – біотичний перифітонний індекс; ЧВ (с) – число видів (середнє); ЧВ (м) – число видів (максимальне); Н (с) - N_{max} по середнім; Н(м) - N_{max} по максимальним; В – вирівненість (Тальських, 1991).

На основі даних по середньому і максимальному числу видів були розраховані значення максимального біорізноманіття.

Слід відмітити, що багато показників досить різко змінюються в області крайніх класів (вміст кисню, ХПК, БПК₅, показник сапробності, індекс Хорасави). Цілком певно в крайніх класах, тобто в ультраліготрофних і гіпертрофних водах спостерігається значне збіднення видового складу водоростей перифітону. Тому в підкласах 1.2 – 4.3 максимальне біорізноманіття складає біля 6 біт, а в підкласі 1.1 (дуже чисті, ультраліготрофні води) воно знижується до 4 біт, а в підкласі дуже брудної води – до 2 біт.

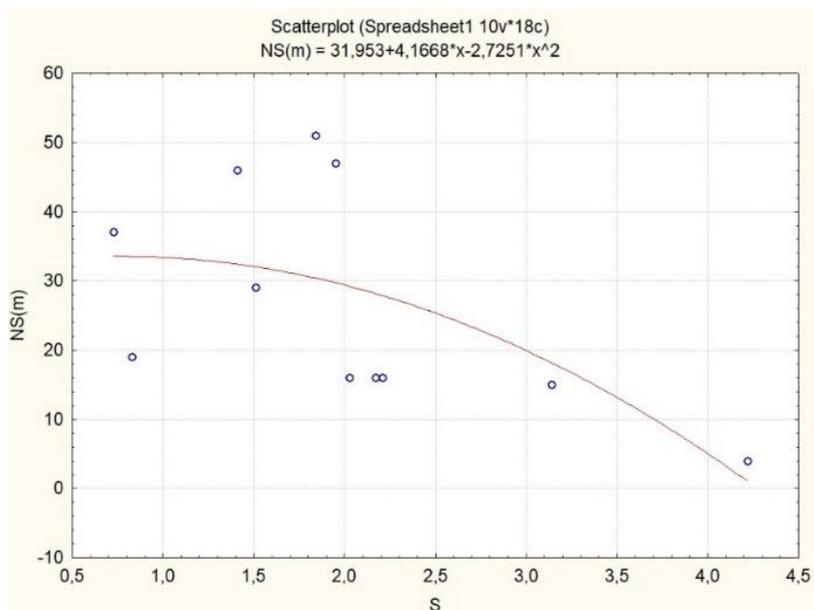


Рис. 10.9. Нелінійна залежність середнього числа видів (NC(m)) від сапробності (S) у ріках Центральної Азії (Турану).

Судити про вирівненість в угрупованнях можна по описах розвитку в різних умовах.

Так, ультраоліготрофні альпійські потоки підкласу 1.1 характеризуються несприятливими життєвими умовами, тут досить низька температура, низький вміст мінеральних речовин, органічних речовин. Розвиток перифітону помірний, мозаїчний, з покриттям всього 5 – 20 % поверхні кам'яних субстратів. У класі 3 однаково чисельно і різноманітно представлено більше десяти родів діатомових водоростей.

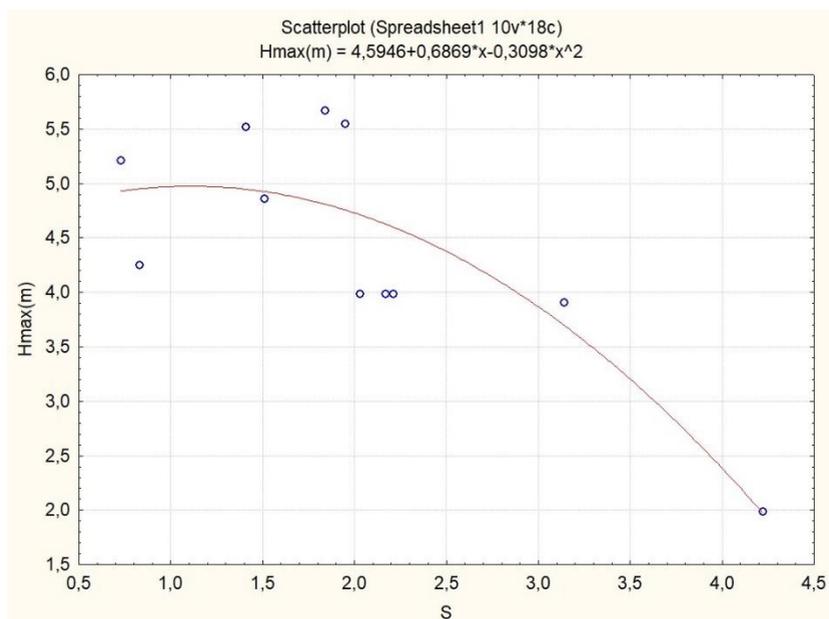


Рис. 11.9. Нелінійна залежність середнього біорізноманіття ($H(m)$) від сапробності (S) у ріках Центральної Азії (Турану).

У перифітоні рік класу 5 відбувається різке спрощення таксономічної структури пирифітону. Помітного розвитку досягають лише окремі толерантні до забруднення види.

Таким чином, можна впевнено сказати, що вирівненість також змінюється по класам якості води спочатку зі зростанням, а потім знижується. Використовуючи деякі гіпотетичні значення вирівненості, можна показати характер кривої видового біорізноманіття, яка теж має найбільші значення в області помірно забруднених водойм.

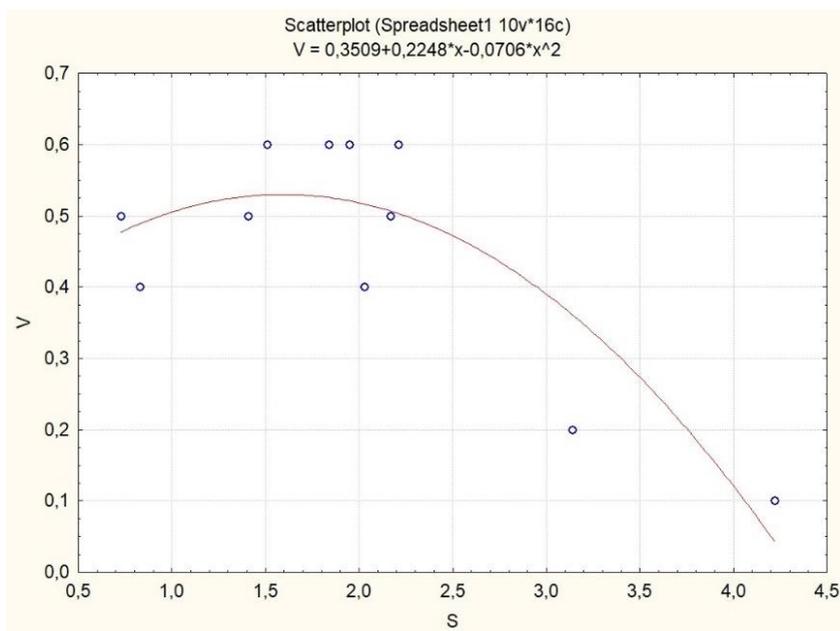


Рис. 12.9. Нелінійна залежність вирівненості (V) від сапробності (S) у ріках Центральної Азії (Турану).

Є причини говорити про певну симетричність процесів відносно певної середньої трофності (що не завжди доцільно називати забрудненням). Слабке і помірне підвищення трофності викликає збільшення інтенсивності метаболізму (метаболічного прогресу), що

супроводжується ознаками екологічного прогресу: збільшення біорізноманіття біоценозів, збільшення загального числа видів, зменшення ентропії, ускладнення міжвидових взаємовідносин, просторової та часової структури. Потім при збільшенні трофності після деяких середніх значень метаболічний прогрес зберігається, але структурні характеристики отримують риси регресу – знижується біорізноманіття, зменшується число видів. Потім в умовах пессимального рівня трофності, забруднення настає загальний регрес угруповань, біорізноманіття також як і інші показники знижуються катастрофічно.

Можна виділити 4 зони з характерними показниками структури угруповань в градієнті трофності води. Дві крайні зони – зони пессимальних умов, дуже низької і дуже високої трофності (можна сказати – дуже високого забруднення). Тут біорізноманіття мінімальне. В інших зонах під час зростання трофності від малих значень до середніх відбувається зростання біорізноманіття, а потім – його зниження.

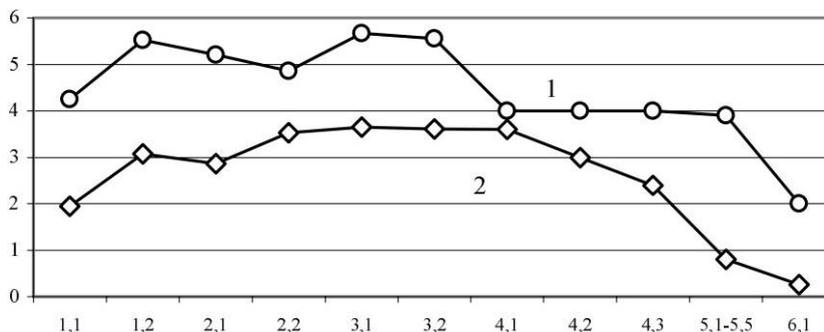


Рис. 13.9. Зміна максимального біорізноманіття (1), видового біорізноманіття (2) перифітону в річках різних

класів якості води в Центральній Азії (Турані) (Тальських, 1991).

Зниження видового багатства так само як і видового біорізноманіття зообентосу цілком чітко простежується при аналізі зміни якості середовища в Чорному морі (Понті Евксинському) в часопросторових аспектах. Після низки заморних років на Одеські банці загальна чисельність організмів бентосу знизилася на порядок, біомаса на два порядки, число видів скоротилося з 40 до 14. Але було відмічено, що показники видового біорізноманіття по Шеннону неоднозначно характеризують стан акваторії, бо його зниження пов'язане з деградацією угруповань, що викликане забрудненням, так і відновленням їх і збільшенням ролі ключових домінуючих видів, характерних для бентосу Чорного моря. Але дослідники зробили висновок, що ця особливість чорноморського бентосу не дозволяє використовувати показник видового біорізноманіття в якості індикатора стану акваторії – надлишково категоричний висновок. Необхідна оцінка не тільки індексу біорізноманіття, але і обидвох його компонентів – видового багатства і вирівненості. При низьких значеннях індексу зменшення видового багатства (при можливому збільшенні вирівненості) буде показником деградаційних процесів, збільшення видового багатства – процесів відновлення.

Взаємне співвідношення різних індексів, по яким визначається якість води та інших показників якості води, можливо шляхом їх інтегрування. Набагато складнішою є проблема вибору еталону для подальшого порівняння результатів оцінки. По причині доброї застосованості, завдяки великому числу емпіричних даних в якості основи беруть такі показники як індекси сапробності Пантле-Букка, Сладечека, Ватанабе. Але засновані на вивченні

реакції окремих видів (при цьому постулюється безумовна видоспецифічність реакцій, наприклад, на евтрофування), ці показники ніяк не враховують системної відповіді угруповання, оскільки є адитивними. Оцінка біорізноманіття була б більш адекватною оцінкою якості середовища, хоча б тому, що воно є показником емерджентності властивостей біотичної системи.

Наведені приклади і роздуми на матеріалі водних екосистем легко переносяться на аеробіонтні умови. У пустелі з дуже бідними ґрунтами біорізноманіття дуже низьке, далі зі збільшення плодючості ґрунтів зростає і біорізноманіття, але при зростанні кількості добрив понад певну міру, коли слід говорити вже про забруднення, відбувається зниження біорізноманіття вже хоча б із-за того, що до таких умов пристосовано небагато організмів, які значно домінують в угрупованнях.

Гіпотеза середньої дії прогнозує низьке біорізноманіття в умовах слабких порушень, коли, як правило. Основну частину ресурсів захоплює мале число видів і також низьке біорізноманіття в умовах сильної дії, коли тільки високотолерантні види можуть існувати. Саме дія середнього характеру не перешкоджає (або сприяє) високому біорізноманіттю.

Безумовною перевагою показників якості середовища, що зменшуються чи зростають в градієнті забруднення полягає в їх визначеності відповідності числовим значенням зон забруднення, евтрофування та іншого. Біорізноманіття із-за симетричності відповіді системи в зонах максимуму і мінімуму зовнішньої дії такої, як забруднення, не може бути завжди однозначно інтерпретовано. Таким чином, приймаючи, що зниження біорізноманіття до нуля при збільшенні забруднення є катастрофічною стадією антропогенної сукцесії, необхідно, як мінімум, мати однозначну інформацію про направленість сукцесійних

процесів. Це вимагає порівняння хоча б двох результатів досліджень. Ясно, що це ускладнює і робить більш працевитратною саму оцінку.

Але що тоді примушує думати, що визначення кількісних показників біорізноманіття повинно стати одним з найважливіших критеріїв при виявленні тих чи інших порушень в екосистемі? У першу чергу те, що біорізноманіття відображає найважливіші якісні і кількісні характеристики біосистем різного рівня. Таким чином, можна фіксувати саме відповідь біосистеми на дію, яка може бути неоднозначною. Оцінка біорізноманіття при різних зовнішніх діях на екосистемі важлива також для прогнозу подальшого сценарію подій. Адже негативні явища в екосистемі можуть бути пов'язані не тільки з сучасними діями, але і з віддаленими наслідками попередніх.

Отже, існує багато важливих питань, що стосуються індикаційного значення біорізноманіття, але цей етап накопичення необхідної інформації йде доволі інтенсивно, що дарує надію на реальність практично важливих розробок.

Лекція X. Біорізноманіття популяцій.

Питання:

1. Проблема визначення поняття «популяція».
2. Типи популяцій.
3. Параметри біорізноманіття популяцій.
4. Популяція як генетична та екологічна система.
5. Два підходи до вивчення біорізноманіття популяцій.
6. Дві моделі популяційного диверсогенезу.
7. Біорізноманіття статевої структури популяцій.

8. Біорізноманіття первинної статеві структури популяцій.
9. Біорізноманіття вторинної статеві структури популяцій.
10. Біорізноманіття третинної статеві структури популяцій.
11. Біорізноманіття вікової структури популяцій.
12. Біорізноманіття вікових пірамід.
13. Біорізноманіття співвідношення різних поколінь, приплодів і вікових груп.
14. Біорізноманіття часопросторової структури популяцій.
15. Радіус репродуктивної активності і біорізноманіття популяцій.
16. Біорізноманіття внутрішньопопуляційних груп.
17. Біорізноманіття ієрархії часопросторових популяційних груп.
18. Біорізноманіття лабільності внутрішньопопуляційних груп.
19. Біорізноманіття топографії часопросторових груп.
20. Біорізноманіття генетичної структури популяцій.
21. Закон Гарді-Вайнберга-Кастла і біорізноманіття популяцій.
22. Інбридинг та біорізноманіття.
23. Дрейф генів та біорізноманіття.
24. Потік генів і біорізноманіття.
25. Мутаційний тиск і біорізноманіття.
26. Тиск добору та біорізноманіття популяцій.
27. Поліморфізм популяцій як прояв біорізноманіття та його причини.
28. Біорізноманіття екологічної структури популяцій.
29. Різноманіття ізоляції популяцій.
30. Біорізноманіття розмірів популяцій.

1. Проблема визначення поняття «популяція»

Поняття «популяція» досить давнє і походить від латинського *populus* – народ. Хоча давно зрозуміло, що популяції – це реально існуючі структури і одиниці виду, визначення цього поняття продовжує активно дискутуватися. Є різні точки зору і різні підходи до визначення цього поняття. Річ у тому, що в природі існують різні типи популяцій, і в науці існують різні підходи до їх вивчення – екологічний, генетичний та ін. І тому різні автори, кожен в свій час давали різні визначення популяції, намагаючись дати найбільш повне і загальне визначення, що стосувалось би всіх типів популяцій. Ось лише деякі визначення терміну «популяція», запропоновані різними авторами:

- 1) Популяція – сукупність особин одного виду, що мають спільний генофонд і займають спільну територію (Гіляров А. М.).
- 2) Популяція – група особин, що пов'язані між собою родинними та шлюбними зв'язками (Айала Ф.).
- 3) Популяція – група організмів певного виду, що заселяють певну територію і розмножуються ізольовано від інших груп особин того ж виду (Тоцький В. М.).
- 4) Популяція – група організмів певного виду, що здатні вільно обмінюватись генетичною інформацією (Ч. Лі).
- 5) Популяція – сукупність особин, що протягом багатьох поколінь займають певний ареал, в середині якого в тій чи іншій мірі здійснюється панміксія і якій притаманним певний рівень ізоляції (Свірежев Ю., Пасков В.).

Кожне із цих і багатьох інших визначень популяцій дискусійне і викликає багато питань. Найголовніше із цих зауважень полягає в тому, що в будь-яких популяціях ніколи немає повної панміксії – панміксія завжди обмежена різноманітними факторами, в першу чергу статевим добром. Виникають питання: а який рівень панміксії

відповідає популяції, а який надпопуляційним чи субпопуляційним групам? Який рівень ізоляції відповідає популяції, а який надпопуляційним чи субпопуляційним групам? Ситуація ускладнюється тим, що природні популяції бувають дуже різні і універсальне визначення популяції дати досить важко. Розрізняють такі типи природних популяцій:

- 1) популяції самозапильних рослин і автогамних тварин;
- 2) популяції перехреснозапильних рослин і алогамних тварин;
- 3) популяції форм, що розмножуються вегетативно (апогамне розмноження).

Популяції, що розмножуються статевим способом і в межах яких можуть здійснюватись (теоретично) вільні випадкові схрещування, називаються менделівськими популяціями.

У середині популяції можна виділити більш дрібні підрозділи (сім'ї, парцели, деми та ін.). Популяції характеризуються чисельністю, щільністю (числом особин на одиницю площі), характером просторового розподілу особин, впорядкованістю структури. Структурованість популяції проявляється в певному кількісному співвідношенні особин різного віку, статі, розміру, різних генотипів, фенотипів, поведінки і т. д. Динаміка чисельності популяції в часі визначається співвідношенням показників народжуваності і смертності особин, а також іміграції та еміграції. Якщо питома (розрахована на одну особину) швидкість росту популяції постійна, чисельність популяції збільшується за експоненціальним законом, і в ній встановлюється стабільна вікова структура. Здатність до експоненціального росту властива будь-якій популяції, але під впливом недоліку природних ресурсів, несприятливих змін умов середовища експоненціальний ріст або припиняється раптово, змінюється падінням чисельності,

або ж гальмується поступово по мірі зростання чисельності популяції. В останньому випадку для описання росту популяції часто використовуються логістичні рівняння. Багато методів популяційної біології запозичені з демографії (криві виживання та ін.). У більшості видів тварин і рослин чисельність популяції відносно стабільна, у інших видів відбуваються значні коливання чисельності. Спалахи чисельності тварин можуть бути причиною міграції. Динаміка чисельності природних популяцій визначається як абіотичними, так і біотичними факторами, що змінюють силу своєї дії в залежності від щільності популяції. У деяких тварин щільність популяції регулюється складними поведінковими і фізіологічними механізмами, а також шляхом перебудови генетичної структури популяцій. Коливання чисельності популяцій (так звані «хвилі життя») можуть викликати підвищення гомозиготності популяцій, втрату алелей (дрейф генів). При відсутності тиску на популяцію і дотриманні панміксії частоти генів в популяції зберігаються незмінними у відповідності з законом Гарді-Вайберга-Кастла. У сучасній біології популяція розглядається як елементарна одиниця процесу мікроеволюції, що здатна реагувати на зміни середовища перебудовою свого генофонду. Про зміни, що відбуваються в генетичній структурі популяції, свідчить зміна частот і склад алелей, і тому для розпізнавання деяких використовують специфічні маркери (білки, ділянки ДНК та ін.). Для генетичної характеристики використовують поняття середньої пристосованості (адаптивності) і генетичного вантажу.

Будь-яка популяція є, насамперед, генетичною системою. Але проблема полягає в тому, що популяція є не тільки генетичною системою – це система біологічна в широкому сенсі цього поняття. З одного боку всі характеристики популяції мають еволюційний зміст тільки

тоді, коли вони закріплені в алелофонді, з іншого боку – і спільність алелофонду, і всі інші характеристики популяції як генетичної системи сформувалися на фоні постійних екологічних вимог підтримки і відтворення особин в сьогоденних, конкретних умовах. Тому по відношенню до популяції в цілому як явища природно-історичного фенотипічні характеристики можуть розглядатися в певному сенсі як вторинні. Основними властивостями популяції як мінімальної природно-історичної структури є цілісність, структурованість, динамічність, унікальність.

З сучасної точки зору **популяція – це безперервний в часі потік онтогенезів, що пов'язані спорідненістю** (Яблоков А. В.). Ця спорідненість може бути сітчастою (для видів, які розмножуються статевим шляхом) або дихотомічною (для облігатногамних форм), або почергово тим і іншим (для форм, у яких статеве розмноження чергується з безстатевим). Безперервність популяції в часі визначає можливість самовідтворення популяції в низці поколінь.

Окремі групи самців, скупчення особин різних вікових груп і т. д. – несамовідтворюючі групи, які інколи досягають значної чисельності і є деякий час цілком ізольованими від інших особин виду, не можуть бути названими популяціями. Не можуть бути названими популяціями і окремі групи особин, іноді дуже чисельні, які не розмножуються, наприклад такі, як олігохети *Nereis succinea* (Frey & Leuckart, 1847) (= *Alitta succinea* (Frey & Leuckart, 1847)) в опріснених частинах Каспійського моря. Не можуть вважатися популяціями і тимчасово існуючі (протягом багатьох поколінь) групи особин певного виду, іноді досить чисельні. Так, наприклад сарана *Schistocerca gregaria* Forsskål, 1775 поза вогнищами свого постійного проживання, птах саджа *Syrrhaptes paradoxus* (Pallas, 1773) і ряд інших тварин можуть утворювати тимчасові групи

особин, що розмножуються далеко за межами свого основного ареалу. Ці особини виявляються тут в результаті рідкісних періодичних масових міграцій, пов'язаних з хвилями життя. Саджа, наприклад, може кілька років жити в Західній Європі і потім безслідно шезнути. Такі тимчасові поселення не можуть бути названими популяціями (хоча межу провести іноді дуже важко, вихід з цього становища – у визначенні їх як форм популяційного рангу).



Рис. 1.10. *Alitta succinea* (Frey & Leuckart, 1847).

Виникає питання, чи не може бути названа популяцією пара різностатевих особин, що розмножуються, яка формально теж виявляється самовідтворюючою групою? Для відповіді на це питання необхідно розглянути, який час береться при розгляді характеристики популяції як безперервної низки онтогенезів. Крім астрономічного часу виділяються і кілька інших форм часу (Вернадський, 1932). З усіх форм часу нас цікавить час біологічний. Він визначається числом клітинних поділів, періодами статевої

активності, гормональними циклами та іншими параметрами. З еволюційної точки зору важливий час, в масштабах якого відбуваються еволюційно значимі зміни, здійснюються певні еволюційні події. Першим кроком еволюційного процесу є виникнення елементарного адаптаційного явища – поява певного генотипу.



Рис. 2.10. *Schistocerca gregaria* Forsskål, 1775.

В подальшій еволюції елементарне адаптаційне явище може перерости в елементарне еволюційне явище – стійка зміна одного генотипу перетворюється в стійку зміну генетичної структури популяції (Тимофєєв-Ресовський, 1969). Елементарна еволюційна зміна не може відбутись серед єдиної пари особин. Життя пари особин є в онтогенетичному часовому вимірі, життя популяції як елементарної еволюційної одиниці – в популяційному часі, що вимірюється числом поколінь.

Тому пара особин не може бути популяцією в першу чергу тому, що вона існує в зовсім іншому масштабі часу. Тому для популяції слід визначати не «миттєву» (в масштабі одного покоління) чисельність, а чисельність протягом життя ряду поколінь. З іншого боку, правильніше вважати такі одиничні особини або вже не популяціями, або ще не популяціями, тому що справжньої генетичної системи вони не утворюють.



Рис. 3.10. *Syrrhaptes paradoxus* (Pallas, 1773).

Чим ширше значення якогось поняття, тим з більшими труднощами зіштовхуються при формуванні його точного визначення. Сучасна наука ще далека від формування визначення, яке задовольняло би всіх щодо таких понять як «життя», «живе», дуже важкими для визначення виявились такі поняття як «вид», «особина», «біологічний прогрес». Це стосується і такого визначення як «популяція».

До 40-50 років XX століття слову «популяція», яке зустрічалось в науці з кінця XVIII століття, не надавалось

суворого термінологічного визначення, популяцією вважали будь-яку групу особин. З розвитком популяційних досліджень таке визначення виявилось недостатнім, з екологічної точки зору під популяцією стали розуміти природну, просторово єдину групу особин одного виду, що реагує як ціле на дію різних факторів середовища. Для відмінних між собою груп одного виду було запропоновано низку термінів: «екологічна популяція», «ландшафтна популяція», «географічна популяція», «біотопічна популяція», «псевдопопуляція», «мікропопуляція» та ін. Другим напрямком розвитку уявлень про популяцію був генетичний напрямок. У генетиці популяція розглядається як генетична система, яку можна визначити як систему генотипів, що перебувають у динамічній рівновазі.

Третій напрямок розвитку уявлень про популяцію можна вважати синтетичним: він спробував включити в себе як генетичні, так і екологічні аспекти. Основою такого синтезу виявилось вчення про мікроеволюцію.

Ось ще деякі визначення поняття «популяція», що пропонуються останнім часом виходячи з сучасних уявлень про мікроеволюцію:

Популяція – це мінімальна самовідтворююча група особин одного виду, що протягом еволюційно довгого часу населяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему і формує власний екологічний гіперпростір. Популяція – це достатньо чисельна група особин, що протягом великого числа поколінь у високій степені ізольована від інших аналогічних груп особин.

2. Два підходи до вивчення біорізноманіття популяцій.

Сформувались дві різні течії, два різних підходи до вивчення проблем біорізноманіття популяцій.

I-ий підхід – «детерміністичний» - був розроблений в роботах Дж. Холдена, Р. Фішера. При цьому підході

популяції вважаються достатньо великими, флуктуаціями фазових змінних нехтують і весь процес мікроеволюції в популяціях описується зміною середніх величин цих змінних в часі. Як фазові змінні використовуються концентрації або частоти як самих генів, так і деяких їх комбінацій в популяції. Моделі описують зміни цих концентрацій або частот під дією таких факторів, як добір, міграція, порушення панміксії та ін. Самі фактори задаються параметрами, що входять у праві частини диференційних рівнянь моделей. Наприклад, коефіцієнти добору є параметрами, що задають тиск добору на різні генотипи. По суті, детерміністичні моделі є динамічними моделями, де популяція представлена деякою динамічною системою, поведінка якої як під дією різних зовнішніх сил, так і при зміні внутрішніх закономірностей функціонування системи описується траєкторією в фазовому просторі частот – одиничним симплексом, що розташований в позитивній орнанті.

II-ий підхід – «стохастичний» - починається з робіт С. Райта. При цьому підході зміна частот генів або їх комбінацій в популяції розглядаються як марківський процес. Тут вже не потрібно уявлень про достатньо велику популяцію, і стохастичні моделі успішно застосовуються для аналізу генетичних процесів в малих популяціях (точніше, в популяціях кінцевої чисельності), де флуктуації за рахунок випадкової вибірки (так звані «генетично-автоматичні процеси» і «генетичний дрейф») можуть бути значними. Ці два підходи відрізняються один від одного як за структурами моделей, так і за використаним математичним апаратом. Якщо в детерміністичному підході застосовуються якісна теорія інтегральних диференційних рівнянь і теорія стійкості, то в стохастичному підході застосовуються методи теорії випадкових процесів (методи ланцюгів Маркова і дифузного наближення).

Проблема співвідношення детерміністичного і флуктуаційного в еволюції є однією з основних проблем еволюційної теорії. Висловлюються найбільш крайні точки зору, підкріплені доволі модерністськими роздумами. Сама ж проблема настільки ж давня як і історія людства. Фаталізм орієнтальних суспільств тут дискутує з детермінізмом елліністичної цивілізації.

3. Дві моделі популяційного диверсогенезу

У 40-вих і 50-тих роках ХХ століття існували дві конкуруючі моделі природних популяцій: класична і балансова.

Класична модель. Згідно з цією моделлю більшість локусів містить алелі так званого «дикого типу» з частотою, що дуже близька до одиниці, генетична мінливість популяцій мала, в генофонді популяцій є невелике число шкідливих алелей, що виникають в результаті мутацій і підтримуються природним добором на низькому рівні. Відповідно, типова особина гомозиготна по алелях дикого типу майже по всіх локусах і лише в деяких локусах може бути гетерозиготною по мутантному алелю і алелю дикого типу. «Нормальний» або ідеальний генотип особини гомозиготний по алелях дикого типу по всіх локусах. Еволюція відбувається завдяки тому, що час від часу в результаті мутацій з'являється якийсь вдалий алель, частота якого під дією природного добору зростає. Це призводить до того, що новий алель стає алелем дикого типу, повністю або частково витісняє старий алель дикого типу.

Балансова модель. Згідно з цією моделлю генетична мінливість популяцій дуже велика, не існує якогось одного алеля дикого типу. У багатьох, навіть у більшості локусів присутня низка алелей з різними частотами. Особини, що складають популяцію гетерозиготні по цих алелях в більшості локусів. При цьому якийсь «нормальний» чи

«ідеальний» генотип відсутній. Популяція являє сукупність багатьох генотипів, що відрізняються за багатьма локусами, і тим не менш, в більшості випадків пристосовуються до тих умов, з якими доводиться зіштовхуватись популяції. Еволюція є процесом одночасної зміни частот і типів алелей в багатьох локусах. Алелі діють не ізольовано один від одного, вплив того чи іншого алеля на адаптивність організму залежить від присутності чи відсутності в його генотипі інших генів. Набір алелей кожного локусу коадаптивний з набором алелей в інших локусах. Але балансова модель теж визнає, що багато алелей безумовно шкідливі для їх власників. Ці шкідливі мутації елімінуються або підтримуються при низькій частоті шляхом добору, хоча грають лише другорядну роль в еволюції.

На сьогодні прийнято вважати, що в природних популяціях спостерігається велика генетична мінливість. Природні популяції поліморфні по переважній більшості локусів. Але прямі докази цього факту були отримані лише у 60-тих роках ХХ століття. Було виявлено, що мінливість у генетичних локусах набагато вища ніж морфологічна. Шляхом інбридингу було продемонстровано, що генотип практично кожної дрозофіли містить рецесивні алелі, які викликають в гомозиготі відхилення від нормального фенотипу.

4. Біорізноманіття статевої структури популяцій.

Структурованість – фундаментальна властивість популяцій. Під структурованістю популяції в широкому сенсі цього слова розуміють будь-які розділення популяції як єдиного цілого на зв'язані в певному порядку частини. При цьому виникає можливість говорити про статеву, вікову, просторову, генетичну, екологічну, етологічну структури. Розрізняють первинну статеву структуру популяцій (при утворенні зигот), вторинну (в новонароджених, незалежно

від способу «народження»), третинну (до моменту настання статевої зрілості). Статева структура популяцій – це чисельне співвідношення самців і самок у різних вікових групах. Природньо, що питання про статеву структуру популяцій виникає лише при наявності різностатевих особин, тобто для переважної більшості тварин та рослин. Питання про статеву структуру популяцій здавалось би не постає при дослідженні агамних гермафродитних та партеногенетичних форм. Але в агамних форм виявляються своєрідні варіанти статевого процесу, для гермафродитів облігатне самозапліднення – рідкісне виключення з правила, а для партеногенетичних форм описуються популяції, що містять самців. Все це доводить, що статеву структуру популяції служить доволі універсальною і важливою характеристикою для більшості видів.



Рис. 4.10. *Myopus schisticolor* (Lilljeborg, 1844).

4.1. Біорізноманіття первинної статеві структури популяцій

Для дуже багатьох роздільностатевих тварин і рослин первинна статева структура популяцій визначається співвідношенням статевих хромосом в процесі мейозу, і як правило, буває близькою до співвідношення 1:1. Відомо десять основних шляхів хромосомного визначення статі у тварин. У п'яти з них при співвідношенні статевих хромосом гетерогаметною статтю виявляється чоловіча, у п'яти випадках – жіноча (табл. 1.10).

Сам по собі цей факт різноманітності способів визначення статі за допомогою статевих хромосом та існування різких відмінностей за способом визначення статі навіть між близькими видами дозволяє припускати неминучість існування відмінностей у первісній статевій структурі.

Таблиця 1.10. Основні типи хромосомного визначення статі (згідно робіт Тихомирової М. М., 1976).

№ п/п	Тип визначення статі	Гетерогаметна стать	Зигота		Групи організмів
			♂	♀	
1.	X _Y	Чоловіча	X _Y	X _X	Більшість ссавців, деякі риби, всі двокрили та ін.
2.	X ₀	Чоловіча	X ₀	X _X	Нематоди, деякі ракоподібні, клопи, прямокрилі, бабки, жуки, веснянки,

					сіноїди, скорпіониці, деякі ссавці (кенгуру).
3.	$X_1X_2\dots X_nY$	Чоловіча	$X_1X_2\dots X_nY$	$X_1X_2\dots X_{n+1}$	Богомоли, деякі ссавці.
4.	$XY_1Y_2\dots Y_n$	Чоловіча	$XY_1Y_2\dots Y_n$	XX	Богомоли, деякі ссавці.
5.	$X_1X_2\dots X_n0$	Чоловіча	$X_1X_2\dots X_n0$	$X_1X_2\dots X_n X_{n+1}$	Павуки, попелиці, деякі метелики.
6.	ZW	Жіноча	ZZ	ZW	Деякі птахи, рептилії (змії), аксолотль, тутовий шовкопряд, деякі риби.
7.	Z0	Жіноча	ZZ	Z0	Ящірки, жаби, молі та ін.
8.	$Z_1Z_2\dots Z_nW$	Жіноча	$Z_1Z_2\dots Z_n$ +1	$Z_1Z_2\dots Z_n$ W	Деякі змії, метелики.
9.	$ZW_1W_2\dots W_n$	Жіноча	ZZ	$ZW_1W_2\dots W_n$	Рівноногі раки
10.	$Z_1Z_2\dots Z_n0$	Жіноча	$Z_1Z_2\dots Z_n$ +1	$Z_1Z_2\dots Z_n0$	Деякі птахи (цесарка, вальдшнеп)

Таблиця 2.10. Статеві типи дрозофіли (*Drosophila melanogaster*) в залежності від комбінації кількості статевих хромосом і аутосом.

Хромосомний набір	Статевий індекс X/A	Статевий тип	Характеристика особина
3X:2A	1,5	Суперсамка (метасамка)	Стерильна, гіпертрофовані ознаки жіночої статі

4X:3A	1,33	Суперсамка (метасамка)	Стерильна, гіпертрофовані ознаки жіночої статі
4X:4A	1	Тетраплоїдна самка	Фертильна
3X:3A	1	Триплоїдна самка	Знижена фертильність
2X:2A	1	Диплоїдна самка	Фертильна
1X:1A	1	Гаплоїдна самка	Стерильна
3X:4A	0,75	Інтерсекс	Стерильний, ознаки проміжні між самцем і самкою
2X:3A	0,67	Інтерсекс	Стерильний, ознаки проміжні між самцем і самкою
1X:2A	0,5	Диплоїдний самець	Фертильний
2X:4A	0,5	Тетраплоїдний самець	Фертильний
1X:3A	0,33	Суперсамець (метасамець)	Стерильний, гіпертрофовані ознаки чоловічої статі (свого роду мачо)

У визначенні статі можуть відігравати роль не тільки статеві хромосоми і зчеплені з ними гени, але і набір аутосом і гени зчеплені з ними. Ще в дослідях Бріджеса на дрозофілі було продемонстровано існування 11 статевих типів особин в залежності від співвідношення статевих хромосом і аутосом (табл. 2.10.).

Ці факти наводять на думку, що в популяціях тварин можуть зустрітися не тільки звичайні самці і самки, але і

особини кількох інших статевих типів, частина з яких виявляються фертильними – здатними розмножуватись.



Рис. 5.10. *Dicrostonyx torquatus* (Pallas, 1778).

Як виявилось, існування різних хромосомних типів як самок так і самців для багатьох видів є правилом, а не виключенням. Наприклад, для лемінга *Myopus schisticolor* (Lilljeborg, 1844) крім самок XX виявлені самки з X-хромосоною, в якій знаходиться ген (t), що подавлює дію Y-хромосоми. У результаті в популяції реально присутні самки X^+X^+ , X^+Y , X^+X^+ . Доля самців при рівній фертильності всіх трьох типів самок теоретично повинна складати 0,25, що відповідає експериментальним даним, отриманим при вивченні природних популяцій цього виду. Але виявилось, що в різних популяціях фертильність різних типів самок (і

відповідно і співвідношення статей) може бути неоднакова. В різних популяціях цього виду доля самців коливається від 20 до 23 % в Карелії і Магаданській області, до 70 % на південному Уралі. Схожий (хоча і заснований на іншому типі визначення статі – Х0) хромосомний механізм визначає появу різних статевих типів у копитного лемінга *Dicrostonyx torquatus* (Pallas, 1778) (роботи Gileva, 1979).

Виявилось, що тільки 60% самок досліджених популяцій мали нормальний набір хромосом XX, тоді як решті 40% мали набір Х0, ідентичний набору самців. Серед нащадків самок Х0 і частини самок XX народжуються переважно самки. В різних популяціях і різних генераціях однієї популяції, на різних стадіях піку чисельності (роботи Чернявського, 1982) участь в розмноженні різних типів самок може бути неоднаковою, що визначає коливання первісної статевої структури як в різних популяціях так і в одній популяції в різних фазах її життя.

Таблиця 3.10. Визначення статі в різних лініях і різних популяціях *Musca domestica* Linnaeus, 1758.

Лінії	Самки	Самці
1	XXmff	YYmmff
2	XXmmff	XXMmff
3	XXMMFf	XXMMff
4	YYmFf	YYmmff

В природних популяціях мечоносців *Xiphophorus maculatus* (Meek, 1904) були виявлені різні варіанти трьох факторного визначення статі (Kallman, 1973): самці: XY, YY; самки: XX, WX, WY.

Складним і багатофакторним виявилось визначення статі у мухи *Musca domestica* Linnaeus, 1758. У цього виду в різних лініях і різних популяціях стать визначається

співвідношенням чоловічих (M) і жіночих (F) аутосомних факторів зі звичайними статевими хромосомами (Bull, 1983).

Ситуація ускладнюється ще й тим, що з M-фактором, який локалізований у другій аутосомі, виявилась тісно зчеплена нечутливість до ДДТ (Kerr, 1970).

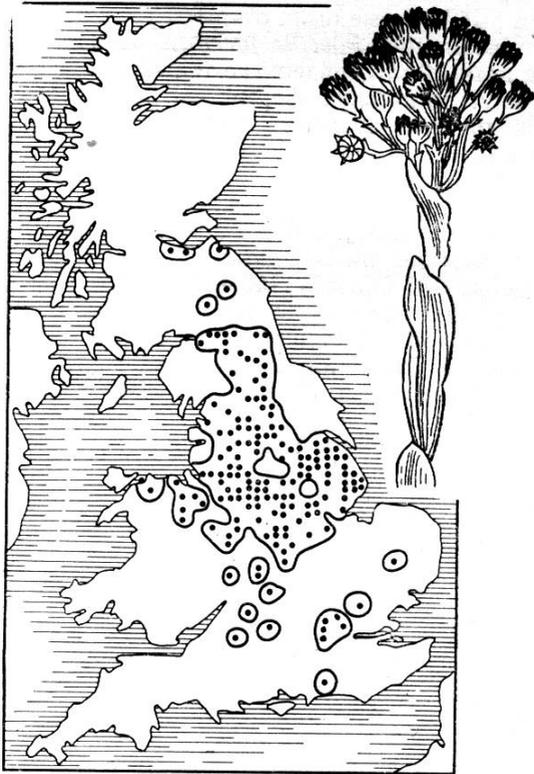


Рис. 6.10. Зустрічність в старій добрій Англії та Шотландії жіночих рослин білокопитника *Petasites hybridus* (L.) G. Gaertn., V. Mey. & Scherb., 1801. На іншій території Англії та Шотландії зустрічаються популяції, що складаються

виключно з чоловічих рослин, які розмножуються вегетативно.

Таких прикладів складного багатфакторного (в наїздника *Nabrobrason* – не менше 12 алелей!) генетичного визначення статі (в тому числі у багатьох видів рослин) відкрито багато (Гершензон, 1984). Зокрема, було виявлено, що для двохлокусної двохфакторної системи можливе існування 16 різних способів визначення статі індивідуумів, у випадку ж трьох факторних систем число можливих комбінацій набагато збільшується.

Зміни первісної статеві структури популяцій були вперше виявлені в природних популяціях дрозофіли у 1928 році Гершензоном С. М. Самці, що були носіями ознаки SR (sex ratio) продукують практично виключно одні сперматозоїди X-носії (біля 99 %), і всі їх нащадки несуть X-хромосоми з ознакою SR. Механізм цього явища полягає в елімінації Y-хромосомних сперматозоїдів під час мейозу під впливом певного гена, що знаходиться в X-хромосомі.

Існує ціла низка видів, у яких в популяціях зустрічаються поліплоїдні і партеногенетичні форми. Існують партеногенетичні види, особливо серед безхребетних, які мають тільки самок. Особливий інтерес для популяційної біології становлять види, які представлені як партеногенетичними так і двостатевими формами. До таких видів належать, зокрема, метелик-мішечниця *Solenobia triquetrella* Treitschke, 1834 (= *Dahlica triquetrella* (Hübner, 1813) і жук-довгоносик *Otiorrhinchus scaber* Linnaeus, 1758. *Solenobia triquetrella* Treitschke, 1834 утворює в Центральній Європі звичайні двостатеві диплоїдні популяції, а в Північній Європі зустрічаються диплоїдні і триплоїдні партеногенетичні популяції, які складаються з одних самок. *Otiorrhinchus scaber* Linnaeus, 1758 в Альпах утворює звичайні диплоїдні двостатеві

популяції, а в низці інших регіонів – триплоїдні і тетраплоїдні партеногенетичні популяції. Пильщик *Eutomostethus ephippium* (Panzer, 1798) у британських популяціях містить тільки самок, тоді як на півдні Європи – і самців, і самок.



Рис. 7.10. *Solenobia triquetrella* Treitschke, 1834 (= *Dahlica triquetrella* (Hübner, 1813).

У популяціях багатоніжки *Polyxenus lagurus* (Linnaeus, 1758) у Фінляндії не зустрічаються самці взагалі, у Швеції самців 5,6% в популяціях, у Данії – 8,7%, у Франції – 41,6%. Популяції тонкого ківсяка *Nemasoma varicorne* Koch, C. L., 1847 в центрі ареалу (від півдня Данії до півночі Хорватії) двостатеві, а по периферії ареалу, зокрема, на півночі (Скандинавія), на заході (Франція, Англія, захід

Німеччини), на сході ареалу (Румунія, Україна) – партеногенетичні. Між цими різними за статевою структурою популяціями де-не-де знайдені популяції, в яких присутні як двостатеві, так і партеногенетичні особини.



Рис. 8.10. *Otiorrhinchus scaber* Linnaeus, 1758.

Безсамцеві популяції вперше були відкриті щодо риб Губсом (С. Hubs, 1932) в одного з видів північноамериканських пецилій – *Poecilia formosa* (Girard, 1859), у якого пізніше були знайдені не тільки диплоїдні, але і триплоїдні гіногенетичні форми. Н. Б. Черкас (1966), а потім і інші автори описували триплоїдні гіногенетичні форми у сріблястого карася *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758), в якого саме вони визначають високу чисельність в популяціях самок. Звичайний набір хромосом цього виду $2n = 100$, і самці у звичайних популяціях складають 50%. Але в низці популяцій Китаю, Японії, Європи зустрічаються

триплоїдні самки з набором хромосом $3n = 156$ (Японія), 162 (Китай), 160-166 (Московська область), які можуть розмножуватись тільки гіногенетично. В деяких популяціях басейну р. Амур число самців складає 7 % (в середньому по басейну Амуру самців в популяціях 32,5%), а багато популяцій Уралу, Білорусії, Румунії, Північного Казахстану взагалі позбавлені самців і складаються з триплоїдних особин. Цікавим фактом є те, що в цих популяціях іноді виявляються одиничні самці, які зустрічаються серед повільно ростучих форм (Нікольський, 1974). Питання ускладнюється ще тим, що в деяких японських популяціях виявлені тетраплоїдні самки з $4n = 206$, особливості розмноження яких неясні (Васильєв, 1985).



Рис. 9.10. *Polydora lagurus* (Linnaeus, 1758).

При вегетативному розмноженні можлива і протилежна ситуація – трапляються популяції, що

складаються виключно з чоловічих особин. Так, наприклад, білокопитник *Petasites hybridus* (L.) G. Gaertn., В. Mey. & Scherb., 1801 зустрічається практично по всій території Англії, але лише в Центральній і подекуди в Південній Англії в популяціях цього виду є і чоловічі і жіночі особини. По всій іншій території популяції білокопитники сформовані на 100% чоловічими рослинами, що розмножуються вегетативно (Perring, F., Sell R., 1966) (рис. 1.10).

Є певне число видів – облігатних гермафродитів (у рослин – самозапилювачів), для яких, здавалось би, немає сенсу говорити про співвідношення статей. Але питання виявилось складнішим. Вільноживуча нематода *Caenorabditis elegans* Маурас, 1900 в нормі гермафродит, що самозапліднюється з хромосомною формулою XX AA. У результаті мутацій одна з X-хромосом інактивуються або зникає і виникають самці X0 AA. В експериментальних популяціях в результаті поліплоїдизації (поліпоїди відомі у цього виду і в природі) отримані чисельні варіанти статевих типів (табл. 4.10).

Крім того, виявлено кілька різних мутацій в різних аутосомах, три з яких можуть перетворювати гермафродита у функціонально самця, одна – в інтерсекса (Madl J., Herman R., 1979).

4.2. Біорізноманіття вторинної статевої структури популяцій

У більш широких межах, ніж первинна, може варіювати і вторинна (в час народження чи вилуплення з яйця) статева структура популяцій. На вторинну статеву структуру впливають чисельні екологічні фактори середовища. Так, у рослини *Arisaema japonica* (Thunb.) Schott = *Arisaema serratum* (Thunb.) Schott вирішальним

фактором у вторинному визначенні статі є маса бульб: тільки найбільші бульби дають рослини з жіночими квітами.



Рис. 10. 10. *Bonellia viridis* (Rolando, 1821).

Личинка кільчатого черва *Bonellia viridis* (Rolando, 1821) розвивається в самку, якщо після періоду вільного життя вона осідає на дно моря, якщо їй вдається прикріпитися до іншої дорослої самки, то з цієї личинки утвориться самець (який паразитує в самці, будучи менший за самку в сотні разів). У дрозофіл на цей показник виявляє вплив плодовитість самок, статевий добір за життєздатністю самців, щільність популяції, внутрішньоклітинний паразитизм (є вид спірохет, який диференційно вражає тільки ембріони чоловічої статі). Число цариць (самок, що розмножуються) у мурах, бджіл та деяких інших суспільних комах регулюються робочими

особинами шляхом поширення по колонії феромонів, які синтезує цариця.

Таблиця 4.10. Варіанти статевих типів у різних мутантів *Caenorabditis elegans*.

Гермафродити	Самці
XX AA	X0 AA
XXX AAA	XX AAA
XXX AAAA	XX AAAA
XXXX AAAA	-

Самці трьох видів ос *Blastophaga* і *Tetrapus*, що запилюють суцвіття фігового дерева і виводять там нащадків, можуть регулювати вторинну статеву структуру популяції в залежності від інтенсивності конкуренції самців при спарюванні і рівня інбридингу: при збільшенні ступеня інбридингу доля самців серед нащадків зростає (Herre E., 1985). Більш ніж у два рази (з 36 до 73%) зростає доля самок серед нащадків сімейних пар кабарги *Moschus moschiferus* (Linnaeus, 1758) в порівнянні з нащадками матерів-одиначок (Приходько В. І., 1986).

Зміни вторинного співвідношення статей в залежності від фізико-кліматичних і біотичних умов на сьогодні виявлено як для різних природних популяцій, так і в експериментах для десятків видів хребетних і безхребетних (Bull J., 1983). При цьому тенденції в змінах вторинного співвідношення статей можуть бути різнонаправленими в різних популяціях одного і того ж виду. Так, у середньоевропейських популяціях трав'яної жаби *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 переважають протерогінні гермафродити – всі молоді тварини виявляються фенотипічними самками і лише до кінця другого року життя біля половини з них перетворюються в самців. У

прибалтійських та альпійських популяціях цього виду визначення статі у самців відбувається значно раніше (Witschi E., 1930). В одних популяціях зайця білого *Lepus timidus* Linnaeus, 1758 ріст чисельності популяції супроводжується ростом числа самців серед ембріонів (Саха = Якутія, Вологодська обл.). Але такої тенденції немає в інших популяціях (околиці Вятки, Удмуртія), а в карельських популяціях ця тенденція зворотна (Наумов Н. П., 1969 та ін.)

Доведена можливість гормональної регуляції вторинного співвідношення статей практично у всіх крупних групах хребетних – риб, амфібій, рептилій, птахів, ссавців. При розмноженні великої рогатої худоби давно відомі факти появи безплідних теличок-інтерсексів (фрімартинів). Вони виникають при розвитку різностатевих близнюків в результаті пригнічення чоловічими гормонами в одного з плодів механізму розвитку жіночих статевих органів у жіночого (по первісному визначенню статі) плоду. Ускладненим варіантом гормональної регуляції виявляється випадок гормональної інверсії статі. У риб відомі випадки, коли для одних популяцій характерна гетерогаметність самок або самців, для інших – їх гомогаметність. Так, гомо- і гетерогаметність самок виявлена в різних популяціях гамбузії *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853), а гомо- і гетерогаметність самців – у риби *Fundulus parvipinnis* Girard, 1854 (Васильев В. П., 1985). У дослідях з рибою медака *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel, 1846) і золотою рибкою *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) було показано, що в результаті схрещування інвертованих гормонами самців і самок, можна отримувати весь можливий спектр форм: самці – YY, XY, XX, самки – XX, XY, YY (Yamamoto, 1967).

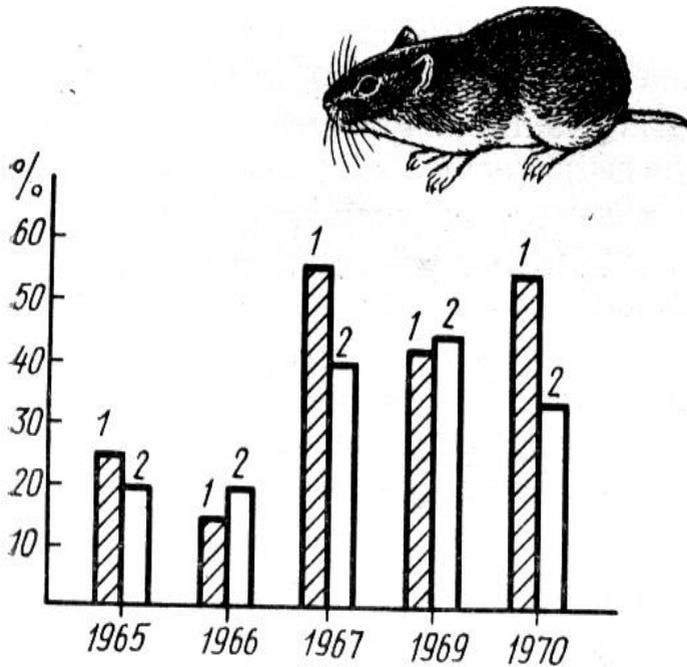


Рис. 11.10. Співвідношення самців і самок в одній з популяцій червоної полівки *Clethrionus rutilus* (Pallas, 1779) в Західному Сибіру протягом 5 років (Москвіна Н. С., 1976). Штриховкою відмічені самці, білим – самки.

Різна життєздатність чоловічих і жіночих особин на ранніх етапах онтогенезу і широко поширений в природі механізм визначення (чи перевизначення) статі в залежності від умов розвитку на ранніх (личиночних, зародкових) стадіях онтогенезу перетворює вторинну статеву структуру популяцій у лабільний показник. По ньому можуть відрізнятися не тільки різні популяції в середині одного виду, але одна і та ж популяція в різні періоди її існування (рис. 11.10). Відмінності між вторинною і первинною

статевою структурою популяцій іноді можна використати для виявлення дії (направленості та інтенсивності) природного добору.

4.3. Біорізноманіття третинної статевої структури популяцій

Різноманітність первинної та вторинної статевої структури популяцій призводить до неминучості різноманітності третинної статевої структури популяцій – співвідношення числа самців і самок серед статевозрілих особин, в тому числі в різних популяціях одного і того ж виду.

Одне з найбільш фундаментальних досліджень цього питання було проведено на 24 популяціях чотирьох видів тритонів у Західних Карпатах (Juszyk W., 1984). Виявилось, що в різних популяціях частка самців варіювала майже на 20% (табл. 5.10.).

Як показали ці дослідження, співвідношення статей серед статевозрілих особин статистично достовірно відрізняються між різними популяціями, і в кожній популяції існує особлива власна тенденція зміни у третинної статевої структури. Аналогічні дані були отримані при дослідженні популяцій травневих хрущів. За числом самців популяції іноді відрізнялися вдвічі. Третинна статевая структура популяцій у різних видів тварин іноді коливалась в значних межах різних для різних видів (табл. 6.10.).

Динаміка третинної статевої структури популяцій для людини вивчена на великому числі популяцій, для багатьох європеїдних популяцій було виявлено зменшення частки чоловіків у старших вікових групах. Така ж картина була виявлена і для деяких інших видів ссавців. Наприклад, частка (%) дорослих самців полівки *Microtus agrestis*

(Linnaeus, 1761) у популяціях островів Фінської затоки (Роккі І., 1981) змінювалась як показано на рис. 12.10.

Таблиця 5.10. Частка дорослих самців в популяціях тритонів Західних Карпат.

Вид	Частка самців в різних популяціях (%)		
	I	II	III
<i>Triturus cristatus</i> (Laurenti, 1768)	40,9	54,1	58,9
<i>Triturus vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	42,8	49,4	63,0
<i>Triturus montandoni</i> (Boulenger, 1880)	51,7	59,1	60,1
<i>Triturus alpestris</i> (Laurenti, 1768)	49,0	49,5	60,5

У деяких популяціях комах поширене явище цикломорфозу – періодична зміна статевих поколінь партеногенетичними. Особливо широко поширене це явище в популяціях попелиць. У веслоногого рачка *Hyalodaphna* літні покоління розмножуються статевим шляхом, а весняні – партеногенетично. Ще складніша ситуація у видів, які на початку дорослого життя являються самцями, а по мірі збільшення розмірів тіла починають продукувати яйцеклітини, як, наприклад, поліхет *Ophryotrocha puerilis* Claparède & Mecznirow, 1869 чи черевоногий молюск *Crepidula plana* Say, 1822. У таких видів третинна статева структура популяцій тісно пов'язана з віковою структурою. Відомі види з гормональним перевизначенням статі під час постнатального онтогенезу (риби *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel, 1846), земноводні *Pleurodeles waltlii* Michahelles, 1830 та ін.)

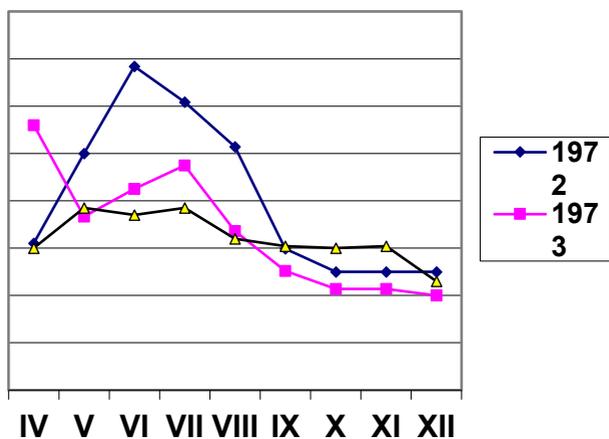


Рис. 12.10. Зміни третинної статеві структури популяцій *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) островів Фінської затоки. Показана частота ♂♂ (%) в різні місяці року.



Рис. 13.10. *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761).

Таблиця 6.10. Розмах коливань третинної статеві структури популяцій (% дорослих самців). Види, для яких виявлені партеногенетичні форми позначені *.

Вид	Розмах коливань третинної статеві структури (% статевозрілих самців)
<i>Drosophila melanogaster</i> Meigen, 1830 *	0 - 50
Метелик <i>Acraea ancedon</i> (Linnaeus, 1758)	0,6 - 38,6
Ящірка <i>Lacerta agilis</i> (Linnaeus, 1758)	33 - 54
Лемінг <i>Myopus schisticolor</i> (Lilljeborg, 1844)	22 - 77
Лемінг <i>Dicrostonyx torquatus</i> (Pallas, 1778)	38 - 50
Ховрах <i>Citellus suslicus</i> (Güldenstädt, 1770)	33 - 56
Соболь <i>Martes zibellina</i> (Linnaeus, 1758)	50 - 70
Лось <i>Alces alces</i> (Linnaeus, 1758)	40 - 58
Олень благородний <i>Cervus elaphus</i> Linnaeus, 1758	21 - 49
Велика нічниця <i>Myotis myotis</i> (Borkhausen, 1797)	48,5 - 61
Нічниця <i>Myotis grisescens</i> A. N. Howell, 1909	23 - 51
Багатоніжка <i>Polyxenus lagurus</i> (Linnaeus, 1758) *	0 - 41,6
Срібний карась <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) *	0 - 50
Окунь річковий <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	10 - 70

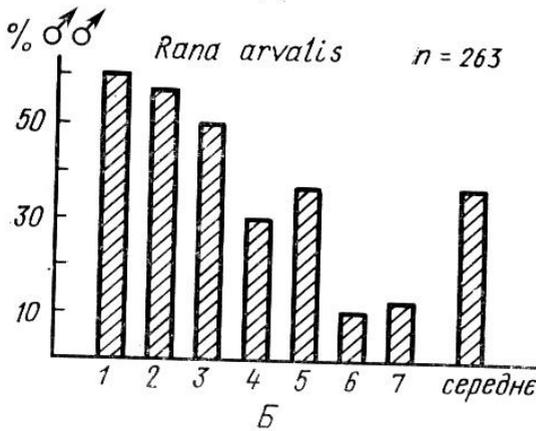
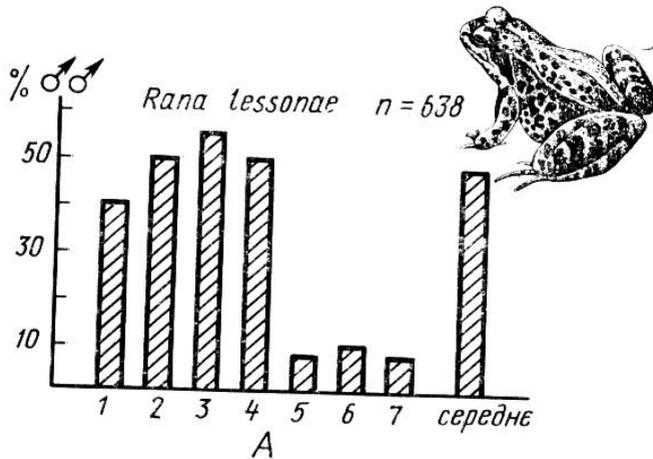


Рис. 14.10. Третинна статеві структура різних популяцій *Rana lessonae* (Camerano, 1882) (= *Pelophylax lessonae* Camerano, 1882) та *Rana arvalis* (Nilsson, 1842) на зимівлях (Шалдибін С. Л., 1976).

Складно визначити третинну структуру популяцій гермафродитних видів, у яких при протерандрії

гермафродитна особина виступає спочатку як самець, а потім як самка (протилежна ситуація – протерогінія – теж зустрічається в природі). Іноді зміна статі може відбуватися неоднаково в різних популяціях. Трапляються випадки і багаторазового перевизначення статі в онтогенезі. У всіх цих і подібних випадках статева структура популяції виявляється надлабільною і вторинною по відношенню до екологічних умов.

Загалом, статева структура популяції виявляється набагато більш складним параметром, ніж вважалося раніше. З іншого боку, цей параметр виявляється дуже лабільним, специфічним для кожної популяції, реагуючим на генетичні, онтогенетичні, екологічні впливи на конкретні популяції.

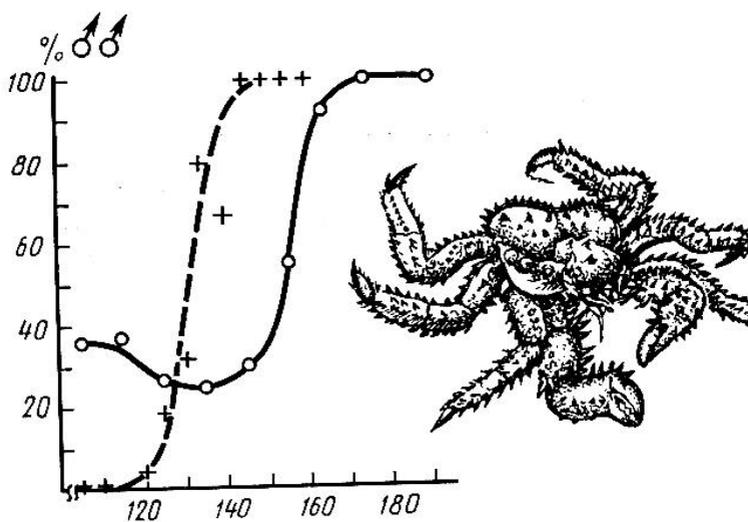


Рис. 15.10. Третинна статева структура і розмір тіла камчатських крабів (*Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815)), що добуті за допомогою трала (кола) та аквалангістами (хрестики) (Wenner A., 1972).

5. Біорізноманіття вікової структури популяцій.

Кожна особина входить не тільки у просторову групу, але завжди виявляється в часовій групі – поколінні, приплоді, віковій групі. Тому неминуче кожна популяція повинна мати вікову структуру.

Вікова структура популяцій відображає такі важливі процеси, як інтенсивність відтворення, рівень смертності, швидкість зміни поколінь. Вікова структура популяції залежить від генетичних особливостей виду, які можуть по-різному реалізуватись в залежності від конкретних умов існування окремих популяцій (а в середині популяції відізняються для окремих поколінь).

Вікова структура популяції може бути виражена кількома різними способами:

- 1) співвідношенням груп особин різного абсолютного віку («вікові піраміди»);
- 2) співвідношенням різних поколінь, приплодів і вікових груп;
- 3) співвідношенням довжини передрепродуктивного, репродуктивного і пострепродуктивного періодів;
- 4) характером росту особин.

Біорізноманіття вікових пірамід. У нормальній, стабільно існуючій популяції число молодих особин завжди більше, ніж число особин більш старшого віку. Вікові піраміди, відображаючи диференційну за віком смертність особин в популяції, виявляються дуже рухомими характеристиками, що змінюються навіть в одній популяції протягом порівняно коротких періодів часу.

У деяких видів у зв'язку з циклічним характером появи і флуктуаціями чисельності окремих поколінь вікові піраміди можуть приймати доволі незвичайну форму. Одним з випадків динаміки вікової піраміди є атлантично-скандинавська популяція оселедця *Clupea harengus* (Linnaeus, 1758), що досліджена завдяки працям десятків

дослідників протягом багатьох поколінь. Зокрема, спостерігались спалахи чисельності поколінь 1904, 1918, 1950 рр. які суттєво змінювали вікові піраміди популяцій цього виду.

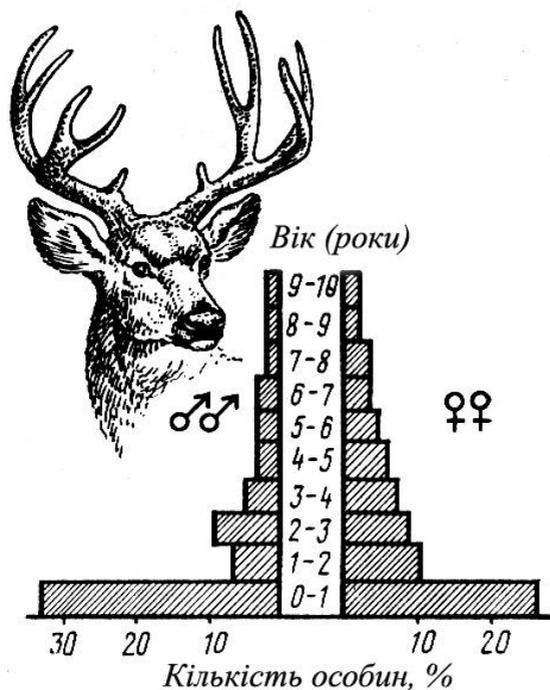


Рис. 16.10. Вікова піраміда однієї з популяцій чорнохвостого оленя *Odocoileus hemionus* (Rafinesque, 1817) у чаппаралі Каліфорнії (згідно робіт Дажо Р., 1975).

Біорізноманіття співвідношення різних поколінь, приплодів і вікових груп. Відомі різні варіанти співвідношення в популяціях різних поколінь, приплодів і вікових груп.

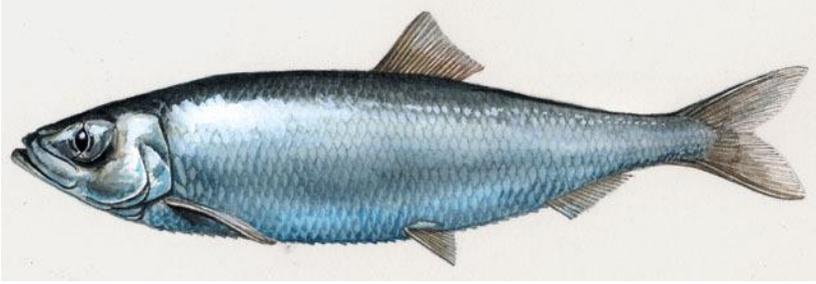


Рис. 17.10. *Clupea harengus* (Linnaeus, 1758).

Покоління може складатися з особин одного приплоду. Це характерно, наприклад, для більшості однорічних рослин і комах, що розмножуються одноразово. Цей же варіант типовий і для тих довгоживучих видів, у яких в конкретний період розмножуються особини тільки одного покоління, наприклад у травневого хруща *Melolontha hippocastani* Fabricius, 1801, бичків роду *Aphia* та *Venthophilus*, чисельних бамбуків *Vambusa*, які після розмноження гинуть. У цих випадках поняття «покоління» та «приплід» співпадають.

На прикладі східного травневого хруща *Melolontha hippocastani* Fabricius, 1801 можна продемонструвати деяку умовність виділення цієї та інших груп. В різних популяціях травневого хруща число поколінь личинок, що живуть неоднакове число років на різних горизонтах ґрунту може відрізнитися від 3-4 до 12. Але в результаті змін температури і вологості ґрунту, а також живлення личинок та імаго час тривалості генерацій хрущів в одній і тій же популяції може змінюватись, і іноді можуть вилітати і спарюватись жуки різних поколінь. У дослідях вдалось скоротити тривалість генерації хрущів з 5-6 до 1 року (Рожков А. А., 1974).

Покоління може складатися з особин різних приплідів. Це характерно, наприклад, для більшості

землерийок роду *Sorex*. Особини, що перезимували весною можуть принести два-три приплоди. Дорослі особини скоро повністю вимирають, і восени популяції складаються лише з нестатевозрілих особин цих приплодів. До весни особини досягають статевої зрілості і цикл повторюється. Така вікова структура характерна для багатьох короткоживучих видів дрібних ссавців.

Приплід може складатися з особин різних поколінь. Це типово, наприклад, для дрібних і швидко дозріваючих ссавців, які кілька разів на рік можуть приносити нащадків. Молоді тварини з першого приплоду через короткий час можуть вступати в розмноження разом зі старими особинами. У цьому випадку останні приплоди в сезон розмноження формально будуть складатись з особин, що належать двом поколінням.

Вікова група може складатися з кількох приплодів. Популяції землерийок весною складаються з однієї вікової групи двох приплодів.

Вікова група може складатися з особин кількох поколінь. У полівки *Microtus aconomus* (Pallas, 1776) у популяціях на північній межі ареалу осінній приплід (одна і та ж вікова група) містить особин кількох поколінь. Така ж ситуація типова для всіх видів ссавців-довгожителів зі складною віковою структурою популяцій. Наприклад, у багатьох оленів популяції в будь-який період року включають біля десятка вікових груп, причому як в групу особин, що не беруть участь у розмноженні, так і в основну вікову групу дорослих особин, що розмножуються, можуть входити тварини двох-трьох послідовних поколінь. Те саме характерне і для китоподібних, хижих, ластоногих і багатьох інших ссавців, а також для багатьох видів-довгожителів в інших групах тварин і рослин.

Жолудь, що впав з 1000-літнього дубу, може прорости, і через 20 років пилок цього молодого дубу може

запилювати квіти батьківського дубу, який на 50 поколінь старший за свого партнера по спарюванню. У подібних випадках до складу однієї вікової групи може ввійти більше одного приплоду і більше одного покоління. Ця картина ускладнюється і тим, що часто у особин з довгим життєвим циклом розмноження після досягнення статевої зрілості відбувається не щорічно (наприклад, в осетрових риб перерва між ікрометаннями буває від 4 до 7 років). Така ж картина спостерігається і в деревних рослин.

Максимально можливе число поколінь, особини яких можуть обмінюватись генами в процесі статевого розмноження, визначається як:

$$I = A_t / A_m$$

Де A_m – вік настання статевої зрілості; A_t – граничний вік особин, що беруть участь в розмноженні (Міна М. В., 1971).

I може розглядатись як показник ізоляції в часі між групами особин. Аналіз цього показника, проведений на видовому рівні, продемонстрував, що чим менше значення I (чим повніша ізоляція в часі), тим інтенсивніше відбувається формоутворення, яке визначається за числом видів у роді.

Репродуктивний вік. Певні риси вікової структури відображаються у співвідношенні середньої довжини передрепродуктивного (до включення в процес розмноження), репродуктивного та пострепродуктивного періодів, що характерні для даної популяції.

Репродуктивний вік у деяких видів виявився динамічною характеристикою, що змінюється від популяції до популяції. Але і в середині популяції трапляються особини, що різко відрізняються за цим показником. У першу чергу це стосується явища неотенії – досягання статевої зрілості в личинковому або юному віці. Це явище поширене серед хвостатих амфібій зокрема. Складне

питання про точне визначення репродуктивного віку у горностаю *Mustella erminea* Linnaeus, 1758 – в цієї тварини самки спарюються ще сліпими та у деяких інших тварин, у яких процеси спарювання, запліднення та власне розмноження (відтворення нового покоління) розділені довгими проміжками часу.

Іноді різні популяції одного і того ж виду характеризуються різними інтервалами репродуктивного віку. Так наприклад, у популяціях лосів *Alces alces* (Linnaeus, 1758) у прибережних районах більше 50 % самок досягають статевої зрілості на першому році життя, у рівнинних районах тільки 8 % самок, у гірських районах – лише 1-2 % самок досягають статевої зрілості на першому році життя. Темпи розмноження (середнє число овуляцій і число двійнят) також статистично достовірно вищі в прибережних районах (Markgren G., 1974). Крім того і тривалість життя може суттєво відрізнитися в різних популяціях. Так, наприклад, максимальна тривалість життя кажанів *Eptesicus fuscus* Beauvois, 1796 у популяціях Меріленду 6 років, у популяціях Східної Канади – 8-9 років (Christian J., 1956).

У багатьох видів вікова структура популяції ускладнюється нерівномірним дозріванням самців і самок: в одних випадках раніше дозрівають самці (наприклад, у рукокрилих), в інших – самки.

Для рослин, грибів, найпростіших (Protozoa) характерно утворення зачатків, що довго зберігаються (насіння, спор, цист і т. д.). Зберігаючись протягом життя десятків а то і сотень поколінь, ці пропагули можуть забезпечувати потік алелей, що йдуть не в нормальній сув'язі поколінь, а стрибками. Так, наприклад, з похованого відкладами торфу віком 5000 років з ріні р. Волхов були виділені насіння очерету озерного *Scripus lacustris* (L.) Palla,

1888 які успішно проросли і утворили нормальні рослини (Работніков Т. А., 1982).

Навіть у добре вивчених групах можливе відкриття нових незвичайних явищ, що впливають на вікову структуру популяцій. Одне з таких явищ – суперфетація – здатність до виношування різновікових ембріонів, фактично – особин, що належать до різних приплодів. Це, зокрема, доведено для зайців *Lepus europaeus* Pallas, 1778 (Martinet L., 1972). На вікову структуру популяцій може впливати таке явище як спосіб запліднення, при якому самка запліднюється один раз на життя (відомо для деяких павуків та комах).

Отже, біорізноманіття вікової структури будь-якої популяції залежить від низки факторів: часу досягання статевої зрілості особин, загальної тривалості життя, тривалості періоду розмноження, тривалості покоління, частоти приплодів, характеру смертності в різних вікових і статевих групах, типу динаміки чисельності (в популяціях з різкими коливаннями чисельності, як правило, переважають молоді особини). Всі без винятку перелічені фактори можуть відрізнитися для різних популяцій в середині виду, вікова структура є нестійкою характеристикою популяції.

6. Біорізноманіття часопросторової структури популяцій.

Як в межах виду, так і в межах однієї окремої популяції особини завжди розподіляються нерівномірно. Це визначається нерівномірністю фізико-географічних та інших умов життя, які викликають нерівномірність розподілу харчових ресурсів, сховищ, місць, що максимально сприятливі для тих чи інших вікових, статевих та еколого-фізіологічних груп.

Часопросторова структура популяції – це характеристика розподілу в популяційному ареалі окремих особин та їх груп. З одного боку, цей розподіл залежить від

нескінченної різноманітності зовнішніх по відношенню до членів популяції умов. З іншого боку – від біологічних особливостей організмів, що складають популяцію, в першу чергу від їх рухомості і ступеня агрегованості. Все це є вкрай важливим для формування генетичної структури популяції, а також для визначення загальної величини ареалу, який займає популяція.

Для популяцій тварин важливим є **радіус репродуктивної активності**. У будь-якій популяції завжди існує певний спектр пересувань особин: від тих, що лишаються на місці народження все життя, до тих, що перемістилися на дуже значні відстані від місця свого народження.

Величина індивідуальних переміщень особини протягом життя, що вказує на відстань, на яку можуть бути передані алелі за одне покоління, називається **радіусом індивідуальної активності** (Timofeeff-Resovsky N. W., 1939). Пізніше Райт С. (Wright S., 1943) запропонував термін **панміктична одиниця** (panmictic unit) для позначення групи особин, в межах якої гамети поєднуються випадковим чином. Поняття панміктичної одиниці є гіпотетичним поняттям. У природі немає таких одиниць, і навіть у самих дрібних групах завжди існують механізми асортативного схрещування, що виключають імовірність панміксії в точному значенні цього слова. Потім Райт С. запропонував поняття **сусідства** (neighbourhood) як гіпотетичну одиницю населення, одиницю відхилення від панміксії, яку можна визначати за рівнем інбридингу. Величина сусідства визначається числом особин, що розмножуються і містяться в просторі радіусом 2σ , де σ – середньо-квадратичне відхилення відстані, на яку відбувається розселення особин від місця їх народження (розрахунки показують, що в цьому просторі теоретично повинно мешкати 86,5 % особин, що принесли нащадків у

гіпотетичному центрі даного кола). Для визначення величини сусідства для різних організмів було проведено кілька експериментів (Grant V., 1981), що основані на спостереженнях за великим числом мічених особин.

З екологічної точки зору така схема досліду далека від моделювання реальної природної ситуації: на розподіл особин неминуче повинно діяти штучно викликане збільшення щільності популяції в центрі експериментальної ділянки.

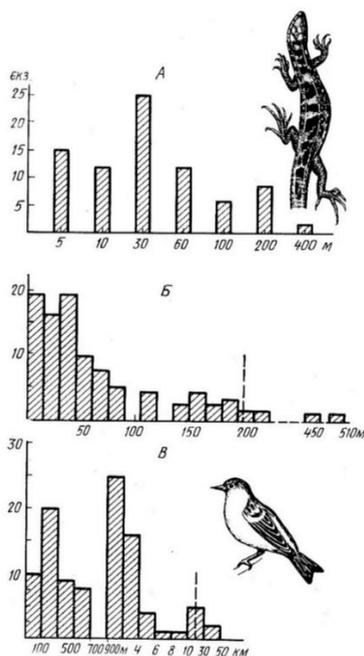


Рис. 18.10. Розподіл особин за частотою поширення від місця народження до місця виявлення у статевозрілому вигляді:

А – ящірки *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) (Розанов А. С., 1977);

Б – самців ящірки *Sceloporus olivaceus* H.M. Smith, 1934 (Blair W., 1960);

В - самців пташки-мухоловки *Empidanax sp.* (Brown J., 1975).

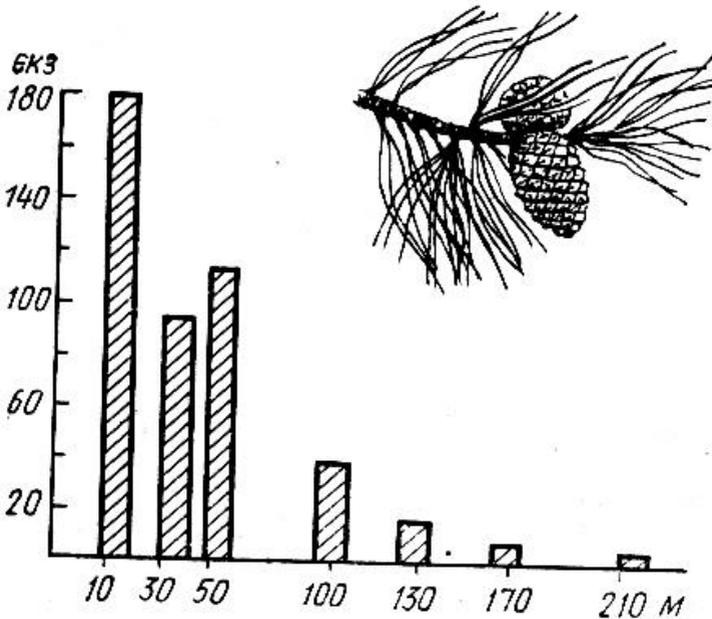


Рис. 19.10. Дистанції розсіювання пилку атласького кедру *Cedrus atlantica* (згідно даних Wright S., 1978).

Враховуючи великий досвід, накопичений популяціоністами при спостереженні за розподілом мічених тварин в природі, Грант В. (1985) запропонував поняття **середньої відстані поширення** для позначення середньої відстані, на яку можуть бути передані гамети за одне покоління. Це більш точно відображає реальну ситуацію в популяціях тварин. Але обчислення середньої відстані

поширення як середнього арифметичного від всіх індивідуальних відстаней між місцем народження і місцями розмноження (частіше – місцями зустрічі) не виправдане: дослідників цікавить не абстрактна «середня» відстань, а та відстань, яка забезпечує дійсну ізоляцію природних груп.

Результати багатьох досліджень показують, що більша частина особин лишається недалеко від місць народження і лише незначна частина зустрічається на значній відстані. Розрахунки показали, що практично завжди середня відстань поширення виявляється помітно меншою за радіус поширення приблизно 95% особин досліджуваної сукупності (а саме 5% рівень обміну алелями в середньому може вважатися суттєвим). Ця обставина змушує шукати нові показники, що більш точно будуть відображати еволюційно-генетичні відносини в популяціях.

Одним із таких понять може бути **радіус репродуктивної активності** – відстань між місцем утворення (народження) і місцем розмноження для 95% особин даного покоління.

Для отримання даних за радіусами репродуктивної активності доцільно визначити відношення цієї величини з іншим широко поширеним показником – величиною **індивідуальної ділянки** (home range) та показником радіуса для груп типу панміктичних одиниць (r^*). Основу першого обчислення складає припущення, що індивідуальна ділянка має форму кола (що буває рідко), а його радіус

$$r = \sqrt{S/3,14}$$

Виявилось, що радіус індивідуальної ділянки менший за незалежно визначену середню відстань поширення. Вважається, що так і повинно бути в більшості випадків. Ця впевненість основана на відомій обставині, яка полягає в тому, що індивідуальна ділянка в тому вигляді, як вона визначається в більшості випадків, є простором, що

використовується твариною у порівняно короткі періоди життя, частіше всього протягом конкретного сезону (Linn I., 1984).

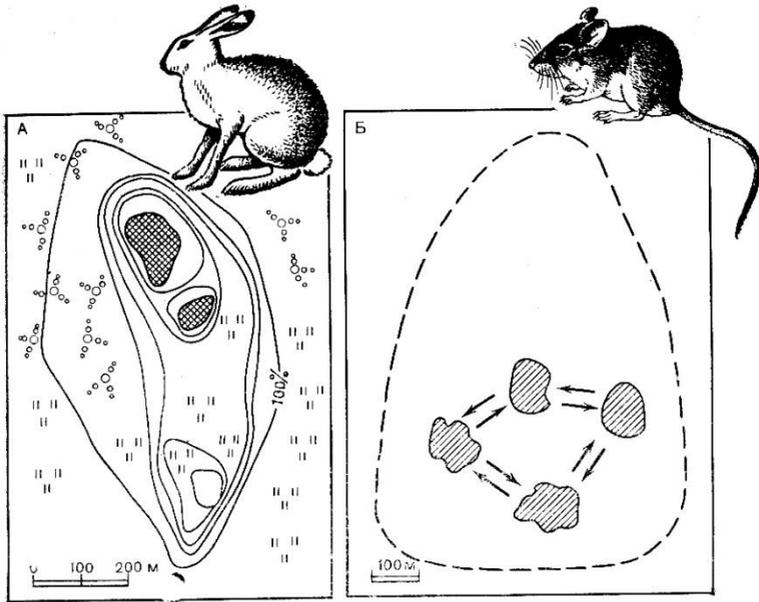


Рис. 20.10. Структура індивідуальної ділянки деяких ссавців:

А – індивідуальна ділянка дорослої самки *Lepus capensis* (Linnaeus, 1758), що визначена на основі 723 радіореєстрацій локалізації тварини протягом року спостережень. 100 % контур близький до «життєвої ділянки». За штрихові території – ділянки на яких тварина знаходилась 50 % часу (Parkes J., 1984). Б – схема структури індивідуальної ділянки мишовидних гризунів. Плями – території, на яких тваринки знаходяться постійно в певні періоди часу (заштриховано) пов'язані шляхами переходів Пунктиром обмежена територія, на якій можуть бути

виявлені самці в період статевої активності (Нікітіна Н. А., 1980).

Концепція **життєвої ділянки** (lifetime range), тобто ділянки, що займає особина протягом життя (Jewell P., 1966), не отримала широкого поширення через виключно методичні труднощі її визначення, у світовій науковій літературі є всього кілька робіт такого роду.

Радіуси індивідуальних ділянок помітно відрізняються у тварин з географічно віддалених популяцій. Так, наприклад, середній радіус індивідуальної мисливської ділянки у різних частинах ареалу (за даними Юргенсона П. Б., 1950) в соболя *Martes zibellina* (Linnaeus, 1758) складав в північній тайзі 15 км, а на Шантарських островах (Охотське море) 1 км.

Середній радіус індивідуальної ділянки виявився мінімальним для двох видів оленячих мишей *Peromyscus* на луках Південного Мічигану (які вважаються екологічним оптимумом для цих видів), збільшується до трьох разів на півночі – у кленово-букових лісах Мічигану, і до семи разів – в популяціях Нью-Мексіко на півдні.

Радіус репродуктивної активності виявився добрим показником можливої величини ареалу популяції. Не дивлячись на відсутність точних і чисельних даних такого роду, можна спробувати узагальнити результати наявних досліджень.

Радіус репродуктивної активності, звісно, не являється первісним популяційним показником, але в ньому відображаються чисельні як генетичні, так і екологічні характеристики популяційних процесів (наприклад, цей показник може бути більший при К-доброрі, ніж при R-доброрі (Levin D., 1974). Цей показник може служити вихідним при визначенні величини ареалу популяції в цілому.

Внутрішньопопуляційні групи. Зразковим прикладом вивчення просторової структури популяцій є роботи англійських зоологів і генетиків на острові Скоккольм біля південно-західного узбережжя Англії (Berry R., 1977). Вивчалися популяції різноманітних видів рослин, птахів, гризунів, комах. Зокрема було виявлено, що по чисельності кроликів *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758) (восени до 100 особин на га) цей острів – найгустонаселеніша територія Англії, але розподіл кроликів і тут нерівномірний: поселення утворюють складну мозаїку плям. Мозаїчним виявився і розподіл диких домових мишей *Mus musculus* Linnaeus, 1758. Саме ці миші були тут основним об'єктом популяційних досліджень. Виявилось, зокрема, що більше 25 % мишей розмножувалось далі ніж 40-90 м від місця народження. Тому не дивлячись на тимчасову (на 1-2 покоління) ізоляцію окремих груп, вся територія острова населена єдиною, нероздільною в довгій череді поколінь сукупністю особин, яку впевнено можна назвати єдиною популяцією. Враховуючи можливий час заселення острова мишами, виявляється, що ця популяція, флуктуююча чисельно, існує тут не менше ніж півтори сотні поколінь. Не дивлячись на те, що не всі види, що живуть і досліджувались на цьому островці, утворюють справжні популяції в генетично-еволюційному сенсі: поселення мартина чорнокрилого (*Larus fuscus* Linnaeus, 1758), мартина сріблястого (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763), іпатки атлантичної (*Fratercula arctica* (Linnaeus, 1758)), малих буревісників (*Puffinus puffinus* (Brünnich, 1764)) є лише слабо ізольованими частинами якихось більш крупних сукупностей.

Дрібні групи особин. Практично у всіх хребетних відомі найдрібніші біохорологічні репродуктивні групи, прості або складні, постійні або тимчасові. Вони як правило складаються з шлюбних пар, або з пари стійких сімейних

комірок з молодняком. Наприклад **прайди** в левів, **гареми** в вухастих тюленів, **зграї** у вовків, **поди** в дельфінів, **паки** в гієн, **труппи** в макак, **стада** в копитних – ось тільки деякі з дрібних просторово-репродуктивних груп різного рівня, відомі у всіх ссавців. У зоологічній літературі часто всі подібні групи (та їх об'єднання наступного порядку називають **демами** (від гр. $\delta\eta\mu\omicron\varsigma$ – народ).

У рослин дрібні, однорідні просторові групи (сукупностей особин одного виду в межах одного ценозу), аналогічні демам тварин називають **ценопопуляціями** (Уранов А. А., 1976), хоча звісно, повну аналогію провести не можна. Іноді у рослин виділення внутрішньопопуляційних структур є більш обґрунтованим, наприклад, у випадках присутності в популяціях як рослин, що розмножуються вегетативно протягом значного числа поколінь особин (утворюючих клони), так і особин, що розмножуються статевим шляхом. За морфологічною гомогенністю (включаючи цитологічні маркери) в середині популяцій цибулі *Allium bourgeauii* Rech.f., 1936 на центральних островах Егейського моря (Αιγαίον πέλαγος) (Bothmer R., 1975) надійно виділились просторово-генетичні групи.

За специфічними комбінаціями спадкових фенотипічних ознак всередині гібридних «мікровидів» (по суті – своєрідних популяцій) опунцій *Opuntia lindheimeri* Engelm. можна чітко виділяти окремі групи особин (Grant V., 1980). У кавказької ялиці *Abies nordmanniana* (Stev.) Sprach, 1841 виділяються окремі сім'ї, що складаються з 137 - 1415 особин (Придня М. В., 1984).

Узагальнюючи, можна сказати, що не існує видів, в яких не можна було б об'єктивними методами виділити природні дрібні внутрішньопопуляційні просторові групи.

Біорізноманіття ієрархії часопросторових популяційних груп. Даних про ієрархію просторового

розподілу особин в межах популяцій небагато. Ця обставина була не останньою причиною, що примусила спеціально, на зручному для дослідників матеріалі – ящірці *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) – спробувати отримати дані в природних умовах (Яблоков А. В., 1980). На території Західного Алтаю, в басейні р. Кальджир – правого притоку р. Кара-Іртиш – була обрана ділянка території, суцільно заселена цим видом ящірок.

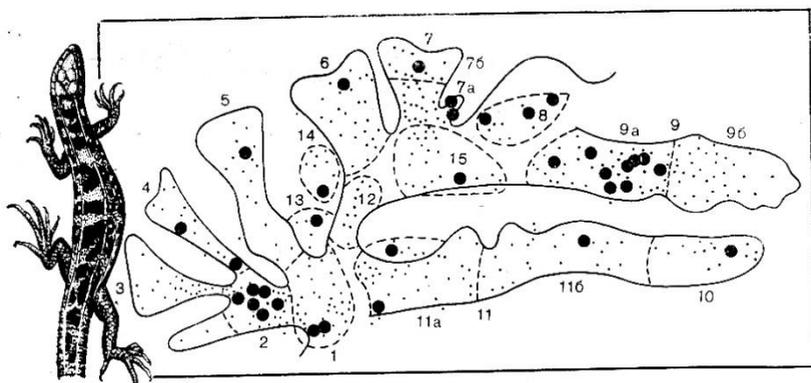


Рис. 21.10. Розподіл особин ящірки *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) по одному з ділянок території в середній течії р. Кальджир (Західний Алтай). За концентрацією ящірок з перерваною центральною смугою (чорні кола) статистично достовірно відрізняються хорологічні групи 1 і 2, 2 і 3, а також дві частини хорологічно єдиної групи 9. Точки – місця відлову окремих екземплярів ящірок. Цифрами позначені хорологічні групи. Концентрації окремих фенів можуть маркувати невеликі внутрішньо популяційні групи особин.

На площі 10 X 10 км був детально вивчений розподіл ящірок по всіх біотопах та з'ясований індивідуальний

розподіл кількох тисяч ящірок. При цьому по більш ніж 20-ти фенах луски та малюнка – ознак-маркерів фенотипічного складу популяцій – була вивчена загальна структура населення ящірок. Це дало можливість розрахувати ступінь хорологічної і генетичної ізоляції окремих дрібних груп особин різного рангу (рис. 17.10, табл. 7.10).

За розрахунками, починаючи з II рівня інтеграції, тривалість існування груп складає багато поколінь. Групи цього рівня (група демів) виділяються і фенетично, тобто вони являють собою справжні еколого-генетичні системи. Але порівняно високий рівень обміну особинами між такими групами (кілька відсотків на покоління) не дозволяє вважати ці системи незалежними в існуванні одна від одної.

Таблиця 7.10. Основні рівні інтеграції населення ящірки *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) на Західному Алтаї на ділянці 10 X 10 км (Яблоков А. В., 1980).

Чисельність (особин)	Територія (га)	Рівень обміну з сусідніми групами особин на покоління (%)	Тривалість існування (число поколінь)	Рівень інтеграції
<10	~ 0,1	~ 50	1-2	I. Сім'я
10 - 100	1-10	~ 20	3-10	II. Дем
100-1000	10-30	~ 3-4	10-100	III. Група демів
1000-10000	30-100	~ 0,01	100-1000	IV. Популяція
10000-100000	100-1000	~ 0	1000-10000	V. Група популяцій

Статус популяції – групи особин, що відповідають визначенню популяція, може бути наданий лише групам IV та V рангів, з мізерним обміном з іншими подібними групами, що існують протягом сотень поколінь.

Наведені дані не можна вважати вичерпними: спостереження дослідників стосувались лише декількох років. Проте порядок цифр принципово вірно відображає ситуацію.

Групи демів виділяв Трофімов А. Г. (1977) як «елементарні групи» у скельних ящірок *Lacerta saxicola* на Північному Кавказі. Чисельність кожної такої групи складала 300 – 400 дорослих особин, особини в цих групах концентрувались навколо постійних з року в рік місць зимівлі, що розташовувались лінійно вздовж довжини ріки. (відстань між центрами груп була в межах 1000 м). Було виявлено наявність відмінностей між усіма групами за низкою ознак лусочок та малюнка.

Панов Є. Н. (1983) виділяв у хребетних тварин в середині популяцій три типи інтеграції індивидуумів:

- 1) неорганізовані («анонімні») скупчення (наприклад, нерестові косяки пелагічних риб);
- 2) групи, основані на фіксованому просторовому контакті особин (наприклад, колонії багатьох птахів, гризунів);
- 3) стійкі багаторічні групи (наприклад, у деяких приматів, копитних).

Для всіх цих типів інтеграції особин характерна та чи інша ієрархія хорологічних груп (табл. 8.10).

Широкі і тривалі дослідження проводились в свій час медичними зоологами в зв'язку з виявленням і ліквідацією вогнищ небезпечних захворювань (чума та ін.) Ці дослідження накопичили великий об'єм популяційних даних за багатьма видами дрібних гризунів, що є носіями і розпоширювачами багатьох небезпечних інфекцій. Так, у результаті багаторічного картографування всіх поселень

малого ховраха *Citellus pygmaeus* на Північному Кавказі на території більше 1200 км² виявилось можливим виділити «крупні або основні» поселення («групи поселень») з чисельністю до багатьох тисяч особин і площею до багатьох тисяч га і «окремі» поселення з максимальною чисельністю до десятків тисяч особин і площею не більше кількох сотень га.

Поселення ховрахів розташовані на південних схилах та річкових долинах, що розділені водороздільними хребтами і лісовими масивами. Мінімальний розмір поселення біля 1 га з чисельністю від кількох десятків до кількох сотень особин. Всього було виявлено 234 окремих поселення, з них площею до 10 га – 39 поселень, від 10 до 100 га – 126, від 100 до 1000 га – 57, більше 1000 га – 12 поселень.

Таблиця 8.10. Ієрархія біохорологічних внутрішньопопуляційних груп тварин, що оснований на фіксованих просторових контактах між особинами (за Пановим Є. Н., 1983).

Склад групи	Рівень ієрархії	Примітки
Від кількох особин до групи особин	Репродуктивна група (I)	Всі особини знайомі одне з одним (персоналізовані взаємодії)
Комплекс репродуктивних груп	Субколонія 1-3 порядків (II)	Хрологічні хіатуси між сусідніми групами не перешкоджають обміну особинами

Комплекс субколоній	Колонія (III)	Окремі субколонії знаходяться в сфері «взаємної видимості» і функціонально зв'язані
Комплекс колоній	Поселення (IV)	Колонії ізольовані і самостійні протягом одного або кількох поколінь
Кілька поселень	Популяція (V)	Глибока і постійна ізоляція природними кордонами

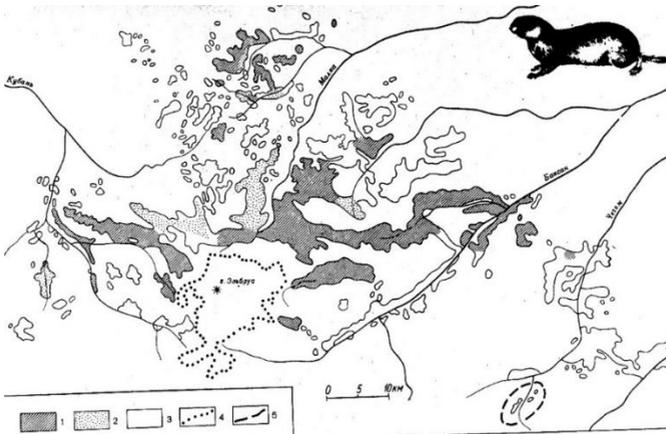


Рис. 22.10. Розподіл поселень малого ховраха *Citellus pygmaeus* (Pallas, 1778) в районі г. Ельбрус (Ошхамахо) (за Дятловим А. І.).

- 1 – поселення з частими епізоотіями чуми;
- 2 – поселення, де заражені тварини трапляються рідко;
- 3 – поселення, де за 14 років дослідження епізоотій чуми не спостерігалось;
- 4 – межа постійного сніжного покриву;
- 5 – описана в тексті група з трьох поселень.

Через інтенсивний процес зміни ареалу (як скорочення, так і розширення) ізоляція між більшістю окремих поселень не постійна. У той же час виявлено декілька окремих груп поселень, що відносяться до дуже давніх частин ареалу, ізольованого багато тисяч років тому нездоланими перепонами від інших поселень. Цікаво, що в деяких з них різко заниженою виявилась чутливість до чуми. Стійкість до чуми – це ознака, що характерна для більшості сучасних популяцій малого ховраха в дослідженій частині ареалу. Ховрахи з такої «реліктової» популяції відрізнялись різко і за поведінкою (характер свистів, менша агресивність). Ця реліктова популяція складалася з трьох поселень: одного більш крупного (біля 2000 особин) і двох дрібних (біля 600 та 400 тварин), що знаходились на іншому схилі невеликої річкової долини і розділені відстанню біля 1000 м.

Інший приклад. Арчова полівка *Microtus carruthersi* Thomas, 1909 має наступну ієрархію груп в популяції Гісарського хребта в районі озера Іскандеркуль (Судський А. А., 1982): сім'я – група з 5-20 сімей – поселення (кілька сотень груп сімей) – популяція (багато поселень).

Величезний матеріал по будові популяцій пустельних і напівпустельних гризунів, які вивчалися медичними зоологами, був узагальнений Наумовим Н. П. (1972). Цей автор наступним чином описує ієрархію їх внутрішньо популяційних груп (в основному для великих піщанок *Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)):

- 1) нора (сім'я);
- 2) група нір – колонія (кілька сімей, парцела);
- 3) група колоній – поселення («елементарна» популяція);
- 4) група постійних і тимчасових поселень («місцева», або «екологічна популяція»);
- 5) група «екологічних популяцій» («географічна популяція», «незалежна популяція»).

У цій ієрархії справжньою популяцією в генетично-еволюційному сенсі можна вважати 4-тий та 5-тий рівні ієрархії. При цьому спостереження та мічення особин вказують, що обмін особинами між сусідніми сім'ями (норами) високий: до 30% арчових полівок протягом 10 днів спостережень відвідували нори сусідніх сімей, 85% великих піщанок протягом 5 днів побували в сусідніх колоніях.

Біорізноманіття **лабільності**
внутрішньопопуляційних груп. Амфібії – зручний об'єкт для популяційних досліджень, в тому числі для вивчення структури популяції. У лісостеповій зоні Уралу Іщенко В. Г. (1982) вивчав структуру популяцій гостромордої жаби *Rana arvalis* (Nilsson, 1842). Обліком було охоплено 94 невеликих, в основному тимчасових, водойм, кожна площею 50 - 200 м². У заплаві невеликої ріки вздовж лісової дороги середня відстань між водоймами складала біля 80 м, і вся досліджена територія - біля 5 км², була зайнята єдиною великою популяцією, кордони якої знаходились за межами досліджуваної ділянки. Лише у двох крупних водоймах чисельність самок, що розмножувались, складала 250 і 285 екземплярів, у всіх інших водоймах розмножувалось від 2 до 104 самок. Загальне число самок, що розмножувались, складало біля 6000. Тільки у 25 % водойм, в яких протягом 5 років спостережень відкладалась ікра, існували до кінця личинкового періоду розвитку, але в них виявлялось біля 40% нащадків всіх самок, що розмножувались, і складало у 1977 році біля 1 мільйону ікринок. Після метаморфозу на

сушу вийшли більше 51 тисячі сьоголіток. Цікаво, що в цій водоймі за рік, що передував масовому дослідженню (1976), успішно пройшли метаморфоз лише кілька десятків особин, в сусідній водоймі, де в 1977 році пройшли метаморфоз 12 сьоголіток (на 12 самок), у 1976 році – сотні особин.

Дані цього багаторічного дослідження свідчать про лабільність суттєвих рис просторової структури популяцій амфібій. У межах популяції від покоління до покоління може здійснюватись перерозподіл особин, що розмножуються за просторовими внутрішньопопуляційними групами. Але сам факт наявності таких груп виявляється характерним для популяції, складаючи важливий елемент її структури.



Рис. 23.10. Схема зміни просторової структури популяції східного травневого хруща *Melolontha hypocaustani* Fabricius, 1801 в часопросторі (згідно робіт Рожкова А. А., 1978).

Той же аспект лабільності як постійного фактору просторової структури популяцій дозволяють вловити і спостереження за низкою видів лісових комах, що пов'язані в природі з сукцесіями лісових екосистем, а при наявності антропогенного тиску – з суцільними вирубками: після

зникнення дерев першого ярусу починається відновлення лісової рослинності. Так створюються виключно сприятливі умови для розвитку, наприклад, східного травневого хруща *Melolontha hypocaustani* Fabricius, 1801. У цей період його популяційні групи максимальні за розміром і охоплюють площі в тисячі і десятки тисяч гектарів. По мірі розвитку лісу сприятливі місця для життя виду зберігаються лише на галявинах, у рідколіссі та прогалинах: раніше єдина група розбивається на багато дрібних, все більш ізольованих одна від одної. При наступному спалаху чисельності стабільна протягом кількох поколінь просторова структура популяцій різко порушується (рис. 19.10.).

При короткочасному спостереженні дослідник може зіштовхнутись з ситуацією розділу популяції як на багато дрібних внутрішньо популяційних груп, так і на крупні по чисельності групи. Єдність популяції у всіх цих випадках буде визначатись можливістю переносу алелей жуками в час весіннього лету. Ще в більш різкій формі лабільність просторових груп виявляється при вивченні популяцій в різні моменти життя одного і того ж покоління.

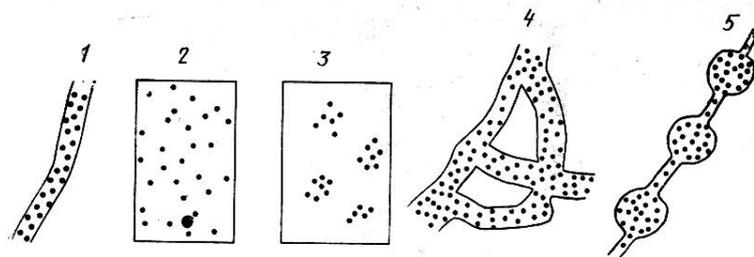


Рис. 24.10. Схема стрічкового (1), дифузного (2), острівного (3), сітчастого (4), вервечковидного (5) розподілу особин (або дрібних груп особин) в природних популяціях.

Лабільність популяційної структури характерна і для ссавців. Біля потужних, зручних для постійного життя і зимівлі поселень великих піщанок *Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823) виникають літні, тимчасові. До осені піщанки, що вижили, знову стягуються до місць зимівлі – до «популяційних ядер», які влітку були заселені дуже слабко. У такі міграції втягуються до 70% населення популяцій (Наумов Н. П., 1972).

Лабільність внутрішньопопуляційних груп є загальною характеристикою популяцій. При цьому вона виявляється тим більша, чим нижчий ранг групи: в особливо чіткій формі вона характерна для найдрібніших, ефемерних груп таких як сім'я, що зберігають самостійність не більш одного покоління.

Біорізноманіття топографії часопросторових груп. В середині груп досить високого рівня ієрархії особини (або їх об'єднання) можуть бути розподілені декількома способами. Відомі три основні типи розподілу особин в популяції – дифузний, острівний, стрічковий) і дві комбінації (мереживний тип як комбінація стрічкового і дифузного; вервечковидний як комбінація острівного та стрічкового) (рис. 24.10).

Для різних популяцій одного і того ж виду в залежності від природних умов може бути характерний різний тип топографії груп. Топографія розподілу у багатьох видів суттєво змінюється навіть протягом життя одного покоління. Наприклад, в момент появи в популяції молодих особин мереживний або острівний тип розподілу може перетворюватись у дифузний (рис. 20.10.).

Типовий стрічковий тип розподілу характерний для деяких поселень (груп колоній) великих піщанок з популяцій в північній частині пустелі Каракуми, а дифузний тип – для поселення того ж виду з популяцій Центральних Каракумів (рис. 22.10). Іноді дифузний на низьких рівнях

ієрархії груп розподіл перетворюється в острівний або лінійний, стрічковий на більш високих рівнях ієрархії популяційних груп.

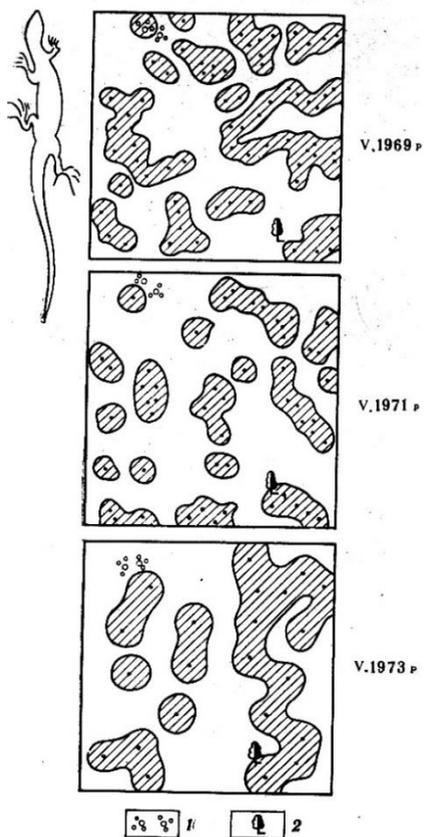


Рис. 25. 10. Розподіл прудких ящірок *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) на одній ділянці в різні сезони (згідно робіт Тертишнікова М. В.). Точки – окремі особини; заштрихована територія – індивідуальні ділянки; 1 – кущі, 2 – окремі дерева.

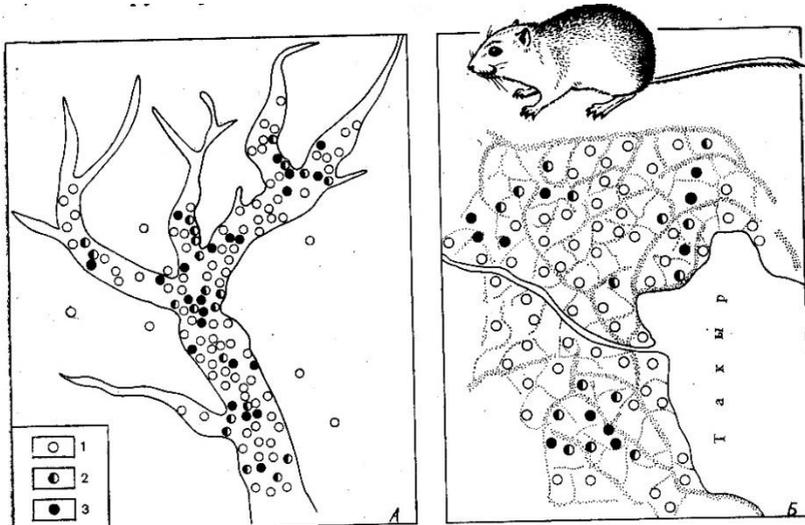


Рис. 26.10. Стрічкове поселення великих піщанок *Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823) в долині Алтиказан (А) (Центральні Каракуми) і дифузне поселення цього ж виду в урочищі Мазарли (Б) (Західні Каракуми) (Варшавський С. Н., 1975). 1 – населені колонії, 2 – слабо населені колонії, 3 – ненаселені колонії. Точки – стежки між норами.

7. Біорізноманіття генетичної структури популяцій.

Кожна популяція не залежно від різновидності це в першу чергу генетична структура, яка певним чином вписується в екологічних гіперпростір і здатна з одного боку підтримувати гомеостаз своєї генетичної структури, а з іншого – змінювати свою генетичну структуру під впливом різних параметрів цього екологічного гіперпростору.

7.1. Закон Гарді-Вайнберга-Кастла і біорізноманіття популяцій.

З точки зору популяційної генетики популяція – це група особин певного виду живих організмів, які здатні вільно схрещуватись між собою (хоча б теоретично), давати плодюче потомство, будучи частково ізольованими від інших аналогічних груп цього ж виду. Популяція – реально існуюча комірka, з якої складається вид.

Для вивчення генетики популяцій була запропонована модель – **ідеальна популяція** – популяція, в якій є повна панміксія (вільне невпорядковане схрещування особин), відсутні природний добір, мутаційний тиск, дрейф генів і потік генів. В реальному житті таких популяцій не існує. В реальних популяціях є певні обмеження щодо схрещування, існує певна статева структура популяції – моногамія (рівне співвідношення самців і самок, що вступають у статевий процес), полігамія (явище, при якому у статевому процесі на одного самця припадає кілька самок), поліандрія (явище, при якому у статевому процесі на одну самку припадає кілька самців). Крім того, далеко не всі особини з популяції можуть вступати у статевий процес, співвідношення самців і самок, що вступають у статевий процес, може бути різним. Тому розрізняють поняття чисельність популяції – загальне число особин у популяції, і ефективна чисельність популяції, що вираховується за формулою:

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f}$$

де N_e – ефективна чисельність популяції, N_m , N_f – число самців і самок, від яких утворюється нове покоління.

Генетику ідеальної популяції характеризує закон Гарді-Вайнберга-Кастла, який виражається формулою

Гарді-Вайнберга-Кастла, що характеризує частоти зустрічі в популяції генотипів та алелей:

$$p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$$

Де: p – частота зустрічі алеля A

q – частота зустрічі алеля a

p^2 – частота зустрічі генотипу AA

q^2 – частота зустрічі генотипу aa .

При цьому $p + q = 1$

Згідно закону Гарді-Вайнберга-Кастла, в ідеальній популяції в стані рівноваги частоти зустрічі генотипів повинні необмежено довго лишатися постійними. Формулу Гарді-Вайнберга-Кастла можна використовувати для розрахунку рівноважних частот зустрічі генотипів та алелей. Наприклад: припустимо, що у популяції чисельність генетичних класів співвідноситься так: $2 : 2 : 1$, тобто $4AA : 4Aa : 2aa = 8AA : 8Aa : 4aa$, тоді чисельність алеля A буде становити $8 + 4 = 12$, алеля a $4 + 4 = 8$. Тоді, прийнявши загальне число генів за 1, отримуємо частоти зустрічі алелей: (A) $p = 12/20 = 0,6$ (a) $q = 8/20 = 0,4$ $p + q = 1$. Тепер можна розрахувати, яке буде співвідношення частоти зустрічі у популяції алелей у наступному поколінні панміктичної популяції: $p^2AA + 2pqAa + q^2 = 0,6^2 + 2 \times (0,6 \times 0,4) + 0,4^2 = 0,36 + 0,48 + 0,16$.

Формула Гарді-Вайнберга-Кастла справедлива при будь-якому співвідношенні генотипів, уже в наступному поколінні вони розподіляються згідно формули. Якщо гени зчеплені, то рівновага встановлюється через тим більше число поколінь, чим тісніше зчеплені гени.

Але у природних популяціях закон Гарді-Вайнберга-Кастла порушується. Причин для цього є багато:

1) **відсутність панміксії** або її обмеження. Крайній варіант обмеження панміксії – самозапліднення. При наявності виключно самозапліднення у популяції з кожним поколінням частка гетерозигот у популяції зменшується

наполовину, а частота гомозигот невпинно зростає, поки вся популяція не розпадеться на **чисті лінії**. Частку гетерозигот (K) у такій популяції можна визначити за формулою:

$$K = 2pq(1/2)^n$$

Де n – число поколінь, 2pq – частка гетерозигот в поколінні F₀.

Порушення панміксії може відбуватись у формі, в якій особини з певними генотипами (однаковими чи різними) схрещуються частіше, ніж цього варто очікувати на основі теорії імовірності. Такі схрещування називаються **асортативні схрещування**. Вони не змінюють частот генів, але змінюють частоти генотипів. Формою асортативних схрещувань є **інбридинг** – схрещування між спорідненими особинами. У популяціях наслідком інбридингу є збільшення частот гомозигот, що призводить до **інбердної депресії** – зниження життєздатності популяції. Мірою інбердності служить коефіцієнт інбридингу (F), який вказує на ймовірність знаходження в цьому локусі двох ідентичних за походженням алелів. Якщо спільні предки неінбердовані, то цей коефіцієнт можна розрахувати за формулою Райта:

$$F = (1/2)^{s+d+1}$$

Де S – кількість поколінь під батька до спільного предка A, d - кількість поколінь під матері до спільного предка A (враховуючи і його).

2) **Дрейф генів** – зміна генетичної структури популяцій під впливом коливання чисельності популяції. Виникнення нової популяції з поодиноких або дуже малочисельних особин називається **ефектом засновника**. Зміна частот алелів, що виникають тоді, коли популяція різко зменшується в чисельності, називається **ефектом пляшкової шийки** (ефектом колби). Якщо популяція не дуже мала, то навіть незначні зміни частот алелів можуть

накопичуватися протягом поколінь, тобто виявляти **кумулятивний ефект**. Іноді внаслідок коливання чисельності популяцій нова популяція може виникати з поодиноких особин або з дуже малочисельних груп виду. Тоді нова популяція може суттєво відрізнятись від інших популяцій за генетичною структурою. Таке явище називається **ефектом засновника**. Така ситуація особливо характерна для ізолятів. Це може обумовити інший шлях еволюції новоутвореної популяції.

3) **Потік генів** – зміна генетичної структури популяції під впливом міграцій. Зміни частот алелів у популяції, що приймає мігрантів, тим значніші, чим більша доля прибулих і чим істотніше вони генетично відрізняються від старожилів. Нехай частка прибулих у популяції складає m , тоді наступне покоління отримує від старожилів частку генів, яка рівна $1 - m$, а від мігрантів m . Припустимо, що у місцевій популяції частота алеля A складає p_0 , а у прибульців p . Тоді в наступному поколінні частоту алеля A в місцевій популяції можна виразити так:

$$p_1 = (1 - m)p_0 + mp = p_0 - m(p_0 - p)$$

Отже, зміна частоти алеля за одне покоління складає:

$$\Delta p = p_1 - p_0$$

A значить:

$$\Delta p = p_0 - m(p_0 - p) - p_0 = -m(p_0 - p)$$

A після n поколінь:

$$p_n = (1 - m)^n (p_0 - p) + p$$

4) **Мутаційний тиск** – зміна генетичної структури популяції під впливом мутацій.

Кожен ген здатний мутувати з певною частотою у інший алель. Нехай частоти мутацій у популяції становлять:

$A \rightarrow a$ (u) – імовірність прямих мутацій

$a \rightarrow A$ (v) – імовірність обернених мутацій

тоді:

$$\Delta p = vq - up$$

Причому зміна співвідношення частоти зустрічі алелей йде тільки до певної межі. Потім встановлюється рівновага:
 $vq = up$ – мутаційний тиск зникає і встановлюється рівноважний стан. Таким чином, мутаційний тиск не може спричинити високу концентрацію певного алеля:

$$up = v(1 - p)$$

$$p(u + v) = v$$

$$p = v / (u + v)$$

$$q = u / (u + v)$$

4) **Тиск добору** – зміна генетичної структури популяції під впливом природного добору.

Позначимо пристосованість особин з певним фенотипом чи генотипом як w . Тоді коефіцієнт добору s буде становити:

$$S = w_{AA} - w_{aa}$$

Нехай імовірність залишити нащадків для особин aa на 10% менша, ніж для особин AA і Aa , тоді $w_{AA, Aa} = 1$, $w_{aa} = 0,9$.

У наступному поколінні:

$$p_1 = p_0 + p_0 s$$

$$q_1 = q_0 - q_0 s$$

Зміна частоти зустрічі гена A за покоління буде становити:

$\Delta p = p_1 - p_0 = (p_0^2 + p_0 q_0) / (1 - s q_0^2) = p_0 q_0^2 / (1 - s q_0^2)$
 якщо $s q_0^2$ мале, то:

$$\Delta p = s p q^2$$

Добір, який дає перевагу рідкісним генотипам за певних умов середовища, називають **частотно-залежним добром**. Якщо на певний момент часу генотип є рідкісним, то добір буде сприяти підвищенню його частоти; однак поступово, в міру того, як це відбувається, пристосованість цього генотипу зменшується, а пристосованість альтернативного генотипу зростає. Якщо існує частота, за якої пристосованість генотипів зрівнюється, то досягається стійка поліморфна рівновага навіть за відсутності гетерозису. Частотно-залежний статевий добір виникає, якщо ймовірність схрещувань певних генотипів залежить

від їх частоти. Нерідко вибір статевих партнерів здійснюється на користь носіїв рідкісних генотипів та іммігрантів. Це явище називається **перевагою статевих партнерів рідкісного типу**, було вивчене на дрозофілі, у якої воно виявляється в особливостях вибору самців самками. Самок і самців двох різних популяцій *Drosophila pseudoobscura* Frolova, 1929 змішували в різних співвідношеннях. Виявилось, що в тих випадках, коли мухи однієї із популяцій були у виразній меншості (1:23) щодо мух іншої, то самці, що були в меншості, злучалися із самками в декілька разів частіше, ніж самці, що складали більшість. Частотно-залежний добір на користь рідкісних генотипів – це один із механізмів збереження генетичного поліморфізму популяцій, особливо важливий за появи у популяціях нових мутацій і генотипів.

Підсумовуючи основні закономірності змін генетичної структури популяцій, можна зробити такі висновки:

- 1) Коли p або q мале – добір не ефективний, тобто коли ген представлений у популяції єдиною аельною формою, добір може змінити генетичну будову популяції тільки в тому випадку, якщо в ній присутні альтернативні алелі.
- 2) Швидше за все добір діє при середніх значеннях p і q .
- 3) Виникаючі в популяції мутантні гени повинні досягти помітної частоти внаслідок мутаційного тиску або дрейфу генів раніше, ніж добір почне ефективно змінювати їх частоту.
- 4) Хід зміни генетичної будови популяції різний, в залежності від того домінантні чи рецесивні елімінуються гени.

7.2. Генетична гетерогенність природних популяцій

Зміна генетичної будови будь-якої реальної популяції являє собою інтегральний результат загальної дії факторів:

обмеження панміксії, дрейфу генів, потоку генів, порушення ізоляції, мутаційного тиску, тиску добору. У природних популяціях наявні чисельні рецесивні мутації, що приховано присутні у гетерозиготних фенотипічно нормальних особинах. Спектр цих мутацій не відрізняється від спектру рецесивних мутацій, що виникають спонтанно чи під дією мутагенів. Насиченість природних популяцій рецесивними мутаціями дуже велика і часто майже кожна фенотипічно нормальна особина є гетерозиготною по тій чи іншій мутації. Частота кожного окремого мутантного гена є низькою. Імовірність прояву мутантного гена є низькою. Набори рецесивних мутацій різні в різних популяціях. Таким чином, кожна природна популяція, ніби губка, вбирає в себе мутації.

Природні популяції за своєю гетерогенністю можна поділити на мономорфні і поліморфні популяції.

Мономорфні популяції – це популяції, що складаються з особин з типовими для даного виду ознаками, змінені особини трапляються у таких популяціях лише зрідка, бо рецесивні мутації із-за малої частоти ніколи не приходять у гомозиготний стан, а домінантні – низькопенетрантні і з’являються тільки у невеликої частини носіїв.

Поліморфні популяції – популяції, що утворені особинами кількох різних фенотипів чи генотипів. Кількісну оцінку поліморфізму популяцій провадять, використовуючи показники поліморфності (P) – частка поліморфних локусів з числа всіх досліджених локусів геному, і гетерозиготності (H) – відношення кількості гетерозигот до загальної кількості досліджених генотипів.

Причини поліморфізму природних популяцій: 1) модифікації; 2) генетичні, що реалізуються в результаті добору – гетерозиготи часто мають більше шансів лишити нащадків ніж гомозиготи. Або ж добір може сприяти то

одному, то іншому алеля в силу зміни умов середовища. Поліморфізм або генетичну гетерогенність природних популяцій пояснюють за допомогою **балансової моделі** природних популяцій, що була розроблена С. С. Четвериковим. Згідно цієї моделі в популяції не існує стандартних генів дикого типу. Більшість генних локусів, а може й усі генні локуси, що є у хромосомах особин, зайняті генами, що належать до серій множинних алелів; еволюційні зрушення у популяції йдуть не шляхом добору якогось гена, а шляхом добору комбінації багатьох генів, алелі яких перебувають у певному співвідношенні (балансі) один до одного. Явище, при якому обидві гомозиготи мають меншу пристосованість (адаптивність) і життєздатність, ніж гомозиготи, називають наддомінуванням або **гетерозисом**. Розрізняють репродуктивний гетерозис – який проявляється у підвищеній плодючості; соматичний гетерозис – який проявляється у підсиленому рості і розвитку; адаптивний гетерозис – який проявляється у підвищенні загальної життєздатності. Гетерозис, який стосується виключно одного гена, при якому $AA < Aa > aa$, називають **моногенним гетерозисом**. Причину такої переваги гетерозигот пояснюють **теорією біохімічного збагачення**, яка полягає в тому, що у гетерозигот можливий прояв нових форм міжалельної комплементарності, утворення гібридних білків-мультимерів для великої кількості іозимів. Географічно розділені групи популяцій, що генетично відрізняються одна від одної, називають **расами**. Відмінності між расами відносяться до генофонду в цілому, складаються із змін частот алелів по багатьом локусах. Але раси часто виділяють по якійсь одній ідентифікаційній ознаці, наприклад по забарвленню крил у метеликів.

Розрізняють **спадковий поліморфізм** – існування в популяції цілого ряду морфологічних форм, обумовлених генотипічною мінливістю і відтворюваних під час

розмноження; і **збалансований поліморфізм** – поліморфізм, при якому у популяції між гетерозиготами і гомозиготами встановлюються певні кількісні співвідношення. Адаптивну взаємодію між генами, що складають геном, називають генетичною коадаптацією. В процесі затяжної еволюції сукупність найбільш коадаптованих генів може перетворитися у міцно зчеплені блоки коадаптивних генів, наявністю яких пояснюються адаптивні особливості популяцій, що існують у різних географічних широтах (кліматальні відмінності). В одних і тих же популяціях між одними алелями існує коадаптація, тоді як між іншими вона не виявляється. Коадаптивними у відношенні певних алелів одного локусу іноді можуть бути лише деякі, а не всі алелі іншого локусу. Якщо алелі різних локусів в одних комбінаціях (гаплотипах) зустрічаються частіше, ніж в інших, то це прояв **нерівноважності по зчепленню**. Якщо ж алелі різних локусів поєднуються один з одним згідно з теорією випадковості, то популяція вважається рівноважною по зчепленню.

Природні популяції мають **генетичний вантаж (тягар)** – наявність генетичного вантажу – це явище, при якому генетична гетерогенність природних популяцій призводить до того, що середня пристосованість популяції завжди нижча тої, яка характеризувала б дану популяцію, якби всі її особини мали б генотип, притаманний найбільш пристосованим особинам.

Генетичний вантаж знижує пристосованість популяцій. Генетичний вантаж обумовлюється постійним утворенням менш пристосованих генотипів в результаті розщеплення і комбінування генів, безперервного виникнення мутацій, більшість з яких негативні. Але в цілому для виду генетичний вантаж – це плата за можливість подальшого вдосконалення, бо процеси комбінації генів і мутації можуть бути корисними за тих чи

інших умов існування. Генетичний вантаж є мобілізаційним резервом, з якого добір черпає матеріал для подальшої еволюції.

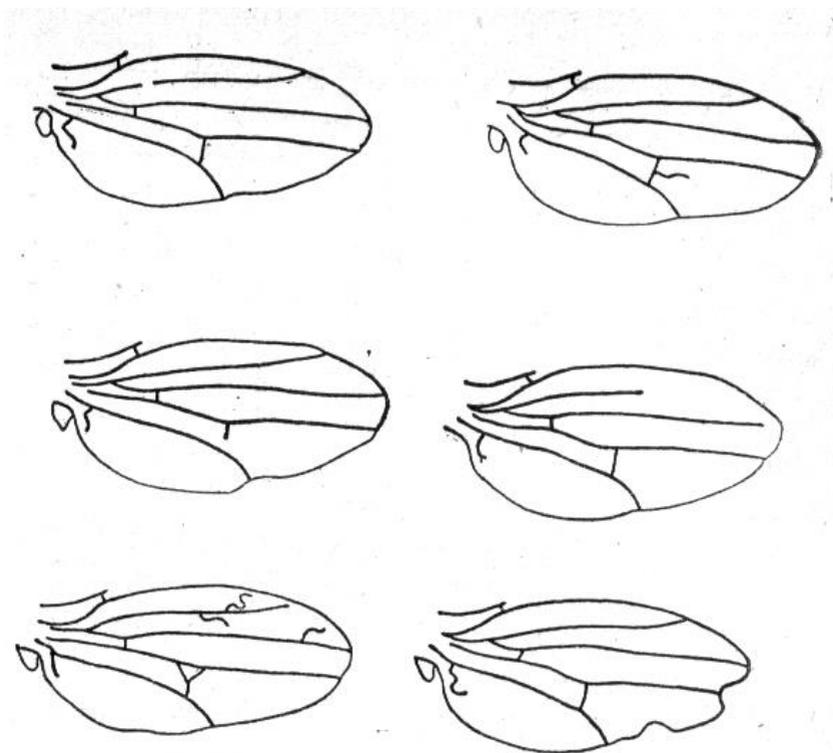


Рис. 27.10. Низькопенетрантні напівдомінантні мутації дрозофіли широко поширені у природних популяціях.

Здатність популяції зберігати свою генетичну структуру у відповідь на вплив чинників зовнішнього середовища називають **генетичним гомеостазом** в основі якого лежать механізми: збереження рівноважного стану структури популяції у відповідності до закону Гарді-Вайнберга-Кастла; підтримка гетерозиготності і

поліморфізму; збереження певного темпу і напрямку мутаційного процесу. Гени існують і відтворюються в цілісних організмах, де вони взаємодіють, утворюючи єдиний **генний баланс**. Тому прояв і збереження тих чи інших алелів у популяції залежить не тільки від факторів динаміки, але й від інших генів, що входять у геноми особин популяції. Природний добір сприяє збереженню в кожному локусі лише тих алелів, які найкраще взаємодіють з алелями інших локусів, тобто утворюють **оптимальний генний баланс**. Кожна нова генна або хромосомна мутація під впливом природного добору вилучається з популяції або зберігається з невисокою частотою, поки вона не потрапить у сприятливе генне оточення. Адаптивну взаємодію між генами, що складають геном, називають **генетичною коадаптацією**. Слабка експресія генів, пересаджених в інший геном, нежиттєздатність або стерильність міжвидових гібридів переконливо свідчать про важливість генетичної коадаптації. В процесі затяжної еволюції сукупність найбільш коадаптивних генів може перетворитися у досить у досить міцно зчеплені **блоки коадаптивних генів**, наявністю яких пояснюються адаптивні особливості популяцій, що існують у різних географічних широтах (**клінальні відмінності**). В одній і тій же популяції між одними алелями існує коадаптація, тоді як між іншими вона не виявляється. Коадаптивними по відношенню певних алелів одного локусу іноді можуть бути лише деякі, а не всі алелі даного локусу. Якщо алелі різних локусів в одних комбінаціях (**гаплотипах**) зустрічаються частіше, ніж в інших, то це є проявом **нерівноважності по зчепленню**. Якщо ж алелі різних локусів поєднуються один з одним згідно з теорією випадковості, то популяція вважається **рівноважною** по зчепленню. Рекомбінації зменшують нерівноважність по зчепленню, отже ймовірність збереження сприятливих сукупностей алелів у

стані, нерівноважному по зчепленню, зростає за зниження частоти рекомбінацій між відповідними локусами. Це може бути наслідком транслокацій або інверсій. Якщо добір сприяє нерівноважності по зчепленню, то він буде сприяти також хромосомним перебудовам, які збільшують зчеплення між локусами. Декілька тісно зчеплених локусів, що впливають на прояв однієї ознаки або на цілу серію взаємопов'язаних ознак, називають **супергеном, складним локусом** або **множинним локусом**. Прикладом супергенів у людини слугують кластери гемоглобінових генів. Гени поліпептидних ланцюгів α -типу, що входять до складу гемоглобіну, тісно зчеплені в послідовність довжиною 30 kb, локалізовані в хромосомі 16. Гени імуноглобулінів також утворюють супергени. Розташований у хромосомі 6 суперген HLA містить 4 локуси, які кодують антигени гістосумісності, а також деякі гени з близькими функціями.

Адаптивні зрушення в генетичній будові популяції, які спочатку є цілком зворотними, під час еволюційного процесу можуть закріпитися шляхом незворотних перебудов структури генотипів і це, очевидно, є основою подальшої дивергенції і видоутворення. Наука, яка вивчає процес адаптивності комбінацій генів, що виникають в популяціях називається **екологічна генетика**.

8. Біорізноманіття екологічної структури популяцій.

Екологічна структура популяції – не тільки розподіл по статі і віку, як прийнято в екологічній літературі, але перш за все роздільність будь-якої популяції на групи особин, що знаходяться у специфічних зв'язках з біотичними та абіотичними факторами середовища, тобто такі, що формують власні підрозділи в екологічному просторі даної популяції. Екологічна структура популяції повинна визначатися відмінностями по екологічним властивостям (віково-статевих, просторових, генетичних та

ін.) груп особин. Часто трофічні спектри самців і самок не схожі, ще більш часті випадки, коли склад їжі неоднаковий для особин різних вікових груп. Часто особини різних віково-статевих груп по різному ведуть себе при униканні хижаків і при інших чисельних взаємодіях з біотичними і абіотичними факторами.

Всі екологічні характеристики популяції визначаються первинно генетичними особливостями складаючи популяцію особин. Для розуміння еволюції популяції важливі саме закріплені в алелофонді популяції особливості, якби записана в генах історія формування популяції, її сьгоднішніх норм реакції і еволюційних потенцій. Екологічний компонент завжди присутній при будь-якій роздільності популяції по статі, віку, генетичним особливостям і взагалі будь-які просторово часові групи.

Трофічні групи. Немає ні одного виду тварин, у яких вікові групи не мали б різні спектри живлення. Часто суттєво відрізняються по живленню статеві групи. З популяційно-біологічної точки зору цікаві ті випадки, коли встановлюються відмінності між окремими популяціями по характеру живлення груп тварин. Хорошим прикладом різної екологічної структури популяцій служать 11-річні дослідження метелика *Euphydryas editha* (Boisduval, 1852) в Каліфорнії. Ситуація, описана в цього виду типова: між популяціями часто виявляються стійкі відмінності окремих груп особин по характеру живлення, переважним місцям життя, термінам активності та ін.

Ясно, що трофічна структура популяції земноводних, у яких пуголовки є водними фітофагами, а більш старші вікові групи – наземними хижаками, повинна бути складнішою, ніж структура популяції звичайної лисиці, особини якої лишаються наземними хижаками протягом всього життя.

Включення нового, незвичайного джерела живлення ускладнює екологічну структуру популяції, як, наприклад, це відбувається у камчатських та аляскинських бурих ведмедів (*Ursus arctos middendorffi* (Merriam, 1896)) під час ходу лососевих риб.

Оцінюючи значення диференціації популяцій по джерелам живлення, треба відмітити, що такий «трофічний поліморфізм» не обов'язково веде до вікової складності просторово-генетичної структури популяцій: види-поліфаги навряд чи мають більш складну в цілому популяційну структуру. У деяких випадках, навпаки, поліфагія і еврифагія можуть виявитись факторами, що визначають більшу однорідність популяційної структури, поширення в просторі особин-поліфагів буде більш рівномірним, тоді як «плямистість» розподілу джерел живлення монофагів може визначати «плямистість» в розподілі внутрішньопопуляційних груп у таких форм.

Форми з жорсткою прив'язаністю окремих стадій розвитку до певних господарів ускладнення екологічної і просторово-генетичної структури популяції, безсумнівно, пов'язане зі збільшенням числа господарів. Так, наприклад, при складному статевому циклі попелиць *Pemphigus populitransversus* C. V. Riley, 1879 (чергування статевого і безстатевого поколінь) і поширенні особин різних фаз розвитку на різних видах рослин, аеллофонд кожної ізольованої групи особин (клону) буде зв'язане з міжклональним добором по вторинним господарям (Sokal R., 1971).

Групи по віково-статевим особливостям. В цьому аспекті екологічної структури популяції цікавим є існування між популяціями одного виду (і всередині груп особин в одній популяції) відмінностей по характеристикам розмноження.

У багатьох видів комах існують популяції, для яких характерно розмноження статевим шляхом, і популяції з безстатевим розмноженням. Іноді при цьому спектри живлення таких популяцій виявляються різними. Майже завжди відмінні щодо об'єктів живлення статеві і безстатеві генерації попелиць, що часто розділяються за живленням на різних видах рослин. Для видів з широким розподілом відомо багато прикладів відмінностей популяцій по числу генерацій за один сезон розмноження (у дрібних ссавців і багатьох комах як правило число генерацій виявляється більшим в більш м'якому кліматі, тобто в більш низьких широтах).

По характеру розмноження можуть відрізнитися також і дрібні внутрішньопопуляційні групи. У гостромордої жаби *Rana arvalis* (Nilsson, 1842) знайдені відмінності під час спарювання як в плодовитості самок, так і тривалості личиничного розвитку в окремих водоймах, що входять в ареал єдиної популяції (Іщенко В. Г., 1982). В деяких десятках внутрішньопопуляційних груп, що вивчались протягом багатьох років, середня маса сьоголіток до моменту завершення метаморфозу коливалась в кілька разів: у 1977 році – від 144 до 535 мг, у 1978 році – від 112 до 540 мг, у 1979 році – від 122 до 534 мг, у 1980 році – від 149 до 554 мг. При цьому в більшості водойм в ці роки зберігався близький середній розмір сьоголіток незалежно від коливань вдвічі по тривалості (від 47 до 86 днів) середньої тривалості личиничного розвитку в різні роки.

З позицій екологічної структури популяцій часто виділяються одностатеві або одновікові групи. Так, короточасні групи ряду дрібних гризунів складаються з молодих, що не вступають у статеве розмноження тварин (Шилов І. А., 1977). У деяких дельфінів (білухи *Delphinapterus leucas* на Далекому Сході) відомо тривале об'єднання самців в окремі крупні групи, що тримаються

поза сімейних косяків (Белькович В. М., 1961). Такі об'єднання особин, що не розмножуються відомі у птахів та інших тварин.

Різко ускладнюється екологічна структура популяції у випадках появи карликових форм, що розмножуються поруч з особинами нормального розміру. Карликові форми відомі для багатьох видів риб, наприклад окунів (Іванков В. І., 1978). У деяких популяціях роль таких карликових самців виявляється суттєвою, наприклад у куїнджі *Salvelinus leucomaenis*. У цього виду карликові самці не здійснюють звичайної для інших особин міграцій до моря і розмножуються в юному віці. Після розмноження вони не гинуть, а розвиваються далі як звичайна молодь. У всіх цих випадках відбувається більш інтенсивне і диференційоване використання природних ресурсів популяції з такою екологічно ускладненою структурою.

Групи по особливостям рухової активності. Давно була висловлена гіпотеза (яка пізніше була підтверджена для ссавців у багатьох дослідженнях), що в осілих видів мігруючими виявляються особини, які генетично відмінні від тих, що лишаються на місці (Chitty D., 1952). Відомо багато сотень видів комах з наявністю в популяціях крилатих (здатних розселятися на великі відстані) та безкрилих (або з редукованими крилами) форм (Harrison R., 1980). Накопичились дані, що свідчать про певні генетичні відмінності між морфами всередині популяції, що мають здатність до далеких міграцій (крилатими) і осілими (безкрилими) формами. В той же час на чисельних експериментах було показано, що наявність чи відсутність крил у дорослих комах може бути пов'язане з чисто епігенетичними впливами: температурою під час розвитку личинки, особливостями фотоперіоду, коли відбувається розвиток, кількість і якість їжі, щільністю або такою екзотичною характеристикою, як наявність у деяких видів

попелиць Aphidae мурах-симбіонтів. По всім цим характеристикам, що пов'язані з поліморфізмом по міграційній активності, у всіх детально вивчених видів знайдені відмінності між популяціями, що перебували в різних екологічних умовах.

Внутрішньопопуляційні групи, що об'єднують тільки мігруючі і/або тільки не мігруючі особини, знайдені у птахів. Гага *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758), що живе в одному з резерватів північніше Абердіну (Шотландія), на початку 60-тих років утворювала популяцію чисельністю біля 1000 пар, що розмножувалися; 2/3 з них мігрували зимою, інші лишилися на місці. Розбивка на пари відбувалась до повернення мігрантів. Мігранти і немігранти відрізнялися по частоті вмісту деяких протеїнів яєць (Milne N., 1965).

У результаті досліджень водомірок Gerridae було показано існування популяцій, в різній степені поліморфних по розвитку крилатих і безкрилих особин: у *Gerris odontogaster* (Zetterstedt, 1828) у фінських популяціях ранньолітня генерація, переважно короткокрила, і для неї характерно відсутність діапаузи, тоді як пізньолітня включає довгокрилих і зимуючих особин (Versäläinen K., 1974). Схожа ситуація відома для цвіркунів та інших комах (Harrison R., 1980). Рухомі і малорухомі особини відрізняються не тільки здатністю до польоту, але і специфікою розмноження, здатністю до діапаузи та іншими екологічними характеристиками. Вважається, що такий поліморфізм по рухомості пов'язаний у водомірок з періодичним заселенням швидкозникаючих і виникаючих водойм (тобто поліморфізм по рухомості пов'язаний з підтримкою складної просторової структури популяції). Існує інше – чисто екологічне – пояснення поліморфізму по руховій активності. Такий поліморфізм може відображати два різних типи використання простору – інтенсивний та

екстенсивний (Шилов І. А., 1977). У першому випадку внутрішньопопуляційні групи можуть довгий час використовувати ресурси на обмеженій території, у другому – ресурси освоюються на великому просторі. У деяких тварин таке диференційоване використання простору може бути зв'язане не тільки з добуванням їжі і захистом від ворогів, але і з інформаційно-дослідницькою діяльністю (Linn J., 1984).

Слід звернути увагу на необов'язкове співпадіння значного просторового переміщення особин всередині або між популяціями зі зміною просторово-генетичної структури популяції. Якщо навіть декілька особин гренландських тюленів *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777) з популяції, що розмножується на крижинах навколо острова Ян-Майен, якимось чином потраплять в район розмноження іншої популяції цього виду в Білому морі, вони не зможуть успішно розмножуватись із-зі суттєвих відмінностей термінів статевої активності. Інший аспект того ж питання – етологічна ізоляція. Хоча досліді показали наявність певного числа самців і самок, що перебігали з одного дему домових мишей в інший, виявилось, що 91% самців і 73% самок-мігрантів були закусані до смерті особами-резидентами (Reimer G., 1967).

Виділені екологічні підрозділи популяцій не вичерпують всієї різноманітності форм екологічної структурованості популяцій. Можна виділити групи особин, що відрізняються по продуктивності, щільності, біомасі і т. д. Будь-яке ускладнення екологічної структури популяції у всіх випадках виявляється адаптацією – воно веде до більш диференційованому використанню ресурсів, змін характеристик екологічного гіперпростору, що характерний для кожної популяції в цілому.

Групи по фенології. Для всіх без виключення популяцій характерні групи особин в середині популяції по

термінам настання і тривалості фізіологічних процесів: частина особин більш раніше (або пізніше) виходить зі сплячки (діапаузи), раніше (пізніше) вступає в періоди розмноження, линьки, вагітності, плодоношення і т. д. Цей аспект екологічної структурованості популяцій можна назвати фенологічним. Крайні варіанти таких фенологічних груп – сезонні раси у рослин (цвітуть у різний час), у лососевих риб (нерестяться в одному місці, але у різні сезони). Не виключено, що в останньому випадку, при достатній ізоляції цих рас між собою, можна говорити про розділ популяцій на дві або більше форм.

Структурованість – обов'язкова риса будь-якої популяції. Вона проявляється в розділі популяційного населення на окремі групи особин, більш однорідні між собою по статі, віку, особливості екології, простору, генетично. Можна виділити внутрішньопопуляційну групу тільки по генетиці, тільки по екології або тільки в просторі, але в природі обов'язковими присутніми компонентами будь-якого внутрішньопопуляційного розділення виявляються екологічний, генетичний і просторовий компоненти. Тому точніше говорити про біохорологічній структурованості будь-якої популяції. Постійну структурованість будь-якої природної популяції необхідно враховувати в будь-якому популяційному аналізі в природі. Поширеною помилкою виявляється отримання не репрезентативних даних, характеристик не популяції в цілому, а окремих сукупностей особин, що є лише елементами біохорологічної структури популяції як цілісної системи.

9. Різноманіття ізоляції популяцій.

Існування популяції як генетичної системи можливе виключно при наявності ізоляції від інших подібних груп. Дійсно, будь-яка популяція обов'язково відділена від інших

популяцій даного виду тим чи іншим рівнем чи іншими формами ізоляції. Ізоляція і зв'язок між популяціями – дві сторони одного і того ж процесу обміну генетичною та епігенетичною (наприклад, етологічною) інформацією між групами особин.

Форми ізоляції популяцій різноманітні. Але всі вони, не дивлячись на їх різноманіття, піддаються класифікації (Майр Е., 1963; Тимофєєв-Ресовський Н. В., 1969; Грант В., 1981). Перш за все форми ізоляції популяцій можна розділити на просторові (фізико-географічні або територіально-механічні), при яких ізолюючі бар'єри знаходяться якби поза популяцією, і на біологічні, при яких ізолюючі бар'єри основані на виникненні відмінностей між особинами.

Просторова ізоляція. При зовнішній простоті такої ізоляції в природі є мало точних досліджень перешкод поширення особин із-зі якихось фізико-географічних факторів. Складність виявлення такого типу ізоляції полягає в тому, що необхідні тривалі, протягом не одного покоління тварин, що вивчаються спостереження по ефективності перепони їх поширення. Частіше всього доводиться судити про ізоляцію *post factum* по помітним перепадам в поширенні певних ознак-маркерів, що визначають популяційні межі. Саме співпадіння популяційних меж з певними фізико-географічними бар'єрами дозволяє виявляти існування різкої перерви генетичного потоку в цьому напрямку. І, навпаки, відсутність помітної популяційної межі завжди викликає сумніви відносно ефективності даного бар'єру.

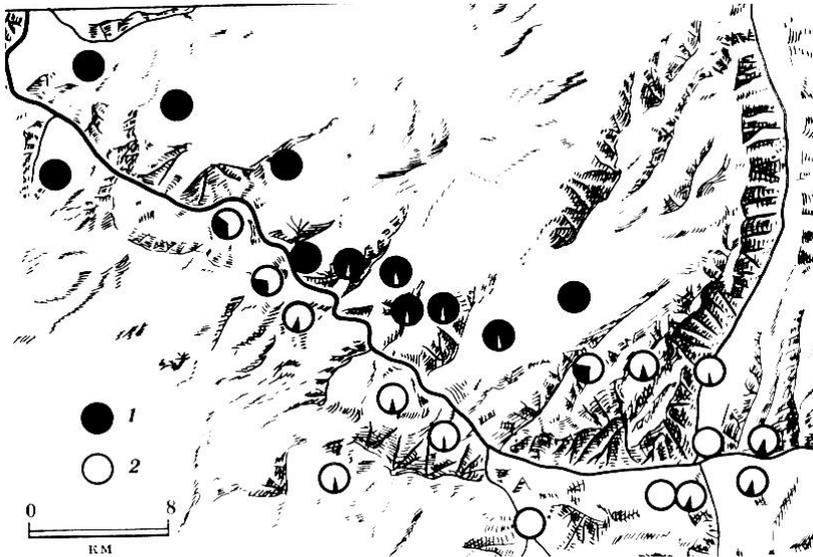


Рис. 24.10. Різка межа між популяціями едипового коника *Arphia conspersa* Scudder, 1875 в горах стейту Колорадо (З'єднані Стейти Америки) проходить по глибокому каньйону і добре маркується відмінностями в концентрації фенів помаранчевої (1) та жовтої (2) забарвлень тіла (по Wiley R., Wiley R., 1971).

Одним із прикладів фізико-географічних перешкод як популяційного бар'єру служить поширення помаранчевої та жовтої морф в популяціях едипового коника *Arphia conspersa* в горах стейту Колорадо (З'єднані Стейти Америки), детально вивчене на просторі біля 1300 км² і основане більш ніж на 200 точках збору біля 30 тис. особин (Wiley R., Wiley R., 1971) (рис. 24.10).

Район дослідження являє собою високогірну (більше 1000 м н. р. м.) рівнину з чисельними пагорбами, порізану каньйонами. Глибина каньйону, що утворений річкою понад 600 м при ширині по верхньому краю біля 350 м. Коники

живуть на безлісних галявинах ясно окресленими групами (кластерами чи демами) з певною соціальною структурою: в період максимальної активності самки територіальні і малорухомі, а самці підстрибують вгору на висоту понад 2-3 м і перелітають з місця на місце в межах території дему, діаметр якого складає 30-60 м. Максимальна довжина польоту навіть у стресовій ситуації складає не більше 60 м. Важливо відмітити, що по складу рослинності, ґрунту і мікроклімату популяції коників з правого і лівого берегів каньйону живуть в однакових умовах. Тому часом 100 %-ві відмінності в частотах морф по краях каньйону можуть бути пояснені лише розривом в рівномірному розподілі демів каньйоном і заселенні протилежних сторін кружними шляхами.

Аналогічна ситуація з явною просторовою перервою в потоці генів описана в гірських умовах на Північному Кавказі. Ще у 20-ті роки ХХ століття тут Серебровським А. А. (1929) вивчалась геногеографія курей *Gallus gallus domesticus* (Linnaeus, 1758) (фактично феноегеографія). Кури в цьому регіоні в той час жили практично в дикому стані: годувались в околицях аулу, відкладали кладки яєць в чагарнику, їх спарювання не контролювалось. Так тривало протягом багатьох століть. І судячи по стабільному складу частот кількох вивчених алелей в групах курей з сусідніх аулів, тут утворились справжні напівприродні генетичні системи. Місцевість розділена глибокими гірськими ущелинами, які кури не здатні подолати. Хоча аули розташовані поруч, але прямого контакту між ними немає. Алелофонд популяцій курей сусідніх аулів виявився суттєво відмінним. В цьому випадку також фізична перепона визначила перерву в потоці алелей між популяціями.

Важко перерахувати всі приклади ізоляції груп особин всередині популяції зовсім незначними на перший погляд бар'єрами. Був зафіксований випадок, коли домові миші

Mus musculus протягом кількох поколінь не перетинали простір всього в 1 м всередині зерносховища. Для іншої популяції цього ж виду була продемонстрована повна ізоляція протягом кількох років між групами мишей, що жили на першому і другому поверхах будинку (Anderson P., 1970).

Описані приклади ілюструють значення фізико-географічних бар'єрів самого різного масштабу в поширенні особин. До таких перешкод відносяться водні перепони для сухопутних тварин, ділянки суші для видів-гідробіонтів. Гори ізолюють мешканців долин, рівнини – мешканців гір. Значимість таких територіально-механічних бар'єрів зростає для видів з низькими радіусами репродуктивної активності. Але просторова ізоляція може і не бути пов'язаною з різкими очевидними бар'єрами. Так, на величезних просторах північної Євразії майже всюди зустрічається береза *Betula pendula* Roth, 1788. Для поширення її насіння і пилку тут немає нездоланих бар'єрів. Але ясно, що практично неможливе схрещування і обмін алелями між березами, що ростуть, наприклад, на Уралі і в Карелії. Такий обмін можливий лише в низці поколінь, коли якісь вдалі генетичні зміни, що підхоплені природним добром, як хвиля від кинутого в воду каменю, будуть поширюватись по ареалу виду. Але поширення цієї «хвилі» на відстань в тисячі радіусів репродуктивної активності потрібний еволюційний час, що вимірюється сотнями і тисячами поколінь (Грант В., 1985). За цей час вихідна популяція суттєво зміниться. Так виникає проблема **ізоляції відстанню**. Вирішенню цієї проблеми присвячено чимало робіт, починаючи з фундаментальних досліджень Райта С. (Wright S., 1943). Ці дослідження, зокрема, дозволили зробити узагальнення: для швидкого поширення якогось алелю більш сприятливим є не дрібнодисперсне (суцільне) населення, а «крупнозерниста» структура –

населення, яке складається з відносно ізольованих популяційних островів.

Значення величини радіусів репродуктивної активності для ізоляції добре ілюструються відмінностями у внутрішньовидовій структурі деяких морських молюсків: у тих з них, у яких немає планктонних личинок, що далеко поширюються течіями, навіть близько розташовані групи різко відрізняються одна від одної по алельному складу. Навпаки, у видів з планктонною стадією сусідні групи мало чим відрізняються по концентраціям алелей (Berry R., 1977).

У сучасному світі антропогенний тиск визначає все більше значення територіально-механічної ізоляції для все більшого числа видів тварин і рослин: антропогенні перетворення ландшафтів, що спостерігаються на величезних просторах, практично у всіх природних зонах призводять до **фрагментації** та **інсуляризації** місць проживання. Для інших видів таке перетворення ландшафту навпаки виявляється сприятливим завдяки ліквідації раніше існуючих територіально-механічних бар'єрів. Тотальне поширення таких видів як щурі, домові миші, горобці ілюструє це.

Просторова ізоляція яскраво виражена в період мінімальної чисельності популяцій – в цей час набагато легше знаходити популяційні межі. Для багатьох видів характерна загибель інколи до 99 % особин, що так і не досягають статевої зрілості. Такі природні популяції наповнені особинами, які не беруть участі в передачі генів наступним поколінням. Їх просторовий розподіл не пов'язаний з ізоляцією популяцій. Групи особин, що не розмножуються можуть скільки завгодно змішуватись, але це ніяк не буде впливати на ізоляцію вихідних популяцій. Щоб уникнути таких проблем слід вивчати ізоляцію популяцій в природі в період статевої активності і на низьких фазах чисельності популяційного циклу.

Біологічна ізоляція. Всі форми біологічної ізоляції діляться на два типи:

- 1) ті що попереджають схрещування і запліднення (докопуляційні у тварин);
- 2) діючі після запліднення (післякопуляційні у тварин).

Останні можна назвати **власне генетичною ізоляцією**. До перших відносяться **еколого-етологічна та морфофізіологічна ізоляція**.

Суть еколого-етологічної ізоляції полягає в тому, що в певних особин в межах первісно єдиної популяції виникають генетично закріплені відмінності в термінах репродуктивного періоду або в території, якій віддається перевага для розмноження. Так виникають ті чи інші екологічні відмінності в час статевої активності або дозрівання статевих продуктів. Виявилось, наприклад, що екологічні групи вивірки *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758, що мешкає в хвойних і широколистяних лісах Карпат, дещо ізольовані між собою в результаті відмінностей в термінах розмноження. По термінах розмноження відрізняються популяції у багатьох видів. Відмінності у мікрокліматі північних та південних схилів крупних ярів і балок у степовій зоні веде до такого значного розходження в термінах спарювання комах з малим радіусом репродуктивної активності (наприклад, у кульбабового довгоносіка, деяких коникових), що виникають екологічно ізольовані, хоча і живучі поруч групи особин (Гіляров М. С., 1966). Давно відомі ярі та озимі раси в міног *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758), а також у багатьох видів лососевих риб. Осінні і весняні покоління в них у деяких водоймах утворюють різні популяційні системи.

Іноді характер живлення визначає існування відмінностей між групами всередині популяції. Це було продемонстровано для деяких жуків-листоїдів, всередині популяцій яких були виявлені групи, що спеціалізувалися по

живленню певним видом рослин (Соломатін В. М., 1976). Для попелиць роду *Aphis* в серії дослідів протягом кількох десятків поколінь вдавалось отримати справжню репродуктивну ізоляцію в середині початково єдиної популяції (Шапошніков Г. Х., 1982).

Серед рослин відомі чисельні випадки генетично обумовленого зсуву в часі цвітіння. Це теж призводить до репродуктивної ізоляції частини особин в популяції (Weststein F., 1924). Виявлено, зокрема, виникнення під дією несвідомого штучного добору (косіння) двох фенологічних форм *Alectorolophus major* (L.) Rchb. (ранньоквітучі і пізньоквітучі), що репродуктивно ізолювані в одній і тій же місцині (Цингер Н. В., 1909).

Один з прикладів фенологічної ізоляції наведений на рис. 18. У Сибіру вивчались дві групи рослин сосни звичайної *Pinus sylvestris* L., 1753, що були розташовані на відстані 350 м одна від одної: одна на верхівковому болоті (сосняк чагарниково-сфагновий), інша на суходолі (сосняк бруснично-чорничний) (Грішина Н. В., 1985). Цвітіння чоловічих і жіночих пагонів починалось на 4 дні раніше, ніж на болоті.

Перекидання фаз викидання пилку на суходолі і цвітіння на болоті складало біля 2,2 % від загальної площі полігонів цих фаз на графіку, що відповідає в першому наближенні частці можливого перехресного запилення. Здатність пилку до проростання зменшує вказану ймовірність успішного перехресного запилення до 0,7 % і свідчить про існування реальної біологічної ізоляції.

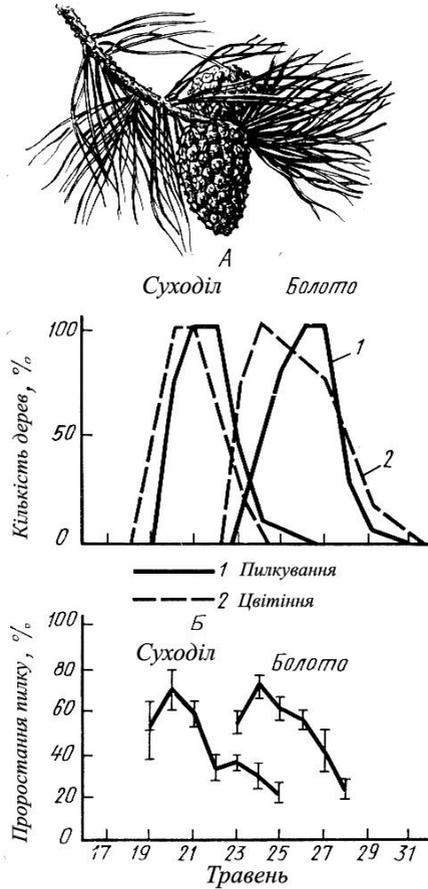


Рис. 28.10. Динаміка фенофаз викидання пилку (1) та цвітіння (2) дерев (А) та проростання пилку (Б) в суходільній та болотній групах сосни звичайної *Pinus sylvestris* L., 1753 (Грішина Н. В., 1978).

До цієї ж форми ізоляції можна віднести і поведінкову (етологічну) ізоляцію. У тварин етологічна ізоляція основана на змінах особливостей поведінки, що

перешкоджають спарюванню з одними особинами і сприяють спарюванню з іншими особинами, є найбільш поширеним докопуляційним механізмом ізоляції. Серед звичайної зозулі *Cuculus canorus* Linnaeus, 1758 існують генетично закріплені етологічні ізоляції по видам-вихователям. Вони виникають на основі жорсткого добору видами-вихователями недостатньо замаскованих (під види птахів-господарів) яєць зозуль. У результаті в одних і тих же районах живе декілька таких біологічних рас зозуль, що відрізняються по особливостях відкладання яєць певного розміру і кольору.

Вже давно були відомі факти статевої переваги при схрещуваннях дрозофіл з різних популяцій. Зараз такі факти відомі не тільки для дрозофіл, але і для ящірок *Uta stansburiana* Baird & Girard, 1852, жаб *Lithobates pipiens* Schreber, 1782, риб *Xiphophorus maculatus* (Meek, 1904) та інших тварин. Ясно, що деталі статевого ритуалу мають величезне значення для успішного завершення акту спарювання.

У всіх випадках еколого-етологічної ізоляції змінюється сама ймовірність успішного запліднення. У рослин широко поширеним способом такої ізоляції є гетеростилія: розвиток квітки різних по довжині приймочок і тичинок, перешкоджають самозаплідненню. До цього ж типу ізоляції у рослин відносять генетичні відмінності в швидкості проростання пилку, а також особливості будови генеративних органів, що пов'язані з взаємодією рослин з комахами-запилувачами.

При морфологічній ізоляції знижується ймовірність запліднення (а не ймовірність зустрічі статей) при нормальних результатах схрещування, коли воно відбувається.

Найважливішою формою біологічної ізоляції є власне генетична ізоляція. До цього типу ізоляції відносяться ті

випадки, коли нащадкам притаманні знижена життєздатність, мала плодовитість або стерильність, або гібридні особини гинуть на ранніх стадіях індивідуального розвитку. Добре вивченими прикладами власне генетичної ізоляції є випадки виникнення відмінностей в будові хромосом. У рослин відносно часто виникають тетраплоїдні форми. У випадку закріплення у вихідній популяції тетраплоїдні особини виявляються ізольованими від вихідних диплоїдних особин із-зі повної стерильності триплоїдних гібридів. Так може виникнути нова тетраплоїдна популяція, а потім і цілий ряд поліплоїдних форм. Особливо часто це відбувається при гібридизації близьких видів. У тварин теж зустрічаються поліплоїдні форми, генетично ізольовані від предкових популяцій, але це явище рідкісне і спостерігається тільки у тих груп, де хоча б зрідка існує партеногенетичний розвиток (Wandell A., 1934). У зоологічній літературі описана велика кількість різних хромосомних форм у різних видів тварин (Орлов В. Н., 1980). Як виявилось, існують різноманітні механізми, що дозволяють особинам з несумісними на перший погляд хромосомними наборами давати нащадків (або безпосередньо, або через проміжні форми, що постійно виявляються у природних популяціях).

Генетичний зв'язок між популяціями не може бути безпосередньо визначений лише по інтенсивності потоку мігруючих особин: часто мігранти не можуть виявити якогось суттєвого впливу на аделофонд популяції реципієнту не тільки по етологічним (ксенофобія щодо «чужаків»), але і по генетичним причинам (занижена життєздатність гібридів).

Ще одне важливе значення власне генетичної ізоляції в природі полягає в тому, що вона є останнім, найпотужнішим бар'єром на шляху «розчинення» популяції при її контактах з сусідніми. Про це яскраво свідчать факти

стійкості порівняно вузьких гібридних зон при генетичних контактах популяцій (що трапляються зрідка), що належать до різних генетичних систем (підвидам, напіввидам, видам, надвидам).

Значення різних форм біологічної ізоляції для будь-якої популяції величезне. Ця ізоляція визначає одну з головних рис існування популяцій в природі: популяції не потребують географічної (просторової) ізоляції, щоб виявитись ізольованими одна від одної, вони можуть жити нібито на «біологічних островах» (Berry R., 1977).

Для загальної оцінки дії ізоляції важливо те, що будь-яка форма (і будь-яка ступінь) ізоляції автоматично призводить до розвитку більш високої ступені ізоляції в низці поколінь (якщо, звісно, не зміняться докорінно умови існування популяцій). З еволюційної точки зору ізоляція виявляється головним фактором, що викликає розчленування вихідної єдиної популяції на дві і більше самостійні групи особин. Ізоляція створює еволюційну незалежність кожної популяції.

Зв'язок популяцій. Ізоляція між популяціями може бути дуже глибокою, але ніколи, як правило, не буває повною (100 %). Це неминуче слідує з того факту, що хоча кожна популяція і являє собою відносно незалежну від інших таких же популяцій генетичну систему, вона сама завжди входить до більш крупної генетичної системи – виду в цілому. Кожний вид характеризується специфічним генофондом – набором генів, тоді як популяції в середині виду мають специфічний алелофонд – специфічний набір алелей – форм або варіантів окремих генів. По суті, ізоляція між популяціями – це зворотна сторона зв'язку між ними, і одні і ті ж величини, які характеризують глибину ізоляції, одночасно вказують і на рівень зв'язку між популяціями. Теоретично універсальним показником зв'язку між популяціями є потік алелей між ними в розрахунку на одне

покоління. Нажаль, визначити потік алелей між популяціями практично неможливо, доводиться використовувати менш точний показник – потік мігрантів між популяціями.

Рівень зв'язків між популяціями. У будь-якій популяції завжди існують особини, які розмножуються далеко від місць народження (іноді в літературі таких особин називають «волоцюгами»). Ряд досліджень показали, що здатність до подальших переміщень може бути детермінована генетично. Саме ці особини здійснюють основні зв'язки між алелофондами різних популяцій. Інша частина таких зв'язків існує за рахунок час від часу виникаючого наддалекого заносу особин, що випадково опинилися в сфері впливу сильних водних або повітряних потоків і т. д.

Сказане очевидно для малорухомих видів або для тих організмів, для яких характерні регулярні або аперіодичні міграції. Але по відношенню до широко мігруючих особин вищесказане не відноситься. Як правило під час міграції групи особин з різних популяцій зберігають свою самостійність. У випадках деякого переміщення на зимівлях, як це було показано для деяких видів гусей, качок, рівень обміну особинами з ранніх популяцій виявляється невисоким – не більше кількох процентів на покоління, як правило менше.

Було проведено чимало цікавих дослідів по визначенню впливу різних рівнів ізоляції на розвиток початково єдиних популяцій на дрозофілах та на звичайній мусі *Musca domestica* Linnaeus, 1758. При абсолютній ізоляції та інтенсивному штучному доборі незворотні генетичні зміни в селективних групах наставали вже через кілька поколінь.

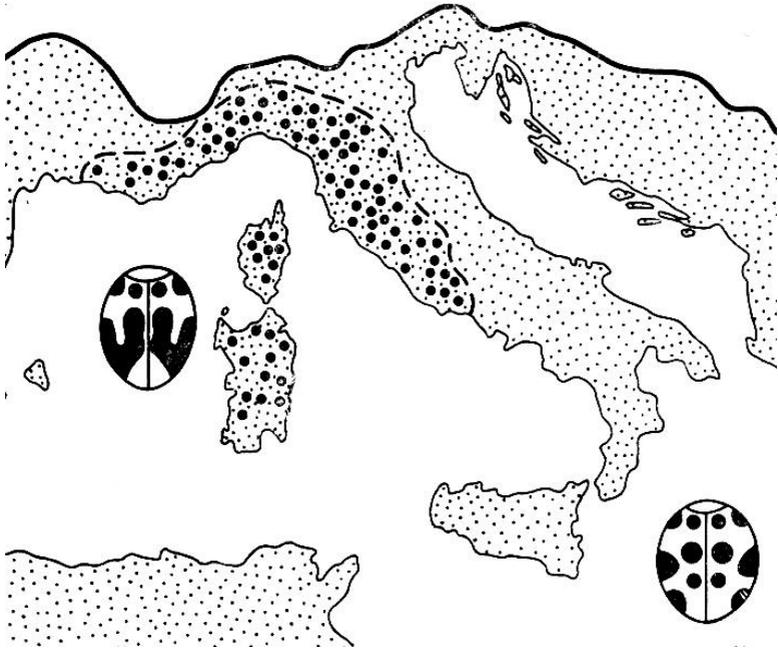


Рис. 29.10. Поширення фена *elaterii* (крупними крапками) в межах ареалу рослиноїдного жука-сонечка *Epilachna chrysomelina* (Fabricius, 1775) (= *Chnootriba elaterii* (Rossi, 1794)) (Тимофєєв-Ресовський Н. В., 1940).

У випадку ізоляції та відсутності штучного добору генетичні зміни в лініях спостерігались через десятки поколінь. При неповній ізоляції диференціація популяцій залежала від рівня добору: при достатньо інтенсивному доборі самостійні генетичні системи (аналогі природних популяцій) виникали навіть при рівнях обміну між групами в 5-30 % (Pimentel D., 1967) і навіть в 40 % (Endler I., 1973). Цей висновок важливий, бо чітко демонструє, що при відповідному тиску добору навіть потік особин, в десятки разів більший, ніж виявлений між природними

популяціями, не здатний порушити популяційні системи. Це означає, що популяції (як і вид в цілому) виявляються не просто генетично ізольованими, але і **стійкими** системами.

У природі навряд чи зустрічається настільки жорсткий добір який був застосований в експерименті (хоча умови життя кожної популяції і відрізняються, але для сусідніх популяцій вони подібні). Тому можна вважати, що рівень обміну порядку 5% особин на покоління не порушує самостійності популяційної генетичної системи. 5%-вий поріг ізоляції може розглядатись як певна умовна середня, що вказує лише на порядок величин: потік алелей в частку відсотка не призведе до нівелювання сусідніх генетичних систем, а потік алелей в десятки відсотків може призвести до цього при схожих напрямках добору у популяціях, що порівнюються.

Все це можливе лише при умові, що статевозріла особина-мігрант буде брати участь в процесі розмноження в популяції-реципієнті, а це буває далеко не завжди.

Оцінка спорідненості популяцій. Вже в одному з перших фундаментальних оглядів по цій проблемі (Timofeeff-Resovsky N. W., 1940) містилось кілька яскравих прикладів виділення в природі груп популяцій по поширенню серед них певних рідкісних мутацій.

Труднощі при інтерпретації подібних результатів досліджень виникає із-за невизначеності, що пов'язана з можливістю незалежного виникнення або даної мутації, або схожих по фенотипічному прояву інших мутацій в різних популяціях. Така можливість як правило вкрай низька, і нею нехтують, хоча в багатьох добре вивчених випадках (наприклад, виникнення нечутливості до зоокумарину в щурів, виникнення індустріального меланізму в п'ядунів) переконливо показано виникнення схожих фенотипічних ознак на різній фенотипічній основі.

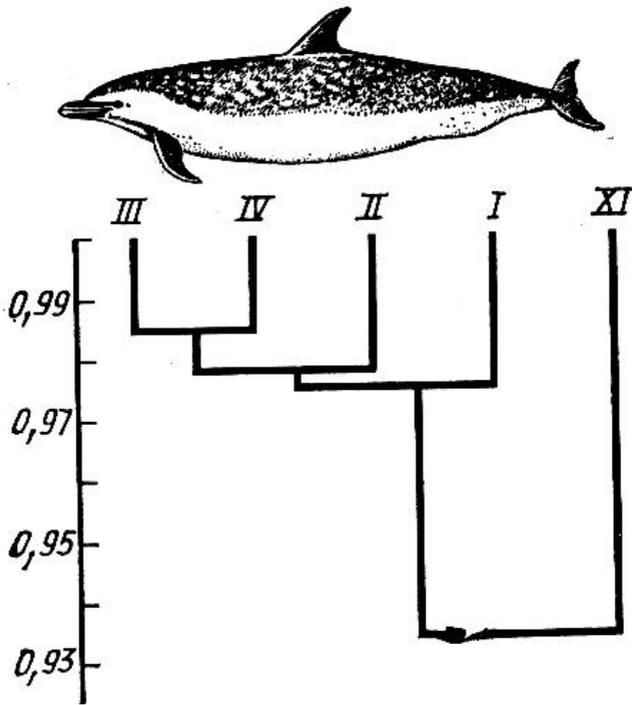


Рис. 30.10. Дендрограма спорідненості п'яти груп дельфінів *Stenella attenuate* (Gray, 1846) (згідно робіт Яблокова А. В., 1983).

Інший, широко поширений підхід основний на сумарній оцінці генетичної (точніше фенетичної) спорідненості (дивергенції) між популяціями. При такому підході можливе використання трьох основних груп ознак-маркерів фенотипічного складу популяцій:

1) унікальних особливостей будови хромосом (будова ДНК, інверсійний поліморфізм, особливості малюнку хромосом (banding), іноді особливості набору хромосом, як наприклад поширення В-хромосом і т. д.);

2) біохімічної особливості білків, визначених за допомогою електрофорезу (електроморфи);

3) використання морфологічних варіацій – фенів.

Одним з широко поширених показників такого роду є коефіцієнти генетичної спорідненості популяцій (I) і генетичних відстаней (D).

Для оцінки ступеня генетичної диференціації популяцій необхідно знати частоти алелей кількох (чим більше, тим точніше буде оцінка) локусів. **Коефіцієнт генетичної спорідненості** (Ney M., 1972):

$$I = \frac{I_{ab}}{\sqrt{I_a I_b}}$$

де:

$$I_a = \sum a_1^2 + \dots + a_n^2$$

$$I_b = \sum b_1^2 + \dots + b_n^2$$

$$I_{ab} = \sum [(a_1 b_1) + \dots + (a_n b_n)]$$

a_1, a_2, \dots – частоти відповідних алелей в популяції А;

b_1, b_2, \dots - частоти відповідних алелей в популяції В (або фенів при фенетичному аналізі).

Величину **генетичної відстані** (D) між популяціями визначають як: $D = |\ln I|$

Показник подібності популяцій r:

$$r = (\sqrt{a_1 b_1} + \dots + (\sqrt{a_n b_n}))$$

де n – кількість досліджених фенів; $a_1 \dots a_n$ – частоти різних фенів у одній популяції; $b_1 \dots b_n$ – частоти різних фенів у іншій популяції.

Показник внутрішньопопуляційної різноманітності:

$$\mu = \frac{1}{n} \left[(\sqrt{a_1} + \sqrt{a_n})^2 + \dots + (\sqrt{a_1} + \sqrt{a_n})^2 \right]$$

де $a_1 \dots a_n$ – частоти першого, $a'_1 \dots a'_n$ – частоти другого варіантів.

Достовірність відмінностей оцінюється за допомогою критерію ідентичності I :

$$I = [8N_1N_2 / (N_1 + N_2)] [1 - r(p^0 + q^0) / 4]$$

Де N_1 та N_2 – число особин у вибірках, що порівнюються, p^0 – сума частот станів, представлених в першій вибірці і не представлених в другій, q^0 – сума частот станів, представлених в другій вибірці і не представлених в першій. Величина I розподіляється як χ^2 з $m - 1$ ступенями свободи.

При дослідженнях кількох дискретних ознак можна визначити середню спорідненість популяцій по сукупності ознак:

$$r = \frac{1}{n} (r_1 + \dots + r_n)$$

Для сумарного показника критерій ідентичності I рівний:

$$I = I_1 + I_2 + \dots + I_n$$

а число ступенів свободи:

$$df = m_1 + m_2 + \dots + m_n - n$$

10. Біорізноманіття фенетики популяцій.

Фенетика популяцій – це поширення генетичних підходів і принципів на види і форми, генетичне вивчення яких ускладнене або неможливе. Предмет фенетики – внутрішньовидова мінливість, що доводиться до розгляду дискретних, альтернативних ознак-маркерів фенотипічного складу популяції – фенів. Методи фенетики полягають у виокремленні різних фенів, характерних для мінливості форм, що вивчаються, кількісне і якісне вивчення фенів. Теоретичною основою такого підходу є правило гомологічних рядів спадкової мінливості, яке сформулював Вавілов Н. І. у 1920 році. Згідно цього правила генетично близькі форми характеризуються схожими рядами спадкової мінливості. Ключовим моментом в такому підході є виділення в загальній мінливості ознаки певних ознак-маркерів генотипу. Такі ознаки, як правило, якісні, дискретні, альтернативні.

Якщо остистість колоса, зазубреність ості, ламкість колосового стержню успадковується певним чином в одного виду (популяції), то ці ознаки повинні вести себе аналогічним чином і інших близьких видів (популяцій). Так виникає реальна можливість (нехай в самому першому наближенні) проаналізувати з генетичних позицій набагато більш широкий спектр природних ситуацій, аніж це можливо при власне генетичних дослідженнях (з аналізом схрещувань).

Сьогодні використання неметричних варіацій – ознак-маркерів фенотипічного складу популяцій – стає все більш звичайним у найрізноманітніших групах живих істот. Фени можуть бути не тільки морфологічними чи онтогенетичними, але і фізіологічними, етологічними і будь-якими іншими. Деякі особливості будови каріотипу також, по суті, є фенами, як своєрідні фени можна розглядати і електроморфи білків.

Ген і фен. Фенами називають будь-які дискретні альтернативні варіації ознак і властивостей особин, які на всьому наявному матеріалі (обов'язково чисельному) далі нероздільні без втрати якості. Фени завжди відображають генетичну конструкцію даної особини, а своєю частотою – генетичну структуру популяції та інших (як більших, так і менших) груп особин даного виду. Термін фен був запропонований Йогансеном В. (разом з іншими генетичними термінами) для визначення генетично обумовленої ознаки фенотипу (Johannsen W., 1909).

Складність реалізації спадкової інформації настільки велика, що важко було б очікувати однозначних і виключно постійних співвідношень між геном і феном. Іноді виявляється, що під зовні однорідним фенотипом ховається дія різних генів. Відомо, наприклад, що фенотипічні прояви мутацій black і мутації ebony в дрозофіли практично однакові – з'являються мухи з чорним тілом. Тільки генетичний аналіз дозволяє розрізнити ці мутації, локалізовані в різних хромосомах. Кілька різних мутацій можуть викликати безхвостість домових мишей. Цю можливість маскування фенів, як і протилежний випадок – виникнення «псевдофенів», або несправжніх фенів (Мечніков Б. М., 1984) – дискретних ознак в результаті певних зовнішніх втручань в розвиток (наприклад, травматичні зміни), потрібно постійно мати на увазі. Така завжди існуюча невизначеність у виділенні фенів – ціна за відмову від вивчення кожної ознаки генетично, з застосуванням методів схрещування. Але перебільшувати значення цієї невизначеності для популяційного аналізу не варто.

Екстраполяція знань з області генетики на генетично невивчені форми (та ознаки), звичайно, може призвести до втрати точності, але дозволяє отримати суттєвий виграш в широті досліджень і виявився ледве не найпродуктивнішим

методом вивчення природних популяцій. Можна без перебільшення сказати, що фенетичний підхід у вивченні популяцій неминучий вже тому, що вивчити генетику всіх популяцій всередині виду нереально: занадто багато часу і сил потрібно затратити на це (показово, що до цього часу так і не вивчена генетика не тільки всіх, але навіть більшості популяцій жодного виду тварин чи рослин!). Крім того, іноді виявляється, що складне генетичне дослідження і не вимагається для отримання відповідей на завдання в області популяційної біології. Прикладом цього може вивчення фену «нечутливості до варфарину». Варфарин – потужний антикоагулянт, що широко використовується для боротьби з гризунами. Застосування його в 50-ті роки в Західній Європі дозволило на короткий час відсвяткувати перемогу над сірими щурами. Але серед щурів виявились деякі, що мали вроджену резистентність до варфарину. В результаті генетичних досліджень було виявлено, що під феном нечутливості до варфарину у щурів прихована дія як мінімум семи різних генетичних систем в різних популяціях (Drummond D., 1970).

Але межі між окремими популяціями і швидкість поширення фену нечутливості (тобто швидкість реколонізації щурами Великобританії і низки інших країн Західної Європи, що складала 7 км/год. від вихідної групи нечутливих тварин) виявилась можливим доволі точно визначити і без в'яснення, який конкретно ген «працював» в різних популяціях. Є ще один серйозний аргумент на користь широкого використання фенів на практиці вивчення популяцій. Як правило, кожна неметрична ознака контролюється більш ніж 10-20 генами.

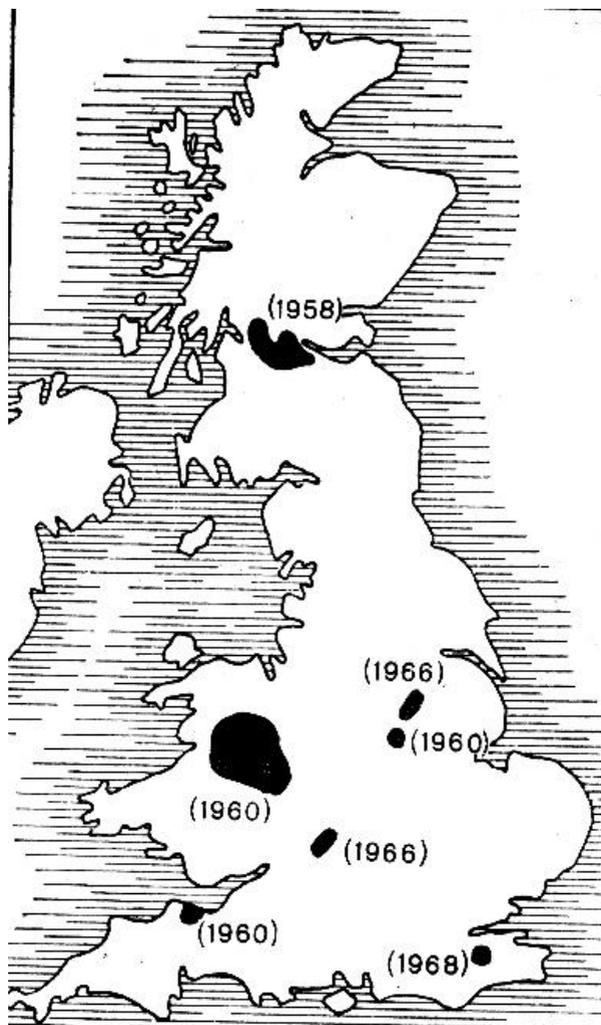


Рис. 31.10. Поширення популяцій сірого щура *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769), не чутливих до зоокумарину (варфарину) в Великобританії. До 70-тих років вся країна знову була заселена щурами, що поширились з вказаних вогнищ (Drummond D., 1970).

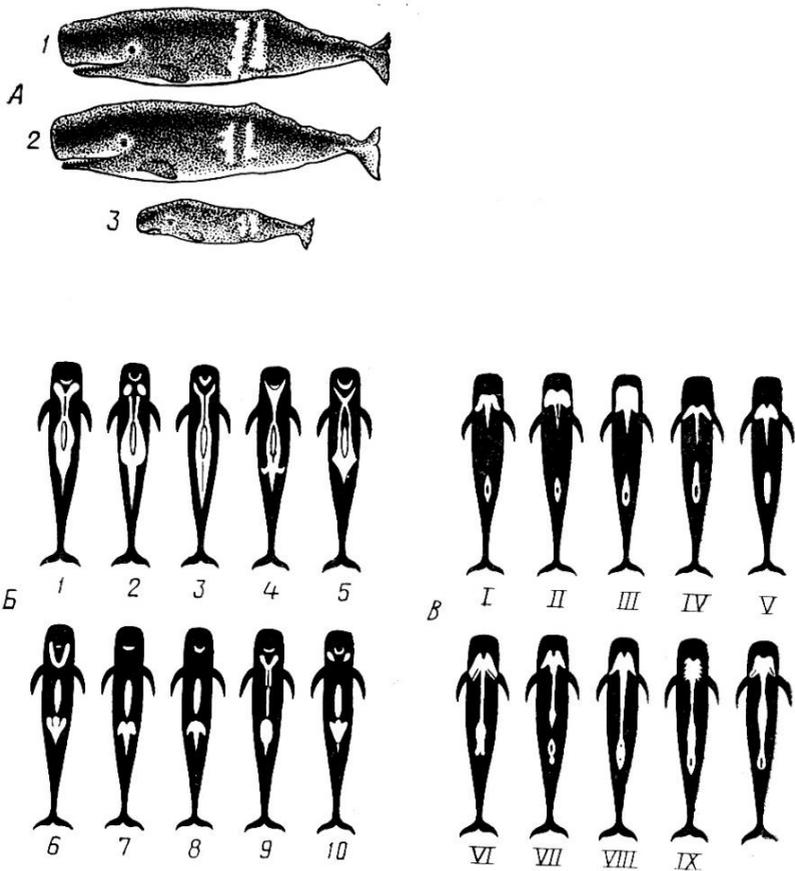


Рис. 32.10. Фени сімейного масштабу в китоподібних (Еванс В., 1983). А – подвійна поперечна смуга в кашалота (1, 2 – дорослі самки з одного гарему, 3 – передродовий ембріон однієї з них). Б – забарвлення спини кількох гринд *Globiоserphala* з двох груп тварин, яких виявили в кількох кілометрах одні від одної біля Каліфорнійського узбережжя (1-5 та 6-10). В – I-V – особливості нижньої поверхні тіла

гринд з популяції Північної Атлантики, VI-X – Північної Пацифіки.

Часто ці гени (локуси) знаходяться в різних частинах геному. Таким чином, якщо ми включаємо в дослідження кілька сотень фенів (що цілком можливо), то маємо можливість отримати інформацію про дію кількох тисяч локусів – суттєвої частини геному вищих тварин. Оскільки число ознак фенотипу практично нескінченно, а число генів у кожного виду має кінцевий характер, в майбутньому, при розвитку фенетичних методів аналізу фенотипу, завжди можна буде знайти фени, що маркують будь-який ген.

10. 1. Застосування фенів для оцінки біорізноманіття популяцій.

Є фени, що своєю присутністю маркують окремих особин і найдрібніші з можливих природних груп – нащадки однієї пари батьків. Таким сімейним феном, наприклад, ви́п'яченість губи в Габсбургів. По сполученню і формі окремих плям на голові, горлі і череві можна відрізнити окремих ласок *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766, по розташуванню вібрис на морді можна навіть здалеку в природі впізнавати окремих левів *Panthera leo* (Linnaeus, 1758). Є приклади сімейних фенів у китоподібних. Отже, найдрібніші, індивідуально специфічні, рідкісні варіації певних ознак дають в руки дослідника фени сімейного порядку.

У будь-яких достатньо широких дослідженнях можна виявити і фени великого масштабу. У тварин це будуть фени, що маркують деми. Рідкісні фени, з одного боку, дозволяють розрізнити певні дрібні групи особин всередині популяції, а з іншого боку – дуже крупні групи. Наприклад, фен повного меланізму виявлений у кількох особин прудкої ящірки *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) на Калбінському Алтаї і в

околицях Барнаулу. Цей фен одночасно дозволяє розрізнити деми і всю велику групу алтайських популяцій виду.

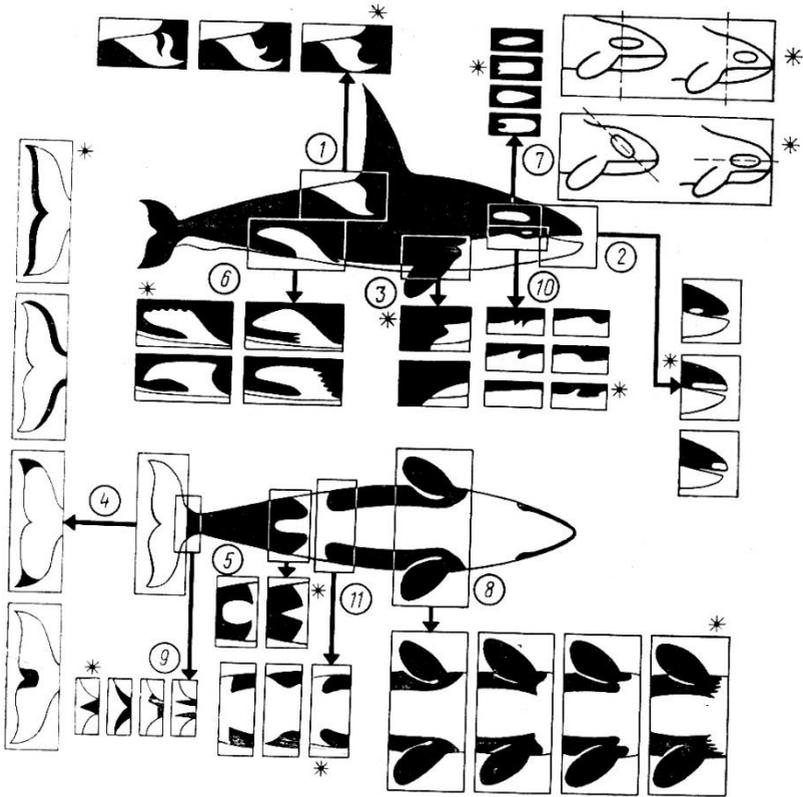


Рис. 33.10. Дискретні варіації забарвлення косатки *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758) (Еванс В., 1983). В кожній ознаці (1 – 11) зірочкою позначені варіації, по яким виявлені популяційні відмінності.

Фени, що зустрічаються з середньою або високою частотою, придатні лише для порівняння груп популяцій. Це «робота» фенів у просторі. Інша область застосування фенів

– аналіз динаміки фенотипічного складу популяцій в часі, при тривалому вивченню однієї і тієї ж сукупності особин протягом багатьох поколінь. Навіть на палеонтологічному матеріалі фени можуть характеризувати окремі невеликі гілки дерева життя (Саричьова Т. Г., 1973).

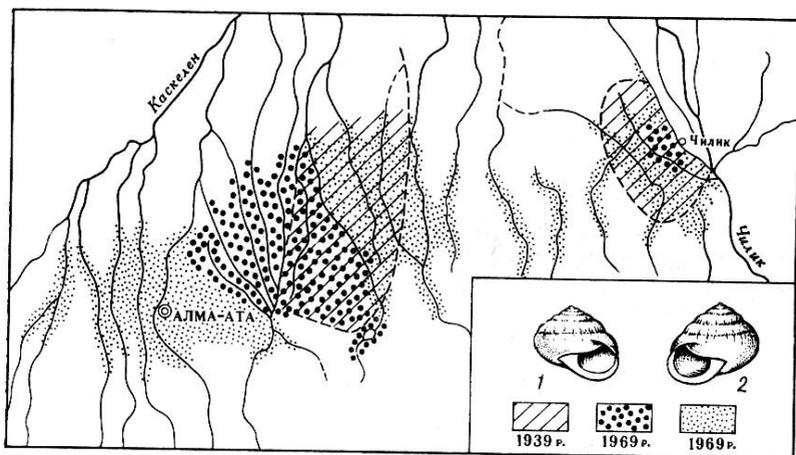


Рис. 34.10. Поширення право- (1) і лівозакручених (2) форм наземного молюска *Fruticicola lanzi* (Müller, 1774) і зміни ареалу лівозакрученої форми в Заїлійському Алатау з 1939 по 1969 р. (Валецький А. В., 1969).

Існують два головних напрямки фенетичних досліджень: вивчення структури і динаміки окремих генофондів і вивчення генофондів в просторі (феногеографія). Основні завдання, які вирішуються при популяційно-фенетичному підході, в значній ступені є спільними для всієї популяційної біології:

- 1) вивчення внутрішньо популяційної структури шляхом виділення фенетично відмінних груп особин (такі дослідження можна проводити як в статиці, так і динаміці, наприклад, в трьох поколіннях);

- 2) виділення границь між популяціями по різкому стійкому (протягом ряду поколінь) перепаду частот фенів;
- 3) виділення груп схожих популяцій шляхом співставлення популяційних генофондів по більшому числу ознак;
- 4) визначення напрямку і тиску природного добору, ізоляції, хвиль чисельності, мутаційного процесу і генетичної комбінаторики шляхом обліку і аналізу розподілу частот окремих фенів в просторі і часі в різних віково-статевих, екологічних і просторових групах;
- 5) реконструкція мікрофілогенезу (відновлення історії становлення окремих популяцій і цілих груп популяцій) шляхом аналізу спорідненості і відмінностей популяцій по групах ознак, в поєднанні з аналізом становлення сучасних фізико-географічних характеристик регіонів.

Виділення фенів. У генетиці для аналізу тої чи іншої ознаки достатньо схрестити пару особин і по характеру розподілу ознак серед нащадків (протягом ряду поколінь) точно визначити особливості успадкування будь-якої ознаки. Для фенетичного аналізу необхідно значне число особин. Без них дослідник не може скласти повне уявлення про існуючому в природі спектрі дискретних варіацій, серед яких і доводиться шукати фени.

Досвід, накопичений при дослідженні фенів у різних групах тварин і рослин, дозволяє запропонувати наступний шлях виділення фенів на матеріалі природних популяцій:

1. Співставлення спостережень при дослідженні мінливості по окремим комплексам ознак або властивостей (забарвленню, малюнках, формі окремих частин тіла, варіантам будови окремих органів і систем і т. д.)
2. Виділення серед них ознак, явно підпадаючих під дію вікових та статевих змін. Звичайна такі ознаки не включаються в фенетичні дослідження на тваринах, хоча можуть бути з успіхом використані при вивченні популяцій рослин.

3. Виділення в загальній мінливості ознак і властивостей дискретних характеристик, їх аналіз на подальшу ділимість (дроблення, розділення). Уявимо собі, що вивчаються такі особливості забарвлення, як малюнок і колір. Дискретність в мінливості треба шукати саме в кольоровій гаммі, а не в мікроскопічно визначених характеристиках пігменту або мікроскульптурі поверхні органу, що викликає кольорові ефекти (як у лускокрилих). Аналогічно, було б неправильно звести малюнок забарвлення (смуги, плями на окремих ділянках тіла і т. д.) до вивчення, наприклад, гістології шкіряного покриву. І в тому і в іншому випадку дослідник втратить якість групи ознак яка вивчається і перейде до вивчення іншої групи.
4. Аналіз даних по генетиці філогенетично близьких форм. Щоб проаналізувати забарвлення рудої полівки, потрібно познайомитись з роботами по генетиці забарвлення інших гризунів (домова миша, шур і т. д.) Виходячи з правила гомологічних рядів спадкової мінливості, можна вважати, що загальні закономірності забарвлення ссавців будуть в чомусь суттєво спільними. Так, за колір покривів у ссавців несуть відповідальність шість основних, схожих навіть у різних рядів ссавців генів, а за малюнок – ще кілька генів. Звичайно, в кожного виду кілька основних генів можуть доповнюватись іншими і їх дія може в різній степені модифікуватись навіть в різних популяціях.
5. Аналіз посередніх даних про характер дослідження окремих ознак у даного виду (вираженість ознаки в батьків, в одному приплоді, групи сімей і т. п.)
6. Перевірка правильності виділення фенів на природному матеріалі. Правильно виділені фени на достатньо різноманітному матеріалі з природних популяцій обов'язково покажуть або певні тенденції в поширенні їх

межах ареалу популяції і груп популяцій, або певні тенденції змін в часі.

Для вирішення порівняно простих питань популяційного дослідження іноді буває достатньо всього одного фену. Наприклад, в тих випадках, коли фен в одній популяції присутній в високій концентрації, а в іншій – відсутній або присутній у мізерній концентрації. В цих випадках вже можна зробити обґрунтування про існування границь між досліджуваними сукупностями особин.

Аналіз більш успішних випадків використання фенетичних методів показує, що для надійної і повної характеристики всього діапазону просторової мінливості (від виділення окремих сімей до виділення підвидів) потрібно враховувати десятки (а то і сотні) ознак. Не треба боятися втратити багато часу на виділення фенів. Важко виділяти дискретні ознаки в групі, яка раніше не вивчалась з цією метою. В групах, де проведені такі дослідження, ситуація складається протилежна. Якщо по якомусь виду вже зібраний фенетичний матеріал (іншими дослідниками, в інших районах і в інший час) і створений **каталог фенів**, то кожна наступна робота виявляється здатною привести до все більш цікавих і глибоких висновків. Виникає повна аналогія з викладанням картини з мозаїки: після додавання одного-двох елементів частинки, що здавались раніше розсипаними в безладі складаються в загальну осмислену картину, проявляються все більш складні візерунки і малюнки.

Прикладом досліджень, що безпосередньо стосуються фенетики є дослідження лівозакрученості мушель у легеневиx молюсків *Fruticicola lantzi* (Müller, 1774) в передгір'ях Заїлійською Алатау. Лівозакрученість – типовий фен, що має у всіх інших вивчених видів молюсків моногенну основу. Поширеність цього фену в популяціях молюсків Середньої Азії початково вивчена в кінці 30-тих

років, повторно – в кінці 60-тих років ХХ століття. Виявилось, що в одній групі популяцій територія, яка була зайнята особами з цим феном, набагато скоротилась, а в іншій – зсунулась на кілька десятків кілометрів (рис. 24.10). Кожне нове дослідження цього цікавого природного досліду буде все більш простим і в той же час інформативним, дозволяючи вияснити динаміку генетичного складу популяцій.

Фени різних живих організмів. Великий науковий інтерес являє собою оцінка сумарного, безсумнівно, мінімального числа дискретних варіацій різних ознак і властивостей в деяких групах, які вже реально використовуються у популяційних та фенетичних дослідженнях: для ссавців – кілька тисяч (переважно морфологічних; крім того, для людини відомо біля 4000 спадкових варіацій, лише половина з яких відноситься до морфологічних); для рептилій – кілька сотень, в основному таких, що стосуються фолідозу (лускатості); для амфібій – кілька десятків, в основному таких, що стосуються забарвлення; для риб – кілька сотень, що відносяться до будови скелету, забарвлення; для комах – кілька тисяч, в основному морфологічних – забарвлення, жилкування і т. д.; для хвойних – біля 300, що стосуються будови пилку, голок, шишок, деревини; для пшениці – біля 1600 (число мутантних форм).

Число ознак, що відповідають визначенню фена, швидко збільшується в будь-якій групі, яка стає об'єктом фенетичних досліджень. Показово в цьому плані становище з вивченням мінливості жувальної поверхні зубного ряду в мишовидних гризунів. У 1933 році Цімерман К. вперше виділив в будові цієї структури одну дискретну спадкову варіацію; у 60-тих роках систематики виділяли вже кілька десятків варіацій; зараз виділяють не менше 500 варіацій, і це число постійно зростає. Те саме відноситься і до

черепних ознак в цілому. Беррі Р. та Сірл А. в 1963 році у своїй фундаментальній праці по вивченню неметричних варіацій черепа гризунів описали кілька десятків дискретних варіацій, у пізніших фенетичних роботах на черепі гризунів виділяють більше тисячі таких варіацій (Герасименко О. Г., 1984).

У будь-якому виді тварин і рослин можна шукати і знаходити десятки і сотні дискретних варіацій і використовувати їх при вивченні природних популяцій.

11. Біорізноманіття онтогенетичної структури популяцій.

Суть онтогенетичного підходу до вивчення популяцій полягає у використанні особливостей індивідуального розвитку (тобто будь-яких особливостей росту і розвитку особин) для характеристики популяцій, що досліджуються. Хоча дані такого роду звичайні в спеціальних дослідженнях але узагальнюючих робіт у цій області немає і самі терміни популяційна біологія розвитку та популяційна ембріологія, популяційна онтогенетика незвичні для переважної більшості дослідників.

Різні популяції можуть відрізнятися по характеру росту особин. Так, порівнювались особливості росту ігуани *Sceloporus undulatus* (Bosc & Daudin, 1801) (Bosc & Daudin, 1801) у популяціях штатів Колорадо, Техас, Огайо, Юта (роботи Tinkle D., Ballinger R., 1972). Як видно на рис. 32 характер росту в популяціях Техасу суттєво відрізняється від інших (серед яких також є деякі статистично достовірні відмінності): тут ігуани досягають розмірів, характерних для статевозрілих ящірок, вже на 3-тньому місяці життя, тоді як в інших популяціях – лише на 9 - 11 місяцях життя.

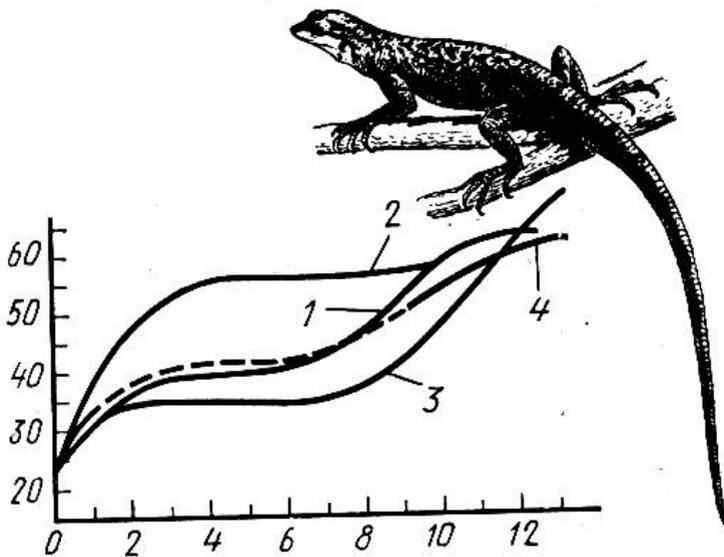


Рис. 35.10. Характер росту ігуан *Sceloporus undulatus* (Bosc & Daudin, 1801) у чотирьох популяціях З'єднаних Стейтів Америки (по Tinkle C., Ballinger R., 1972). 1 – Юта, 2 – Тексес, 3 – Огайо, 4 – Колорадо. По вертикалі – довжина тіла у мм, по горизонталі – вік у місяцях.

Будь-яке детальне популяційне дослідження, що включає порівняння кількох популяцій або детальний внутрішньопопуляційний аналіз крупних груп особин, виявляє суттєві відмінності у віковій структурі різних груп особин. Досліджувалась популяція малоазійських жаб, що мешкають в районі невеликого озера в середній течії річки Черек (Північний Кавказ). Виявилось, що на деяких нерестилищах віковий склад жаб цього виду суттєво відрізняється (табл. 9.10).

Таблиця 9.10. Вікова структура окремих внутрішньопопуляційних груп малоазійської жаби *Rana macroscymis* Boulenger, 1885 (Іценко В. Г., Щупак Е. Л., 1975).

Нерестилище	Вікова група, % особин				n
	I	II	III	IV	
1+2	8,7	62,4	26,2	2,7	332
4	4,4	34,8	54,1	6,6	184
5	4,2	44,0	47,6	4,2	191
6	5,2	32,7	57,5	4,4	226
7	3,6	28,6	59,8	7,9	356

Відмінності існують не тільки в швидкості росту між окремими популяціями, але і між різними поколіннями однієї популяції.

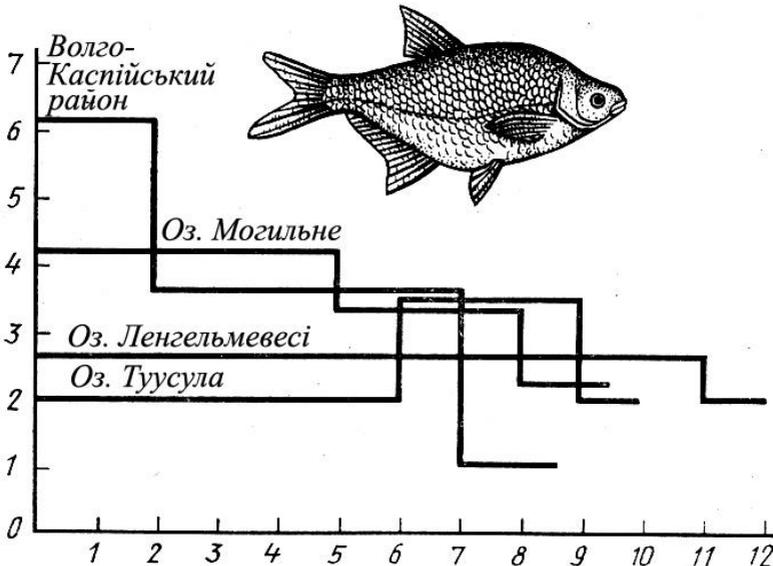


Рис. 36.10. Відмінності в характеристиках росту ліща *Abramis brama* Linnaeus, 1758 з різних популяцій

(Нікольський Г. В., Васнецов В. В., 1974). По вертикалі – характеристика росту, по горизонталі – вік у роках.

Відмінності між популяціями по онтогенетичним показникам характерні і для багатьох вивчених в цьому відношенні популяцій ссавців. Так, наприклад, популяції багатьох ссавців відрізняються по характеристикам росту, що відображається в характері слоїстості зубів (рис. 34.10). Дані, отримані в результаті вивчення популяцій прудкої ящірки *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758), свідчать про суттєві відмінності по тривалості інкубаційного періоду в різних популяціях цього виду (Яблоков А. В., 1982).

По швидкості росту, показнику алометрії, константам та іншим показникам росту суттєво відрізняються не тільки близькі види, але і різні популяції низки видів хребетних.

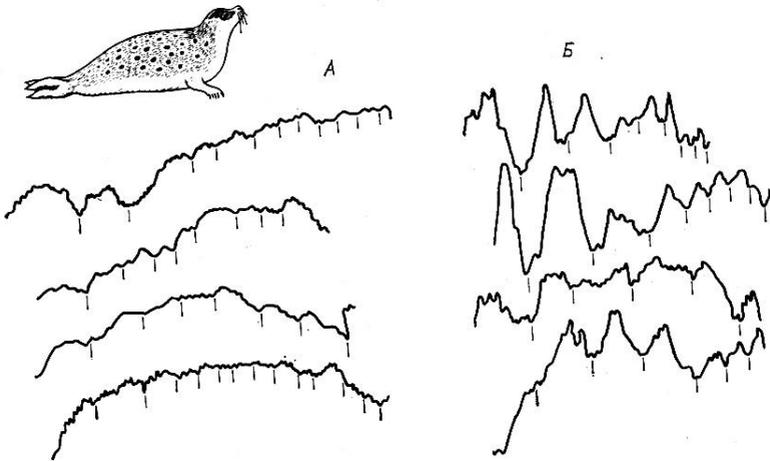


Рис. 37.10. Відмінності в характері слоїстості дентину зубів кільчастої нерпи *Pusa hispida* (Schreber, 1775) з різних популяцій (Клевезаль Г. А.) А – Атлантика, Б – Охотське

море. Криві відображають суттєво відмінний в цих популяціях характер росту особин.

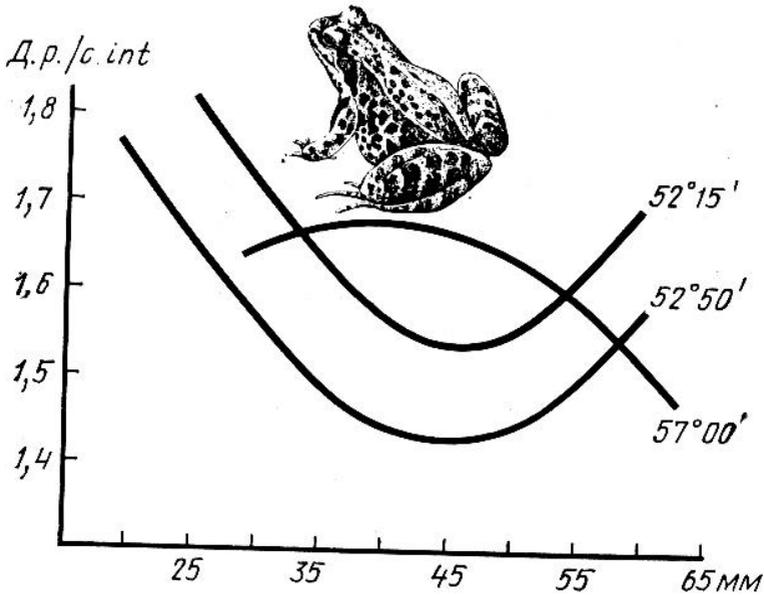


Рис. 38.10. Вікові зміни відносної висоти п'яткового горбика *Rana arvalis* (Nilsson, 1842) та *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 в різних популяціях на Уралі (Шварц С. С., 1980).

Для низки видів відомі відмінності між популяціями по швидкості статевого дозрівання і участі в розмноженні неотенічних особин. Це спостерігається, наприклад, у деяких хвостатих амфібій. Для деяких видів американських саламандр і європейських тритонів відомі популяції, повністю або в основному неотенічні, але є і популяції, де частка неотенічних тварин невелика і коливається в різних поколіннях.

Приповільнення росту і прискорення дозрівання у деяких риб виражається в утворенні так званих «важкорослих», а також «карликових» популяцій низки видів лососевих – з родів *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Salvelinus*, корюшкових – *Osmerus*, *Hypomesis*, карпових та ін. риб. У деяких популяціях карликові особини існують як звичайний додатковий компонент, різко ускладнюючи картину вікової структури популяції. Не виключено, що «важкорослі» і карликові форми можуть бути виявлені і в інших групах тварин (відомо їх наявність в популяціях багатьох видів рослин).

Таблиця 10.10. Темп дозрівання різних поколінь північнокаспійської популяції ліща *Abramis brama* Linnaeus, 1758 (Нікольський Г. В., 1974).

Рік народження	Відсоток риб, що дозрівають в даному віці, роки				
	3	4	5	6	7
1939	30,3	52,5	10,4	6,9	0
1941	18,5	49,7	23,9	5,6	1,3
1942	3,0	64,0	17,2	16,4	1,5
1944	3,8	57,0	39,2	0	0
1946	7,4	63,2	23,8	5,6	0

Для всіх добре вивчених видів широко поширених комах виявилось характерним різний характер росту в різних популяціях. Так, наприклад, в одних популяціях личиночна стадія розвитку бабки *Sympetrum danae* (Sulzer, 1776) може тривати два роки, в інших – один або три. Різна вікова структура популяцій виникає всередині виду при відмінностях між популяціями в характері формування зимової діапаузи. Так, наприклад, синя м'ясна муха *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1830 в районах, де

зимові температури перевищують + 10°C, зимує на стадії імаго і розвивається без діпаузи. У більш холодних ділянках ареалу зимують також і передлялечки у стані діпаузи (Віноградова Є. Б., 1980). У південних популяціях яблуневої плоджерки *Laspeyresia pomonella* Linnaeus, 1758, малярійного комара *Anopheles maculipennis* Meigen, 1818 та низки інших видів, навпаки, зимова діпауза виражена краще, ніж в північних (вона дозволяє успішно переносити тимчасові потепління зимою).

Описані онтогенетичні підходи до вивчення популяцій можна назвати класичними. У середині 70-тих років виник і на сьогодні швидко поширюється ще один перспективний підхід в цій області. Мова йде про **характеристику стабільності індивідуального розвитку**, що визначається по траплянні фенотипових варіацій і показнику асиметрії (Захаров В. М., 1987).

На тривалість ембріонального розвитку, вік настання статевої зрілості, стабільність розвитку та інші особливості індивідуального розвитку виявляють величезний вплив умови існування. Іншими словами, практично всі показники індивідуального розвитку мають широку норму реакції, тому їх важко використовувати в якості маркерів генетичної структури окремих популяцій. З іншого боку, такі загальні показники можуть (по причині широкої норми реакції) бути добрими інтегрованими показниками для якихось загальних умов, в яких знаходяться популяції, що досліджуються.

Умови розвитку можуть викликати дуже значні зміни фенотипу тварин – це достатньо тривіальний висновок, у поєднанні з тим фактом, що добір завжди йде по фенотипам, показує важливість онтогенетичного підходу для вивчення популяцій, визначення діапазону норми реакції, а значить, і для в'яснення можливостей і умов застосування будь-яких ознак-маркерів генотипової структури популяцій.

12. Біорізноманіття етологічної структури популяцій.

Число робіт в області популяційної етології доволі велике. Є і фундаментальні огляди, що охоплюють етологічні популяційні підходи (Wilson E., 1975; Панов Є. Н., 1983).

Сформувались два основних напрямки, які реалізуються при етологічному дослідженні популяцій:

- 1) порівняння особливостей поведінки особин різних популяцій та їх груп;
- 2) вивчення індивідуальних (внутрішньопопуляційних) особливостей поведінки.

Традиційно птахи є одним з найпопулярніших об'єктів етологічних популяційних досліджень. При цьому, як правило, дослідників приваблює порівняно проста методика дослідження поведінки птахів по особливостям співу у гніздовий сезон. Ще в роботах орнітологів ХІХ століття були відмічені пісенні діалекти (по суті – популяційні характеристики) для багатьох співочих птахів Європи. Але першою сучасною роботою в цій області виявились дослідження географічної мінливості пісні *Fringilla coelebs* (Linnaeus, 1758), які були виконані Промтомим А. Н. (1930). На основі виділення окремих елементів складової пісні цей дослідник показав існування достовірних відмінностей між двома географічними групами цього виду птахів (з околиць Москви та з Уралу) як по числу колін так і по числу складів пісні. У 70-тих роках ХХ століття в зв'язку з розвитком акустичної техніки запису і аналізу фонограм такі дослідження стали чисельними.

Гірський білошапковий горобець *Zonotrichia leucophrys* (Forster, 1772) виявився об'єктом досліджень кількох груп вчених ЗСА і на прикладі цього виду можна продемонструвати можливості етологічного підходу для дослідження популяцій.

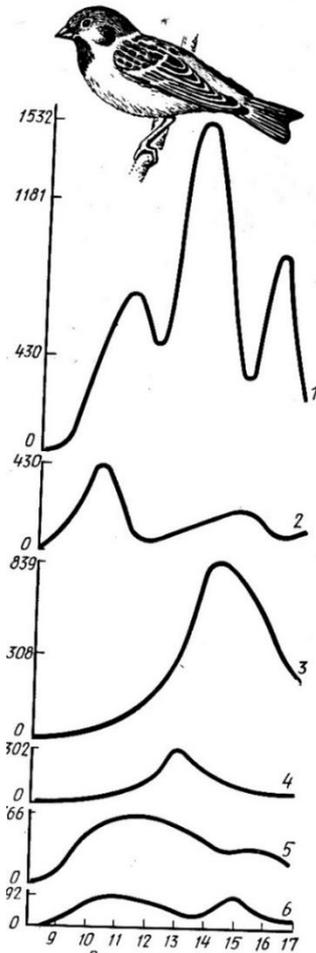


Рис. 39.10. Біорізноманіття ритмів денної активності польових горобців *Passer montanus* (Linnaeus, 1758) з різних популяцій (Носкова Г. А., 1981). 1 – Якутія (Саха), 2 – С.-Петербурх, 3 – Катеринбург, 4 – Алма-ата, 5 – Пржевальськ, 6 – Сабірабад. По вертикалі – число стрибків особини, по горизонталі – час доби, год.

У горах С'єрра-Невада на відстані 512 км були вивчені 14 окремих груп особин цього виду, що розмножувались, для яких було виявлено 5 акустичних пісенних діалектів (Orejuela J., Morton M., 1975). Пісенні діалекти виявились відмінними і для двох груп птахів з поясу чаппаралю Центральної Каліфорнії, розділені більш ніж 70 км по прямій (Baker V., 1974) і в 9 місцевостях Аляски (Peyton L., DeWolf B., 1968). Не дивлячись на те, що кожна птаха має свою індивідуальну пісню, можна виділити дрібні групи особин, що мають схожі пісні. Ця схожість зв'язана зі ступенем ізоляції і залежить від щільності і величини груп з високою щільністю. Виявилось також, що найбільші варіації пісень були характерні для периферійних груп.

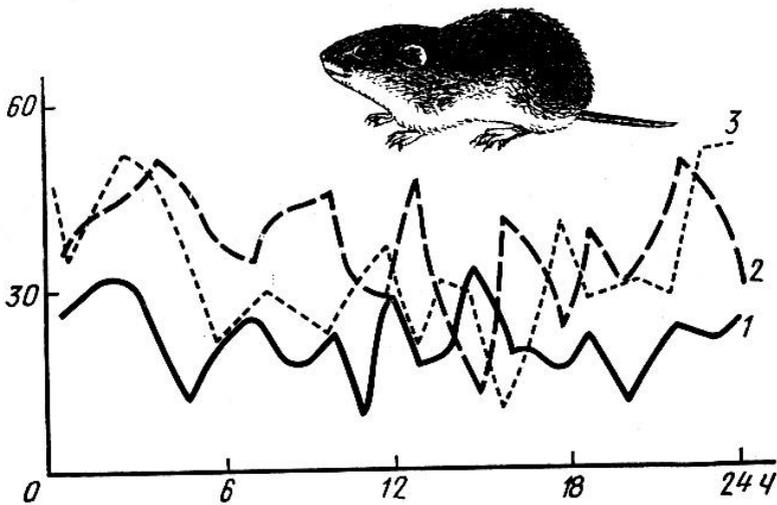


Рис. 40.10. Добова активність полівок *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) з трьох західно-сибірських популяцій (Єрдаков Л. Н., 1984). 1 – заплава середньої течії р. Об. 2 – корінний берег середньої течії р. Об. 3 – північна Бараба.

Дорослі самці, середина червня. По вертикалі – час активності, хв., по горизонталі – час доби.

Індивідуалізація пісень виявилась настільки значною, що дозволила дослідникам прослідкувати переміщення окремих птахів на шляхах їх міграції і на зимівлях (DeWolf B., 1974). Розділення на пісенні діалекти було підтверджено існуванням відмінностей між такими групами по частотам біохімічних електроморф (Baker V., 1975; Nottebohm F., Selender R., 1972).

Аналогічні дані по розділенню видового населення на пісенні діалекти давно відомі для деяких комах (Barber H., 1951), а також для безхвостих амфібій (Capranica R., 1973), для китоподібних, і судячи по всьому є правилом загальним.

Є багато робіт, в яких описані відмінності в інших особливостях поведінки тварин з різних популяцій. Були досліджені характеристики добової активності польового горобця *Passer montanus* (Linnaeus, 1758) з різних географічних віддалених популяцій, характер руху голови при зустрічі ігуан *Uta stansburiana* Baird & Girard, 1852 з восьми різних популяцій південного заходу ЗСА. Було продемонстровано чіткі відмінності між популяціями по цих параметрах.

Цікаві дані отримані при використанні етологічного підходу в випадку вивчення активності живих організмів. Було досліджено характер активності полівок *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) з трьох популяцій Західного Сибіру. Було продемонстровано, що для кожної популяції властивий загальний рівень активності і його розподіл протягом доби. Суттєві відмінності по активності виявлені і в інших видів полівок: *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758), *Microtus gregalis* (Pallas, 1779) (= *Stenocranius gregalis* (Pallas, 1779)), *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761), *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) (= *Myodes glareolus* (Schreber, 1780)),

Clethrionomys rutilus (Pallas, 1779), а також для мишей *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), *Micromys minutus* (Pallas, 1771), *Sicista betulina* Pallas, 1779 (Єрдаков Л. Н., 1984).

Значне число робіт було виконано по вивченню етологічної структури популяцій: при характеристиці особин, що складають окремі дрібні групи (сім'ї, деми), при порівнянні поведінкових особливостей тварин різних вікостатевих груп, груп особин на різних стадіях динаміки чисельності популяції, мігруючих та осілих особин та ін.

Важко переоцінити роль етологічного підходу при вивченні однієї з фундаментальних генетичних характеристик популяції – системи схрещування особин. Відомо, що дорослі самці горностаю *Mustela erminea* Linnaeus, 1758 запліднюють новонароджених ще сліпих самок прямо в гнізді, але невідомо, чи характерне таке явище для всіх популяцій (чи тільки для окремих в період різкого зниження чисельності). Виявилось, що в період низької чисельності в низці популяцій полівки *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761) синхронно розмножуються по декілька самок в одному гнізді, тоді як в періоди високої чисельності самки розмножуються завжди поодинокі (Воузе Ch., Воузе J., 1985). Без накопичення подібного роду етолого-екологічних характеристик для різних популяцій важко скласти істинну картину генетичної структури в цілому.

У всіх досліджених випадках виявилась величезна етологічна різноякісність груп, як правило пов'язана з екологічною різноякісністю, а також особливостями фізіології, генетики, а іноді навіть маркується певними морфологічними ознаками. Виявилось, наприклад, що в одній з популяцій водяного щура *Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758) з Західного Сибіру агресивний ранг та ієрархічне положення в групі були корельовано із забарвленням тварин. Були виявлені відмінності в

агресивності особин різних віково-статевих груп водяного щура на різних фазах чисельності популяції. Число агресивних контактів, які добре маркуються наявністю ран, прямо зв'язано з чисельністю популяції: воно максимальне в період піку і різко знижується в період спаду чисельності.

13. Біорізноманіття розмірів популяцій.

Визначення величини популяції – як по числу особин, що складають популяцію, так і по простору, що вона займає, - важливий момент будь-якого популяційного дослідження. Без цього важко уявити собі популяційні параметри і характеристики популяції як цілісної системи.

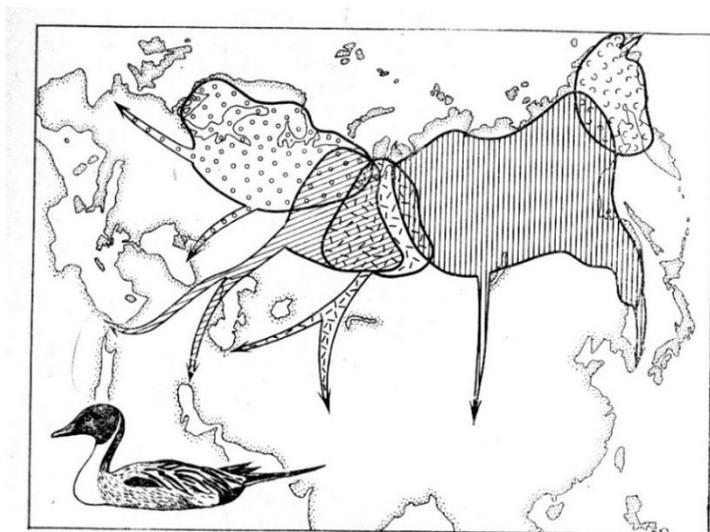


Рис. 41.10. Гніздові ареали, пролітні шляхи і місця зимівель п'яти євразійських популяцій шилохвіста *Anas acuta* Linnaeus, 1758 (Шеварьова Т. В., 1968).

Щодо багатьох крупних тварин і декоративних рослин сучасний антропогенний прес зробив дуже складним, інколи неможливим, виділення природних популяційних груп (у тому числі із-за фрагментації природного ареалу). Тому не випадково чисельні приклади популяцій стосуються видів, що живуть «у тіні» людини, не особливо відволікаючих увагу цієї істоти від «трудів праведних».

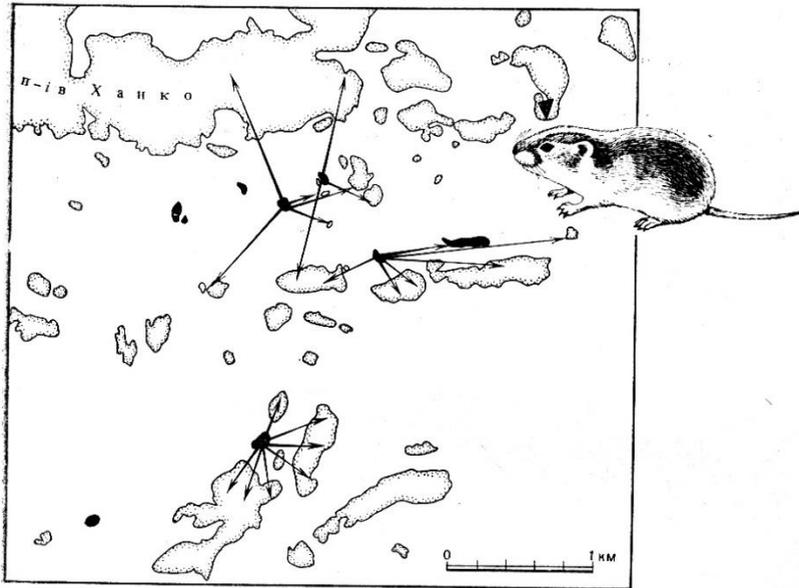


Рис. 42.10. Зустрічі особин *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761), що мічені на трьох островах архіпелагу Твармінн (Pоккі J., 1981).

Величина і структура ареалу популяції у значній мірі пов'язані з рівнем рухомості особин. Можливо, що саме для видів, особини яких все життя проводять на території площею декілька квадратних метрів (як, наприклад, деякі

види наземних молюсків), величина ареалу популяції не буде перевищувати кількох гектарів. Для таких видів, як, наприклад, чирок-свистун *Anas crecca* Linnaeus, 1758, особини якого, мічені пташенятами в старій добрій Англії, знайдені на гніздуванні у північно-східній Європі; територія, що займає окрема популяція, охоплює тисячі квадратних кілометрів. Але для визначення величини популяції мають значення не будь-які переміщення особин.

Наприклад, відомо, що мігруючі птахи і такі ссавці, як рукокрилі і китоподібні, під час сезонних міграцій долають відстань у декілька тисяч кілометрів. Наприклад, сірі кити *Eschrichtius robustus* Lilljeborg, 1861 щорічно можуть зустрічатися на просторі у декілька тисяч кілометрів від Каліфорнійської затоки до Чукотського моря. Але всі вони розмножуються нині у декількох лагунах Каліфорнійського півострова на площі всього кількох десятків квадратних кілометрів.

Аналогічні приклади відомі майже для всіх груп мігруючих на далекі відстані хребетних. Деякі кажани, не дивлячись на їх відліт на зимівлю на сотні і тисячі кілометрів, щорічно розмножуються в радіусі не більше кількох кілометрів від місця народження. Тому, не дивлячись на популяційних ареал, слід мати на увазі **репродукційний ареал** – простір, на якому відбувається розмноження особин даної популяції (в багатьох видів можна виділяти ще **трофічний ареал** та **шляхи міграції**).

Популяція як природно-історична система є багатомірною і тому числі – обов'язково – видовженою в часі. Тому традиційно визначена одноразова чисельність популяції виявляється не більше ніж миттєвим зрізом, що дає іноді дуже неповне уявлення про істинну – в історичному масштабі – величину популяції. Деяким виходом з такого становища є визначення **ефективної величини популяції** (N_e), але це показник, що відноситься

тільки до особин, що розмножуються, але не достатній у випадку бажання отримати повну біоценотипovu (екосистемну, екологічну) оцінку величини популяції.

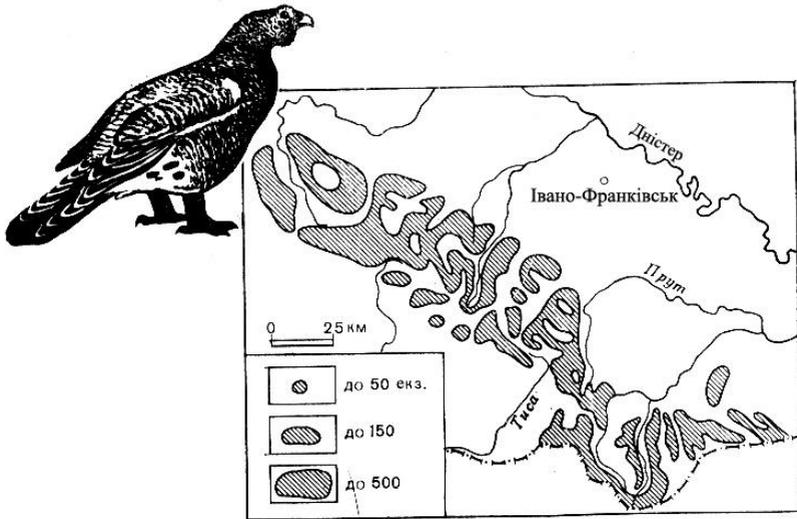


Рис. 43.10. Розподіл *Tetrao urogallus* Linnaeus, 1758 в Українських Карпатах у 1961 – 1968 рр. (Владишевський Д. В., 1974).

13.1. Фактори, що впливають на величину популяції

На величину популяції (чисельність і репродуктивний ареал) впливають багато різних факторів. Коли говорять про величину популяційного ареалу, часто мають на увазі простір, що займає популяція в цілому. Але спостереження показують, що навіть всередині найчисельніших популяцій населений простір (той, де особини колись бувають) завжди складають лише частину ареалу. Так, на території, що займає популяція ящірки прудкої *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) на Західному Алтаї, ненаселена територія складала в одному випадку 38% і в іншому випадку – 47% всієї

популяційної території (Баранов А. С., 1977). В ареалі популяцій піщанки Виноградова *Meriones vinogradovi* (Нертнер, 1931) площа поселень піщанок займає (у період депресії чисельності) лише 3% (Ейгеліс Ю. К., 1983).

Діапазон коливань чисельності. Завдяки праці Четверікова С. С. (1905), стало яким еволюційне значення **хвиль чисельності** та їх всезагальність у живій природі. Не існує видів у живій природі, чисельність яких лишалась би постійною протягом помітного періоду часу. Загалом ясно, що чисельність залежить, по-перше, від коливань зовнішніх факторів по відношенню до популяції – як абіотичних так і біотичних.

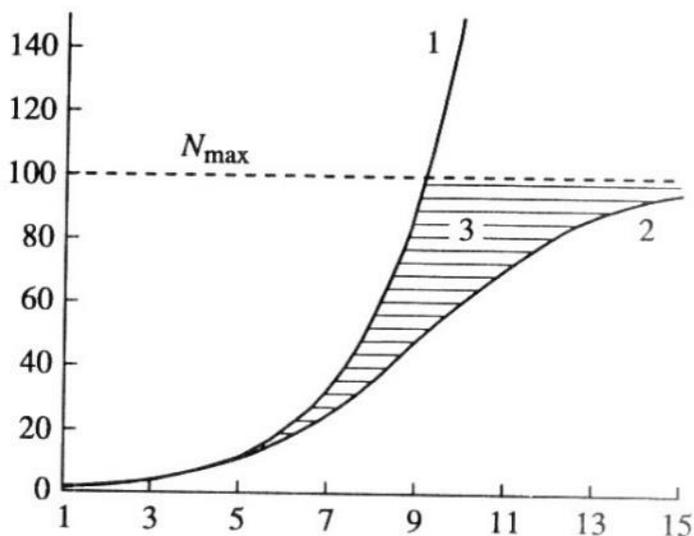


Рис. 44.10. Експоненційна (1) та логістична (2) моделі росту популяції. 3 – опірність середовища. Параметри моделей: $N_0 = 1$; $N_{\max} = 100$; $r = 0,5$.

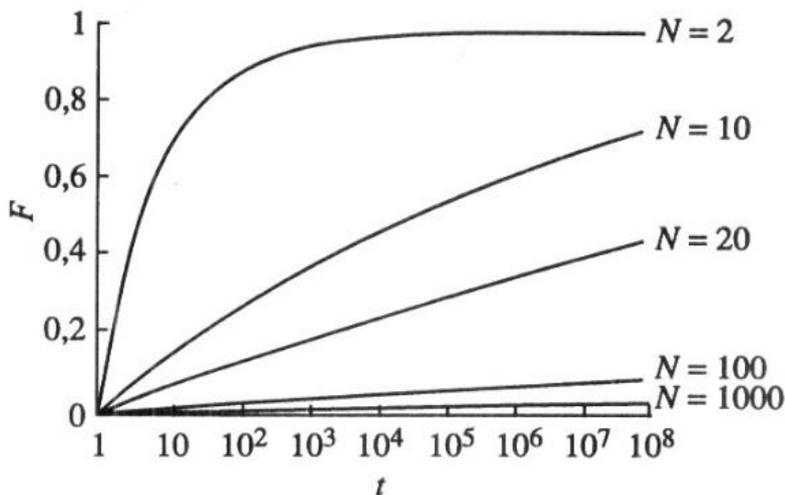


Рис. 45.10. Залежність коефіцієнту інбридингу F від розміру популяції t при різній чисельності особин N в межах однієї ділянки ареалу. Величина t визначає в скільки разів чисельність популяції більша розмірів радіусу вільного схрещування.

По-друге, для коливання чисельності величезну роль відіграють фактори, що пов'язані з характеристикою самої популяції, наприклад, щільність особин (відносна чисельність особин в просторі). Ці внутрішні фактори можуть вести до виникнення авторегулюючих коливань у популяції як організованій системі (Лобашов М. Є., 1970; Barbault R., 1977). Коливання чисельності популяцій є не тільки «вимушеним», але і необхідним елементом підтримки еволюційної структури популяції.

Розмах коливань чисельності окремих популяцій може бути значним. Відомі приклади коливання чисельності

популяцій травневих хрущів *Melolonta hippocastani* Fabricius, 1801 в 1 000 000 разів (вже тому чисельність популяції у цього виду не може бути меншою кількох мільйонів особин).

Є чисельні дані про діапазон коливань чисельності популяцій у деяких групах тварин:

Твердокрилі	X 10 000 000
Лусоккрилі, двокрилі, сардина, пеламіда	X 1 000
Гризуни	X 500
Кролики	X 100
Сельдеві, тріскові, зайці, білки	X 50
Горностай	X 35
Копитні, примати, хижі, хом'яки, осетрові, камбалові	X 10

Мова йде про коливання чисельності дорослих особин, тобто про відносні чисельність різних поколінь (генерацій). Постійні і значні коливання між чисельністю дорослих особин і чисельністю їх нащадків, які відображають «тиск життя», прямо пов'язані з інтенсивністю природного добору і можуть не мати прямого відношення до величини популяції.

Зрозуміло, що величина популяцій у тих гризунів, чисельність яких коливається у 500 разів, не може бути меншою тисячі особин – інакше в період чергового спаду вся популяція повністю вимре. Враховуючи необхідність успішної зустрічі особин різної статі для репродукції нащадків, чисельність популяції повинна бути, як мінімум, у два рази вищою діапазону коливань чисельності. Це обмеження, природно, не стосується облігатнопартеногенетичних або агамних форм.

Таблиця 11. Порівняння числа дорослих особин жаб *Rana pipiens* Schreber, 1782, що знаходились на нерестилищах і числа залишених ними кладок (Merrell D., 1968).

Нерестилище	Загальне число дорослих особин (в дужках – число дослідів по визначенню величини групи)	Число кладок ікри
1	1040 – 6384 (4)	80
2	512 – 955 (2)	48
3	220 – 256 (2)	46
4	147 – 248 (2)	102
5	96 – 209 (2)	96
6	120 – 133 (2)	112

З факту непостійності чисельності будь-якої популяції слідує необхідність при детальному аналізі групи вказувати, до якої фази хвилі коливань чисельності відноситься це визначення: одна і та ж абсолютна величина чисельності може мати принципово інше значення. Наприклад, якщо група жаб має максимальну чисельність у 500 особин, то навряд чи можна розглядати її як популяцію, але якщо 500 особин складають мінімальну чисельність, то можна говорити про істинну популяцію.

Фактори, що визначають в першу чергу реальну чисельність популяції в певний момент її існування – смертність, народжуваність, іміграція, еміграція – підпадають під дуже значні генетичні варіації, але і по ним є істотні відмінності між популяціями (Berry R., 1979).

Ефективна величина популяції. Коли говорять про число дорослих особин в популяції, вважають спрощено, що кожна доросла особина, що досягла статевої зрілості,

бере участь у статевому розмноженні. Насправді, це не так. Наприклад, по спостереженням за популяцією леопардової жаби *Rana pipiens* Schreber, 1782 у стеїті Міннесота (ЗСА) реальне число пар жаб, що відклали ікру на 6 нерестилищах, у порівнянні з загальним числом, що знаходились на нерестилищах дорослих особин відрізнялось у десятки разів (табл. 11).

Подібна ситуація властива не тільки амфібіям. У тетеруків *Centocercus urophasianus* (Bonaparte, 1827) «господарі токовища», чисельність яких складає всього кілька відсотків від загального числа статевозрілих самців, у популяції здійснюють 77 – 85 % спарювань (Scott J., 1942).

Ці результати типові: успішно розмножується лише частина (іноді зовсім невелика) від загального числа особин. Ці факти давно враховані в теоретичній біології (Wrighte S., 1938) поняттям **ефективна величина популяції** (N_e). Відомо, що N_e залежить від таких факторів, як система схрещувань, вікова структура популяції та ін. і завжди виявляються нижчими, ніж загальне число особин в популяції.

Коливання чисельності. Ефективний розмір популяції при коливаннях чисельності є гармонійна середня:

$$1/N_e = 1/t (1/N_1 + 1/N_2 + \dots + 1/N_t),$$

Де N_t є ефективна чисельність t -покоління. Наприклад, якщо в популяції з середньою ефективною чисельністю в 1000 екземплярів в одному з поколінь відбудеться зменшення до 50 екземплярів, тоді в інтервалі 10 поколінь:

$$N_e = 10 (1/50 + 9/1000) = 345.$$

Відповідно, якщо протягом трьох поколінь чисельність особин в якійсь популяції буде варіювати як 1000, 200, 5000, то ефективна величина

$$N_e = 3 / (1/1000 + 1/200 + 1/5000) = 480,$$

А не 2070, якщо вираховувати лише середню арифметичну.

Система схрещувань. Якщо число самців, що дають гамети для наступного покоління, N_m , а число самок N_f , то $1/N_e = 1/4 N_m + 1/4 N_f$

Тому, в групі особин, яка має 90 самок, що розмножуються і 10 самців,

$$N_e = 36 \text{ особин, а не } 100.$$

Ефективна величина популяції залежить також від вікової структури популяції. Так, перекривання поколінь веде до різкого зменшення величини N_e . Різко змінюють ефективну величину популяції різні форми інбридингу. Та чи інакша ступінь інбридингу характерна для всіх без виключення популяцій будь-якого, оскільки можливість схрещувань і утворення нащадків завжди більша для особин, що менш віддалені одне від одного.

Безумовно, що величина радіуса репродуктивної активності (R_{ra}) – один з важливих факторів, що визначають розмір популяції. На сьогодні ще замало фактів для точного аналізу цієї залежності. При визначенні величини R_{ra} можна розрахувати мінімальну можливу величину ареалу популяції:

$$S_{min} = \pi R_{ra}^2$$

Як бачимо, проста на перший погляд проблема чисельності популяції різко ускладнюється при спробі визначити не разову (миттєву), а деяку узагальнену чисельність, що відображає величину популяції з врахуванням її історичної тягловості. Визначення ефективної (у генетичному сенсі) величини популяції (N_e) є лише першим наближенням до такої оцінки.

Безсумнівно, що окремими популяціями – тривало існуючими генетичними системами – є чисельні «острівні» у широкому сенсі цього слова групи особин. Часто ці групи повинні бути доволі чисельними, щоб витримати неминучі

коливання природних умов (і викликані ними коливання чисельності популяцій), і в той же час достатньо єдиними, щоб не складатися, в свою чергу, з якихось самостійних одиниць.

Населення домових мишей *Mus musculus* Linnaeus, 1758 острова Скокольм, безсумнівно, є справжньою популяцією: миші тут існують безперервно як мінімум двісті поколінь, немає тут розподілу населення на стійкі генетичні групи. Все населення мишей острова достатньо чисельне – за час спостережень протягом 11 років (20 – 30 поколінь) максимальна чисельність була 12 000 дорослих екземплярів (осінь 1961 р.). У період мінімальної чисельності (весна 1963 р.) лишалося всього 150 особин.

В Арктиці на островах Нова Земля мешкає стадо диких північних оленів *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758). Дослідження показали, що морфологічно та поведінкою ці олені суттєво відрізняються від північних оленів, що мешкають на материку і на близькому до Нової Землі острові Колгуєв. Чисельність новоземельського стада складає, в середньому, кілька тисяч особин. Враховуючи величезні відстані міграцій особин цього виду по ареалу (регулярні міграції у сотні або й тисячі кілометрів), здавалось би, що ця острівна група повинна бути зв'язана з материковими популяціями через острів Колгуєв. Але цього не відбувається: олені взимку уникають пересування по морській кризі, а влітку у них немає для цього стимулу – основні літні пасовиська знаходяться на півночі островів, а не на півдні. Ізоляція оленів цієї популяції виникла багато тисяч років тому.

При визначенні величини популяції в природі завжди виникають складнощі, пов'язані з короткочасністю дослідження (що не охоплює хоча б кілька поколінь дослідженої популяції), а також труднощами просторового

дослідження, при якому можна було б виявити стійкі популяційні межі.

Виникаючі при такій спробі історичного підходу до визначення істинної величини популяції труднощі стосуються, по-перше, складнощів визначення меж часового відрізка, по якому повинно вестися визначення середньої величини популяції, а по-друге, важливості диференційного обліку чисельності різних віковостатевих (етасексуальних) груп. Прикладом таких проблем є наступний приклад. Припустимо, що в якийсь проміжок часу популяція якогось виду складає мільйон особин, а в наступний момент часу – тільки пару особин або навіть тільки одну запліднену самку. Ситуація не така вже й фантастична, якщо врахувати, що плодючість деяких організмів складає мільйони особин (місяць-риба, наприклад, продукує сотні мільйонів ікринок). Висновок про чисельність такої популяції в 2 особини буде такий же неточний, як і висновок про мільйон особин.

Сучасна наука не має поки що достатніх підходів і методів для визначення істинної (а не разової, миттєвої) величини популяцій. Величина популяцій залежить від багатьох факторів. Миттєва чисельність популяції тісно пов'язана з тривалістю життя (тяглістю генерації) і особливостями генетичної структури популяції, що відображаються в становленні певної ефективної величини популяції (N_e). Простір, що займає популяція (її ареал), перш за все буде залежати від радіуса репродуктивної активності особин.

На основі вивчених популяцій можна приблизно назвати параметри середніх миттєвих величин популяцій:

Група	Діапазон середньої чисельності популяції (особини)	Величина ареалу (га)
Комахи	10 000 – 1 000 000	1 – 1 000
Амфібії	1 000 – 10 000	10 - 900
Рептилії	100 – 10 000	10 - 900
Птахи	100 – 1 000 000	10 – 1 000 000
Дрібні ссавці	1 000 – 90 000	10 - 900
Крупні ссавці	100 – 10 000	1 000 – 900 000
Вищі рослини	100 – 500 000	1000 – 9 000

По ходу розробки підходів і накопичення даних по величині популяцій вказані параметри будуть уточнюватись і тому наведені дані можна розглядати тільки як попередні.

Лекція XI. Біорізноманіття видоутворення.

Питання:

1. Біорізноманіття еволюційних процесів
2. Біорізноманіття елементарного еволюційного матеріалу.
3. Біорізноманіття елементарних еволюційних факторів.
4. Біорізноманіття рас.
5. Біорізноманіття рас людини.
6. Біорізноманіття, популяції, анагенез, кладогенез.
7. Біорізноманіття репродуктивних ізолюючих механізмів.

1. Біорізноманіття еволюційних процесів

У будь-якій області біологічних досліджень доводиться розділяти досліджуваний матеріал на певні одиниці, що потім не підлягають поділу в контексті даної області досліджень. У генетиці такою одиницею є ген, у систематиці – вид, в екології – біогеоценоз. Таке розділення відображає дискретну природу життя. В еволюційних дослідженнях такою одиницею виявилась популяція.

Будь-які зміни окремих особин до будь-яких еволюційних процесів самі по собі призвести не можуть: індивідуально та дискретно виникаючі зміни повинні бути груповими, підпадати під дію тих чи інших еволюційних факторів. Це можливо лише в рамках популяції як мінімальної, довгоіснуючої, організованої групи особин, що неподільна без втрати її цілісності та інших властивостей (і в цьому сенсі елементарна) і має власну **еволюційну долю**.

Іноді при визначенні популяції відкидається **принцип елементарності** її як еволюційної одиниці. При цьому начебто виникає можливість несуперечливого визначення популяції як будь-якої самовідворювальної групи, що складається з особин, імовірність схрещування яких з особою цієї групи вище, аніж з особою не з цієї групи, і які несуть гени в низці поколінь об'єднані в складі геному однієї особини (Міна М. В., 1986). Але таке логічне визначення застосовуване і до окремої популяції в еволюційно-генетичному сенсі цього терміну, і до будь-яких груп популяцій, геть аж до підвиду, виду, до груп, що іноді включають навіть близькі види. Це можливе під час випадків **міжвидової інтрогресії генів**. Визначені Міною М. В. групи особин реально існують в природі в особин, що розмножуються схрещуванням. Але вони являють собою інший природний феномен, лише частково співпадаючий з популяціями як елементарними одиницями еволюції і

мінімальні по величині самостійними природно-історичними групами особин.

У природних популяціях або поступово, або відносно різко змінюється частота різних генотипів: один набір і числові співвідношення генотипів змінюються іншим набором і відповідними частотами. Така зміна популяційного аделофонду – генотипічного складу популяції – є елементарною еволюційною подією. Не тимчасову флуктуацію генетичного складу популяції (що відбувається всюди і безперервно у будь-якій популяції), а тільки достатньо тривалу зміну можна вважати елементарною еволюційною подією. Критерієм тривалості виявляється час (у числі поколінь), що необхідний для виникнення генетичної рівноваги: перехід від одної генотипічної рівноваги до іншої і буде елементарним еволюційним явищем. Кожне таке явище виникає у природній популяції не саме по собі, а в результаті дій елементарних еволюційних факторів на елементарний еволюційний матеріал.

Біорізноманіття елементарного еволюційного матеріалу проявляється у вигляді біорізноманіття мутацій – дискретних змін дискретних одиниць спадкової інформації – генів, хромосом, хромосомних наборів і таких реплікуючих позаядерних структур як пластиди, мітохондрії, плазміди, що теж несуть генетичну інформацію, а також транспозонів – мобільних генетичних елементів (МГЕ). Мутації є причинами змін різних ознак і фластивостей фенотипу в цілому, їх комбінації та рекомбінації визначають всю мінливість живих організмів, а також гетерогенність природних популяцій і відмінності між таксонами.

Біорізноманіття елементарних еволюційних факторів, тобто причин, що первісно викликають зміни

генотипічного складу популяцій. Розрізняють чотири основні еволюційні фактори:

- 1) мутаційний процес;
- 2) коливання чисельності (популяційні хвилі або хвилі життя);
- 3) ізоляція;
- 4) природний добір.

Ці фактори по характеру дії можна розділити на дві групи: (1-3) фактори, що ненаправлено і стохастично змінюють генотипічний склад популяцій (їх часом називають генетико-автоматичними процесами); (4) – природний добір – єдиний направлений фактор еволюції. При цьому мутаційний процес, дрейф генів, популяційні хвилі є **факторами-постачальниками** елементарного еволюційного матеріалу, ізоляція – **фактором-посилювачем** генетичних відмінностей, що виникають, а природний добір – єдиним фактором, що формує адаптації.

Будь-яка популяція постійно підпадає під сумісний тиск усіх чотирьох елементарних факторів еволюції: в популяціях всіх організмів постійно відбувається мутаційний процес, у всіх популяціях відбуваються флуктуації чисельності, будь-яка популяція ізольована від сусідніх, постійно наявний природний добір. Але **тиск цих факторів може змінюватися незалежно один від одного і достатньо різко.**

Тиск мутаційного процесу може змінюватись в зв'язку з локальними підвищеннями фону фізичних та хімічних мутагенів. В історії будь-якої популяції час від часу відбувається підвищення або зниження чисельності (що призводить до змін тиску популяційних хвиль як еволюційного фактору). Ізоляційні бар'єри, що обмежують будь-яку популяцію, час від часу зростають або знижуються. Нарешті, постійно змінюється вектор (тиск і напрямок) природного добору (хоча, тиск добору в

більшості випадків виявляється вище сумарного тиску всіх інших елементарних факторів). Це посередньо підтверджується швидким виникненням резистентності до інсектицидів у комах, виникненням нечутливості до високих концентрацій важких металів в ґрунті в деяких рослин та іншими прикладами виникнення адаптацій, якими може бути свідком дослідник.

Дію кожного з цих факторів необхідно розглядати завжди по відношенню до конкретної популяції, а не до виду в цілому.

Природні популяції кожного виду перебувають в матриці різного роду взаємодій. Характер цих взаємодій визначається, переважно, ступінню тиску ізоляції між цими популяціями. По біологічному вмісту такі взаємодії можуть бути двох типів. До першого типу відносяться випадки одnobічних або двобічних міграцій особин окремих генотипів, що перебувають під особливим тиском добору з однієї популяції до іншої (**дифузія алелів**). Таким чином прогресивні ознаки і властивості (що завжди відносно) можуть поширюватись в межах ареалу виду, доки не досягнуть або нездоланих бар'єрів або адаптивних меж.

Крім такої дифузії алелів можливий інший тип взаємодії між популяціями: витіснення особин однієї популяції іншою. Цим шляхом відбувається розселення однієї популяції за рахунок іншої, що можливо лише в тих випадках, коли одна з популяцій щодо більшості особин цієї популяції досягає більш високого рівня відносної життєздатності у конкретній сукупності екологічних умов. Ці два типи взаємодії популяцій являють собою крайні випадки: в природі повинні спостерігатися всі перехідні події.

Аналіз популяційних процесів з мікроеволюційної точки зору є важливим завданням під час будь-якого вивчення природних популяцій.

2. Вплив особливостей популяції на формування еволюційних явищ

Елементарні еволюційні явища лежать в основі всіх подальших, більш крупних, механізмів та явищ в еволюції, що складають її первісний вихідний момент. Різні особливості популяції безпосередньо або опосередковано впливають на формування еволюційних явищ. Не можна забувати і про те, що при визначенні властивостей самих популяцій первісним виявляється дія елементарних еволюційних факторів.

Найважливіші особливості популяцій, які впливають на формування елементарних еволюційних явищ, наступні: величина популяції, рівень ізоляції популяції від сусідніх популяцій, стан популяції в загальній системі популяцій виду (периферійний чи центральний), статева структура, вікова структура популяції.

Зменшення ефективної величини популяції та ареалу популяції (сумісно з іншими рівними умовами) повинно прискорювати більшість змін, що виникають. При цьому, як свідчить практика, буде суттєво посилюватись роль стохастичних факторів.

Зниження тиску ізоляції призводить до більшого впливу сусідніх популяцій, що ніби розчиняють специфічний генотипічний склад конкретної популяції. Високий рівень ізоляції підвищує імовірність змін генотипічного складу популяції під впливом стохастичних факторів. Збільшення рівня ізоляції (разом з одночасним зменшенням розміру популяції) різко підвищує імовірність прояву рецесивних мутацій і призводить до підвищення гомозиготності популяції. Це, з одного боку, може

прискорити виникнення елементарного еволюційного явища, а з іншого – різко обмежити потенційні зміни тиску і напрямку добору, може поставити популяцію перед загрозою вимирання.

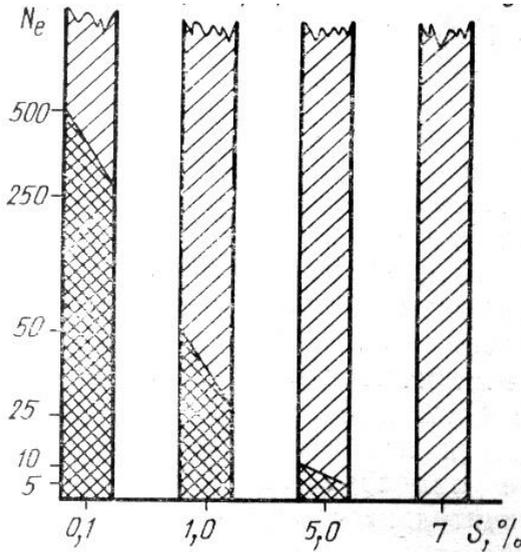


Рис. 1.11. Відносні значення природного добору (направленого фактору) та стохастичних еволюційних сил (дрейфу генів) при різних ефективних величинах популяції (N_e). S – коефіцієнт добору (R. Berry, 1971).

Загалом **ефект ізоляції виявляється сприятливим для швидкого формоутворення**: аналіз випадків швидкого формоутворення деяких острівних форм однозначно свідчить про це. З 30 досліджених в Великобританії підвидів дрібних ссавців (мишей та полівок) 29 (97 %) виявлені саме на островах (R. Berry, 1977).

Маленькі і сильно ізольовані популяції частіше зустрічаються на периферіях видового ареалу: загального видового ареалу, окремих, ізольованих одна від іншої частин видового ареалу, на еколого-фізіологічній периферії (біля висотних, температурних та інших будь-яких меж поширення виду).

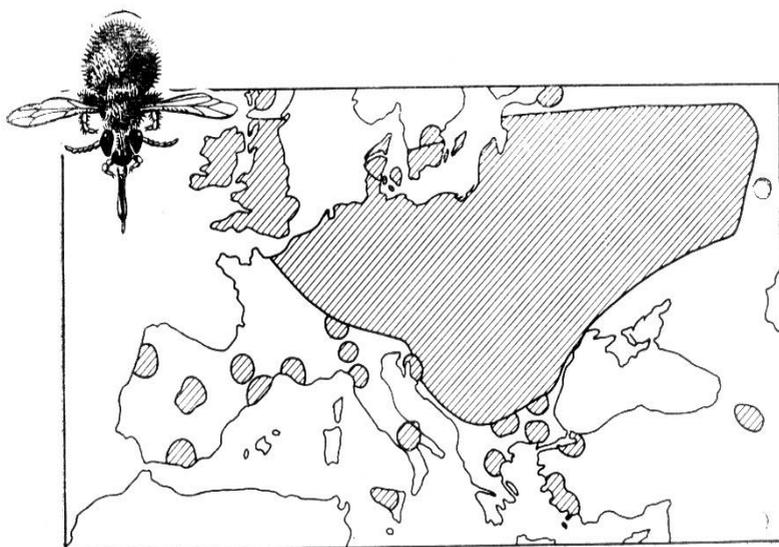


Рис. 2.11. Виникнення фенотипічно відмінних груп популяцій на периферії ареалу (W. Reinig, 1939). У безперервному ареалі основного підвиду джмеля *Bombus agrorum* (Fabricius, 1787) (= *Bombus pascuorum* (Scopoli, 1793)) географічна мінливість порівняно невелика. Більшість периферійних груп популяцій морфологічно відрізняються від інших і більшість з них є самостійними підвидами.

На їх основі можуть виникати групи популяцій, що значно відрізняються генотипічною складовою (і фенотипічною) від основної частини виду; саме така ситуація була виявлена W. Reinig, 1939 під час вивчення географічної мінливості джмеля *Bombus agrorum* (Fabricius, 1787) (= *Bombus pascuorum* (Scopoli, 1793) в Європі. Частіше саме на периферії видового ареалу виявляються поліплоїдні форми та інші відхилення.

З генетичної точки зору периферійні популяції виявляються частіше з меншим розміром генетичного вантажу (і відповідно, з меншим резервом мобілізаційної мінливості), з меншим числом леталей і меншою гетерозиготністю (P. Pfrim, 1983).

Імовірно, кожна популяція на межі ареалу може мати менший об'єм генетичної мінливості. Але сумісно всі межові (кресові) популяції будуть більш різноманітні, ніж центральні. Отаке то життя на кресах! А ви думали...

Структура популяції щодо багатьох вікових груп призводить до одночасного існування в популяціях кількох поколінь дорослих, що перекриваються і розмножуються. Це може суттєво ускладнити систему схрещувань у такій популяції і послабити ізоляцію в часі між поколіннями в порівнянні з популяціями, що мають у момент розмноження особин лише одне покоління або одну вікову групу. Така ситуація може бути не сприятлива для виникнення і закріплення елементарних еволюційних явищ і наступного формоутворення. Мала популяційна дослідженість більшості видів не дозволяє наводити порівняльні дані щодо різних видів, але посереднім підтвердженням цього висновку може служити явище виявлене М. В. Міною (1971): зворотний зв'язок між числом видів в роді і числом вікових груп, що розмножуються одночасно і поколінь, що характерні для популяцій конкретного роду.

Є дані, що свідчать про існування достовірно високої і тривалої кореляції між числом річних класів чи вікових груп, що одночасно розмножуються в різних видів в родині лососевих риб (*Salmonidae*), і рівнем «прогресивності» каріотипу (що визначається по індексу каріотипічного різноманіття щодо вихідного каріотипу $2n = 100$, $NF = 100$).

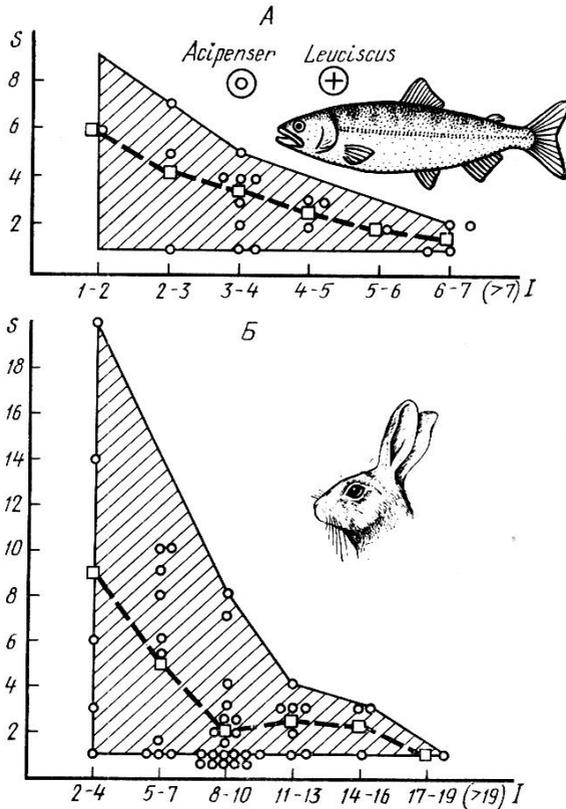


Рис. 3.11. Зв'язок між числом видів у роді і числом поколінь, що одночасно розмножуються серед риб (А) та ссавців (Б) (Міна М. В., Тимофєєв-Ресовський Н. В., 1977).

Процес формоутворення в цілому і процес еволюції каріотипу не обов'язково повинні співпадати в часі, хоча імовірність закріплення в процесі мікроеволюції нової мутації у широкому розумінні цього поняття (в тому числі і будь-якої хромосомної перебудови), повинна бути вища в форм з більш сильною ізоляцією в часі, тобто при меншому числі поколінь, що перекриваються і різних вікових груп, що розмножуються одночасно.

Між відхиленням від вихідного співвідношення статей 1 : 1 і особливостями формування еволюційних явищ не простежується певного зв'язку. Різке відхилення від рівноважного співвідношення статей є переважно спеціальними адаптаціями для певних популяцій і не впливають самі по собі на швидкість чи інші особливості процесу мікроеволюції. В агамних та партеногенетичних форм можливості еволюційної апробації спадкових форм, що виникли *de novo* вища: в них будь-яка мутація одразу ж проявляється, не приховується в гетерозиготному стані. Але темп еволюції таких форм нижчий, ніж в двостатевих організмів. Їх широкі можливості пристосувань до різних змін умов середовища гальмують прогресивний розвиток, що пов'язаний з отриманням адаптацій більш широкого значення. Другою важливою еволюційною якістю таких популяцій є здатність переносити більш різкі коливання чисельності: виникнення цілої популяції можливе від єдиної **пропагули**, що зберігає часом життєздатність довгий період часу.

Просторово-генетична структура популяції – важливий фактор, що впливає на виникнення елементарних еволюційних явищ. В одних випадках відбувається розділення популяції на групи демів, що зберігають свою самостійність протягом низки поколінь, в іншому випадку відбувається інтенсивне «перемішування» особин. Таке от

спостерігається в популяціях деяких видів качок (з величезним радіусом репродуктивної активності) або в риб при наявності одного або кількох нерестилищ для всієї популяції. Звичайно, ці ситуації утворюють різний еволюційний фон для виникнення і поширення стійких змін генофонду популяції: під час наявності рівних умов у першому випадку генотипи, що знову виникають виявляються локалізованими протягом низки поколінь, у другому випадку – можуть швидко поширитись по всій популяції. Але в першому випадку популяція може являти собою мозаїку генетично відмінних демів з якої (під час зміни вектору добору) можливий швидкий добір і розмноження (з повним використанням потенції геометричної прогресії розмноження) рідкісного генотипу. У другому випадку такий процес буде явно сповільнений.

С. Райт у 1948 році встановив, що швидкість мікроеволюції повинна бути більша в розділеній на дрібні групи особин популяції в тому випадку, якщо кожна з груп підпадає під власний вектор природного добору. Якщо такі групи особин представлені острівцями, то характер поширення нового алеля буде відповідати моделі «stepping – stone» (моделі «каменю для переходу через струмок»), яку розробили М. Кімура та Г. Вейсс (1963). Згідно цій моделі найближчі острівці мають генофонд, більш корельований з предковим, чим острівці, взяті випадково. Відповідно, чим більше проміжних острівців виявляються між двома острівцями, що порівнюються, тим більш корельованими будуть їх генофонди (не дивлячись на те, що загальна дистанція між острівцями лишається тою ж самою). Насправді, замість зміни алелофонду «одним стрибком» потік алелей через багато проміжних острівців повинен привести до змін кожного маленького острівця, і цей процес повинен повторюватись багато разів (D. Levin, H. Kerster, 1969).

Подібних модельних ситуацій відомо багато в теоретичній популяційній біології. У той же час в будь-якій популяції діє одразу велике число різних факторів. Ясно, наприклад, що (при наявності інших рівних умов) розділення популяції на дрібні групи особин є одним з реальних умов для швидкої еволюції. Саме таке розділення і відбувається, наприклад, в більшості гризунів роду *Marmota*, що утворюють стійкі багатосімейні групи протягом багатьох років. Але виявляється, що дифузія алелей за рахунок дуже активної міграції молодих особин настільки велика, що перешкоджає фіксації генетичних варіантів, що виникають (O. Schwartz, K. Armitage, 1980).

Таблиця 1.11. Зв'язок між рівнем генетичної мінливості і швидкістю еволюції (що визначається по швидкості зміни чисельності протягом 25 поколінь) у лабораторних популяціях *Drosophila serrata* Malloch, 1927 (згідно досліджень F. Ayala, 1965).

Лінія	t°C	Середнє число мух в популяції ($\bar{X} \pm S_x$)	Середня швидкість збільшення числа мух за покоління
«Попондетта» (Нова Гвінея)	25	1862 ± 79	31,5 ± 13,8
«Попондетта» Х «Сідней» (Австралія)	25	2750 ± 112	58,5 ± 17,4
«Попондетта»	19	1724 ± 58	25,2 ± 9,9
«Попондетта» Х «Сідней»	19	2677 ± 102	61,2 ± 13,8

Загалом, можна прийти до висновку, що просторово-генетична структура популяції буде визначати просторово-генетичну структуру виду в цілому: у видів з дуже великими радіусами репродуктивної активності процеси формоутворення сповільнені (В. Грант, 1985).

Існує прямий зв'язок між рівнем генетичної мінливості популяції і можливістю швидких змін. Ця теза не тільки основана на теоретичних розрахунках (R. Fisher, 1930), але і підтвержене прямими дослідженнями. Так були створені експериментальні популяції дрозофіл, що склались з різних ліній різного походження – ці популяції мали підвищену генетичну мінливість і швидкість її змін була в середньому в два рази вища, ніж у вихідних популяціях.

Загалом, можна сказати, що особливості популяції, безсумнівно, повинні впливати на швидкість фіксації елементарних еволюційних явищ. Питання полягає в тому, чи буде це явище визначальним в порівнянні з дією різних елементарних еволюційних факторів. Безсумнівно, що всі популяції певного виду мають різні еволюційні потенції.

3. Популяція і систематика

Популяції є нижчими встановленими, тривалий час існуючими в еволюції групами певного виду, що займають певний ареал у середині виду. Всі популяції неминуче відрізняються одна від одної певними особливостями і зрештою генетично унікальні. Як стійку і генетично унікальну групу особин популяцію можна було б вважати крім всього іншого ще й елементарним, нижчим таксоном.

Але насправді, це не так. Будь-який таксон характеризується тими або іншими морфологічними ознаками і займає певний ареал. Популяції теж займають ареал, але характеризуються не настільки різними своєрідними ознаками, що притаманні більшості особин, а

різними співвідношеннями генотипів (алелей). Популяції не обов'язково виражаються в фенотипічно встановленій відмінності всіх (або більшості) особин однієї популяції від іншої. Тому, будучи елементарним розділом видового населення, популяції автоматично не можуть бути включені в систему внутрішньовидових таксонів.

У той же час в систематиці необхідно враховувати популяції. Іноді підвиди можуть співпадати або з окремими популяціями, або (що буває частіше) з невеликою групою відокремлених популяцій. Під час розширення популяційних досліджень число випадків, коли певні групи популяцій будуть відрізнятися від сусідніх на рівні 75 % відмінності особини (формальний ранг підвиду в зоологічній систематиці), буде зростати. Наприклад, безсумнівно, що багато з 200 (!) описаних підвидів *Thomomys bottae* (Eydoux & Gervais, 1836) (дослідження J. Patton, 1983) є окремими крупними популяціями або групами, що складаються з дуже небагатьох популяцій. Потрібно врахувати і лавиноподібне збільшення числа ознак, що залучаються до вивчення внутрішньовидової мінливості з фенетичним підходом. Все це дозволяє передбачити в найближчому майбутньому різке збільшення числа описаних підвидів.

Знання популяційної структури видового ареалу здатне в будь-якому випадку значно уточнити чисельні проблеми внутрішньовидової систематики. Є кілька цікавих прикладів такого аналізу. Перший йде зі сторони генетичного дослідження і стосується ситуації з комплексом видів дрозофіл *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916). При цьому замість класичної схеми «популяція – підвид – вид» виявилось неминучим виділення категорій: «популяція – підвид – напіввид – вид – надвид». Другий приклад йде зі сторони систематики і стосується дослідження складного комплексу форм попелиць кількох близьких родів *Aphis*,

Disaphis, Anuraphis, Tetraneura та інших (Шапошніков Г. Х., 1974).

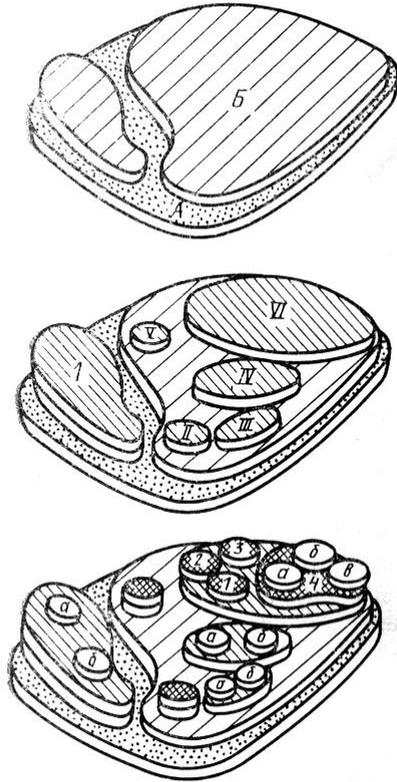


Рис. 4.11. Схема реальної еволюційної ситуації, що склалася в групі видів *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916) у центральній та південній Америці (Ф. Айала, 1984). Відносини між формами зображені зрізами філогенетичних стовбурів. А, Б – групи близькоспоріднених видів двох різних рівнів близькості (надвидовий рівень). I – VI – окремі видові стовбури. 1 – 4 – напіввиди. а, б – підвиди.

На величезному матеріалі показана необхідність описання популяційної різноманітності в категоріях: популяція → суперпопуляція (комплекс споріднених популяцій) → раса (комплекс географічно або екологічно подібних популяцій) → підвид (комплекс рас) → напіввид → вид.

Третій приклад підходу до внутрішньовидової систематики пов'язаний з результатами робіт медичних зоологів. Досліджували популяційну структуру широко поширеного виду кліщів *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930). У результаті досліджень виділили п'ять категорій популяційної структури: популяція – група популяцій – клас популяцій (об'єднання груп популяцій) – регіональний комплекс популяцій (група класів популяцій) – вид (Коренберг Е. І., 1978). Вперше для конкретного виду стало можливим визначити порядок загального числа популяцій – кілька десятків тисяч (Коренберг Е. І., Лебедева Н. Н., 1976).

Четвертий приклад аналізу внутрішньовидової таксономічної структури йде від детального морфологічного аналізу спорідненості і відмінностей популяцій (Межжерін В. А., 1984). Під час такого аналізу стало можливим виділити шість різних популяційних груп (у тому числі два типи видів).

Внаслідок аналізу частот алелей (переважно електроморф, але ту ж процедуру можна здійснити і з морфологічними фенами) виникає можливість порівняння величин генетичної (фенетичної) спорідненості (I) та генетичної (фенетичної) дистанції (D) між групами популяцій, що досліджуються.

З використанням описаних вище методів були підраховані середні величини генетичних відмінностей між популяціями і групами популяцій різних рангів для різних груп організмів.

Існує цікава проблема, що підпадає дослідженню як з позицій внутрішньовидової таксономії, так і з позицій загального вивчення популяцій: співпадіння меж популяцій з кордонами внутрішньовидових таксонів. Оскільки кордони внутрішньовидових таксонів повинні в певній мірі співпадати з ізоляційними бар'єрами, а популяції теж завжди обмежені ізоляційними бар'єрами, то під час детального вивчення внутрішньовидової мінливості можна спробувати встановити зв'язок між кордонами підвидів та інших внутрішньовидових таксонів з кордонами відповідних популяцій. Цікава також проблема зв'язку між ознаками, що характеризують той чи інший таксон, і процесами внутрішньо- і міжпопуляційних змін.

Прогрес в сучасній внутрішньовидовій систематиці буде тісно пов'язаний із залученням даних популяційної біології і, зокрема, морфології та феногеографії.

4. Популяція та мікрофілогенез

Одним з цікавих сучасних розділів теоретичної популяційної біології є відновлення мікрофілогенезу тих чи інших груп популяцій – історичного походження окремих частин видового населення.

Одним із прикладів є відновлення єдино можливої послідовності філогенетичних зв'язків між групами популяцій в групі дрозофіл *Drosophila pseudoobscura* Frolova, 1929 – *Drosophila persimilis* Dobzhansky et Epling, 1944 на основі розрахунків поширення в них послідовностей хромосомних інверсій. Принципово схожа можливість відновлення філогенезу групи популяцій виникає під час аналізу поліплоїдних комплексів рослин. Наприклад, комплекс популяцій *Galium anisophyllum* Vill. у Європі має популяції всіх рівнів поліплоїдії від $2n$ до $10n$ (F. Ehrendorter, 1968). Єдино можлива розшифровка таких рядів – походження груп більш високої плоїдності від груп

з низькою плоїдністю. Нині відомо десятки прикладів подібних процесів (V. Grant, 1985).

Під час звичайного вивчення популяцій рідко виникає така можливість зі 100 % достовірністю відновити хід мікрофілогенезу згідно ознак фенотипу. Але іноді все таки можливо з високим рівнем достовірності судити про мікрофілогенез.

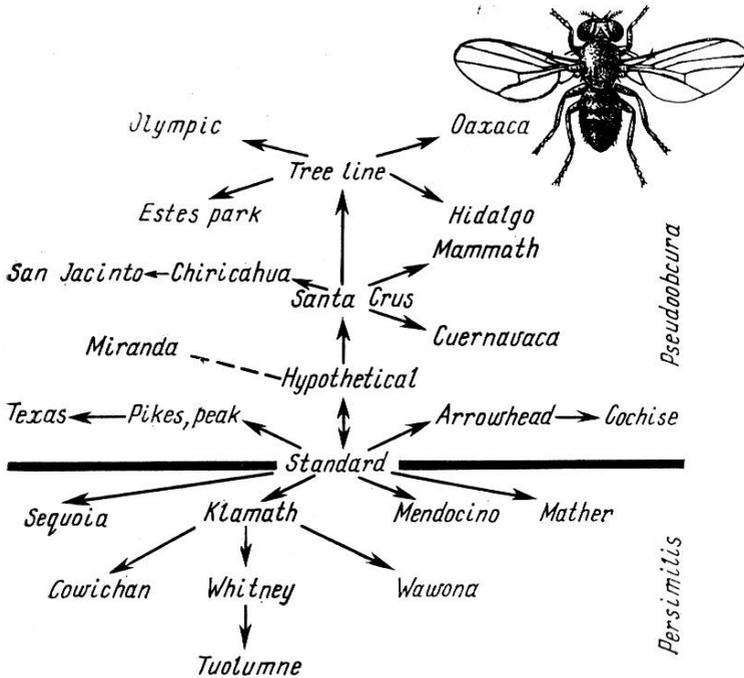


Рис. 5.11. Схема мікрофілогенезу груп популяцій дрозофіли *Drosophila pseudoobscura* Frolova, 1929 – *Drosophila persimilis* Dobzhansky et Epling, 1944, що створена на основі вияснення поширення складних хромосомних інверсій (Т. Dobzhansky, 1951).

Зокрема, в Євразії існує чітка межа між популяціями людини з різною (великою та малою) частотою лопатоподібних різців. Ця межа між монголоїдами (велика частота лопатоподібних різців) та негро-індоевропеїдними гілками розвитку виду *Homo sapiens* (Linnaeus, 1758). Ця межа маркує історичні процеси давниною не менше ніж кілька десятків тисяч років. У Східному Сибіру – нескінченному і страшному, як показали дослідження Зубова А. А. (1973), виключення стосуються аборигенного населення Олекмінська, Кіренська та Вітима – перших поселень москалів, що виникли в процесі заселення цього регіону в XVI столітті. Якщо ж до частоти лопатоподібних різців додати ще й деякі фени будови зубів (такі як наявність горбика Корабеллі), то можна навіть встановити з якої губернії центральної Московії були родом перші переселенці, що заснували ці селища в глибинах Сибіру. Аналогічним чином по фенам зубів можна відновити, звідки виникла колонія гебреїв в Індії або колонія японців, що вже більше 100 років живуть в Амазонії.

У кішок *Felis catus* Linnaeus, 1758 відомо 19 різних алелей, що маркуються чіткими, здалеку помітними фенами, у тому числі 15 алелів кольору та плямистості, два алеля якості шерсті (довгошерстість та короткошерстість) і два алеля довжини хвоста. Кішки порівняно мало підпадають під штучний добір, і як показують спостереження, частота фенів (алелей) в їх популяціях зберігається стабільною і може служити хорошим маркером потоку генів.

Встановлена залежність спорідненостей щодо частоти відмічених фенотипів між популяціями кішок у Чикаго, Сан-Луїсі, Лауренсі від напряму руху перших поселенців наприкінці XVII – на початку XVIII століття, що йшли на Дикий Захід вздовж знаменитої стежини Санта-Фе. Частота фенів в популяціях кішок у містах стејту Тексес демонструє

злиття двох різних по походженню фенондів кішок: з півночі – англійських, з півдня – іспанських колоністів (N. Todd, 1974).

Два наступних приклади теж пов'язані з просуванням людини. Перший стосується географічного поширення деяких ознак молюска *Sepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) у Північній Америці. Цей вид потрапив до такого необачного Нового Світу зі старої матінки Європи тільки в XIX столітті і нині зустрічається тут на величезних територіях геть аж до Тихого океану.

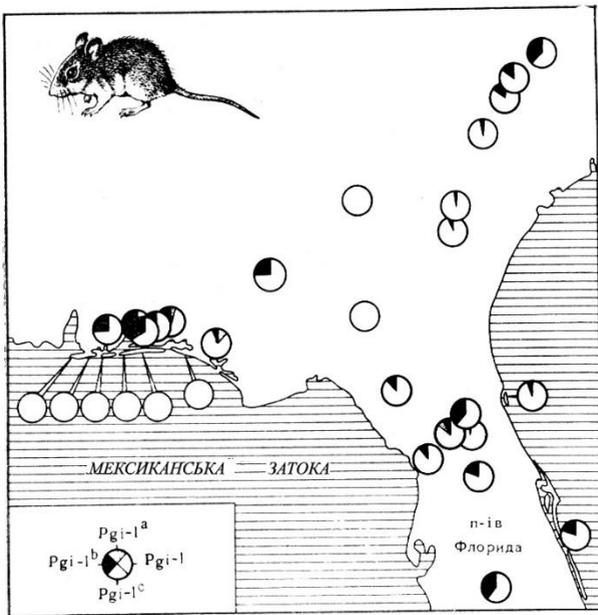


Рис. 6.11. Частота різних електроморф фосфоглюкоізомерази та лактатдегідрозенази в кількох популяціях мишовидних хом'ячків *Peromyscus polionotus* (Wagner, 1843) стейтів Флорида, Алабама, Джорджія (ЗСА) (R. Selander, 1970).

Вивчення феногеографії (фенів смугастості, кольору мушель, трьох електроморф) в 31 популяції стейтів Онтаріо, Нью-Йорк, Вірджинія, Массачусетс та популяцій Європи показало, що всі північноамериканські популяції можна розділити на дві нерівні групи: меншу, що включає популяції цього виду зі стейту Вірджинія, та більшу, що охоплює всі інші популяції. Поєднання вивчених фенів дозволило висунути версію, що вірджинські популяції цього виду молюсків походять з італійських популяцій, тоді як всі інші популяції, що населяють решту Північної Америки утворились з північноєвропейських популяцій (P. Brussard, 1975). Аналогічні роботи відомі і щодо інших видів молюсків (B. Burnet, 1972).

Наступний приклад теж стосується одного з мігрантів до Північної Америки – курурудзяної (стеблової) вогнівки *Ostrinia nubilalis* (Hübner, 1796), що сильно шкодить сільському господарству. Один із методів боротьби – приваблення метеликів феромонними пастками. Для двох ізомерів найсильнішого феромона 11-тетрадециліацетата виявили два «феромонних фенотипи»: одні метелики з популяцій цього виду підпадали під дію одного ізомеру, другі – абсолютно не реагували на цей ізомер, але реагували на інший ізомер цієї речовини. По цій ознаці було вивчено 28 європейських і 14 американських популяцій. У популяціях зі стейтів Нью-Йорк та Пенсильванія виявились такими ж як феромонні характеристики – по суті фізіологічні фени – як і в популяціях біля міст Болонья (Італія) та Вагенінгін (Нідерланди). Виявляється, що в 1909 – 1914 роках як раз з цих європейських міст привезли до Америки велику кількість зерна; з ними і потрапив цей вид шкідників, що стійко зберіг за 100 років свій фенотип (J. Klun, 1975).

Наступний приклад стосується вивчення 4 електроморф різних популяцій мишовидних хом'ячків *Peromyscus polinotus* (Wagner, 1843). Були досліджені популяції цього виду, що живуть на берегах Мексиканської затоки і на оточуючих територіях. На островах алелофонд виявився дуже однорідним – зустрічався тільки один алель з чотирьох, що характерні для цієї частини ареалу. На основі цих даних можна було висунути наступні гіпотези. Перша говорить про те, що все походить від одного кореня – невеликої групи, що колись переселилась на острови (R. Selander, 1970).

Але звідки і як вони могли потрапити на ці острови? Враховуючи подібність алелофондів хом'ячків можна було зробити висновок, що заселення островів йшло не зі сторони найближчих прибережних популяцій, а з доволі далеких популяцій, що живуть далеко від узбережжя, для яких характерне переважання того ж алелофонду. Це одна з можливих відповідей. Але є інша версія. Алелофонд острівних популяцій і найближчих материкових популяцій, від яких вони виникли, може відрізнятися тому, що серед небагатьох особин (засновників острівної популяції) випадково не виявилось представників, що несуть три інші ознаки. Третя версія заснована на тому, що своєрідність острівних популяцій може бути наслідком своєрідного «острівного» добору, що був направлений проти носіїв інших алелей. Всі версії доступні для подальших перевірок. Для цього потрібно додатково порівняти популяції щодо інших алелей (фенів). Співпадіння по одному чи двом фенам може бути випадковим, але ймовірність співпадіння по кільком фенам мізерно мала, нею можна знехтувати. Інший шлях перевірки – порівняння умов існування острівних популяцій як з віддаленими від узбережжя популяцій, що схожі по біохімічній характеристиці, так і з іншими популяціями на цих та інших островах, де схожий

напрямок природного добору. Так можна від рівняння з кількома невідомими поступово перейти до бажаного рівняння з одним чи двома невідомими.

Ще один приклад відноситься до вивченні 20 неметричних варіацій (фенів) черепа лісових мишей *Sylvaemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758), що живуть в Шотландії і на оточуючих цю кельтську землю островах.

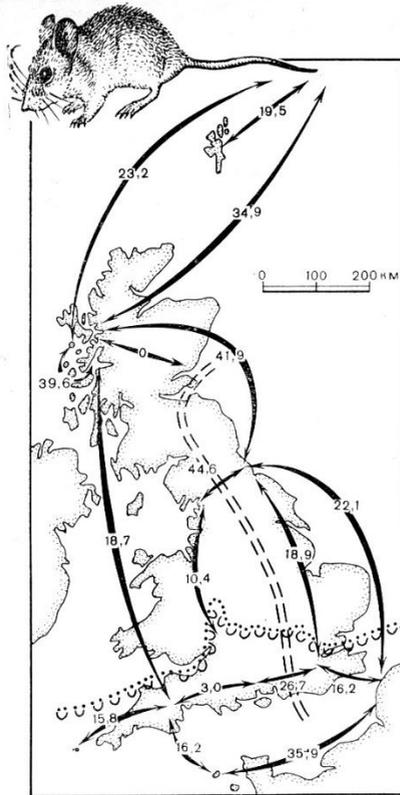


Рис. 7.11. Фенетичні дистанції між популяціями лісових мишей *Sylvaemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) різних районів Великобританії і сусідніх країн (R. Vagry, 1977). Позначені

межі максимального зледеніння та межі поширення «дольодовикових» популяцій.

Згідно сумарного коефіцієнта спорідненості (R. Berry, 1972) була відновлена історія заселення цих островів цим видом гризунів. Ця історія складалася з двох періодів. Перший почався з моменту максимального зледеніння Європи, коли тільки найпівденніша частина сучасної Англії була вільна від криги. Саме тут пережили льодовиковий період нечисельні тоді популяції мишей. Коли льодовик почав танути і відступати, миші почали поширюватись на північ, але заселили тільки південно-східну частину Англії.

Пізніше, через кілька тисяч років після цих подій, почався другий період. На північ Шотландії в VIII столітті приплили вікінги з Норвегії (їхній шлях можна прослідкувати по частоті фенотипів кішок), з ними сюди потрапили і норвезькі лісові миші. Постійним центром активності вікінгів був остів Ейгг (Eigg) (Внутрішні Гібриди). На це вказують як археологічні так і фенетичні порівняння.

Звідси потім і поширились лісові миші по всій північній Англії. Нині на більшій частині територій країни живуть лісові миші, що походять з Норвегії, лише на південному сході живуть нащадки аборигенних дольодовикових популяцій.

Значний інтерес для дослідження проблеми реконструкції мікрофілогенезу становлять роботи, пов'язані з аналізом ієрархії популяційних і внутрішньовидових угруповань. Зокрема, досліджували 15 вибірок домових мишей *Mus musculus* Linnaeus, 1758, що були відловлені на території 800 га в Гемпширі. Було виявлено спорідненість сумарної вибірки з характеристиками типової південно-англійської «середньої» миші. При унікальності кожної з вибірок була отриманина повністю ідентична сумарна

картина популяційного комплексу давниною 200 поколінь і сучасного. Ці дані дозволяють підійти до реконструкції мікрофілогенезу популяцій. Якщо група виявляється частиною більш великої популяційної системи, це свідчить про єдине походження всіх досліджених груп з одного стовбуру.

У роботах Ю. Г. Ричкова та Є. В. Ящук (1980) міститься цікавий приклад розвитку такого підходу до реконструкції мікрофілогенезу. Було здійснено розділення внутрішньопопуляційних та міжпопуляційних компонент генетичної різноманітності під час аналізу 263 популяцій (дрібних національних груп аборигенів Євразії), що об'єднані в 100 географічних груп і 33 етноси (досліджено 43 біохімічних локусів). 89,3 % генетичної різноманітності припадало на внутрішньопопуляційний поліморфізм. При оцінці решти – 10,6 % міжпопуляційної генетичної різноманітності виявилось, що на частку етносів припадає 70 % генетичної різноманітності, на частку географічних груп – 13,4 і на частку популяцій – решта 16,7 %. Це означає, що основна частина міжпопуляційної різноманітності була успадкована від «прапопуляції». Так дещо несподівано здобула додаткові аргументи відома теза про те, що будь-яка популяція зберігає генофонд всього виду.

Під час реконструкції мікрофілогенезу груп популяцій необхідно опиратися на чітко виділені окремі дискретні ознаки будь-якої природи (морфологічні, біохімічні, етологічні, фізіологічні). Часом вивчення рідкісних і найрідкісніших (що зустрічаються з частотами набагато нижчими за 5 %) ознак дозволяє встановити зв'язок між популяціями, часто цьому сприяє вирахування генетичної чи фенетичної спорідненості по комплексу таких ознак.

Мікрофілогенез обов'язково пов'язаний з виникненням та розвитком ландшафтно-географічної структури ареалу. Тому суттєвим виявляється і облік

палеогеографії – історії територій, які досліджуються. У середніх та високих широтах найважливішим тут є врахування поширення льодовикового покриву і зв'язаних з ним кліматичних зон, у тропіках – реконструкція плейстоценових рефугіумів під час значної аридизації клімату.

Загалом відновлення мікрофілогенезів багатьох форм могло би бути надійною базою для вивчення закономірностей процесу мікроеволюції (зокрема, її швидкості на напрямку). Це дозволить суттєво уточнити сучасні мікроеволюційні концепції і полегшить перехід до еволюції, яка управляється щодо широкого кола об'єктів.

5. Популяція та концепція раси

Географічно розділені групи популяцій іноді називають расами, які можна визначити як популяції певного виду живих істот, що відрізняють генетично від інших груп популяцій цього ж виду. У дослідженнях щодо рас людини було в свій час допущено низку помилок і неточностей, що призводило часто до створення псевдонаукових теорій і навіть трагічних соціальних наслідків.

Розділення виду на раси може бути корисним для дослідження географічних популяцій, що певним чином відрізняються генетично одна від одної внаслідок дрейфу генів, адаптації, тиску добору в певних умовах існування. Іноді раси виділяли базуючись на якісь одній ознаці, наприклад, таких як візерунок на крилах метелика чи пігментація шкіри в людини. Але насправді раси це популяції, що мають відмінні генофонди. Відмінності між расами повинні зачіпати генофонд в цілому, а значить і частоти алелей по багатьом різним локусам. Відмінності по одному локусу або по одній ознаці можуть служити лише індикаторами загальної генетичної диференціації, але

насправді вони не є достатньою основою для виділення самостійних рас. Адже навіть батьки і діти можуть відрізнятись по ознаці, що визначається одним поліморфним локусом, наприклад, у батьків з групою крові А (генотипом $I^A I^0$) дитина може мати групу крові 0 ($I^0 I^0$).

Раси – це популяції одного виду, тому репродуктивно вони не ізольовані одна від одної. Процес формування нових видів часто йде через проміжні стадії расової диференціації. Але раси – це не обов'язково нові види на стадії становлення, оскільки процес расової диференціації зворотній. Відмінності між расами можуть з часом зменшуватись або навіть повністю стиратись, і це дійсно часто спостерігається. У людини, наприклад, расова диференціація протягом кількох століть може зникати за рахунок міграції та міжрасових шлюбів.

Для утворення рас і збереження відмінностей між ними потрібно, щоб потік генів не був надто інтенсивним, інакше раси зливаються і утворюють спільний генофонд. Переважно саме географічна розділеність служить основною перешкодою для потоку генів. Виключенням з цього правила є вид людина розумна. Диференціювання людських рас зберігається навіть в умовах симпатрії, оскільки люди схильні вибирати собі шлюбного партнера переважно серед представників своєї раси. Іншим прикладом аналогічного виключення є породи собак, між якими не допускаються схрещування, хоча вони живуть на одній території. Іноді існування географічних кордонів між регіонами сприяє формуванню рас і полегшує їх виділення. Це в першу чергу стосується наземних організмів – мешканців островів, або водних, що населяють озера. Інтенсивність потоку генів між популяціями і ступінь генетичної диференціації між ними може бути досить різною, що дає можливість по різному, більш чи менш детально, проводити розділення груп популяцій на раси.

Таблиця 2.11. Основні частоти різних послідовностей генів у третій хромосомі *Drosophila pseudoobscura* Frolova, 1929 в різних популяціях (Powell J. R., Dobzhansky T., 1973).

Місцевість	Частоти послідовностей генів (%)						
	ST	AR	CH	PP	TL	SC	OL
Метоу (Вашингтон)	70,4	27,3	0,3	0	2,0	0	0
Матер (Каліфорнія)	35,4	35,5	11,3	5,7	10,7	0,9	0,5
Сан-Джасінго (Каліфорнія)	41,5	25,6	29,2	0	3,4	0,3	0
Форт-Коллінз (Колорадо)	4,3	39,9	0,2	32,9	12,3	0	2,1
Меса-Верде (Колорадо)	0,8	97,6	0	0,5	0	0	0
Чірікахуа (Арізона)	0,7	87,6	7,8	3,1	0,6	0	0
Центральний Техас	0,1	19,3	0	70,7	7,7	0	2,4
Чіхуахуа (Мексика)	0	4,6	68,5	20,4	1,0	3,1	0,7
Дуранго (Мексика)	0	0	74,0	9,2	3,1	13,1	0
Ідальго (Мексика)	0	0	0	0,9	31,4	1,7	13,5
Теуакан (Мексика)	0	0	0	0	20,2	1,1	0
Оахака (Мексика)	0	0	10,3	0	7,9	0	0,9

Якщо, наприклад, взяти популяції виду *Drosophila pseudoobscura* Frolova, 1929 Північної Америки, що населяють території від стейту Вашингтон на півночі до стейту Каліфорнія на півдні, то на території цього ареалу існує значна диференціація по частоті хромосомних перебудов. Частота послідовності генів ST висока в штаті Вашингтон, має проміжне значення в Каліфорнії, низька, або рівна нулю в інших місцевостях. Частота послідовності AR має проміжне значення в Вашингтоні, Каліфорнії, Форт-Коллінзі, висока в Меса-Верде та Чірікахуа, потім знижується до нуля далі на південь. Зміни частот хромосомних перебудов були б більш плавними, якби в таблицю були включені дані популяцій з проміжними ареалами (табл. 2.11.).

Відмінності в частотах хромосомних перебудов відображають генетичні відмінності, які можна застосувати для расового диференціювання *Drosophila pseudoobscura* Frolova, 1929. Але скільки рас при цьому можна виділити?

Одна з можливих класифікацій полягає в виділенні чотирьох рас:

- 1) Північно-центральна раса (від Метоу до Форт-Коллінза) – для неї характерно наявність послідовності AR з проміжною частотою.
- 2) Колорадсько-аризонська раса – для неї характерна висока частота послідовності AR.
- 3) Техаська раса – з високою частотою послідовностей SN та PP.
- 4) Мексиканська раса.

Але ми можемо розбити третю расу на дві, одна з яких відрізняється високими значеннями частот послідовностей SN, а друга – високою частотою послідовності PP. Або можемо провести кордон, що розділяє дві раси не між Форт-Коллінзом та Меса-Верде, а між Сан-Джасінго та Форт-Коллінзом. Тоді в нас буде північно-західна раса, що

характеризується високими значеннями частот послідовностей ST і центральна раса, що характеризується високими частотами послідовностей AR. Вищенаведене служить ілюстрацією важливого висновку: ступінь генетичної диференціації, що необхідна для виділення рас, і відповідно число виділених рас, кордони між ними в значній мірі залежать від інтуїції, смаків і сваволі дослідників. Расова класифікація дозволяє описати існуючу в межах виду генетичну диференціацію, але часто спостерігається не чітка відмінність, а поступова (клінальна) мінливість.

6. Біорізноманіття рас людини

Враховуючи все сказана в минулому розділі, не викликає здивування той факт, що існує багато класифікацій рас людини. В одних класифікаціях всього три раси, в інших – більше п'ятдесяти.

Таблиця 13. Частоти груп крові системи АВО в різних расах та народів (Hirszfeld L., 1919).

Раса	Народ	Частота		A/B
		A	B	
Європеїдна	Англіїці	46,4	10,2	4,5
	Французи	45,6	14,2	3,2
	Італійці	41,8	14,8	2,8
	Німці	48,0	17,0	2,8
	Австрійці	48,0	18,0	2,6
	Серби	46,4	20,2	2,6
	Греки	45,6	20,2	2,5
	Болгари	46,8	20,4	2,5
Змішана	Араби	37,4	24,0	1,5
	Турки	44,6	25,2	1,8
	Москалі	37,5	28,1	1,3

	Юдеї	38,0	28,2	1,3
Африканоїдна	Негри банту	27,6	34,2	0,8
Азійсько-африканоїдна	Малагасійці	30,7	28,2	1,1
	В'єтнамці	29,4	35,6	0,8
	Індійці	27,5	49,7	0,5

Етнічну різноманітність людини відмічав ще Карл Лінней, що розрізняв чотири раси людини: африканську, американську, азійську, європейську. У 1775 році Йоган Фрідріх Блуменбах виділив 5 рас людини: білу – кавказьку, жовту – монголоїдну, чорну – ефіопську, червону – американську, брунатну – малайську. За ознаку він взяв тільки колір шкіри, хоча ясно, що етнічні групи відрізняються по цілій низці ознак – риси обличчя, будова волосся, будова тіла та ін. Кореляція ознак далеко не повна: наприклад, в Індії риси обличчя європеїдної раси поєднуються з чорним кольором обличчя.

У 1918 році Гіршфельд Л. та Гіршфельд Г. висловили думку, що система крові АВО може бути корисна для аналізу походження рас і аналізу для етнічного походження. Дані, що вже були відомі на той час, говорили про те, що частота груп крові В (генотипи $I^B I^B$ та $I^B I^0$) поступово зростає від 10 % в Англії до 50 % в Індії; частоти групи крові А (генотипи $I^A I^A$ та $I^A I^0$) приблизно однакові по всій Європі, нижчі в Росії та на Близькому і Середньому Сході, ще нижчі в Африці та Індії. Співвідношення частот груп крові А та В послужило критерієм для виділення трьох расових груп: європейської, азійсько-африканської та проміжної.

Таблиця 4.11. Частоти алелей, що визначають різні групи крові в п'яти расових групах людни, % (Stern С., 1973).

Алель	Раса				
	Європеїдна	Негроїдна	Монголоїдна	Американоїдна	Австралоїдна
I ^A	24 - 38	15 - 25	15 - 25	0 - 55	20 - 45
I ^B	5 - 20	10 - 20	15 - 30	0	0
r	30 - 40	10 - 20	0 - 7	0	0
r'	0 - 2	0 - 6	0	0 - 17	13
r''	0 - 2	0 - 1	0 - 3	0 - 3	0
R ⁰	1 - 5	40 - 70	0 - 5	0 - 30	9
R ¹	30 - 50	5 - 15	60 - 76	30 - 45	56
R ²	10 - 15	6 - 20	20 - 30	30 - 60	20
F _y ^a	40	0 - 10	90	0 - 90	?
D _i ^a	0 - 1	0	1 - 12	0 - 25	0

Класифікація рас, заснована на частоті генів, що визначають групи крові, йде, звісно, не від того, що люди з різними групами крові відносяться до різних рас, а від того, що відмінності в частотах алелей, що визначають групи крові, відображають диференціацію генофонду в цілому. Тут слід пам'ятати, що мінливість частот груп крові системи АВ0 менша, ніж мінливість інших груп крові, таких як резус-фактор (R), даффі (F_y), дієго (D_i). Ці групи крові більш інформативні з точки зору етнічного аналізу.

Географічні межі дозволяють виділити три основні расові групи: африканоїдну, європеїдну і дуже гетерогенну східну, що включає підгрупи – американоїдну, монголоїдну,

австралоїдну, меланезійську. Основні п'ять груп рас у значній мірі співпадають з п'ятьма расами, що виділяють відповідно кольору шкіри (згідно робіт Блуменбаха). Кавказька (європеїдна) раса являє собою доволі однорідну групу, що включає населення Західної та Східної Європи, а також жителів Близького Сходу та Індії, де спостерігається перехід до інших расових груп. Північну Африку населяють народи, що утворюють різні суміші кавказької та африканської рас.

Класифікація рас повинна виявляти генетичні відмінності між популяціями. Питання полягає в тому, наскільки велика повинна бути ступінь генетичних відмінностей між популяціями, щоб виділити їх в самостійні раси. Якщо обмежитись лише виділенням всього кількох расових груп, тоді деякі групи виявляться вкрай гетерогенними. З іншого боку, при дуже ретельному та дрібному розділенні популяцій відмінності і межі між расами стають менш чіткі. Стенлі Гран запропонував розділити людство на 9 географічних рас і 34 локальні раси.

Наскільки сильні генетичні відмінності між расами людини? У низці популяцій людини було вивчено 25 локусів, по яким як мінімум в одній з расових груп існує поліморфізм.

Таблиця 15.11. 9 географічних та 34 локальних раси людини згідно Garn S. M., 1961.

Географічні раси		
Європеїдна	Американоїдна	Австралоїдна
Індійська	Африканоїдна	Мікронезійська
Азійська	Меланезійська	Полінезійська
Локальні раси		
Північно-західна європейська		Східноафриканська

Північно-східна європейська	Суданська
Альпійська	Негритянська
Середземноморська	Банту
Індуська	Бушменська
Тюрська	Пігмейська
Тібетська	Дравидська
Північна китайська	Негритоська
Класична монголоїдна	Меланезійська
Ескімоська	Муррейська
Південно-східна азійська	Карпентипрійська
Айнська	Мікронезійська
Саамська	Полінезійська
Північноамериканська	Гавайська
Центральноамериканська	Ладинська
Південноамериканська	Негри Північної Америки
Вогнеземельська	Негри Південної Америки

Середня гетерозиготність організму також може служити мірою генетичної мінливості популяції, бо дозволяє оцінити ймовірність того, що два випадково обраних гени одного локусу, опинившись в геномі одного організму, будуть відмінними. Для будь-якої групи людей середня гетерозиготність по 25 поліморфним локусам на одного індивідуума складає від 28 до 30 %. Ймовірність того, що два гени, взяті навмання в представників різних расових груп, виявляться різними (ймовірність гетерозиготності по даному локусу серед нащадків від міжрасового шлюбу), складає приблизно 35 – 40 %. Це не набагато більше рівня гетерозиготності в середині расової групи (37 % в порівнянні з 29 %). Тому генетичні відмінності між расами людини відносно малі в порівнянні з генетичною диференціацією в середині расових груп.

Насправді знання расової групи до якої належить індивідуум дає мало інформації про його генетичну конституцію. Кожна людина є носієм унікального генотипу. Кожна людина відрізняється від інших людей незалежно від того до якої раси ця людина належить.

7. Біорізноманіття, популяції, анагенез, кладогенез

Еволюцію можна розглядати як процес, що має два виміри: 1) **анагенез** – еволюція організмів в якомусь одному певному напрямку та 2) **кладогенез** – збільшення різноманітності організмів. Поступове накопичення змін в організмах якоїсь однієї лінії, що відбувається протягом багатьох поколінь, називається **анагенетичною еволюцією**. Ці зміни часто обумовлені природним добром, що підвищує адаптивність організмів до біотичних та абіотичних змін навколишнього середовища. Коли ж одна еволюційна лінія розщеплюється на дві або більше ліній, говорять про **кладогенетичну еволюцію**. Величезна різноманітність живих істот виникає в результаті кладогенетичної еволюції, що забезпечує адаптивність організмів до чисельних екологічних ніш (способів існування). Основний процес кладогенетичної еволюції – це **видоутворення** – процес, що призводить до розщеплення одного виду на два та більше.

Еволюція в межах виду – зміни генетичної структури популяцій називають мікроеволюцією. Відповідно еволюція, що відбувається на рівні більш високих систематичних категорій називається макроеволюцією.

Генетичне вивчення макроеволюції стало можливим завдяки розвитку молекулярної біології. Класичні методи менделівської генетики дозволяють встановити наявність генів по розщепленню тих чи інших ознак серед нащадків від схрещування особин, що відрізняються по цим ознакам.

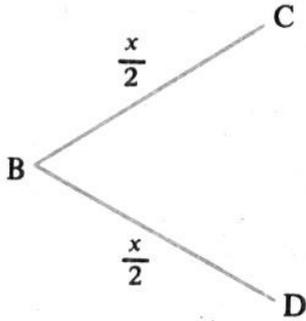


Рис. 8.11. Відновлення анагенетичної еволюції на основі кладогенетичних даних. С та D – два сучасних види, що виникли від спільного предкового виду В. Якщо сумарні генетичні відмінності між С та D складають x , то в кожній з двох еволюційних ліній накопичилось половина відмінностей.

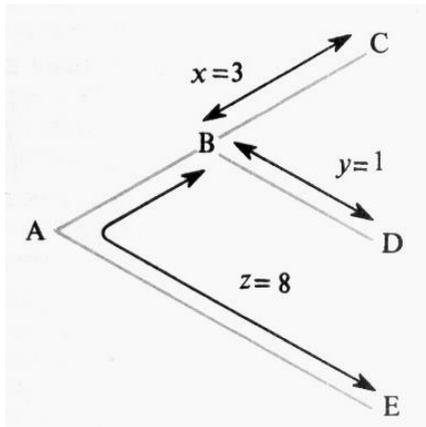


Рис. 9.11. Оцінка анагенетичних змін, що відбуваються в філогенезі сучасних видів.

Але міжвидові схрещування переважно неможливі, і навіть тоді, коли це все таки відбувається, гібридні нащадки виявляються нежиттєздатними або стерильними. На сьогодні генетичне співставлення різних видів можна проводити шляхом прямого порівняння нуклеотидних послідовностей ДНК видів, що вивчаються або амінокислотних послідовностей білків, що кодується цією ДНК.

На перший погляд генетичне вивчення анагенетичної еволюції в принципі неможливе, оскільки для цього необхідно дослідити вже давно вимерлі організми. Білки та ДНК викопних істот давно розпалися. Але інформацію про процеси анагенезу дає вивчення кладогенезу. Наприклад, два якихось сучасних види С та D, що походять від спільного предка В. Припустимо, встановили, що С та D відрізняються певним числом (x) амінокислотних замін у певному білку, наприклад в міоглобіні. Природньо припустити, що за час, що пройшов з моменту розділення В на дві еволюційні лінії (С та D), у кожній з них набралось по $x/2$ амінокислотних замін.

Версія про те, що в кожній з цих двох еволюційних ліній відбулись кількісно однакові зміни, необов'язкова. Припустимо, що поруч з видами С та D ми розглядаємо третій сучасний вид Е і що молекули міоглобіну цих трьох видів відрізняються певним числом амінокислотних замін: С та D відрізняються по 4 амінокислотам, с та Е – по 11, а D та Е – по 9. Якщо філогенія (себто еволюційна історія) цих трьох видів відповідає схемі, що представлена на рис. 45, то ми можемо оцінити число амінокислотних замін в кожній з гілок. Позначимо літерами x та y число амінокислот, за якими відрізняються відповідно В від С та В від D, а літерою z - загальне число амінокислот, за якими відрізняються А від В та А від Е. Тоді ми отримаєм систему наступних трьох рівнянь:

$$x + y = 4$$

$$x + z = 11$$

$$y + z = 9$$

Отримаємо:

$$x - y = 2$$

Враховуючи перше рівняння:

$$2x = 6 \text{ або } x = 3$$

Звідси:

$$y = 4 - x = 1 \quad z = 11 - x = 8$$

Процедура розрахунків стає більш складною, коли одночасно розглядаються багато сучасних видів, але основна ідея оцінки анагенетичних змін по кладогенетичним лишається тою ж самою. Неминучі труднощі при такому аналізі полягають в тому, що деякі амінокислотні заміни (наприклад, заміна лейцину на пролін) маскуються реципрокними замінами, тому лишаються непоміченими. Та сама проблема виникає і під час аналізу послідовностей ДНК. Реконструкція філогеній не цілком надійна в тих випадках, коли вона базується на результатах аналізу амінокислотної послідовності якогось конкретного білка або нуклеотидної послідовності ДНК, що кодує цей білок, бо в одних гілках еволюції заміни могли відбуватися частіше, аніж в інших або в інший час. Але дані, отримані під час дослідження цілої низки білків у багатьох видів приводять до філогеній, що добре відповідають філогеніям, що реконструйовані на основі морфологічних та палеонтологічних даних.

8. Біорізноманіття популяцій та концепція виду

В організмів, що розмножуються статевим шляхом, вид – це група природних популяцій, що схрещуються між собою, репродуктивно ізольована від інших таких же груп. Вид являє собою природну систему, що визначається на

основі потенційної здатності її членів схрещуватись між собою. Ця здатність до схрещувань має важливе еволюційне значення, бо дозволяє виділити вид як дискретну та незалежну одиницю еволюції. Розглянемо адаптивну мутацію або якусь іншу генетичну зміну, що виникла в певної особини. Протягом багатьох поколінь ця зміна шляхом природнього добору поширюється на всіх особин цього виду, але не на особин інших видів. Те саме можна сформулювати інакше: всі особини даного виду утворюють спільний генофонд, що існує окремо від генофондів інших видів. Внаслідок репродуктивної ізоляції генофонди різних видів еволюціонують незалежно один від одного.

Репродуктивна ізоляція видів, що розмножуються статевим шляхом, служить критерієм видоутворення. Предковий вид перетворюється в два нових види, коли сукупність популяцій, що схрещуються між собою, розпадається на дві репродуктивно ізольовані сукупності. Не дивно, що репродуктивна ізоляція використовується як основний критерій виду – адже саме вона дозволяє генофондам видів еволюціонувати незалежно один від одного.

Біологічні особливості організмів, що запобігають схрещуванню між представниками різних видів називаються **репродуктивними ізолюючими механізмами (РІМ)**. Класифікація РІМ наступна:

1. **Презиготні РІМ**, що запобігають утворенню гібридних зигот.

- а. **Екологічна ізоляція**: популяції займають одну і ту ж територію, але різні екологічні ніші, тому не контактують.
- б. **Часова ізоляція**: спарювання тварин або цвітіння рослин відбувається в різних час доби або в різних період року.

- в. **Поведінкова ізоляція** (етологічна): відсутність або слабо виражений статевий потяг між самцями і самками. Як результат – ніякого сексу.
 - г. **Механічна ізоляція**: копуляції у тварин і запиленню в рослин перешкоджають відповідно відмінності в розмірах та формі геніталій у тварин і відмінності в структурі квітки в рослин. І в результаті – знову ніякого сексу. Який жах!
 - д. **Гаметична ізоляція**: гамети самців та самок не взаємодіють між собою або ж сперматозоїди втрачають життєздатність в статевих шляхах самки, а пилок – в приймочці маточки квітки.
2. **Постзиготні РІМ**, що знижують життєздатність або плодовитість гібридів.
- а. **Нежиттєздатність гібридів**: гібридні зиготи не розвиваються або не досягають статевої зрілості.
 - б. **Стерильність гібридів**: гібриди не здатні продукувати нормально функціонуючі гамети.
 - в. **Неповноцінність гібридів**: нащадки гібридів (у F_2 або під час реципрокних схрещувань) мають знижену життєздатність або плодовитість.

Репродуктивні ізолюючі механізми, як бачимо, можна розділити на презиготні і постзиготні. Презиготні РІМ перешкоджають гібридизації між представниками різних популяцій і тим самим перешкоджають утворенню гібридних зигот. Постзиготичні РІМ знижують життєздатність або плодовитість гібридів. Презиготні та постзиготні РІМ служать одній меті: вони не дозволяють обмін генів між популяціями. Але ці механізми мають одну суттєву відмінність: непродуктивна витрата генетичних та інших ресурсів у випадку невикористання постзиготичних РІМ більша, аніж у випадку презиготичних. Якщо гібридна зигота утворюється, але виявляється нежиттєздатною, то

витрачаються дві гамети, що могли б дати повноцінних негібридних нащадків. Якщо гібриди життєздатні, але стерильні, то витрачаються не тільки гамети, але і ресурси, що необхідні для розвитку гібридних особин. Втрати ще більші в випадку гібридної недостатності, коли ресурси витрачаються не тільки на гібридів першого покоління, але і на їх нащадків. Один із механізмів презиготичної репродуктивної ізоляції, а саме гаметична ізоляція, теж може бути пов'язана з марною витратою гамет, коли з них не утворюється життєздатних зигот. Інші презиготичні РІМ не пов'язані з марною витратою гамет, але можуть супроводжуватись марними витратами енергії на безуспішне залицяння (поведінкова ізоляція) або на марні спроби спарювання (механічна ізоляція). Природний добір сприяє утворенню презиготичних РІМ між популяціями, що вже ізолювані за допомогою постзиготичних РІМ, якщо ці популяції мешкають на одній території і, значить, є реальна можливість утворення гібридних зигот. Це відбувається саме тому, що розвиток презиготичних РІМ зменшує або повністю перешкоджає марним витратам генетичних та інших ресурсів.

Для попередження схрещувань між двома різними видами, переважно, використовуються не всі РІМ, але як правило репродуктивну ізоляцію між видами забезпечують не один, а два або кілька механізмів. Одні РІМ більш поширені серед рослин (наприклад, часова ізоляція), тоді як інші – серед тварин (наприклад, поведінкова ізоляція). Але навіть у випадку близьких видів ізоляція різних пар видів часто здійснюється за допомогою різних механізмів. Ця обставина може служити прикладом того, наскільки глибоко діє природний добір: еволюційна функція РІМ полягає в попередженні **інтербрідингу**, а як ця функція виконується, залежить від конкретних умов і відповідної генетичної мінливості.

9. Біорізноманіття популяцій і процес видоутворення

Види – це репродуктивно ізольовані один від одного групи популяцій. Питання про те, як утворюються нові види, тотожне питанню про те, як між групами популяцій виникає репродуктивна ізоляція. Переважно репродуктивна ізоляція виникає спочатку як побічний результат генетичної дивергенції, завершує її становлення безпосередньо під дією природного добору. Видоутворення відбувається за допомогою найрізноманітніших способів, але в цьому процесі можна виділити дві основні стадії.

Стадія I. Для початку процесу видоутворення потрібно перш за все, щоб потік генів між двома популяціями одного виду був завдяки певним причинам повністю або частково перерваний. Відсутність потоку генів призводить до того, що дві популяції генетично диференціюються внаслідок пристосування до відмінних місцевих умов життя або до різних способів життя (а також внаслідок дрейфу генів, що залежно від обставин може відігравати більшу або меншу роль в процесі генетичної диференціації). Зупинка потоку генів між популяціями необхідна, бо в іншому випадку обидві популяції утворюють єдиний генофонд і не можуть генетично диференціюватися. Після того, як між популяціями накопичуються генетичні відмінності, виникають РІМ із-за того, що різні генофонди виявляються некоадаптивними: гібридні особини мають дизгармонійні поєднання генів і відповідно занижену життєздатність або плодовитість.

Таким чином, для першої стадії видоутворення характерні дві особливості: 1) репродуктивна ізоляція з'являється первісно в формі постзиготичних РІМ; 2) ці РІМ являють собою побічний результат генетичної диференціації. На даній стадії природний добір не бере участі в становленні репродуктивної ізоляції.

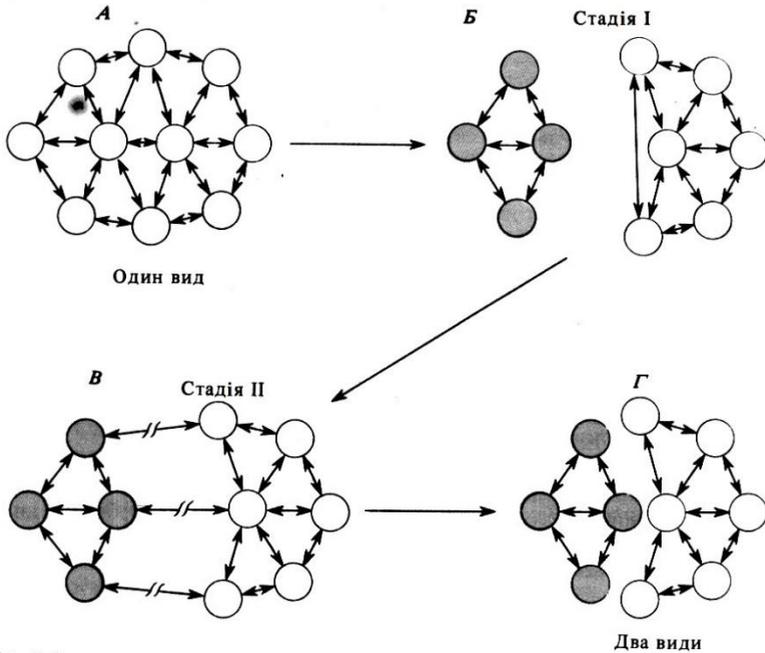


Рис. 10.11. Загальна модель видоутворення. А. Локальні популяції одного виду зображені колами, стрілки позначають потоки генів між популяціями Б. Популяції розпалися на дві групи, між якими відсутній потік генів. Ці групи поступово все більш диференціюються генетично. Внаслідок генетичного диференціювання виникають репродукційні ізолюючі механізми. Це перша стадія видоутворення. В. особи з обох груп популяцій здатні спарюватися одне з одним. Але, оскільки вже існують репродуктивні ізолюючі механізми, виникає лише дуже слабкий потік генів (якщо взагалі виникає), що позначено розірваними стрілками. Природній добір сприяє розвитку нових репродуктивних ізолюючих механізмів, особливо презиготних, що попереджають спарювання між представниками різних груп популяцій. Це друга стадія

видоутворення. Г. Процес видоутворення завершений, бо обидві групи повністю репродуктивно ізольовані. Утворилось два нових види, що здатні співіснувати при відсутності потоку генів між ними.

Генетична диференціація і супутній їй розвиток постзиготних РІМ відбуваються поступово. Тому в відповіді на запитання чи почався вже процес видоутворення між двома конкретними популяціями, допускається певна довільність. Можна вважати, що популяція знаходиться на першій стадії видоутворення, якщо між ними виникали РІМ. Локальні популяції одного виду часто генетично відрізняються одна від одної, але не слід думати, що вони знаходяться на першій стадії процесу видоутворення, якщо генетична диференціація мала і не викликає появи РІМ.

Стадія II. На цій стадії завершується становлення репродуктивної ізоляції. У випадку, якщо зовнішні умови перешкоджають потоку генів між популяціями на першій стадії видоутворення змінились, то це може відбутися, наприклад, коли дві раніше географічно розділені популяції починають розселятися і освоювати, хоча б частково, одну і ту ж територію. Тут можливі два наслідки: 1) утворюється єдиний генофонд, оскільки пристосованість гібридів занижена не дуже сильно і не може перешкодити злиттю популяцій; 2) виникають два види, бо природний добір сприяє закріпленню і подальшому вдосконаленню механізмів репродуктивної ізоляції.

Перша стадія процесу видоутворення зворотна: якщо процес не зайшов надто далеко, то дві раніше генетично диференційовані популяції можуть знову злитися і утворити єдиний генофонд. Але якщо в результаті схрещування між особинами, що належать до різних популяцій, утворюються гібридні нащадки з заниженою життєздатністю або плодовитістю, то природний добір буде сприяти особам, що

схрещуються з представниками своєї ж популяції. Розглянемо наступну спрощену ситуацію. Нехай в певному локусі є два алелі A_1 та A_2 . Алель A_1 забезпечує переважне схрещування між особинами однієї популяції, алель A_2 сприяє міжпопуляційним схрещуванням. Тоді алель A_1 буде частіше представлений серед нащадків від внутрішньопопуляційних схрещувань, тобто серед особин з високою життєздатністю та плодовитістю, тоді як алель A_2 буде частіше траплятись в генотипі міжпопуляційних гібридів. Оскільки останні мають занижену адаптивність, частота алеля A_2 буде зменшуватись з покоління в покоління. Природний добір призведе до збільшення частки алелей, що сприяють внутрішньопопуляційним схрещуванням. Це означає, що природний добір буде діяти на користь становлення презиготних РІМ, що запобігають утворенню гібридних зигот.

Дві характерні особливості другої стадії видоутворення полягають в тому, що: 1) репродуктивна ізоляція розвивається в основному в формі презиготичних РІМ; 2) розвиток презиготичних РІМ безпосередньо обумовлений природнім добром. Ці дві характерні особливості другої стадії видоутворення докорінним чином відрізняють її від першої стадії.

Взагалі то, видоутворення можливе і без другої стадії. При відсутності потоку генів між популяціями може виникнути повна репродуктивна ізоляція, якщо процес генетичного диференціювання продовжується достатньо довго: наприклад, коли популяції протягом необмеженого довгого часу мешкають на ізольованих островах. Але друга стадія помітно прискорює процес видоутворення внаслідок того, що природний добір безпосередньо сприяє розвитку репродуктивної ізоляції.

10. Біорізноманіття популяцій і географічне видоутворення

Описана вище загальна модель видоутворення може реалізовуватись у природних умовах різними способами, які відносяться до двох основних типів, а саме до географічного видоутворення та квантового видоутворення. При географічному видоутворенні перша стадія процесу здійснюється в результаті географічного розділення популяцій. Ареали популяцій наземних тварин можуть бути розділені водними перешкодами (ріками, озерами, океанами), горами, пустелями і будь-якими іншими типами ландшафтів, що не доступні для представників даного виду. Прісноводні організми географічно ізольовані, якщо вони населяють різні річкові системи або озера, що не зв'язані між собою. Популяції морських організмів можуть бути розділені сушею, водними просторами з глибинами більшими чи меншими тих, яка необхідна для даного виду, або водами з іншою солоністю.

Під дією природного добору географічно ізольовані популяції адаптуються до місцевих умов і виникає генетична диференціація. Певну роль в становленні генетичної диференціації може відігравати і дрейф генів, особливо коли популяції малі і походять від невеликого числа особин. Якщо популяції лишаяються географічно розділеними доволі довго, то можуть з'явитися зачатки репродуктивної ізоляції, зокрема в формі постзиготних РІМ. Такі популяції знаходяться на першій стадії процесу видоутворення.

Друга стадія видоутворення починається, коли раніше ізольовані популяції починають контактувати як мінімум на деякій частині ареалу. Це може відбутися, наприклад, в результаті топографічних змін земної поверхні, екологічних змін, що призводять до того, що якась територія стає придатною для життя певного виду, або під час міграцій

однієї популяції в область проживання іншої. При цьому можуть відбуватися схрещування між представниками різних популяцій. У залежності від досконалості механізмів репродуктивної ізоляції, що виникли раніше і ступені гібридизації дві популяції можуть або злитися, утворюючи єдиний генофонд, або започаткувати два різних види, між якими з'являються нові (презиготні) РІМ.

Дві стадії процесу географічного видоутворення можна проілюструвати на прикладі групи близькоспоріднених видів дрозофіли, що населяють Центральну та Південну Америку. Ця група, що має загальну назву *Drosophila willistoni* складається з 15 видів, шість з яких є **види-двійники**, тобто види, що практично однакові морфологічно. Один з них – власне *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916) включає два підвиди: *Drosophila willistoni quechua*, що населяє Південну Америку західніше Анд, та *Drosophila willistoni willistoni*, що живе східніше Анд. Між ними існує певна репродуктивна ізоляція, що проявляється в певній формі стерильності гібридів: при лабораторних схрещуваннях представників цих двох підвидів результати залежать від того, до якого підвиду належать самець і самка. При схрещуваннях самок *Drosophila willistoni willistoni* з самцями *Drosophila willistoni quechua* самки і самці серед нащадків плодовиті. Під час реципрокних схрещувань самки серед нащадків плодовиті, а самці стерильні.

Якби ці два підвиди вступили в контакт у природних умовах, то природний добір діяв би на користь виникнення презиготних РІМ, оскільки всі гібридні самці серед нащадків від схрещувань *D. w. quechua* і *D. w. willistoni* стерильні. Тобто, ці два підвиди являють собою дві групи популяцій, що знаходяться на першій стадії географічного видоутворення.



Рис. 11.11. Географічне поширення шести споріднених видів дрозозфил групи *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916). Кожний з видів складається з двох підвидів. Ці підвиди являють собою групи популяцій, що знаходяться на першій стадії географічного видоутворення.

На першій стадії видоутворення знаходиться і друга сукупність популяцій тієї ж групи видів. *Drosophila equinoxialis* Dobzhansky, 1946 включає два географічно розділені підвиди: *D. e. equinoxialis*, що живе в Південній Америці, і *D. e. caribbensis*, що населяє Центральну Америку та Карибські острови. Під час лабораторних схрещувань представників цих підвидів незалежно від того,

до яких підвидів належали самка та самець, гібридні самки завжди були плодовиті, а самці – завжди стерильні. Таким чином ступінь репродуктивної ізоляції між цими двома підвидами *Drosophila equinoxialis* Dobzhansky, 1946 більша, аніж між підвидами *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916). Природний добір на користь презиготних ПІМ у *Drosophila equinoxialis* Dobzhansky, 1946 був би сильнішим, аніж у *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916), оскільки при схрещуваннях між підвидами *Drosophila equinoxialis* Dobzhansky, 1946 всі самці стерильні незалежно від напрямку схрещування.

В обох випадках між підвидами не існує ізоляції, що обумовлена презиготними ПІМ. Значить, становлення репродуктивної ізоляції між цими групами популяцій ще далеко не завершено, і, значить, вони не можуть вважатися самостійними видами.

Другу стадію процесу видоутворення можна проілюструвати на прикладі виду *Drosophila paulistorum* Dobzhansky et Pavan in Burla et al., 1949 – цей вид, що складається з шести підвидів, тобто видів, що знаходяться на стадії виникнення, два чи три з них в різних частинах ареалу існують симпатрично. Під час схрещувань між представниками цих підвидів виявляється гібридна стерильність такого ж типу, що і в випадку *Drosophila equinoxialis* Dobzhansky, 1946 – гібридні самки плодовиті, а самці стерильні. Але два чи три підвиди ввійшли в контакт в багатьох місцях ареалу, і тут відбулась друга стадія процесу видоутворення, яка і призвела до виникнення повної або майже повної етологічної ізоляції. Коли в лабораторних умовах самок і самців різних підвидів інкубують разом, результати дослідів залежать від того, з якої частини ареалу взяті ці мухи. Якщо представники обох підвидів походять з одної місцевості, то спостерігаються лише **гомогамні схрещування** (тобто, схрещування між

представниками одного і того ж підвиду); коли ж мухи походять з різних частин ареалу, то поруч з гомогамними схрещуваннями спостерігаються і **гетерогамні** (тобто, схрещування між представниками різних підвидів чи то напіввидів). Це означає, що етологічна ізоляція ще не зовсім завершена. Таким чином, *Drosophila paulistorum* Dobzhansky et Pavan in Burla et al., 1949 служить чудовим прикладом дії природного добору на другій стадії видоутворення: репродуктивна ізоляція між підвидами вже повністю здійснена в тих частинах ареалу, де ці підвиди є симпатричними, але вона завершена ще не всюди, бо гени, що відповідають за ізоляцію, ще не поширились по всьому ареалу виду.

11. Біорізноманіття популяцій та квантове видоутворення

Під час географічного видоутворення перша стадія супроводжується генетичною дивергенцією географічно розділених популяцій. Виникнення постзиготних РІМ в якості побічного результату генетичної дивергенції вимагає тривалого часу: тисяч, іноді мільйонів поколінь. Але існують інші способи видоутворення, під час яких перша стадія і розвиток постзиготичних РІМ здійснюються протягом невеликих проміжків часу. Видоутворення такого прискореного типу називають **квантовим** видоутворенням або **сальтаційним** видоутворенням.

Одна з форм квантового видоутворення – це поліплоїдія, тобто збільшення числа гаплоїдних наборів хромосом в каріотипі. Поліплоїдні особини можуть виникати лише за одне покоління. Поліплоїдні популяції репродуктивно ізольовані від виду, з якого вони виникли, і таким чином являють собою новий вид живих організмів. Внаслідок поліплоїдної мутації відбувається зупинка потоку генів, що необхідно для першого етапу

видоутворення, що обумовлено не географічною ізоляцією популяцій, а певними цитологічними змінами. Для виникнення і поглиблення репродуктивної ізоляції в формі стерильності гібридів немає потреби в появі багатьох поколінь: репродуктивна ізоляція виникає внаслідок незбалансованості хромосомних наборів гібридних особин. Якщо диплоїдна та поліплоїдна популяція рослин, що виникла з диплоїдної ростуть поблизу один від одної і між ними виникає гібридизація, то природний добір буде сприяти формуванню презиготичних ізолюючих механізмів (друга стадія видоутворення), що блокують перехресне запилення і даремну витрату гамет.

У рослин відомі різні типи квантового видоутворення, що відмінні від поліплоїдії. Квантове видоутворення характерне для двох диплоїдних видів *Clarkia biloba* (Durand) A. Nels. & J. F. Macbr. та *Clarkia lingulate* H. F. Lewis & M. E. Lewis, що вивчались Харламом Л'юїсом. Обидва ці види ростуть в Каліфорнії, але *Clarkia lingulate* H. F. Lewis & M. E. Lewis, має вузький ареал і зустрічається тільки в двох районах гір Сьєра-Невада на південній частині ареалу *Clarkia biloba* (Durand) A. Nels. & J. F. Macbr. Обидва види є рослинами перехреснозапильними, хоча здатні і до самозапилення. Обидва види схожі морфологічно, відмінності стосуються тільки форми пелюсток. Але хромосомні набори цих видів відрізняються однією транслокацією, кількома парацентричними інверсіями, крім того, в хромосомному наборі *Clarkia lingulate* H. F. Lewis & M. E. Lewis є додаткова хромосома, що гомологічна частинам двох хромосом *Clarkia biloba* (Durand) A. Nels. & J. F. Macbr. Вид з вузьким ареалом *Clarkia lingulate* H. F. Lewis & M. E. Lewis виник від *Clarkia biloba* (Durand) A. Nels. & J. F. Macbr в результаті серії мутацій, що відбулися швидко одна за одною, що призвели до перебудови хромосомного набору. Особи, гетерозиготі по таким

хромосомним перебудовам, як транслокації, злиття, розділення, мають занижену плодовитість. Таким чином, перша стадія видоутворення може здійснюватись шляхом хромосомних перебудов без будь-якої диференціації алелей. Самозапилення сприяє поширенню таких перебудов в популяції. Як тільки в результаті хромосомних перебудов частина популяції стає репродуктивно ізольованою від іншої частини популяції, природний добір починає сприяти розвитку додаткових РІМ.

Швидке видоутворення, що обумовлене хромосомними перебудовами, відоме і в деяких тварин, наприклад, в австралійських прямокрилих *Moraba scurra* (Rehn, 1952) (= *Keyacris scurra* (Rehn, 1952)) та *Moraba viatica* (Erichson, 1842) (= *Vandiemenna viatica* (Erichson, 1842)), які вивчав Вайт. Види, що живуть по сусідству перебувають на стадії становлення і відрізняються хромосомними транслокаціями. Транслокації спочатку закріплюються в малих колоніях в результаті генетичного дрейфу. Якщо особини такої колонії мають високу адаптивність, то вони можуть поступово розширити область свого проживання і витіснити вихідних вид з його ареалу. У результаті вихідна і утворена популяції можуть існувати на сусідніх територіях, межуючи одна з одною. Самостійність таких популяцій підтримується завдяки тому, що утворені в зоні контакту міжпопуляційні гібриди гетерозиготні по транслокаціям і тому мають занижену адаптивність. Таким чином, перша стадія видоутворення швидко завершується і природний добір починає сприяти розвитку додаткових РІМ (друга стадія видоутворення). Видоутворення такого типу широко поширене в деяких групах тварин, зокрема в гризунів, що ведуть підземний малорухомий спосіб життя.

12. Біорізноманіття популяцій і генетичне диференціювання під час видоутворення

Відкриття генетичного коду білків і розробка методу електрофорезу в гелях дали можливість якісно оцінити генетичні зміни, що відбуваються в популяціях під час видоутворення. Але ще до того, як цей метод поширився, існували дані, що свідчили про те, що число алельних замін в процесі видоутворення може бути великим, оскільки було відомо, що навіть близькі види в генетичному розумінні сильно відрізняються. Наприклад, Ервін Баур схрещував два види рослин з роду *Antirrhinum* – *Antirrhinum majus* L. та *Antirrhinum molle* L., що дають плодовиті гібриди. У другому поколінні спостерігалась значна фенотипічна мінливість. Для більшості рослин були характерні різні комбінації батьківських ознак, але в деяких виявлялись ознаки, що були відсутні в обох батьківських видах, але зустрічались у рослин інших видів того ж роду, або близьких родів. Ервін Баур встановив, що існують більше сотні різних генетичних відмінностей між видами *A. major* та *Antirrhinum molle* L. Але виявити, яку роль в генотипі складають гени, щодо яких відрізняються ці два види, було неможливо, оскільки методи класичної менделівської генетики не дозволяють оцінити число генів, що спільні для обох видів.

Ступінь генетичного диференціювання двох популяцій можна оцінити, вивчаючи в кожній з них деякий набір випадково обраних білків. При цьому наперед не повинно бути відомо, відрізняються популяції по цим білкам чи ні. Тоді гени, що кодують ці білки, утворюють випадкову вибірку з усіх структурних генів з точки зору аналізу міжпопуляційних відмінностей. Результати, що були отримані при вивченні невеликого числа локусів, можуть бути потім екстрапольовані на геном в цілому.

Ефективним методом, що дозволяє вивчати мінливість білків у природних популяціях і визначати частоти генотипів та алелей в популяціях, служить електрофорез у гелях. Масатоші Ней запропонував зручний спосіб оцінки генетичного диференціювання популяцій за даними електрофорезу. При цьому використовуються дві величини:

1) генетична спорідненість (I), що оцінює частку структурних генів, що ідентичні в обох популяціях;

2) генетична відстань або дистанція (D) – оцінка середнього числа замін та алелей в кожному локусі, що відбулися за час окремішньої еволюції двох популяцій.

Заміни алелей бувають тоді, коли в результаті мутацій алелі в окремих локусах замінюються іншими або коли одразу замінюється цілий набір алелей. Цей метод враховує ту обставину, що заміни алелей можуть бути неповними: в якійсь частині популяції «новий» алель може витіснити «старий», що продовжує бути наявним у популяції.

Генетична спорідненість – I може мати значення від нуля (коли в популяціях, що порівнюються немає спільних алелей) до одиниці (коли частоти всіх алелей однакові в обох популяціях). Генетична відстань – D змінюється від нуля (коли немає ніяких алельних замін) до нескінченності; значення можуть бути більші одиниці, оскільки в процесі еволюції, що відбувається протягом тривалого часу, алелі в кожному локусі можуть неодноразово повністю замінюватись.

Величини I та D використовуються в якості міри генетичного диференціювання популяцій в процесі видоутворення. Щодо географічного видоутворення, то якості характерного прикладу видоутворення цього типу можна взяти групу видів та підвидів *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916), бо простежуються в цьому випадку обидві стадії процесу видоутворення. Ця група видів була ретельно вивчена засобами електрофорезу. Результати

досліджень було виявлено п'ять рівнів еволюційної дивергенції.

Таблиця 16.11. Генетична диференціація між популяціями групи *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916), що знаходяться на різних рівнях еволюційної дивергенції. Рівні 2 та 3 відповідають першій та другій стадіям географічного видоутворення. I – міра генетичної спорідненості, D – генетична відстань. Числа відповідають середнім значенням і стандартним відхиленням для кількох порівнянь.

№ з/п	Рівень порівняння	I	D
1.	Локальні популяції	0,970±0,006	0,031±0,007
2.	Підвиди	0,795±0,013	0,230±0,016
3.	Види I стадії становлення	0,798±0,026	0,226±0,033
4.	Види-двійники	0,563±0,023	0,581±0,039
5.	Морфологічно різні види	0,352±0,023	1,056±0,068

На першому рівні порівнюються популяції, що існують окремо, але при цьому не мають якоїсь репродуктивної ізоляції. Генетична спорідненість рівна 0,970, тобто популяції мають між собою багато спільного.

На другому рівні порівнюються різні підвиди, наприклад, *Drosophila willistoni willistoni* з *Drosophila willistoni quehua* та *Drosophila equinoxialis equinoxialis* з *Drosophila equinoxialis carriensis*. Ці популяції знаходяться на першій стадії процесу видоутворення: діють постзиготичні РІМ, що проявляються в формі стерильності гібридів. Між цими підвидами вже виявляється значна генетична диференціація: I = 0,795; D = 0,230; тобто в середньому в кожних 23 з 100 локусів відбулися повні заміни алелей.

На третьому рівні еволюційної дивергенції розташовані види комплексу *Drosophila paulistorum* Dobzhansky & Pavan, 1949, що знаходяться в процесі становлення. Це популяції, що досягли другої стадії видоутворення; між ними поруч з постзиготичними РІМ існують ще й презиготичні. Генетична диференціація при цьому не перевищує диференціації між популяціями, що знаходяться на першій стадії видоутворення. Це означає, що друга стадія видоутворення не вимагає великих генетичних змін, що не повинно викликати здивування в дослідника. Хоча інколи викликає. На першій стадії видоутворення репродуктивна ізоляція виникає як побічний продукт генетичної дивергенції, необхідно, щоб між популяціями накопичилось доволі багато генетичних відмінностей, перш ніж сформується постзиготичні РІМ в якості побічного ефекту. Але на другій стадії видоутворення природний добір безпосередньо діє на користь презиготичних РІМ. Тому для здійснення другої стадії видоутворення достатньо, щоб популяції відрізнялися лише кількома генами, наприклад генами, що впливають на шлюбну поведінку.

На четвертому рівні генетичної диференціації порівнюються види-двійники, такі як *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916) та *Drosophila equinoxialis* Dobzhansky, 1946. Не дивлячись на морфологічну спорідненість, генетично ці види абсолютно відмінні: в середньому на кожні 100 локусів припадає приблизно 58 алельних замін. Види – це незалежно еволюціонуючі групи популяцій. Після того як процес видоутворення завершений, види продовжують безперервно генетично дивергувати. Результати цього процесу поступової дивергенції ясно видні також під час порівняння морфологічно різних видів групи *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916) (п'ятий рівень генетичної диференціації). Під час незалежної еволюції цих

видів в кожному локусі відбувається в середньому більше однієї заміни алелей.

Таблиця 17. Генетична диференціація на різних стадіях еволюційної дивергенції в деяких групах організмів. Перше число в кожному рядку – середнє значення генетичної спорідненості, друге (в дужках) – середня генетична відстань (згідно F. J. Ayala, 1975).

Організми	I (D)			
	Локальні популяції	Підвиди	Види на стадії становлення	Види і споріднені роди
Дрозофіли	0,987 (0,013)	0,851 (0,163)	0,788 (0,239)	0,381 (1,066)
Безхребетні	0,985 (0,016)	-	-	0,465 (0,878)
Риби	0,980 (0,020)	0,850 (0,163)	-	0,531 (0,760)
Саламандри	0,984 (0,017)	0,836 (0,181)	-	0,520 (0,742)
Плазуни	0,949 (0,053)	0,738 (0,360)	-	0,437 (0,988)
Ссавці	0,944 (0,058)	0,793 (0,232)	0,769 (0,263)	0,620 (0,559)
Рослини	0,966 (0,035)	-	-	0,510 (0,808)

За допомогою методу електрофорезу в останні роки були проведені порівняння популяцій, що знаходяться на різних рівнях еволюційної дивергенції. Еволюція – це складний процес, що визначається як зовнішніми умовами, так і природою самих організмів, тому ступінь генетичного диференціювання популяцій, що знаходяться на одному і тому ж рівні еволюційної дивергенції, може бути різним у

залежності від місця, часу, особливостей організмів. Результати електрофоретичних досліджень підтверджують існування такої мінливості, але при цьому виявляються і деякі загальні закономірності.

Крім деяких нечисельних виключень, генетичні відстані між популяціями, що знаходяться як на першій, так і на другій стадії видоутворення, складають в середньому біля 0,20 (в більшості випадків ця величина має значення від 0,16 до 0,30) в таких дуже різних тварин як комахи, риби, земноводні, плазуни, ссавці. Ці результати узгоджуються з висновками зробленими на основі вивчення групи *Drosophila willistoni* (Sturtevant, 1916): на першій стадії процесу географічного видоутворення необхідне доволі значне генетичне диференціювання (біля 20 алельних замінів на 100 локусів), тоді як на другій стадії цього процесу додатково потрібно лише невеликі генетичні зміни.

Наскільки ж великі генетичні зміни під час квантового видоутворення? Друга стадія відбувається однаково як під час географічного, так і під час квантового видоутворення. В обох випадках у популяціях вже існують постзиготні РІМ і під дією природного добору розвиваються презиготні механізми ізоляції. Якщо для здійснення другої стадії географічного видоутворення потрібні генетичні зміни лише в малій частці генів, то це повинно мати місце і для квантового видоутворення. Результати досліджень підтверджують це передбачення. Якщо розглядати популяції двох видів однорічних рослин *Clarkia biloba* (Durand) A. Nels. & J. F. Macbr. та *Clarkia lingulate* H. F. Lewis & M. E. Lewis, то ці види зберігають між собою багато спільного в генетичному розумінні: $I = 0,880$ та $D = 0,128$; тобто за час окремішньої еволюції обох видів на кожні 100 локусів назбиралось в середньому біля 13 алельних замінів.

Таблиця 18. Генетична диференціація під час квантового видоутворення. Між сформованими видами або видами, що знаходяться на стадії становлення способом квантового видоутворення генетична диференціація невелика. (* - порівняння нових видів, ** - порівняння підвидів, що стають новими видами на другій стадії видоутворення).

Популяції, що порівнюються	I	D
Рослини		
<i>Clarkia biloba</i> (Durand) A. Nels. & J. F. Macbr. *	0,880	0,128
<i>Clarkia linguata</i> H. F. Lewis & M. E. Lewis*		
<i>Stephanomeria exigua</i> Nutt.*	0,945	0,057
<i>Stephanomeria malheurensis</i> Gottlieb*		
Гризуни		
<i>Spalax ehrenbergi</i> (Nehring, 1898) (= <i>Nannospalax ehrenbergi</i> (Nehring, 1898))**	0,978	0,022
<i>Thomomys talpoides</i> (Richardson, 1828)**	0,925	0,057
<i>Proechimys guairae</i> Thomas, 1901**	0,969	0,032
<i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758**	0,992	0,008
Комахи		
<i>Drosophila sylvestris</i> (Perkins, 1910)*	0,939	0,063
<i>Drosophila heteroneura</i> (Perkins, 1910)*		
<i>Culex pipiens pipiens</i> Linnaeus, 1758**	0,942	0,060
<i>Culex pipiens molestus</i> Linnaeus, 1758**		

Можна розглянути ще два види однорічних рослин - *Stephanomeria exigua* Nutt. та *Stephanomeria malheurensis* Gottlieb. Останній вид виник з першого зовсім нещодавно.

Леслі Готліб показав, що вихідна і нова популяції відрізняються лише однією хромосомною транслокацією і по способу розмноження: батьківський вид розмножується перехресним запиленням, дочірній – шляхом самозапилення. Як і слід було очікувати, генетичні відмінності між цими видами дуже незначні і складають лише 6 алельних замін на 100 локусів.

Щодо гризунів, то вид сліпунів *Spalax ehrenbergi* (Nehring, 1898) являє собою вид, що складається з чотирьох популяцій, що відрізняються по числу хромосом в наборі (52, 54, 58 та 60). Ці популяції переважно аллопатричні, хоча і вступають в контакт у вузьких зонах на межах своїх ареалів, де відбуваються певна гібридизація. Відмінності в числі хромосом, що утворилися в результаті хромосомного злиття і розділення, створюють ефективні постзиготичні РІМ. Крім того, між популяціями спостерігається деяка етологічна ізоляція; лабораторні дослідження показали, що під час спарювання перевагу мають особини одного і того ж хромосомного типу, хоча особини різних хромосомних типів зовні тотожні. Ці чотири популяції перебувають на другій стадії квантового видоутворення, дуже близькі між собою генетично: за час їх окремішньої еволюції на кожному 100 локусів відбулось біля 2 алельних замін.

Американські гофери *Thomomys talpoides* (Richardson, 1828) являють собою вид, що складається з більш ніж 8 популяцій, що відрізняються перебудовами в наборах хромосом. Число хромосом в наборі коливається від 40 до 60. Вони мешкають на півночі та на Дикому Заході ЗСА та в сусідніх районах Канади. Популяції цього виду так само алопатричні, але вони контактують на периферіях ареалів. У південноамериканських щетинистих шурів *Proechimys guairae* Thomas, 1901 число хромосом коливається між 46 та 62. Причина полягає в робертсонівських перебудовах та інших хромосомних

мутаціях. У звичайної домашньої миші нормальний набір хромосом складає 60 хромосом. Але в Швейцарії, центральній Італії та на Сицилії виявлені дикі популяції мишей з ареалами, що не перекриваються. У цих популяціях число хромосом у каріотипі коливається від 22 до 28. Хромосомні перебудови перешкоджають гібридизації особин в зонах контакту, хоча одиничні гібридні особини можуть виникати. Середня генетична відстань між такими видами, що зароджуються завжди дуже мала.

Щодо комах є теж два цікаві приклади. У першому випадку є два види, що нещодавно виникли на Гавайських островах (стейт Алоха, ЗСА). Ці види - *Drosophila sylvestris* (Perkins, 1910) та *Drosophila heteroneura* (Perkins, 1910) відрізняються морфологічно і в значній частині своїх ареалів симпатричні, що свідчить про завершення другого етапу видоутворення. Але генетична диференціація дуже мала, лише трохи більша, аніж та, що виявляється між локальними популяціями різних груп організмів.

Два підвиди комарів - *Culex pipiens pipiens* Linnaeus, 1758 та *Culex pipiens molestus* Linnaeus, 1758 диференціювались вже в історичний час: *molestus* – це форма, що відщепилась від *pipiens* і адаптувалась до життя в урбанізованому середовищі. Личинки розвиваються в стічних водах та в очисних відстійниках, самки живляться кров'ю людей наче вони вампіри. Представники цих двох видів, що зароджуються, не схрещуються, оскільки їх шлюбний політ відбувається на різних висотах: самці *molestus* літають біля поверхні землі, а самці *pipiens* на висоті 2 – 3 м над поверхнею землі, на рівні крони дерев. Ця ситуація може служити прикладом виникнення механізмів презиготичної ізоляції (етологічна ізоляція та ізоляція по місцеперебуванні) без попереднього виникнення постзиготичної ізоляції.

Таким чином, квантове видоутворення може відбуватися при наявності дуже невеликих змін на рівні окремих генів, тобто ні на першій, ні на другій стадіях видоутворення такого типу не потрібно великого числа алельних замін. Цей вихід узгоджується з висновком, що зроблений відносно географічного видоутворення: на другій стадії, коли природний добір безпосередньо сприяє встановленню презиготичних РІМ, немає необхідності в значних генетичних змінах.

Оскільки популяції є елементарними одиницями еволюції (реальними структурами, де діють елементарні еволюційні фактори, які модифікують елементарний еволюційний матеріал), без систематичного вивчення популяцій неможливе ніяке ґрунтовне дослідження мікроеволюції. Одночасно з цим слід розуміти, що мікроеволюційні ситуації є надзвичайно складними. Всі мікроеволюційні фактори в своїх діях взаємопов'язані, залежать вони і від еволюційного матеріалу. Проблемам утворення та вимирання популяцій, безумовно, слід приділяти більшу увагу в польових та експериментальних дослідженнях. Слід пам'ятати про неминуче різному еволюційному вмісті популяції в різних великих групах живих організмів. Це питання виникає по аналогії з питаннями про різний вміст виду в різних групах організмів (наприклад, морфологічні відмінності між видами ссавців і птахів значно менші, аніж між багатьма внутрішньовидовими форма риб). У майбутньому питання дослідження еволюції обов'язково мусить отримати розвиток в рамках популяційної біології: еволюційна різноякісність популяцій повинна бути виражена не тільки на інтуїтивному рівні.

13. Вплив інбридингу на біорізноманіття популяцій людини.

У людини шлюбні відносини між батьками і дітьми або між братами і сестрами називаються кровозмішуванням. У більшості людських культур існує сувора заборона на подібні шлюби, хоча в династіях єгипетських фараонів вони зустрічалися часто. Шлюб між близькими родичами, такими як двоюрідні брати і сестри, також часто бувають заборонені законом чи релігійними звичаями. У ЗСА приблизно в половині стейтів існують закони, що забороняють шлюби між дядечком та племінницею, між двоюрідними сибсами.

У більшості випадків закони і релігійні звичаї забороняють шлюби між близькими родичами, але іноді трапляються виключення. У римській католицькій церкві шлюби між дядечком та племінницею, двоюрідними та троюрідними сибсами та іншими двоюрідними родичами вимагають спеціального дозволу церковної влади. Церковноприходські архіви являють собою одне з кращих джерел інформації про шлюб між родичами в популяціях людини.

У деяких суспільствах шлюби між родичами не тільки дозволені, але і вважаються бажаними. В Японії, наприклад, шлюби між двоюрідними сибсами заохочуються і в низці місцевостей та в деяких соціальних групах складають до 10% загального числа шлюбів. У стейті Андхра-Прадеш (Індія) є касти які схвально ставляться до шлюбів між дядечком і племінницею і такі шлюби складають до 10 % шлюбів у цих кастах.

У результаті інбридингу в популяціях людини зростає частота появи гомозигот по різним шкідливим мутаціям. Частота гомозигот по рецесивному летальному алелю при темпі мутування $u = 10^{-5}$ серед нащадків шлюбів між

двоюрідними сибсами приблизно в 20 разів вища, ніж при випадкових схрещуваннях.

Таблиця 23. Інбредна депресія в популяціях людини. Частота різних захворювань, фізичних та розумових дефектів у дітей, батьки яких не є родичами і в дітей від шлюбу між двоюрідними сибсами (Stern С., 1973).

Популяції	Батьки є не родичі		Батьки – двоюрідні сибси	
	Величина вибірки	Частота %	Величина вибірки	Частота %
ЗСА	163	9,8	192	16,2
Франція	833	3,5	144	12,8
Швеція	165	4,0	218	16,0
Японія	3570	8,5	1817	11,7
Середнє		6,5		14,2

У випадку шкідливих, але не летальних рецесивних алелей при коефіцієнті добору $s = 0,1$ рівноважна частота алеля рівна $q = \sqrt{10^{-5}/10^{-1}} = \sqrt{10^{-4}} = 0,01$. Серед нащадків шлюбів між двоюрідними сибсами частота гомозигот буде приблизно в 7 разів вищою, ніж при випадкових схрещуваннях. Якщо ж коефіцієнт добору $s = 0,01$; то теоретично очікувана частота гомозигот серед нащадків від шлюбів між двоюрідними сибсами буде приблизно в 3 рази вища, ніж при випадкових схрещуваннях.

Загалом частота появи дітей з різними дефектами чи захворюваннями серед нащадків від шлюбів між двоюрідними сибсами приблизно в 2 рази вища, ніж від шлюбів між людьми, що не є родичами (табл. 23). Це менше, ніж впливає із розрахунків. Але розрахунки велися щодо рецесивних мутацій, а не різних патологій в цілому. Щодо

домінантних мутацій, то їх частота прояву в нащадків не залежить від рівня спорідненості батьків.

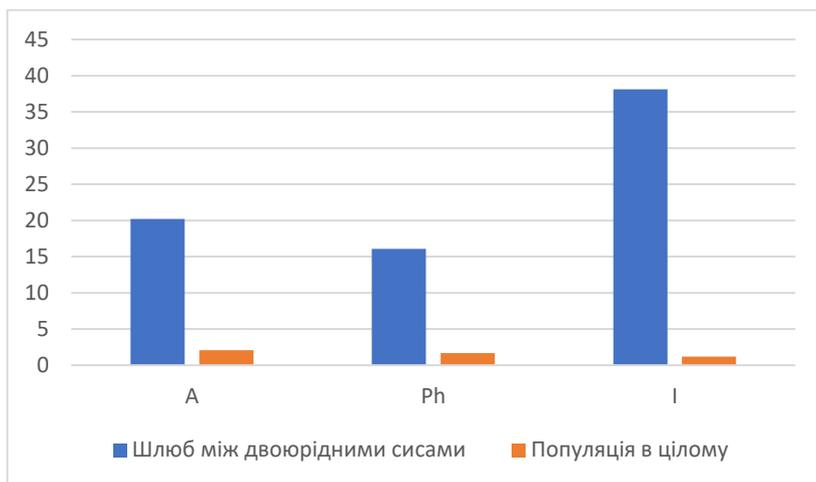


Рис. 12.11. Частота появи дітей зі спадковими захворюваннями у шлюбах між двоюрідними сибсами і в людській популяції в цілому. А – альбінізм, Ph – фенілкетонурия, I – спадкових іхтіоз.

На малюнку 56 проказано, що частота появи гомозиготних дітей з різними рецесивними спадковими патологіями набагато вища від очікуваної у шлюбах між двоюрідними сибсами і набагато вища аніж від шлюбів між людьми, що не є родичами.

Особливості соціальних відносин часто призводять до певних генетичних наслідків. До 1700 року римська католицька церква надзвичайно рідко дозволяла шлюб між родичами. Число таких шлюбів серед католиків Європи зростало протягом 1700 – 1850 років, а потім почало зменшуватись. Висока частота шлюбів між родичами в XIX столітті, зокрема пояснюється відміною Наполеоном

Бонапартом права первістків, що призвело до дроблення земельної власності. Шлюби між родичами протидіяли цій тенденції.

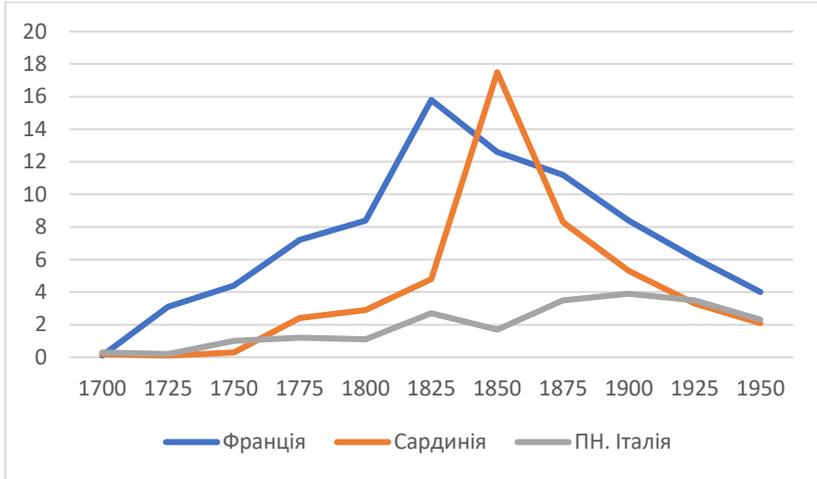


Рис. 13.11. Частота шлюбів між родичами у трьох європейських популяціях в 1700 – 1950 роках (Moroni A., 1969).

Промислова революція, завдяки якій зростає мобільність населення відповідальна за зниження частоти шлюбів між родичами в 1850 – 1900 роках. Але якими б не були причини цих змін, вони мали важливі генетичні і медичні наслідки, оскільки впливали на частоту появи в популяції шкідливих рецесивних ознак.



Рис. 14.11. Жителі острова Пальмерстон. Всі жителі цього острова, популяція людей, що нараховувала до примусового розселення Британською владою більше 5000 – нащадки одного єдиного матроса – Джона Майстера. Інbredна депресія не спостерігалась внаслідок гетерозису – віддаленої міжрасової гібридизації в рамках полігамної сім'ї і гетерозиготності всіх нащадків.



Рис. 15.11. Джон Майстер – засновник популяції людей на острів Пальмерстон.



Рис. 16.11. Приклад інбридної депресії в популяціях людини. Король Іспанії Карл II Зачарований Габсбург. Страждав низкою спадкових патологій, в тому числі вадами розвитку, мав розумову відсталість, безпліддя в результаті низки близькоспоріднених шлюбів його предків, саме за це і був названий «зачарованим». На ньому увірвався рід іспанських Габсбургів.

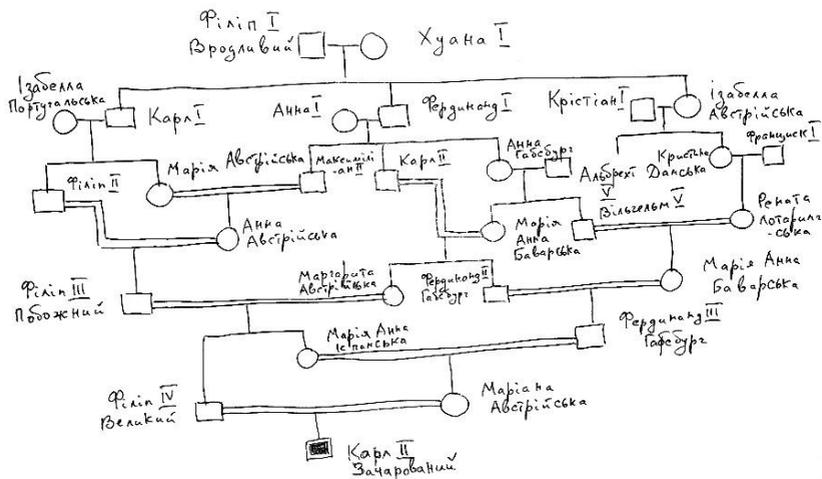


Рис. 17.11. Родовід Карла II Зачарованого. У родоводі наявна низка шлюбів між близькими родичами.

Лекція XII. Глобальний вплив людини на біорізноманіття.

Питання:

1. Антропогенний тиск і гомогенізація угруповань.
2. Біорізноманіття біосфери та антропогенний тиск.
3. Види впливу людини на біорізноманіття біосфери.
4. Інвазійні види та біорізноманіття природних екосистем.
5. Вплив військових дій на біорізноманіття екосистем.
6. Амбівалентність проблеми впливу людини на природні екосистеми.
7. Забруднення довкілля токсичними речовинами та біорізноманіття.
8. Концепція Homo devastans.
9. Етноекологія та випадки екоциду.

Діяльність людини спричиняє широкий спектр тиску на навколишнє середовище, включаючи зміну середовища існування, забруднення та зміну клімату, що призводить до безпрецедентного впливу на біорізноманіття. Однак, незважаючи на десятиліття досліджень, узагальнення щодо масштабів та ступеня впливу людини на біорізноманіття залишаються неоднозначними. Змішані погляди на траєкторію розвитку біорізноманіття на локальному рівні і ще більше на біотичну гомогенізацію біорізноманіття в часопросторі. Для дослідження впливу людської діяльності на глобальне біорізноманіття є різні ключові показники біорізноманіття, для оцінки як антропогенний тиск призводить до гомогенізації та змін у складі біологічних угруповань у часопросторі та змін у місцевому біорізноманітті відповідно. Антропогенний тиск чітко змінює склад угруповань та екосистем та зменшує місцеве біорізноманіття в наземних, прісноводних та морських екосистемах. Проте, всупереч давнім очікуванням, чіткої загальної гомогенізації угруповань та екосистем не існує. Найважливіше те, що напрямок і масштаби змін біорізноманіття різняться залежно від тиску, організмів та масштабів, на яких вони досліджуються. Вичерпний глобальний аналіз розкриває загальний вплив та ключові опосередковуючі фактори антропогенного тиску на біорізноманіття і може бути орієнтиром для стратегій збереження екосистем та біосфери в цілому.

1. Біорізноманіття біосфери та антропогенний тиск.

Зміна біорізноманіття становить критичну загрозу для людських суспільств від локального до глобального масштабу, що підкреслює нагальну потребу в розумінні складного взаємозв'язку між тиском людини та його впливом на екосистеми. Тиск людини, який можна загалом класифікувати на п'ять основних типів: зміна

землекористування, експлуатація ресурсів, забруднення, зміна клімату та інвазивні види, може посилювати або зменшувати видове різноманіття на місцевому рівні. Найголовніше, що, впливаючи на біорізноманіття на локальному рівні, наслідки тиску людини можуть аналогічно впливати на моделі біорізноманіття серед угруповань у ширших часопросторових масштабах. Це включає зміни у видовому складі серед біологічних угруповань у регіоні, а також збільшення та зменшення подібності між спільнотами (гомогенізація та диференціація відповідно).

Незважаючи на десятиліття накопичення доказів впливу людини на біологічні угруповання, траєкторія біорізноманіття в антропоцені залишається неясною, а спроби синтезу дали неоднозначні та дискусійні результати як для локального біорізноманіття, так і для складу угруповань у часопросторі. Розуміння та узагальнення впливу тиску людини на біорізноманіття та того, як він опосередковується ключовими факторами, такими як часопросторовий масштаб або тип тиску, залишається серйозною проблемою. Така інформація є критично важливою, якщо людство хоче зрозуміти, чи є успішними дії, вжиті для запобігання подальшій втраті та зміні сучасного біорізноманіття, та щоб дати уявлення про відповідні стратегії моніторингу успіху заходів щодо пом'якшення наслідків.

Важливо, що попередні дослідження, що намагалися узагальнити зміни біорізноманіття, досі нехтували двома ключовими елементами. По-перше, більшість попередніх досліджень розглядали зміни біорізноманіття в часопросторі, використовуючи окремі часопросторові ряди, і не порівнювали результати з контрольними даними. По-друге, попередні дослідження вряди-годи розрізняли зміни локального різноманіття та зміни варіативності

біорізноманіття в часопросторі. На жаль, дослідження, які інтегрували ці елементи, зазвичай обмежувалися певним типом тиску або певним біомом. Отже, нині людству бракує узагальнень щодо впливу антропогенного тиску на екосистеми, і наше розуміння змін біорізноманіття з огляду на його різні виміри залишається неповним. Таким чином, ми обмежені в нашій здатності розібратися з його основними рушійними силами. Враховуючи багатогранний аспект біорізноманіття та множинність рушійних сил, організмів та часопросторових масштабів, нинішня відсутність синтетичного розуміння та атрибуції загального впливу антропогенного тиску на біологічні спільноти перешкоджає адекватним діям та стратегіям пом'якшення наслідків.

Сучасні дослідники зібрали та проаналізували великий набір даних для оцінки впливу антропогенного тиску на біорізноманіття, систематично порівнюючи угруповання, що зазнали впливу, з еталонними угрупованнями. Спочатку дослідники визначили глобальні тенденції гомогенізації угруповань, а потім пов'язані з ними зміни у складі угруповань та зміни в місцевому різноманітті. Сучасні дослідники вивчали ці зміни за допомогою метааналізу графіків ординації на основі відстані без обмежень, які широко використовуються для оцінки індивідуального та конкретного впливу антропогенного тиску на склад угруповань. Отримані різними дослідниками точки даних з цих графіків ординації, кожна з яких представляє склад окремої біологічної угруповання. Ця метааналітична структура дозволяє розрізняти зміни гомогенності та зміни у складі біологічних угруповань залежно від антропогенного тиску. На відміну від чисельних попередніх досліджень, які здебільшого обмежувалися часопросторовими рядами біомоніторингу, сучасні дослідники зосереджуються на дослідженнях прямого

впливу, враховуючи будь-який з п'яти найбільш переважаючих антропогенних тисків: зміна землекористування, експлуатація ресурсів, забруднення, зміна клімату та інвазивні види. У багатьох сучасних дослідженнях порівнюють угруповання, що зазнали впливу, з еталонним (контрольним) сценарієм. На відміну від окремих часопросторових рядів біорізноманіття, це дозволяє пряму кількісну оцінку та порівняння впливу антропогенного тиску. Багато сучасних досліджень є експериментальними, безпосередньо маніпулюючи антропогенним тиском з контрольним показником, тоді як решта інші дослідження виконують це порівняння впливу за допомогою попарних спостережних підходів.

Сучасний глобальний набір даних включає всі основні групи організмів (включаючи рослини, чотириногих, риб, комах, мікроби та гриби) та є репрезентативним для основних біомів Землі (морських, прісноводних та наземних). Сучасні дослідники зосереджують свою увагу на кількісній оцінці змін, що пов'язані з п'ятьма домінуючими антропогенними тисками, у кількох просторових масштабах від локального до глобального. Для кожного порівняння сучасні дослідники розраховують логарифмічне співвідношення відповідностей, тобто логарифмічно перетворене співвідношення значень, що зазнали впливу, до референтних значень, для різних компонентів зміни біорізноманіття. Спочатку дослідники оцінюють, чи є різні елементи, що зазнають впливу, більш схожими чи несхожими одна на одну, ніж еталонні ділянки. Потім розглядають зміну видового складу між ділянками, що зазнали впливу, та еталонними ділянками. Роблячи це, дослідники кількісно оцінили відносні зміни різних вимірів біорізноманіття в просторі стандартизованим способом. Далі сучасні дослідники обчислюють зміну локального біорізноманіття як логарифмічне відношення локального

різноманіття. Використовують змішані лінійні моделі для оцінки величини та значущості цих змін і перевіряють вплив чотирьох груп факторів на їхню варіацію: біом, антропогенний тиск, група організмів та просторовий масштаб.

Всупереч загальним очікуванням, сучасні дослідники не знаходять жодних доказів систематичної біотичної гомогенізації у відповідь на антропогенний тиск (рис. 12.2a). Загальне логарифмічне відношення відповіді для гомогенності близьке до нуля, проте негативне, що свідчить про біотичну диференціацію (гомогенність $LRR = -0,062$, 95% довірчий інтервал (ДІ) = $-0,012$ до $-0,113$). Хоча теорія біотичної гомогенізації спільнот під антропогенним тиском переважала протягом тривало-об'ємного часопростору, нещодавні тематичні дослідження показують, що біотичну диференціацію можна регулярно спостерігати. Вичерпний метааналіз узагальнює це спостереження, показуючи, що середній вплив антропогенного тиску в усіх опублікованих дослідженнях є біотичною диференціацією. Однак, критично важливо, що часопросторовий масштаб значно опосередковує вплив антропогенного тиску на гомогенність спільноти ($\chi^2 = 10,8$, $P = 0,029$), показуючи з широкого кола контекстів, що обидва явища (біотична гомогенізація та диференціація) є широко поширеними. Зокрема, антропогенний тиск має тенденцію гомогенізувати спільноти у більших масштабах (позитивна однорідність LRR ; рис. 12.2a) та диференціювати їх у менших масштабах (негативна однорідність LRR). Масштабна біотична гомогенізація, коли про неї повідомляють, часто пов'язана з перерозподілом видів та сприянням їх розповсюдженню на великі відстані людьми. Той факт, що локальні дослідження показують біотичну диференціацію, можна пояснити дрібнішим зерном вибірки та кращою характеристикою

спільнот у малих просторових масштабах, що може зробити біотичну диференціацію більш очевидною.

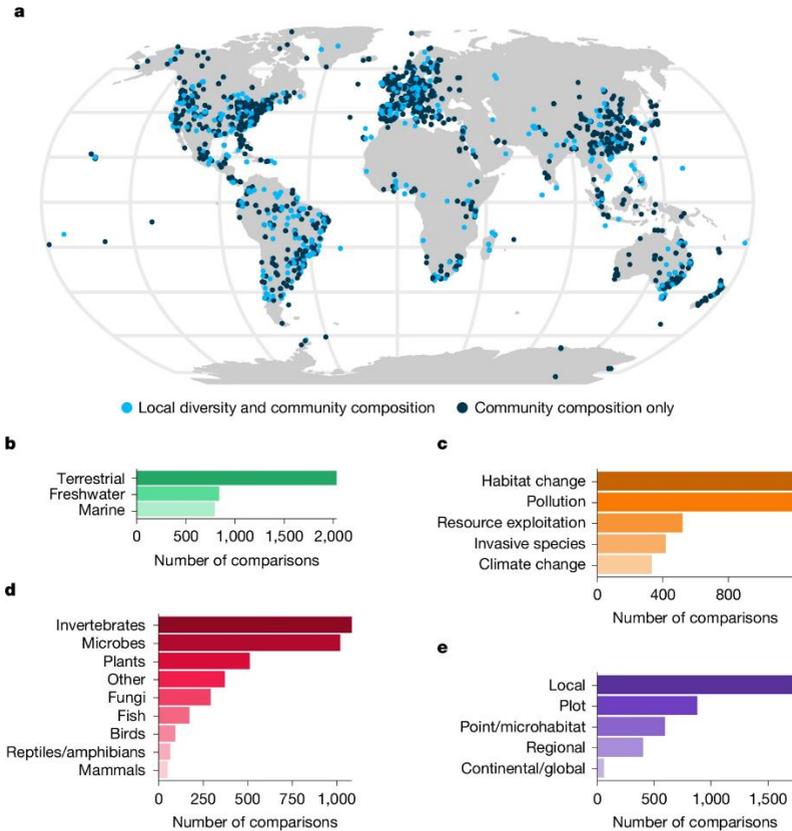


Рис. 12.1. Розташування порівнянь різноманітності та їх розподіл по біомах, тисках, організмах та масштабі.

а, Глобальна карта 3667 порівнянь різноманітності, включених до цього дослідження. б–е, Розподіл порівнянь різноманітності за типом біому (б), тиском людини (с), групами організмів (д) та просторовим масштабом (е). Ці змінні відповідають чотирьом основним факторам тестування.

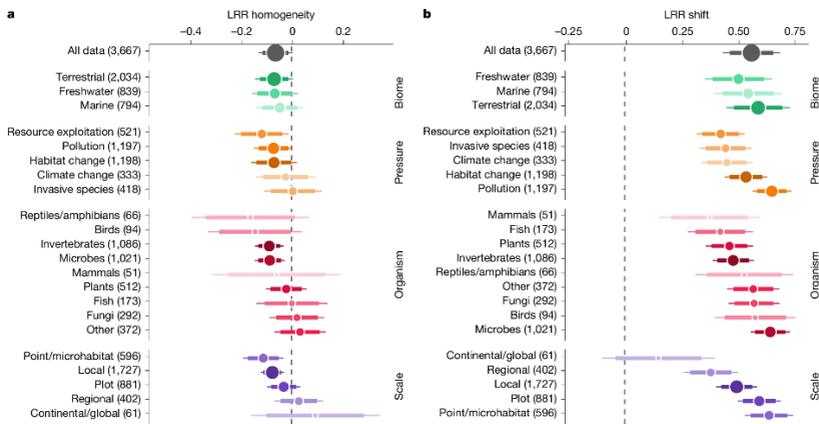


Рис. 12.2. Вплив антропогенного тиску на однорідність та зміни у складі біологічних угруповань.

a, логарифмічне відношення однорідності угруповання (логарифмічно перетворене відношення впливу до референтних значень, однорідність LRR). **b**, логарифмічне відношення зсуву складу спільноти (зсув LRR). Глобальна реакція (всі дані) показана в першому рядку кожної панелі та розділена коефіцієнтами в наступних рядках. Числа в дужках вказують на кількість порівнянь. Для кожної категорії точка представляє граничне середнє значення, обчислене за моделлю; розмір точки пропорційний кількості включених досліджень. Більша стовпчик показує 95% довірчий інтервал, а тонша стовпчик – 99% довірчий інтервал.

Крім того, добре відомий зв'язок між відстанню та несхожістю свідчить про те, що спільноти, які просторово ближче розташовані, в середньому більш схожі і, таким чином, більш схильні до диференціації, ніж у більших масштабах. Нарешті, стохастичні ефекти та екологічний дрейф можуть сприяти біотичній диференціації і, ймовірно,

відіграватимуть важливішу роль у дослідженнях локального впливу, в яких сильний тиск може повністю дестабілізувати спільноти, різко зменшуючи кількість особин. У систематичному аналізі дослідники справді виявляють значну біотичну диференціацію у відповідь на експлуатацію ресурсів (однорідність LRR = - 0,117, 95% ДІ = - 0,197 до - 0,036) та забруднення (однорідність LRR = - 0,071, 95% ДІ = - 0,129 до - 0,012) – два типи антропогенного тиску, здатних помітно змінювати екосистеми протягом короткого періоду часу, і таким чином підвищувати важливість екологічного дрейфу в угрупованні.

На противагу цьому, і відповідно до загальних очікувань, спостерігається чіткий зсув у складі угруповання у відповідь на антропогенний тиск (зсув LRR = 0,564, 95% ДІ = від 0,467 до 0,661), величина якого змінюється залежно від типу біому ($\chi^2 = 12,3$, $P = 0,002$), тиску ($\chi^2 = 42,5$, $P < 0,001$), групи організмів ($\chi^2 = 26,1$, $P = 0,001$) та просторового масштабу ($\chi^2 = 39,2$, $P < 0,001$) (рис. 2b). Аналіз однозначно показує, що склад угруповання залежить від антропогенного тиску. Такий сильний зсув можна прямо та послідовно пов'язати зі змінами середовища існування, що приносять користь певним видам за рахунок інших через екологічну фільтрацію та нішеві процеси. Примітно, що ми виявили, що всі п'ять типів антропогенного тиску (зміна землекористування, експлуатація ресурсів, забруднення, зміна клімату та інвазивні види), включені до нашого аналізу, суттєво змінюють склад біологічних спільнот (рис. 2b). Ці п'ять повсюдних антропогенних тисків чітко визначені в оцінці екосистеми тисячоліть, і багато досліджень показали, як вони можуть впливати на склад біологічних угруповань. Результати чисельних досліджень показують, що антропогенний тиск систематично змінює склад угруповань і надає критичне розуміння масштабів впливу різних видів антропогенного тиску, підтверджуючи

ідею про те, що весь антропогенний тиск необхідно враховувати, намагаючись зменшити втрату біорізноманіття. Чисельні дослідники виявили, що зміна середовища існування і, перш за все, забруднення мають особливо сильний вплив на зміни складу спільнот. Однак ми визнаємо, що експериментальні дослідження цих двох видів антропогенного тиску могли порівнювати контрольні групи із загалом відносно високими рівнями обробки (див. Розширені дані, рис. 12.2, для стратифікованого аналізу, що розділяє експериментальні дані від спостережних), і що ранжування антропогенного тиску може сильно залежати від контексту та метрик. Сучасні дослідження показують значні відмінності у змінах складу між групами організмів. Мікроби та гриби, які містять переважно дрібніші види, мають найбільші зміни у складі своїх спільнот, тоді як цей ефект менш виражений для ссавців, риб, амфібій та рептилій. Було показано, що дрібніші види, які зазвичай демонструють вищу різноманітність, коротші життєві цикли та вищі темпи розселення порівняно з більшими видами, мають вищі темпи зміни складу спільноти. Тут ми надаємо докази того, що ця різниця між групами безпосередньо відображається на величині їхньої реакції на антропогенний тиск. Що стосується гомогенізації, просторовий масштаб відіграє важливу роль, причому зміни у складі стають все більш помітними зі зменшенням розглянутого просторового масштабу. Знову ж таки, цей результат можна пояснити кращим виявленням рідкісних видів з дрібнішою просторовою зернистістю. Однак, спрямовані зрушення також зумовлені здатністю нового пулу видів колонізувати кілька уражених ділянок для створення подібних спільнот, що, як очікується, буде більш ймовірним на менших просторових масштабах.

Оскільки зміни різноманітності угруповань у часопросторі можуть бути тісно пов'язані зі змінами

локального біорізноманіття, додатково досліджують зміни локального біорізноманіття у зв'язку з антропогенним тиском. Дослідники наводять порівняння локального різноманіття (таксономічного багатства) між еталонними та ураженими спільнотами (рис. 12.1a) для підмножини та обчислення для кожного порівняння логарифмічний коефіцієнт відповіді для цього локального різноманіття (локальна різноманітність LRR). Загалом, ми знаходимо чіткі докази того, що ділянки, на які впливає антропогенний тиск, мають нижче локальне різноманіття (локальна різноманітність LRR = - 0,181, 95% ДІ = - 0,291 до - 0,071; рис. 12.3). Чисельні дослідження виявили, що тип тиску ($\chi^2 = - 11,3$, $P = - 0,023$) та група організмів ($\chi^2 = - 41,7$, $P < - 0,001$) суттєво вплинули на зміну локального різноманіття. Подібно до результатів щодо змін складу організмів, забруднення та зміна середовища існування є найсильнішими рушійними силами втрати локального біорізноманіття. Попередній синтез узгоджуються висновками щодо впливу змін землекористування на локальне біорізноманіття. Однак, на відміну від змін у складі угруповань, саме найбільші організми відчувають найсильніший негативний вплив антропогенного тиску на локальне різноманіття. Припускають, що сучасне скорочення популяцій хребетних, про яке повідомляється, може бути проявом цього тиску, враховуючи невід'ємний зв'язок між розміром популяції та ризиком локального вимирання. Траєкторія локального різноманіття в антропоцені є предметом інтенсивних та тривалих дискусій. Ці дослідження побудовані на аналізі часових рядів, якому зазвичай бракує порівняння впливу та референтних ділянок, може бути обмежений кількістю ділянок та точністю вимірювань, і повинен базуватися на адекватних очікуваннях нульової моделі.

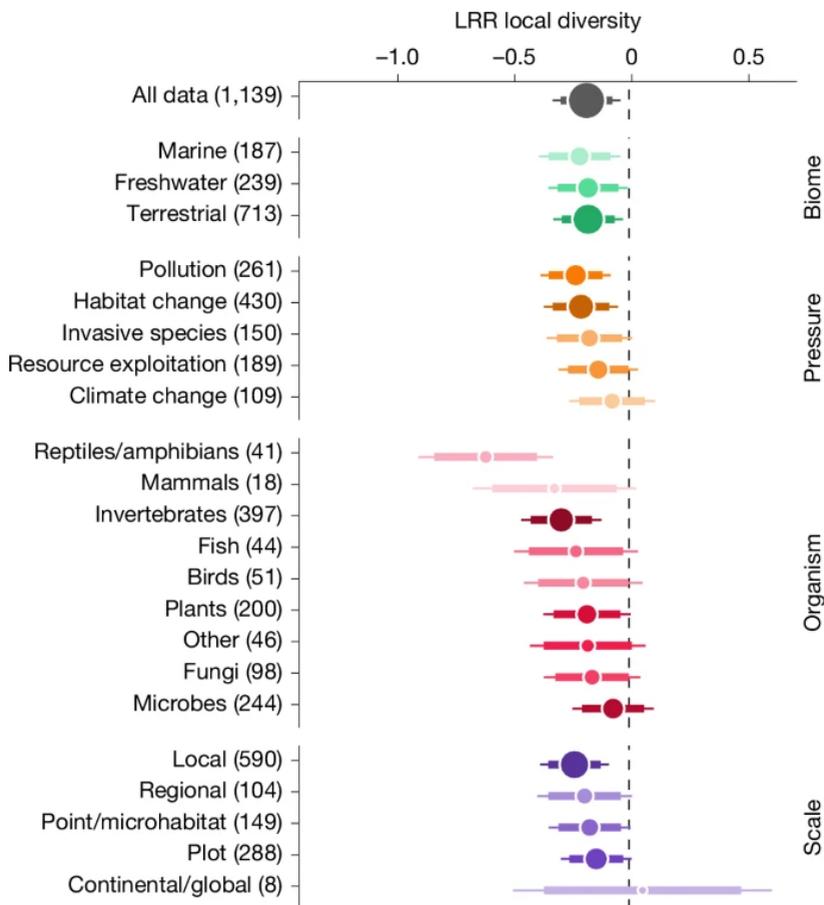


Рис. 12.3. Вплив антропогенного тиску на місцеве різноманіття.

Логарифмічне відношення локальної різноманітності (логарифмічно перетворене відношення впливу до референтних значень, LRR локальна різноманітність). Глобальна відповідь (всі дані), показана в першому рядку, розділена коефіцієнтами в наступних рядках. Числа в дужках вказують на кількість порівнянь. Для кожної категорії точка представляє граничне середнє значення,

обчислене за моделлю; розмір точки пропорційний кількості включених досліджень. Більша стовпчик показує 95% довірчий інтервал, а тонша стовпчик – 99% довірчий інтервал.

Обходять ці проблеми, систематично порівнюючи ділянки, що зазнали впливу, з референтними ділянками (тобто, дизайн контролю та впливу). У таких дизайнах контрольні та впливові групи ділянок вважаються порівнянними, а будь-які відмінності між двома методами пояснюються зміною впливової групи відносно референтної групи, яка вважається стабільною базовою лінією. Хоча цей підхід у деяких випадках може бути менш чутливим, ніж золотий стандарт дизайну «до-після контролю-впливу» (BACI), який явно враховує попередні відмінності між впливовою та референтною групами, він залишається найпоширенішим методом вимірювання реального та прямого впливу антропогенного тиску на біологічні спільноти (понад 95% розглянутих досліджень мали дизайн «контроль-вплив», а менше 5% – дизайн BACI). З огляду на цей підхід, орієнтований на вплив, ми кількісно визначаємо та згадуємо прямий та негативний вплив антропогенного тиску на місцеве біорізноманіття.

Зрештою, чисельні результати показують зв'язок між змінами локального біорізноманіття та змінами у складі та гомогенізації біологічних спільнот у часопросторі. Хоча теоретично передбачено взаємозалежність цих різних аспектів біорізноманіття, масштабні інтеграції трапляються подекуди, оскільки багато досліджень зосереджені лише на одному компоненті. Повідомляється, що однорідність LRR збільшується (рис. 4a,b), а зсув LRR зменшується (рис. 4c,d) зі збільшенням локального різноманіття LRR ($\chi^2 = 11,0$, $P < 0,001$ та $\chi^2 = 42,0$, $P < 0,001$ відповідно). Іншими словами,

Більша втрата видів пов'язана з сильнішим зсувом у складі та більш диференційованими спільнотами.

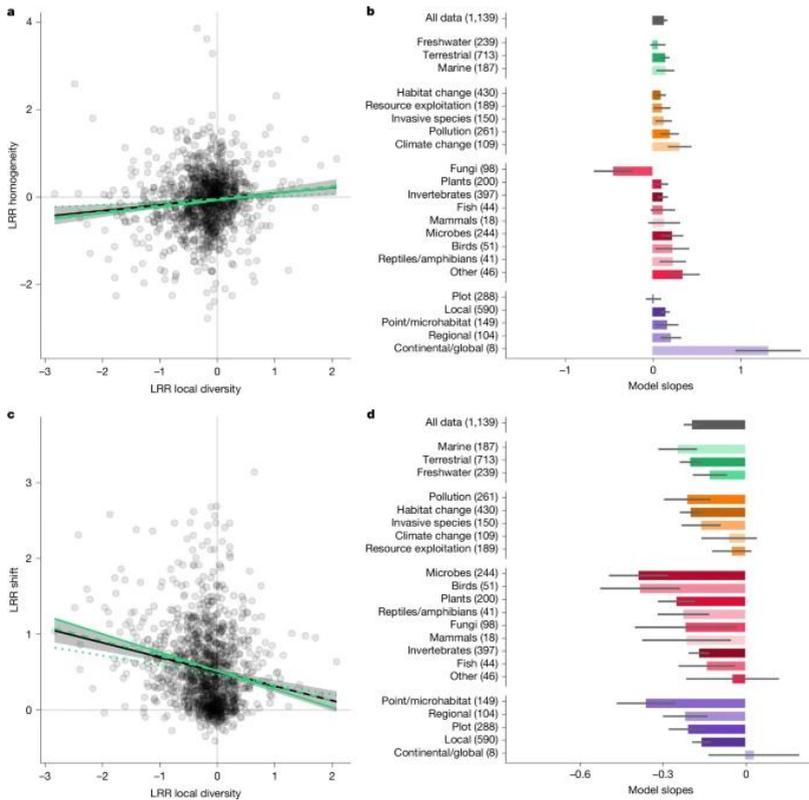


Рис. 12.4. Зв'язки між місцевим різноманіттям та однорідністю, а також реакцією складу угруповань на антропогенний тиск.

а, Діаграма розсіювання, що показує зв'язок між логарифмічним коефіцієнтом відгуку (логарифмовано-перетворене відношення впливу до референтних значень, LRR) локального різноманіття спільноти та однорідності ($n = 1,139$). Чорна лінія показує зв'язок, оцінений за лінійною

змішаною моделлю, а сіра область - його 95% довірчий інтервал. Зелені лінії представляють зв'язок, оцінений для кожного біому окремо (безперервний, морський; пунктирний, наземний; пунктирний, прісноводний). b, Нахили моделі, оцінені за підмножинами кожної категорії. Смуга похибки представляє стандартну похибку. c, Діаграма розсіювання, що показує зв'язок між логарифмічним коефіцієнтом відгуку локального різноманіття спільноти та зміщенням складу ($n = 1,139$). Чорна лінія показує зв'язок, оцінений за лінійною змішаною моделлю, а сіра область - його 95% довірчий інтервал. d, Нахили моделі, оцінені за підмножинами кожної категорії. Смуга похибки представляє стандартну похибку.

За деякими винятками, ця закономірність є дуже послідовною в різних біомах, типах тиску, групах організмів та просторових масштабах (рис. 4b,d). Як і в будь-якому порівняльному дослідженні, спостережуваний зв'язок не дозволяє нам вивести причинно-наслідковий зв'язок, проте пряма залежність між змінами локального різноманіття, композиційним зміщенням та гомогенізацією не лише відповідає теоретичним прогнозам, але й підтверджує негативний вплив антропогенного тиску та його відчутні наслідки для різних вимірів біорізноманіття.

Зміна кривої сучасної втрати та зміни біорізноманіття є одним з найбільших викликів, що стоять перед людським суспільством. Були запропоновані амбітні цілі для зворотного впливу змін біорізноманіття, проте напрямок та масштаби взаємозалежного впливу на різні рівні біорізноманіття досі широко обговорюються. Зокрема, питання приписування змін біорізноманіття фундаментальним чинникам часто не витримує ніякої критики. Систематично оцінюючи, як п'ять основних глобальних антропогенних тисків впливають на

біорізноманіття, кількісно пояснюють зміни біорізноманіття в постраждалих та референтних угрупованнях, інтегруючи вплив як на місцеві зміни різноманітності, так і на зміни у складі спільноти. Комплексний аналіз надає нову та дуже детальну картину стану знань про сигнали впливу людини на біорізноманіття і, таким чином, є важливим орієнтиром для розробки та оцінки майбутніх стратегій збереження біорізноманіття.

Не всі люди, не всі людські спільноти, культури, цивілізації однаково впливають на біорізноманіття. Хоча загально визнано, що в біосфері досі існує величезне біорізноманіття, значне біорізноманіття існує і в людських популяціях. Сьогодні існує майже 7000 різних людських культур, а в минулому їх було набагато більше, ймовірно, щонайменше десятки тисяч протягом більше двох мільйонів років існування людства у формі роду Номо. Відповідно, існує величезна різноманітність у людських стосунках з біорізноманіттям та впливі на нього. При вивченні впливу людини вкрай важливо враховувати різноманітність людей у часі (від доісторії до історії) та просторі (культури та регіони). Різноманітність довкілля є ще однією змінною, що визначає вплив людини на біорізноманіття. Деякі середовища просто набагато більш крихкі та вразливі, ніж інші, особливо ті, що відносно простіші, такі як Арктика та пустелі, та ті, що ізольовані з високою часткою ендемічних видів, такі як океанічні острови. Крім того, деякі регіони просто набагато менш доступні або гостинні для людей, ніж інші, включаючи полноси, гірські висоти, пустелі та глибокі океани. У цих випадках термін «дика природа» може все ще застосовуватися – незаймана природа, яка значною мірою не зазнала впливу людини.

Крім того, враховуючи динамізм екосистем та екологічних процесів, а також широкий вплив людини на них, помилково вважати більшість середовищ

первозданими, незайманими, первісними або дикими. Стан будь-якої екосистеми є сукупним продуктом попередніх умов, зазвичай включаючи вплив людини. Важливіше питання не в тому, чи мало чи має людське суспільство якийсь вплив на навколишнє середовище, а в його конкретних формах та масштабах, а якщо негативний, то в якій мірі він є оборотним і дозволяє природне відновлення протягом нормального періоду часу.

Вивчаючи вплив людини, не можна припускати, що попереднє середовище перебувало в стані рівноваги або кульмінаційній стадії екологічної сукцесії. Крім того, навіть коли люди є фактором у змінах навколишнього середовища, не можна припускати, що інші фактори, такі як природні зміни клімату чи погоди та природні пожежі, також не сприяють змінам.

У будь-якому випадку, нереально розглядати біорізноманіття де завгодно, не враховуючи також можливості впливу людини. Вплив людини неминучий, оскільки, зрештою, біорізноманіття є основним або сирим природним ресурсом, від якого всі суспільства залежать для свого існування та економіки. Крім того, біорізноманіття є біотичним компонентом екосистем та екологічних процесів, від яких зрештою залежить виживання, адаптація та добробут людини.

2. Види впливу людини на біорізноманіття біосфери.

Вплив людини на біорізноманіття, прямий чи непрямий, включає чотири основні фактори:

1. надмірна експлуатація природних ресурсів;
2. модифікація, перетворення та фрагментація середовища існування;
3. впровадження екзотичних (немісцевих) видів;
4. забруднення. Будь-який з цих чотирьох факторів може впливати на склад, структуру та функції екосистеми;

екологічні процеси; та біорізноманіття, особливо через вимирання видів.

Задokumentовані вимирання протягом останніх 400 років включають 484 види тварин та 654 види рослин, але це має бути лише частина від фактичної загальної кількості (Heuwood, 1995). Однак, за деяких обставин другий та третій фактори можуть збільшити біорізноманіття на місцевому рівні, оскільки деякі компоненти біорізноманіття є антропогенними (викликаними людиною). Наприклад, у Великій Британії спостерігається чисте збільшення різноманітності ссавців, оскільки 21 з 49 видів є інтродукованими (Heuwood, 1995).

Людські популяції можуть впливати на біорізноманіття на генетичному, популяційному, видовому, екосистемному, біомному та/або біосферному рівнях екологічного спектру. Оскільки види, а також екосистеми взаємопов'язані та взаємозалежні, вплив людини на будь-який вид чи екосистему може також впливати на інші, подібно до ланцюгової реакції.

У глобальному масштабі людство дедалі більше прагне до вищих рівнів екологічної нерівноваги, тобто коли багато (але не всі) популяції перевищують місткість свого середовища існування, виснажують ресурси, погіршують стан навколишнього середовища і тим самим загрожують та зменшують біорізноманіття. У культурній еволюції існувало щонайменше сім послідовних порогів впливу на навколишнє середовище, їх початок приблизно припадає на роки до теперішнього часу (до н. е.) та варіюється залежно від регіону: використання вогню мисливцями-збирачами (0,5 мільйона), землеробство (5000–10 000), міста (5000–6000), експоненціальне зростання людської популяції (1000), європейський колоніалізм (500), індустріалізація (150–200) та глобалізація (50). Ці пороги є частиною континууму або поступовий процес, хоча й прискорений. Ці

пороги певною мірою аналогічні станам води, таким як лід, рідина та газ. Речовина — H_2O — така ж сама, але поступове кількісне підвищення температури призводить до значних якісних змін у її фізичних властивостях.) У випадку соціально-культурної еволюції масштаб складності є ключовим фактором (Bodley, 2000) (див. Таблицю 12.1.). На рівні популяції ситуація складна. Давним-давно деякі суспільства розвинули відносно стійку економіку, яка суттєво не загрожувала біорізноманіттю або не зменшувала його, про що свідчить їхня довговічність у доісторичних та/або історичних записах. Деякі суспільства навіть збільшували біорізноманіття. Крім того, одне й те саме суспільство може збільшувати біорізноманіття певними способами, але зменшувати його іншими. Таким чином, вплив людини змінюється з часом і просторі, а також з різними видами, екосистемами та біомами. Отже, будь-які узагальнення щодо впливу людини повинні бути ретельно вивчені з урахуванням часових та географічних масштабів, а також специфічних деталей конкретних культурних та екологічних контекстів.

З цього випливає, що цілісний антропологічний підхід, який наголошує на культурній та історичній екології, є незамінним для оцінки можливостей впливу людини на біорізноманіття в будь-якому контексті. Можна навіть стверджувати, що культурна та історична екологія незамінні для розуміння самого біорізноманіття, оскільки воно так вряди-годи буває вільним від певного ступеня людського впливу, принаймні непрямого. Дійсно, біорізноманіття як концепція є західним культурним конструктом, розробленим на певному етапі історії, навіть якщо пов'язані з ним фізичні явища безперечно реальні.

Таблиця 12.1. Загальні тенденції соціокультурної еволюції, пов'язані зі зростанням порогів впливу людини на біорізноманіття.

№ з/п	Аспект	Тенденція
1.	Населення	Від кочового до осілого типу поселення зі збільшенням щільності населення, зародження (з поселень у міста) та забруднення.
2.	Їжа	Від дикої до одомашненої їжі з переходом від збирання їжі до землеробства.
3.	Енергетика	Соматичні (людські та тваринні) до екстрасоматичних (вода, вітер, деревина, викопне паливо, ядерна енергія) джерела енергії для роботи.
4.	Земля	Екстенсивне (садівниче) до інтенсивного (сільськогосподарського) землекористування; землеволодіння — від громадської/державної до приватної/корпоративної власності.
5.	Економіка	Від засобів існування (задоволення основних фізіологічних потреб) до ринку надлишкової продукції до матеріалістичного споживацтва; від місцевої самодостатності до регіонально а потім глобально

		взаємозалежної економіки (глобалізація).
6.	Відходи	Органічні продукти, які легко біорозкладаються, до нещодавно таких, як метали та пластик, які розкладаються дуже повільно.
7.	Масштаб	Від малих та децентралізованих до великих та централізованих суспільств (держав), останні зі збільшенням імпорту природних ресурсів з екосистем у віддалених регіонах.
8.	Диференціація	Від егалітарних до ієрархічних (стратифікованих) суспільств, останні зі зростаючою нерівністю в доступі до ресурсів, товарів та послуг та інституціоналізованою війною.
9.	Відчуження	Від щоденного до епізодичного контакту та зворотного зв'язку (моніторингу людського впливу) від природного середовища; зрештою з відчуженням від природи та інших людей, і все частіше рішення приймаються агентами, далеко віддаленими від місць, на які вони впливають.
10.	Світогляд	Від екоцентричних до антропоцентричних та егоцентричних світоглядів, ставлення та цінностей; також від сакральної/моральної до світської/аморальної та утилітарної орієнтації на природу;

		може включати перехід від біофілії (любові до природи) до біофобії (страху перед природою).
11.	Баланс	Певний ступінь динамічної екологічної рівноваги з визнанням меж зростаючої нерівноваги з припущенням, що меж немає (тобто екологічний перехід).
12.	Вплив	Модифікація навколишнього середовища до перетворення (природні ландшафти на культурні) та фрагментації (залишки природи); також токсикація з індустріалізацією; вплив на біорізноманіття та навколишнє середовище від локального до глобального.

Амбівалентність проблеми. Біологи та інші дослідники мають неоднозначне ставлення до людського виду. Більшість охоче вважає *Homo sapiens* частиною природи, продуктом біологічної еволюції, але окремо від природи з точки зору екології. Однак, у більшій частині минулого, і в багатьох випадках донині, людські популяції є лише одним компонентом у динаміці екосистем та екологічних процесів. Ідея про те, що люди унікальні та окремі від природи, може випливати з антропоцентризму (людиноцентризму) західної цивілізації та християнства, юдаїзму та ісламу. (Антропоцентризм також є причиною екологічної кризи.) Насправді, кожен вид унікальний як замкнута генетична система та в інших аспектах. Однак, може бути обґрунтованим і корисним розглядати *Homo sapiens* як домінуючий або найважливіший ключовий вид у багатьох, якщо не в більшості екосистем. (Ключовий вид - це вид,

який має надзвичайно важливий вплив на інші види та екосистему). Важливим прикладом такого антропоцентризму є поширена думка, що вплив людини на довкілля обов'язково є неприродним порушенням. Однак усі організми впливають на своє довкілля різною мірою і способами; розглянемо різний вплив дерев, грибів, дощових черв'яків, мурах-листорізів, бджіл, дятлів, кенгурових щурів, лугових собачок, бобрів, диких свиней, приматів, кажанів, слонів, планктону, морських зірок та акул (наприклад, Westbroek, 1991). Однак, нелюдські організми, які впливають на своє довкілля, рідко вважаються порушенням, за винятком екзотичних видів, завезених людьми. Зазвичай лише тоді, коли організм виснажує ресурси та погіршує середовище існування понад його природні можливості або нормальний період регенерації, термін «порушення» може бути доречним. Однак можна стверджувати, що деякі людські суспільства є неприродними або навіть антиприродними, особливо промислові. Інші суспільства, здається, є невід'ємною частиною природи, такі як багато традиційніших корінних культур в лісах Амазонки, як-от Яномамі. Вплив таких суспільств на навколишнє середовище зазвичай не менш природний, ніж вплив інших видів. Ймовірно, це було характерно для більшості суспільств протягом більшої частини людського існування.

Гіпотеза чергової епохи великого вимирання.

Давність людського населення помітно відрізняється між регіонами, і, як наслідок, кумулятивний вплив. Гомініди (лінія людини) еволюціонували в Африці приблизно за чотири-шість мільйонів років до теперішнього часу (до н. е.). Розселення людей в інші регіони приблизно датується (до н. е.) таким чином: Європа та Азія (1 мільйон), Австралія та Нова Гвінея (50 000–60 000), Америка (12 000–20 000), а також Тихий океан та інші острови (від 30 000 до

недавнього часу, залежно від острова). У міру того, як люди колонізували нові регіони, вони, ймовірно, мали б велику перевагу над здобиччю, яка не мала попереднього досвіду з ними. Відносно раптово мисливці стали новим головним хижаком у харчовому ланцюзі, а не через звичайний поступовий процес коеволюції хижака та здобичі. Крім того, їхня технологія надала переваги, зокрема, металевий зброя, така як спис, що дозволяє знаходитися на певній безпечній відстані від здобичі та несподівано для неї полювати. Дійсно, Пол С. Мартін та інші висувують гіпотезу, що розселення людей на нові території спричинило масове вимирання фауни близько 50 000 років тому або менше, залежно від регіону, особливо в Австралії, Америці, Новій Зеландії, Океанії та Мадагаскарі. Основною основою для так званої «гіпотези бліцкригу» є очевидний збіг у часі прибуття людини та масового вимирання мегафауни. Однак, маючи мало що на підтвердження, окрім непрямих доказів, ця гіпотеза залишається далекою від остаточно доведеної, і вона набагато проблематичніша та суперечливіша, ніж зазвичай визнають її прихильники. Наприклад, в Австралії бракує переконливих доказів щодо часового збігу між розселенням людини та вимиранням мегафауни. Однак навіть якби часовий збіг був продемонстрований, це не автоматично доводить причинно-наслідковий зв'язок і не виключає інших потенційних причинних факторів, таких як зміна клімату. Однак у Новій Зеландії немає сумнівів, що надмірне полювання та руйнування середовища існування корінними народами (маорі) спричинили вимирання багатьох видів тварин, включаючи великих птахів моа (Flannery, 1995). Незалежно від того, чи досліджується вимирання фауни, чи будь-який інший аспект впливу людини на біорізноманіття, необхідно враховувати людську різноманітність. Навіть в особливо вразливих екосистемах різні культури можуть мати дуже різний вплив, наприклад,

корінні народи та наступні колоністи на Гавайях. Гавайці завезли 34 екзотичні види та, ймовірно, спричинили вимирання близько 50 ендемічних видів протягом 1500 років їхнього виключного проживання. На протипагу цьому, європейські, азіатські та інші колонізатори завезли 4653 екзотичні види, спричинили вимирання 211 ендемічних видів та поставили під загрозу понад 800 інших, і все це за трохи більше двох століть (Culliney, 1988). Отже, порівняно з корінними гавайцями, наступні колонізатори спричинили в 137 разів більше інтродукцій та в чотири рази більше вимирань, і все це лише за одну сьому часу.

Загалом, традиційні мисливці-збирачі та інші можуть здатися такими, що мають дуже обмежений вплив на навколишнє середовище, враховуючи їхню низьку щільність населення, високу мобільність, обмежені технології, натуральне господарство, мінімальні потреби та бажання, глибокі знання та моніторинг навколишнього середовища, а також анімістичне світосприйняття, ставлення та цінності, орієнтовані на природу. Тим не менш, навіть невеликі групи кочових збирачів можуть мати певний вплив, наприклад, на поширення насіння; один зі способів, яким археологи та палеонтологи ідентифікують доісторичні місця проживання, такі як мисливські табори, – це за характерними комбінаціями та концентраціями корисних видів рослин, які навряд чи з'являться в природі.

Природні пожежі впливали на екологічні системи та процеси протягом багатьох мільйонів років. Натомість, поки що наявні дані свідчать про те, що використання вогню людиною сягає лише близько півмільйона років у Старому Світі до пізнішої частини періоду *Homo erectus*. Зазвичай основною причиною, чому мисливці випалюють територію, є створення свіжого росту рослин для приваблення дичини. Крім того, пожежі низької інтенсивності, розпалені корінними народами, запобігають накопиченню палива, яке

в іншому випадку могло б призвести до руйнівних лісових пожеж, особливо під час сухого сезону, посухи або від ударів блискавки. (Цей урок лише нещодавно засвоїли керівники національних парків у Сполучених Штатах, Австралії та інших країнах.) Контрольоване випалювання різних ділянок ландшафту в різний час корінними народами або іншими може допомогти збільшити біорізноманіття, тоді як лісові пожежі можуть зменшити його.

Довгостроковий кумулятивний ефект від випалювання збирачами може бути суттєвим, як у випадку так званого землеробства на вогняних палицях аборигенами Австралії протягом близько 50 000 років (Flannery, 1995). Повторне спалювання великих ділянок рослинності протягом тривалого часу зрештою суттєво змінює рослинну спільноту і, отже, також пов'язану з нею тваринну спільноту. Іноді створюється пірозера, біотична спільнота, стійка або адаптована до вогню, яка запобігає подальшій екологічній сукцесії чи розвитку шляхом повторного спалювання. З регулярним і широким використанням вогню збирачами, безумовно, було досягнуто нового порогу впливу. Деякі луки в помірних і тропічних зонах, такі як Шотландське нагір'я та Венесуельський льянос відповідно, можуть бути результатом повторних спалювань людьми, принаймні частково, хоча в багатьох районах цей висновок все ще є суперечливим, і зміна клімату також може бути фактором зміни біорізноманіття.

Вогонь також є важливим компонентом сільськогосподарських технологій. У тропічних лісах під час сухого сезону вирізається ділянка рослинності площею близько гектара, а потім, після висихання на сонці, її спалюють. Органічний попіл від спалювання забезпечує добриво для росту сільськогосподарських культур, які висаджують безпосередньо перед сезоном дощів. Цей попіл може бути критично важливим, оскільки тропічні ґрунти

зазвичай бідні. Ці культури часто є піонерними або бур'янистими видами, які процвітають на порушених ділянках. Підсікання в тій чи іншій формі є повсюдним у тропічних лісах, але також практикувалося фермерами-піонерами в Європі та Америці. Підсікання може покращити біорізноманіття. Ця практика створює проміжок у лісі, який забезпечує сонячне світло для сільськогосподарських культур. Їх збирають протягом кількох років, а потім менш інтенсивно, оскільки продуктивність знижується зі зменшенням родючості ґрунту та зростанням проблем з конкуренцією бур'янів та шкідниками. Протягом років або навіть десятиліть переліг поступово перетворюється на переліг, причому sukcesійні рослини виростають із насіння, що залишилося в ґрунті, та потрапляють з навколишнього лісу за допомогою таких факторів, як вітер та птахи. Отже, переліг призводить до мозаїки рослинних та пов'язаних з ними тваринних угруповань на різних стадіях sukcesії. Переліг також формує екотони (перехідні зони між двома середовищами), які можуть збільшувати біорізноманіття (крайовий ефект), створюючи притулок для деяких видів з обох середовищ та інших, що спеціалізуються на екотоні. Така гетерогенність середовища збільшує потенціал для вищого біорізноманіття. Сади та перелоги також приваблюють диких тварин та інших тварин, враховуючи концентрацію рослинності на землі, яка забезпечує укриття, та концентрацію їстівних рослин, на відміну від первинного лісу в тропіках. Перелоги також підвищують біорізноманіття на генетичному рівні, оскільки більшість перелогів є полікультурами (численні види та різновиди) одомашнених рослин. Різноманітність сільськогосподарських культур знижує ризик повної загибелі внаслідок погодних умов, хвороб або шкідників,

оскільки деякі види та сорти є більш стійкими або живучими.

Через різноманітність людського використання та маніпуляцій з лісами не можна просто припустити, що будь-які з них є повністю незайманими. В Амазонії, за оцінками, майже 12% лісів за заплавами є певною мірою антропогенними (Balee, 1994). Протягом приблизно двох десятиліть дослідники з Ла-Сельва, відомої дослідницької станції тропічної біології в Коста-Ріці, вважали, що вони вивчають природний ліс. Вони не знали, що він певною мірою антропогенний, доки нещодавно не було виявлено фрагменти деревного вугілля та кераміки в ґрунтах.

В Африці природоохоронці вважали, що лісові ділянки на саванних луках є реліктами колись більш широко поширеної лісу. Однак дослідження показали, що багато з цих лісів не є природними реліквіями високого біорізноманіття, а створюються, використовуються та управляються місцевими жителями села. Таким чином, сільське господарство може перейти в лісівництво з агролісівництвом (змішані деревні культури) як проміжною фазою.

За традиційних умов — низька щільність населення, натуральна, а не ринкова економіка, достатні періоди перелогу та великі ліси для майбутніх садів — вирубка зазвичай є стійкою, тобто вона незворотно виснажує природні ресурси та не деградує екосистеми. Дійсно, не схоже, що ліси, такі як Амазонка, коли-небудь були під загрозою зникнення, навіть після століть чи тисячоліть діяльності корінних народів, до вторгнення західної цивілізації та особливо в останні десятиліття. Однак у більшості районів традиційні умови більше не існують.

З іншого боку, є випадки, коли вирубка має негативний вплив. Як приклад, зміни у видовому різноманітті рослин за останні 14 000 років у Панамі збереглися у фітолітах

(скам'янілостях рослин) з озерних відкладів. Різке зменшення цього різноманіття збігається з початком затоплення близько 7000 років до нашої ери та може бути причинно-наслідковим зв'язком (Piperno, 1994). Таким чином, вплив людини на біорізноманіття від затоплення та іншої діяльності необхідно оцінювати в кожному окремому випадку.

Тим не менш, традиційні землероби, що переміщуються, різко контрастують з землеробами, що переміщуються останніми десятиліттями, останніми з яких є іммігранти, що колонізують тропічні ліси, часто як економічні біженці. Перші поселенці в тропічних лісах набагато частіше сприяють вирубці лісів через свої незнання сільського господарства в тропічному лісі та орієнтацію на ринкову економіку, а не переважно на засоби до існування. Це стосується людей, яких уряд Індонезії переміщує в рамках своєї програми переселення з островів з високою щільністю населення, таких як Ява, на острови з низькою щільністю, такі як Нова Гвінея. Подібна ситуація склалася, коли уряд Бразилії побудував Трансамазонську автомагістраль як спосіб переселення сільської бідноти переважно з північного сходу до басейну Амазонки.

Перехід від модифікації людиною до перетворення середовища та біорізноманіття відбувається на тлі занепаду ротаційних систем землекористування та використання ресурсів. Традиційні збирачі, скотарі та польові виробники зазвичай прагнуть підтримувати сталу економіку шляхом ротації одного або кількох із цих факторів: типів ресурсів, що використовуються, а також місць, часу, методів та персоналу, що займається експлуатацією ресурсів. Якщо ротація зменшується, то вплив людини значно зростає, і зрештою відбувається перетворення замість модифікації, що відображає акцент на інтенсивному, а не екстенсивному використанні землі. За різними оцінками, 30–50% поверхні

суші планети було перетворено людьми. Сільське господарство зазвичай передбачає певний вид плуга, який тягне одомашнена тварина, на відміну від садівництва, яке зазвичай включає лише ручні інструменти, такі як сокира та палиця для копання, що приводяться в рух виключно людськими м'язами. Сільське господарство — це більш інтенсивна та постійна форма землекористування, спрямована на перетворення навколишнього середовища, тоді як садівництво — це більш екстенсивна, але тимчасова або ротаційна форма землекористування, спрямована на модифікацію довкілля. Відповідно, сільське господарство зазвичай спрощує екосистеми та зменшує біорізноманіття, тоді як садівництво може підтримувати або навіть збільшувати неоднорідність та біорізноманіття навколишнього середовища. Сільське господарство також створює більшу фрагментацію навколишнього середовища, ніж садівництво, тобто поділ ландшафтів на ізольовані або напівізольовані ділянки «природного» середовища, такі як залишки лісу на сільськогосподарських полях. Однак, незалежно від того, чи йдеться про садівництво, чи сільське господарство, необхідно оцінювати вплив на біорізноманіття в кожному окремому випадку.

По всій Азії великі ділянки ландшафту, особливо в низовинах поблизу річок і струмків, були перетворені століття або тисячоліття тому на вологі рисові поля. Поля також можна знайти у високогір'ї, де розвинуто терасування. Перетворення триває й донині, що зумовлене зростанням населення та економічним тиском на землю та ресурси; воно прискорюється в багатьох районах. Перетворення включає численні типи лісів, лугів та водно-болотних угідь, і відповідно жертвує величезною кількістю біорізноманіття. Наприклад, різні типи лісів покривали близько 70% Таїланду до Другої світової війни, тоді як сьогодні лише близько 15% країни вкрито лісами, значною мірою через

розширення сільського господарства та лісозаготівлю. Однак рисові поля не є простими монокультурами. У регіоні можуть бути сотні або навіть тисячі сортів рису. За оцінками, донедавна в Індії існувало близько 50 000 місцевих сортів рису. Крім того, на рисових полях може бути кілька сотень видів диких рослин і тварин, багато з яких вважаються їстівними. За межами рисових полів є присадибні ділянки, фруктові сади, пасовища, різні типи лісів та агролісівництво (деревні культури), які значною мірою сприяють біорізноманіттю регіональних ландшафтів. Наприклад, у деяких частинах Балі присадибні ділянки можуть містити до ста або більше видів диких та одомашнених рослин.

Великі ділянки піднятих або гребневих полів зустрічаються в багатьох частинах світу, зазвичай вздовж річкових заплаव або в інших водно-болотних угіддях. Вони піднімають землю над водою для сільськогосподарського виробництва. Грунт викопують і складають зверху з обох боків канами, утворюючи довгий курган. Канава стає каналом для відведення води та зрошення. На заплавах греблі розташовані паралельно перпендикулярно або під кутом до річки. Органічні залишки та осади з каналів періодично видобуваються та розміщуються на вершині кургану як багате органічне добриво. Риба, водоплавні птахи та інші водні організми процвітають у каналах і використовуються для отримання білка в раціоні. Підняті поля можуть підвищити продуктивність і біорізноманіття понад рівень, який в іншому випадку існував би в регіоні.

Центри Вавілова – це концентрації генетичного та морфологічного різноманіття, що залишилися в кількох осередках одомашнення рослин і тварин з неоліту, приблизно 5000–10 000 років до н. е., точний період залежить від регіону. Ці центри, як концентрації місцевих сортів та їхніх диких предків, фактично є банками генів in

situ. (Ландреси – це види та різновиди одомашнених рослин і тварин, які були генетично покращені традиційними фермерами та скотарями, але залишаються не під впливом сучасних технологій селекції.) Доісторичні та історичні фермери та скотарі створювали значне біорізноманіття у своїх сільськогосподарських культурах та худобі, частково для зменшення ризику. Наприклад, в Андах вирощувалося близько 8 видів та 3000 сортів картоплі. Як інший приклад, сьогодні один вид овець (*Ovis aries*) включає понад 800 різних порід, багато з яких досить давні (Heywood, 1995). Вавиловські центри дедалі більше перебувають під загрозою зникнення та деградують через зростання населення та економічний тиск. Таким чином, спроби збереження їхнього біорізноманіття ex situ можуть бути головною надією на збереження зразків. Втрата різноманітності у різноманіттях одомашнених видів та їхніх предків серйозно обмежує потенціал адаптивних реакцій на майбутні зміни та збурення навколишнього середовища, як природні, так і антропогенні.

За оцінками, завдяки сільському господарству та іншим видам діяльності люди щорічно використовують близько 40% загального обсягу первинної біологічної продукції Землі (Vitousek, 1986). Такий масштаб використання ресурсів, безумовно, зменшує можливості для багатьох інших видів та біорізноманіття планети в цілому. Враховуючи прогнози продовження зростання населення людства в цьому столітті до будь-якої глобальної стабілізації, безумовно, це кооптування джерел енергії та поживних речовин від інших видів стане набагато гіршим.

Демографічний вибух людства – це відносно недавнє явище. Після приблизно чотирьох мільйонів років еволюції людства населення світу досягло лише 300 мільйонів до 1000 року нашої ери. Потім населення світу зросло до 500 мільйонів до 1500 року, 1 мільярда до 1900 року, і

нещодавно перевищило 6 мільярдів. Прогнозується, що до 2050 року воно становитиме 10 мільярдів. З цим зростанням пов'язане збільшення щільності населення. Наприклад, зазвичай у тропіках щільність населення (особин/км²) становить: збирачі – 1; ті, хто збирає їжу – десятки; та рисообробники, які вирощують вологий рис, – від сотень до тисяч. Однак, хоча збільшення чисельності та щільності населення, безумовно, збільшує вплив на біорізноманіття, не всі люди створюють однаковий вплив, а деякі з них є вкрай непропорційними. Наприклад, споживачі з вищим та середнім рівнем доходу використовують ресурси та створюють забруднення на рівнях, у багато разів вищих, ніж споживачі з низьким рівнем доходу та бідні, незалежно від того, чи порівнюються економічні класи в межах одного суспільства чи так звані розвинені та менш розвинені країни – ядро та периферія у світовій економічній системі відповідно. Багаті країни, а також нафтові та фармацевтичні компанії, несуть особливу відповідальність за реінвестування частини своїх прибутків для фінансування досліджень та збереження біорізноманіття.

Ринкова економіка та міста значною мірою відповідають за комерціалізацію природи — комерційну або грошову оцінку біоти та ландшафтів. Оскільки більшість міських та жителів передмістя не виробляють власну їжу, вони повинні торгувати або купувати її та інші природні ресурси як імпорт у фермерів та селян, які працюють у величезних сільських районах. Таким чином, комерціалізація розвивається разом з урбанізацією протягом принаймні 5000 – 6000 років. Сьогодні близько половини людства живе в міському середовищі, хоча ця концентрація, мегаполіс та розростання передмість є нещодавніми явищами. Однак не завжди легко виявити чітку межу між міським, приміським, сільським та «природні» території. Однак одне зрозуміло: урбанізація продовжуватиме

зростати по всьому світу та по-різному впливатиме на біорізноманіття. Ще одним результатом комерціалізації природи та головною стратегією збереження біорізноманіття, яку головним чином підтримують представники міської еліти, є економічна оцінка екологічних продуктів та послуг, таких як лікарські рослини та продукти з тропічних дощових лісів. Хоча цей підхід може бути необхідним для протидії економічному тиску на великомасштабний видобуток ресурсів з боку національних урядів, корпорацій та ринкових сил, ця рекламна пропозиція зменшує біорізноманіття, ігноруючи його різноманітні немонетарні внутрішні цінності. Людське тіло є носієм біорізноманіття у вигляді безлічі внутрішніх та зовнішніх паразитів та інших мікроскопічних та малих організмів, які населяють та відвідують його, таких як бактерії, грибки, кліщі, воші, комарі, кліщі та п'явки. Так само, людські житла та поселення, особливо міста, можна розглядати як місця проживання своєрідного скупчення біоти, головним чином коменсалів та паразитів, таких як білки, собаки, коти, щури, миші, голуби, таргани та мухи. Хоча міста є здебільшого антропогенним середовищем, вони також можуть зберігати фрагменти або острови «природи» різних розмірів у вигляді різних парків (включаючи ботанічні сади, зоопарки та акваріуми), присадибних ділянок та садів, кімнатних рослин та домашніх тварин. Наприклад, у парках та садах міста Сінгапур налічується близько 1000 видів рослин. Іммігрантські та етнічні квартали вносять біорізноманіття в міста завдяки особливій різноманітності видів рослин, що вирощуються в їхніх садах. У деяких регіонах, де біорізноманіття природно низьке, людські житла та поселення можуть підвищувати біорізноманіття понад попередні природні рівні. Мікроскопічний рівень біорізноманіття не можна ігнорувати. Велике міське населення також служить резервуаром для вірусів та

різноманітних інших мікробів, які передають та підтримують хвороби. Виникнення та повторна поява нових інфекційних захворювань та штамів, стійких до ліків, – це інші аспекти того, як мікробне різноманіття та історія часто пов'язані з містами. Висока щільність населення в містах не лише створює проблеми із санітарією та здоров'ям людей, але й може погіршити якість води та життя в сусідніх водних екосистемах.

Колоніалізм у своїх різних формах впливав на біорізноманіття в усьому світі і продовжує впливати.

Протягом останніх 500 років європейці завозили рослини і тварин зі Старого Світу до своїх заморських колоній, особливо до районів, кліматично подібних до деяких частин Європи, таких як частини Бірми, Каліфорнії, Чилі, Кенії та Південної Африки. Ця європеїзація місцевих екосистем зменшила місцеву біоту та створила нео-Європи. Біологічний обмін також відбувався у зворотному напрямку, однак, від Нового Світу (Америци) до Старого (Європи та за її межами), з поширенням культур, спочатку одомашнених доісторичними корінними американцями, таких як картопля, кукурудза, гарбузи, помідори, тютюн, бавовна та маніок. Дійсно, сьогодні значна частина світового продовольства походить від інтродукованих видів (Кросбі, 1986).

Біорізноманіття на мікробному рівні – це ще один аспект так званого «колумбового обміну», біологічних та культурних наслідків Старого та Нового Світу один для одного. Дійсно, по всій Америці епідемії завезених хвороб Старого Світу спричинили катастрофічне скорочення популяції корінних громад.

Оскільки ці популяції були ізольовані від Старого Світу протягом тисячоліть, вони не мали попереднього досвіду боротьби з хворобами Старого Світу, щоб розвинути імунологічну стійкість. Руйнівний крах їхніх

популяцій зняв тиск на їхні землі, ресурсну базу та місцеве біорізноманіття. У багатьох районах ліси та інші середовища швидко відновлювалися, що свідчить про те, що корінні жителі не деградували їх безповоротно. Однак, очевидна демографічна порожнеча та передбачувана дика природа сприяли європейській колонізації того, що їм здавалося малонаселеним та недостатньо використовуваним прикордонним регіоном. Цей процес триває й донині в деяких частинах Амазонки та інших місцях (Denevan, 1992). Колумбійський обмін, безумовно, був безпрецедентною подією в історії впливу людини на біорізноманіття; однак він не діяв на жодній попередній первозданній природі. Задовго до контакту з європейцями народи Америки модифікували, а в деяких районах перетворили багато екосистем (Denevan, 1992). Наприклад, у деяких районах стародавньої цивілізації майя відбувалася масштабна вирубка лісів. Як інший приклад, антропогенні доісторичні купи черепашок (кургани) в річкових та прибережних зонах можуть мати більшу різноманітність та щільність корисних видів рослин, ніж сусідні «природні» ділянки. Європейці — не єдині колоніали, а лише ті, хто найбільше знайомий. Усі імперії частково побудовані на географічній експансії через певне поєднання торгівлі на великі відстані, військових завоювань, панування та гноблення (економічного, політичного, культурного, релігійного) для експлуатації землі, ресурсів та праці інших суспільств. Деякими прикладами є ацтеки в Мексиці; інки в Андах; араби в багатьох частинах Африки, Європи та Азії; та китайці в більшій частині Східної та Південної Східна Азія. Усі імперії впливають на місцеве біорізноманіття через біотичний обмін та модифікацію та перетворення навколишнього середовища. Наприклад, в Азії географічне поширення деяких видів рослин незрозуміле без врахування

ролі священних видів, таких як бодхі або дерево піпал (*Ficus religiosa*) у буддизмі та на подвір'ях храмів.

Далекі океанські подорожі та торгівля стали можливими з розвитком мореплавних суден приблизно 6000 до н. е. і зрештою сприяли європейському колоніалізму та широкому поширенню біотичних інтродукцій. Однак навмисні та ненавмисні інтродукції видів між раніше незалежними або ізольованими регіонами світу значно прискорилися з появою сучасних транспортів та міжнародної торгівлі. Зараз понад 600 видів тварин і рослин знаходяться під безпосередньою загрозою через нелегальну міжнародну торгівлю, яка щорічно коштує кілька мільярдів доларів. Інтродукція екзотичних видів може поставити під загрозу місцеві види та екосистеми. Наприклад, інтродукція південноамериканської видри (*Myocastor coypus*) на південь Луїзіани в 1940-х роках мала глибокі наслідки для ландшафту та екології дельти Міссісіпі. Ненавмисна інтродукція бурої деревної вужі (*Boiga irregularis*) з Папуа-Нової Гвінеї на острів Гуам у Мікронезії спричинила вимирання (локальний зникнення) десятка видів місцевих птахів і досі загрожує іншій фауні. Дрейсена (*Dreissena polymorpha*) випадково поширилася з Європи до басейну річки Міссісіпі в Північній Америці, коли танкер скинув баластні води у Великі озера. Серед інших проблем, ця екзотична мідія зараз загрожує численним місцевим видам мідій. Можна навести багато інших прикладів, оскільки лише протягом цього століття в Сполучених Штатах з'явилося понад 4500 екзотичних видів. Вплив інтродукції видів по всьому світу, ймовірно, призводить до чистої втрати глобального біорізноманіття. Однак у деяких районах, таких як Нова Зеландія та Гаваї, чисте біорізноманіття фактично зросло в результаті численних інтродукцій екзотичних видів, хоча вони по-різному

загрожують, ставлять під загрозу або винищують багато місцевих та ендемічних видів.

Завдяки європейському колоніалізму, ідеалам Просвітництва раціоналізму та індивідуалізму, індустріалізації, капіталізму, економічного розвитку, модернізації та глобалізації, світове довкілля, земля та природні ресурси, включаючи біорізноманіття, поступово об'єктивувалися та комерціалізувалися. Все це значною мірою сприяло надмірній експлуатації, деградації та знищенню біорізноманіття у всьому світі і на його останніх межах, таких як тропічні ліси. У свою чергу, ця тенденція посилюється ненаситною жадібністю, яка притаманна манії конкуренції та зростання капіталістичних економік та пов'язаних з ними культурі матеріалізму та споживацтва. Ця ситуація ускладнюється тим фактом, що багаті багатшають за рахунок бідних, які стають ще біднішими. Заможні підприємці, транснаціональні корпорації та так звані розвинені країни можуть дозволити собі купувати більший доступ та права на біорізноманіття, так само як вони також чинять непропорційний вплив на нього. Бідні можуть і бажають приділяти менше уваги і грошей на збереження біорізноманіття, ніж багаті, не обов'язково тому, що вони невігласи або байдужі, а тому, що мають менше економічних активів та альтернатив. Під час економічної кризи 1997 року в Південно-Східній Азії видобуток та експорт видів дикої природи та продуктів їх переробки значно прискорилися, оскільки місцеве люди звернулися до своїх лісів для отримання вкрай необхідних грошей, оскільки їхні звичайні сільськогосподарські культури та робочі місця більше не забезпечували достатнього доходу домогосподарств. Матеріальне багатство та технології зосереджені в розвинених країнах Північної півкулі, тоді як зростання населення, бідність та біологічне багатство зосереджені в так званих менш розвинених та країнах, що розвиваються,

Південної півкулі. Така нерівність є серйозною перешкодою для збереження біорізноманіття, а також для добробуту людини.

Початки різних галузей агробізнесу можна простежити до європейського колоніалізму. Більшість цих галузей спричиняють масове перетворення лісів та інших екосистем на монокультурні плантації, такі як у тропіках, де вирощують банани, какао, кокоси, каву, бавовну, евкаліпт, олійні пальми, ананас, каучукові дерева, цукрову тростину, чай та тютюн. В результаті було досягнуто вищих порогів впливу на навколишнє середовище зі значною втратою біорізноманіття на генетичному, видовому та екосистемному рівнях. З 1960-х років так звана Зелена революція та інші сили глобалізації загрожують та зменшують генетичне та видове різноманіття одомашнених рослин і тварин, які розвивалися з часів неоліту. Монокультури часів Зеленої революції генетично модифіковані для швидкого зростання та високої продуктивності у відповідь на масові субсидії на хімікати, такі як добрива, гербіциди та пестициди.

Однак, через високі витрати на ресурси, механізацію та транспортування, ці галузі агробізнесу є надзвичайно неефективними, навіть якщо вони високопродуктивні. Такі монокультури також набагато вразливіші, ніж різноманітні агроекосистеми традиційних ферм, до кліматичних змін та погодних збурень, таких як глобальне потепління та Ель-Ніньйо. Тим не менш, сучасний агробізнес, біотехнології та генна інженерія, а також біорозвідка зараз революціонізують виробництво продуктів харчування, серед іншого, але з значною мірою невідомими, але, ймовірно, далекосяжними наслідками для збереження біорізноманіття.

Ліси та лісові масиви світу значно скоротилися за площею з моменту виникнення та поширення сільського

господарства близько 10 000 років тому. Однак темпи вирубки лісів різко зросли за останні століття, і особливо за останні десятиліття в тропіках.

Хоча тропічні ліси покривають лише близько 6% поверхні Землі, вони містять близько половини всього її біорізноманіття; таким чином, вони є недавніми та майбутніми гарячими точками для досліджень та збереження біорізноманіття. Ці ліси також дедалі частіше стають осередками соціально-політичних конфліктів та насильства, як-от у Демократичній Республіці Конго, Руанді, Бурунді та Сьєрра-Леоне. Багато лісів помірного поясу руйнуються через втрату старих рослин, пошкодження кислотними дощами та інші фактори.

Однак лісовий покрив у Новій Англії розширився, оскільки сільськогосподарське господарство занепало за останні 100 років, що є обнадійливим свідченням здатності природи до регенерації. Поєднання причин та масштаби вирубки лісів і, як наслідок, ерозії біорізноманіття надзвичайно змінювалися з часом і простором залежно від конкретних деталей конкретного контексту. Вплив кам'яної сокири на тропічний ліс порівняно з металевою є зовсім іншим, навіть якщо врахувати кумулятивний вплив зі значною давниною людської діяльності в певному районі. Впровадження ефективніших металевих інструментів та ринкової економіки для обміну місцевих природних ресурсів на західні промислові товари прискорило вирубку лісів у тропіках. Однак в останні десятиліття новіші технології, включаючи ланцюгові пили та бульдозери, разом з новими економічними підприємствами та стимулами, створили безпрецедентні темпи вирубки лісів. Наприклад, у багатьох районах бразильської Амазонії розведення великої рогатої худоби, яке стало можливим завдяки державній податковій підтримці та подальшим спекуляціям землею, було головною причиною вирубки лісів з 1960-х років. У

значній частині Центральної Америки ліси були перетворені на пасовища для великої рогатої худоби для годівлі яловичиною для індустрії швидкого харчування у Північній Америці та Європі, так званий гамбургер-зв'язок. Бананові плантації були ще однією важливою причиною вирубки лісів у Центральній Америці. Важливим фактором вирубки лісів у багатьох районах Південно-Східної Азії та інших країн є відчуження місцевих громад від їхньої землі та ресурсів державним урядом. Ліси були перетворені на монокультурні плантації евкаліпта та інших швидкозростаючих дерев для експорту до Японії та інших країн для постачання целюлозно-паперової промисловості. Аквакультура – це ще один вид комерційного та промислового землеробства. В останні десятиліття вона загрожує мангровим лісам та іншим прибережним екосистемам, а також їхньому біорізноманіттю в тропіках. Креветкові ставкові ферми вздовж південного півострова Таїланду зростають експоненціально завдяки інвестиціям зовнішнього капіталу та технологій, причому вигоди отримують здебільшого сторонні. Хоча аквакультура є дуже давнім, продуктивним та ефективним методом виробництва якісного білка в багатьох частинах Азії та інших регіонів, де вона традиційно інтегрована з іншими аспектами економіки та екології, цей новий економічний розвиток дуже відрізняється. Креветки зазвичай набагато дорогі для споживання місцевим населенням. Натомість їх експортують на віддалені ринки в Японії, Тайвані, Північній Америці та Європі. Однак креветкові ставки недовговічні, оскільки продукти життєдіяльності накопичуються в осадових породах, доки не стануть токсичними для креветок або для будь-якого іншого подальшого використання. Як наслідок, ставки, що постійно старіють, закидаються, а нові будуються. Водночас це ракове зростання креветкових ферм деградує та руйнує місцеву

економіку та біорізноманіття багатьох прибережних регіонів.

3. Забруднення довкілля токсичними речовинами та біорізноманіття.

Принаймні з 1962 року, з публікацією класичної книги Рейчел Карсон «Тиха весна», зростає занепокоєння щодо впливу хімічних речовин та забруднення на навколишнє середовище. Оскільки як в екосистемах, так і в біосфері, зрештою все певним чином пов'язане з усім іншим, хімічні речовини з сільського господарства, заводів, автомобілів та інших джерел зрештою поширюються по всьому світу. Залишки ДДТ та інших забруднювачів навіть знаходяться відкладеними в шарах полярного льоду. Накопичення нітратів та інших поживних речовин із сільськогосподарських та побутових хімікатів може призвести до вибухового зростання водоростей в озерах та річках на шкоду біорізноманіттю, процес, який називається евтрофікацією. Повідомлялося про масову загибель птахів, риб та інших видів через це та інші забруднювачі, такі як розливи нафти.

Одним із можливих симптомів поширеного забруднення, чи то безпосереднього через забруднення води та ґрунту, чи опосередкованого через посилення ультрафіолетового випромінювання з озонної діри, можуть бути грубі деформації, що спостерігаються у жаб, що є найтривожнішим явищем і, можливо, раннім попередженням про неминучу екологічну катастрофу. Іншим результатом атмосферних забруднювачів, таких як автомобільні вихлопні гази, є парниковий ефект, який у двадцять першому столітті може спричинити глобальне потепління на кілька градусів і, можливо, раннє підвищення рівня моря на два метри і більше. Наслідки підвищення рівня моря для біорізноманіття прибережних і морських

екосистем, таких як водно-болотні угіддя та коралові рифи, невідомі, але, ймовірно, будуть негативними та потенційно катастрофічними. З точки зору високого біорізноманіття, коралові рифи є морським аналогом тропічних дощових лісів.

Індустріальне суспільство, життєвою силою якого є нафта та інші викопні палива, які насправді є залишками стародавнього біорізноманіття, призвело до безпрецедентних видів та рівнів хімічного забруднення, які, безсумнівно, загрожують та розмивають живе біорізноманіття. Для ілюстрації, в останні десятиліття багато прикордонних зон, що залишилися, таких як Амазонка Еквадору та Перу, стали ціллю розвідки та видобутку нафти. Через ізоляцію цих кордонів звичайні екологічні заходи та заходи з очищення ігноруються. Під час фази розвідки в лісі прокладаються сотні миль доріг та великі мережі протяжних стежок для сейсмічних випробувань. Сейсмічні вибухи не тільки розсіюють дику природу, але й ударні хвилі, що виникають у результаті цього, можуть вбити сотні риб у річках, озерах та водно-болотних угіддях. Під час фази виробництва одна нафтова платформа споживає близько шести акрів лісу та близько 2000 дерев. (У тропічному лісі одне гігантське дерево може бути населене тисячами комах та інших видів, більшість з яких невідомі науці.) Сусідні виробничі відходи та хімікати для обробки щодня протягом десятиліть витрачаються на мільйони галонів. На місцях свердловин немає належної утилізації токсичних відходів, лише відкриті ями, які зрештою переливаються в ґрунти, підземні та поверхневі води, тим самим забруднюючи та вбиваючи рибу та дику природу. Один галон нафти може вбити рибу, що живе в мільйоні галонів води, і негативно вплинути на водне життя при концентраціях до однієї частини на сто мільярдів. Протягом десятиліть сотні нафтових свердловин і

розгалужених трубопроводів призводять до численних витоків і розливів чорної сирової нафти, коли відбуваються розриви через старіння металу або землетруси. Масштаби забруднення, що відбуваються в таких прикордонних регіонах, як Амазонка, роблять розливи нафти, пов'язані з Еххон Valdez і війною в Перській затоці, незначними подразниками в порівнянні! Ціни на біорізноманіття незліченні. Крім того, окрім корпоративної безвідповідальності та масового руйнування навколишнього середовища, в Амазонії нафта навіть видобується в заповідниках дикої природи та інших районах, нібито виділених для охорони національними урядами (Kimerling, 1991).

4. Військові дії та біорізноманіття.

Військова діяльність та ведення бойових дій на біорізноманіття та довкілля є надзвичайно занедбаним видом впливу людини на біорізноманіття та довкілля, хоча виробництво озброєнь є провідною галуззю у світі з річним обсягом продажів понад 800 мільярдів доларів. Одним з аспектів ведення бойових дій, який особливо шкідливий для біорізноманіття, є використання тактики випаленої землі, що, на жаль, не є чимось новим. Одним із найбільших застосувань цієї тактики було скидання американськими військовими близько 13 мільйонів галонів хімічного реагенту «Орандж» (Orange) для дефоліації лісів під час війни у В'єтнамі протягом 1962–1971 років. В останні десятиліття війна США з виробництвом наркотиків в лісах Амазонки також включала використання дефоліантів. Під час війни в Перській затоці уряд Іраку підпалив нафтові свердловини в пустелі Кувейту та створив розливи нафти вздовж узбережжя. Вплив такої тактики на місцеве та регіональне біорізноманіття ще не повністю розкрито. Зростання частоти етнічних конфліктів із закінченням

холодної війни поширило мілітаризацію на прикордонні та інші зони. Конфлікти та війни, ймовірно, поширяться в майбутньому, на думку мальтузіанських песимістів та інших, хто вважає зростаючу дефіцит ресурсів та конкуренцію основними причинами. Якщо так, то національній та міжнародній безпеці було б добре перенаправити значну частину коштів, які зараз йдуть на військові та оборонні потреби, на дослідження біорізноманіття та екологічні програми, а також програми охорони природи. Хоча війна може загрожувати біорізноманіттю та руйнувати його, мир може сприяти йому. Наприклад, демілітаризована зона (ДМЗ) між Північною та Південною Кореєю – це коридор шириною 4 кілометри та довжиною 250 кілометрів, який простягається через півострів. Протягом майже п'яти десятиліть цей коридор жорстко контролювався як нічийна земля. Як наслідок, сільськогосподарські угіддя тисячолітньої вікової групи та деградовані ліси повернулися до природного стану, захищаючи таким чином види рослин і тварин, що знаходяться під загрозою зникнення, а також певний переріз екосистем Корейського півострова (Кім, 1997). Міжнародні парки миру між Коста-Рикою та її сусідами, Панамою та Нікарагуа, також сприяють збереженню біорізноманіття, діючи як притулки від діяльності людини.

5. Біорізноманіття в майбутньому.

Як визнають представники «зеленого» соціально-політичного руху та багато інших, індустріальне суспільство, капіталізм та економічний розвиток базуються на хибному припущенні, що нескінченне зростання можливе на скінченній базі. Тут зростання стосується як населення, так і економіки. База, по суті, стосується несучої здатності. Остання включає не лише здатність землі та природних ресурсів підтримувати певний рівень населення

без виснаження ресурсів та деградації навколишнього середовища, але й здатність екосистем та планети в цілому поглинати забруднення та інші антропогенні стреси. Все частіше вплив людини перевищує стійкість природи до регенерації та відновлення протягом нормального періоду часу після будь-яких збурень та стресів, природних чи антропогенних. Доки не будуть виправлені очевидно екоцидні ідеї та практики сучасного індустріального суспільства та пов'язані з ними фактори, а також не буде відновлено екологічну рівновагу з певною мірою екологічного балансу, чистий вплив людини на біорізноманіття буде негативним. Відповідно, все життя, включаючи життя людства, залишатиметься під загрозою зникнення. Немає багато місця для оптимізму, враховуючи величезний імпульс зростання населення та економіки в поєднанні з політичним тиском на так званій економічний розвиток та підвищення рівня життя по всьому світу, і все це за рахунок навколишнього середовища та його природного капіталу ресурсів, біорізноманіття та екосистемних послуг. Дійсно, озонова діра, парникове потепління, кислотні дощі, крах океанічного та інших рибальств, ерозія ґрунту, опустелювання та інші глобальні екологічні проблеми можуть бути симптомами провалу експерименту індустріального суспільства лише через два століття. Жодне людське суспільство не є непогрішним і вічним — археологічні та історичні записи надають багато прикладів тих, хто став неадаптивним, розвалився та розпався, як Рапануї (острів Пасхи), Хараппа в долині Інду або стародавня Греція та Рим (Ponting, 1991; Redman, 1999).

Національні та міжнародні урядові та неурядові установи досягли значного прогресу у вирішенні екологічних проблем та управлінні впливом людини на біорізноманіття. Проте існує багато серйозних обмежень щодо ефективності територій, що охороняються урядом, для

збереження біорізноманіття. По-перше, вони становлять лише близько 5% земної поверхні, що не є дуже великою чи репрезентативною вибіркою величезного біорізноманіття планети. По-друге, вони часто є не більш ніж «паперовими парками» через недостатнє фінансування та адміністрування. По-третє, вони зазнають дедалі більшого тиску в багатьох аспектах через зростаючий демографічний та економічний тиск у майбутньому. По-четверте, навіть з приблизно 10 000 ділянок, які нібито охороняються урядами, лише 5% з них були ретельно інвентаризовані на предмет біорізноманіття, і для інвентаризації решти знадобиться еквівалент поточної кількості експертів кілька століть. Очевидно, що існує величезна проблема інвентаризації, управління та збереження біорізноманіття. Корінні та інші місцеві громади можуть зробити значний внесок у дослідження та збереження біорізноманіття, і таким чином також позитивно впливати на біорізноманіття. Це тільки починають усвідомлювати; прикладом є INBio (Національний інститут біорізноманіття), програма інвентаризації та збереження біорізноманіття в Коста-Риці, яка залучає місцевих жителів як паратаксономістів. Також, хоча сьогодні у світі існує близько 1600 ботанічних, садів, які допомагають зберігати різноманітність рослин *ex situ*, у світі існує майже 7000 різних культур, і кожна з них може якимось чином зробити свій внесок у збереження *ex situ* та *in situ*. Спільне управління зазвичай є ідеалом, тобто спільною участю між громадою та урядом у розробці, повноваженнях, відповідальності та перевагах проектів управління природними ресурсами та збереження біорізноманіття. Серед успіхів у спільному управлінні – Національний парк Ману в перуанській Амазонії та Національний парк Какаду на півночі Австралії. Однак, коли урядові адміністратори охоронюваних територій ігнорують потреби місцевого населення, тоді зусилля щодо

збереження зазвичай зазнають невдачі або зазнають невдачі. Багато людей дедалі більше скептично ставляться до того, що уряд, наука, технології та освіта достатні для вирішення спіралеподібних екологічних криз, з якими стикається світ. Вони розглядають такі спроби як лікування поверхневих симптомів криз, а не ширших глибинних причин. Деякі з цих людей звертаються до власної релігії як джерела світогляду, натхнення, мотивації, ставлення та цінностей для розвитку більш сталих та змістовних стосунків з природою. Як піонери духовної екології, корінні народи також можуть забезпечити глибоке розуміння таких починань.

Культури корінних народів різко контрастують з промисловими та іншими «сучасними» культурами. Багато корінних суспільств, особливо ті, що є більш традиційними, можуть запропонувати евристичні моделі для збереження біорізноманіття завдяки своїм глибоким знанням про довкілля (етноекологія), сталому розвитку економіки, управлінню природними ресурсами та методам охорони природи, духовній екології та захисту священних місць. (Значною мірою це пояснюється тим, що більшість корінних народів розташовані ліворуч на континуумі, описаному в таблиці 12.1.) У цих та інших аспектах можна стверджувати, що багато корінних суспільств насправді більш розвинені, ніж промислові! Щодо традиційних знань про довкілля (ТЕЗ), наприклад, народ каапор у бразильській Амазонії розпізнає щонайменше 768 видів рослин від насіння до репродуктивних стадій дорослої особини. Це відображає величезну кількість і глибину знань про біорізноманіття в їхньому середовищі існування, і цей приклад саме в їхній сфері корисних рослин (Valee, 1994). Дійсно, такі знання про корінні та інші народи можуть надати біологам та природоохоронцям один вкрай необхідний короткий шлях для інвентаризації та збереження місцевого біорізноманіття.

Корінні народи часто вважають своє середовище, включаючи біотичні та абіотичні компоненти, священним. Такий світогляд може охоплювати глибоку повагу та шанування природи, що пом'якшує їхню культурну екологію та використання ресурсів, і що може призвести до збереження навколишнього середовища, ненавмисно, якщо не навмисно. Роль духовної екології та священних місць у збереженні біорізноманіття тільки починає визнаватися та досліджуватися тими, хто відкритий до таких явищ.

Більшість релігій корінних народів та численні інші релігії, що зосереджені на природі, вважаючи певні ділянки «природи» у своєму середовищі існування осередками духовної сили. До цих священних місць ставляться з надзвичайною турботою та повагою, і часто з ними пов'язані табу, що обмежують використання ресурсів. Однак у всьому світі агресивна християнська місіонерська діяльність та інші домінуючі монотеїстичні релігії часто знищували священні місця та корінні релігії, оскільки вони сприймалися як язичницькі; Ці дії, натхненні релігією, також загрожували біорізноманіттю та руйнували його. Об'єктивація та комерціалізація природи також деградують та знищують священні місця, як це виявили австралійські аборигени під час західної гірничодобувної діяльності. Тим не менш, численні та різноманітні священні місця в природі залишаються і, можливо, сприяли збереженню біорізноманіття в минулому та/або могли б робити це в майбутньому.

Сучасні дослідження не визнають романтичну ідею про те, що всі корінні народи завжди перебувають у повній гармонії зі своїм середовищем, міф про так званого «екологічно благородного дикуна», який є не більш ніж аргументом «солон'яної людини». Натомість воно визнає той факт, що багато корінних суспільств були певною мірою екологічно дружніми, і що деякі досі є такими, навіть хоча

інші не є або не були. Ці варіанти впливу людини на біорізноманіття були задокументовані в численних випадках культурними та історичними екологами. Прихильники ревізійзму, які атакують корінні суспільства як такі, що руйнують навколишнє середовище, ще не усвідомили, не кажучи вже про адекватне вирішення, основної суперечності у своєму аргументі — як корінні народи можуть бути настільки обізнаними про своє середовище існування та взаємодіяти з ним та контролювати його щодня, але бути настільки необізнаними або схильними до таких руйнівних практик.

Пов'язана з цим помилка полягає в тому, що всі люди руйнівню впливають на навколишнє середовище, так званий погляд «*Homo devastans*» або «люди як вид-винищувач» (Balee, 1998). Таке спрощене мислення «або-або, все або нічого, завжди або ніколи» в кращому випадку є оманливим, але це напрочуд поширений недолік прихильників цього погляду. Звинувачувати все людство у негативному впливі на біорізноманіття є просто науково неточним, недбалим науковим дослідженням та професійно безвідповідальним. Необхідно ще раз наголосити, що людство різноманітне, як і його вплив на біорізноманіття — деякі суспільства зменшують його, інші підтримують, деякі покращують, а інші впливають на нього в певній комбінації цих напрямків.

Загалом, кілька авторитетних джерел незалежно один від одного зазначили, що найбільша концентрація біологічного різноманіття, як правило, збігається з концентрацією культурного різноманіття, особливо в тропічних лісових районах, і найбільше в так званих країнах мегабіорізноманіття: Бразилії, Колумбії, Мексиці, Конго, Мадагаскарі, Індонезії та Папуа-Новій Гвінеї. Автор цієї статті називає цю загальну тенденцію до географічного збігу високого культурного різноманіття та високого біорізноманіття принципом різноманітності. Його ледь

почали визнавати та систематично описувати, не кажучи вже про пояснення. Однак, де б не процвітали корінні суспільства, біорізноманіття, ймовірно, також буде процвітати.

Одне можна сказати напевно: у таких регіонах мегабіорізноманіття загрози культурному або біологічному різноманіттю також загрожують одне одному. Як не дивно, багато корінних суспільств, які довели свою стійкість та адаптивність протягом століть чи навіть тисячоліття, а також їхнє середовище, деградують та знищуються промисловими та іншими суспільствами, які ще не витримали випробування часом і дедалі частіше демонструють чіткі симптоми дезадаптації. Проблеми збереження біорізноманіття та прав людини є взаємозалежними. Крім того, деградація та знищення культурного різноманіття, як і біорізноманіття, серйозно загрожують майбутній адаптації *Homo sapiens*, а також біологічній еволюції загалом.

У глобальному масштабі чистий вплив людського виду, найімовірніше, зменшив біорізноманіття. Однак не всі люди рівноправні у своєму впливі на біорізноманіття через величезне різноманіття людства протягом усього його часового та просторового розподілу, включаючи культурне різноманіття. На рівні популяції очевидно, що деякі суспільства можуть підтримувати або навіть покращувати біорізноманіття. Зокрема, багато корінних суспільств, особливо ті, які зберігають деякі основні традиції, незважаючи на поверхневі зміни, мають особливий потенціал у своїх екологічних знаннях, світогляді та інших якостях, щоб зробити внесок у розробку систем сталого використання, управління та збереження біорізноманіття. Сукупний та колективний вплив людей на біорізноманіття в усьому світі є достатнім для того, щоб кожен, хто стурбований біорізноманіттям будь-якої території,

враховував можливості людського впливу. Відповідно, дослідження культурної екології та історичної екології є незамінними. Поточні темпи антропогенного вимирання оцінюються в 1000 - 10 000 разів вище, ніж звичайні фонові показники. Крім того, ці нещодавні антропогенні вимирання також стосуються рослин, тоді як доісторичні вимирання в основному торкнулися тварин. Це тривожний факт, серед інших причин, враховуючи, наскільки фундаментальною є рослина для іншого життя як первинні продуценти у захопленні сонячної енергії шляхом фотосинтезу. Ще однією відмінністю нинішнього спазму вимирання є те, що дедалі більше люди усвідомлюють, що вони роблять, і можуть змінити свою поведінку, щоб зменшити свій негативний вплив. Зрештою, знищення біорізноманіття та екосистем зрештою є екоцидним для людства, оскільки вони є нашими системами життєзабезпечення. Біорізноманіття навряд чи буде належним чином збережено лише шляхом консерваціонізму — шляхом ізоляції природи від людського «порушення» в кількох районах нібито дикої природи. Набагато більше зусиль потрібно спрямувати на належне визнання та краще управління людським впливом від локального до глобального рівня та в довгостроковій перспективі. Одна з проблем полягає в тому, що рішення та дії, які здаються розумними в короткостроковій перспективі, можуть мати негативні наслідки в довгостроковій перспективі. Таким чином, адекватне управління довкіллям та ресурсами вимагає, серед іншого, набагато краще поінформованих політиків та політиків на всіх рівнях (від місцевого до міжнародного), які мають політичну волю та мораль, щоб враховувати не менше, ніж невід'ємний зв'язок між людством та біорізноманіттю для багатьох поколінь вперед. Звичайно, поки що таке лідерство є вкрай неадекватним, але не безпрецедентним. Наприклад, ірокези в Північній

Америці діяли з урахуванням сьомого покоління в майбутнє. Можливо, Конвенція про біологічне різноманіття, прийнята на саміті в Ріо 1992 року, є обнадійливою зміною. Збереження біорізноманіття також залежить від набагато більш поінформованої, зацікавленої та залученої громадськості, яка розуміє природу та наслідки впливу людини на біорізноманіття. Враховуючи серйозність та нагальність цієї теми, екологічна освіта та освіта з питань біорізноманіття повинні розвиватися на всіх рівнях та включати засоби масової інформації. У цьому процесі екологічна етика має бути на першому місці. Одним з найкращих місць для початку є вивчення земельної етики Альдо Леопольда (1949): «Щось є правильним, коли воно прагне зберегти цілісність, стабільність та красу біотичної спільноти. Це неправильно, коли воно прагне до протилежного». (Однак сьогодні термін «стійкість» є більш доречним, ніж «стабільність») Кожне окреме рішення потенційно має певний вплив на біорізноманіття, яким би незначним чи непрямим він не був; і рішення людства разом можуть бути синергетичними та небезпечними для життя. (Для навчання особливо корисними відео є: «Населення світу», «Біорізноманіття», «Павутиння життя», серія «Жива планета», «Чи можна врятувати тропічні ліси?», «Екологія розуму» із серії «Тисячоліття» та «Дух і природа»). Нарешті, оскільки вплив людини на біорізноманіття як на місцевому, так і на регіональному рівнях поєднується як з позитивним, так і з негативним впливом, є підстави для надії, а також для відчаю щодо майбутнього. Однак, з огляду на нинішні масштаби втрати біорізноманіття та інші екологічні проблеми, немає сумнівів, що сама життєздатність, стійкість та придатність для життя занадто багатьох світових екосистем, а отже, і біосфера в цілому, перебувають під загрозою, як і саме майбутнє органічної та людської еволюції на цій планеті. У глобальному масштабі

чистий вплив *Homo sapiens* на скорочення біорізноманіття є небезпечним розворотом мегатенденцій, що спостерігалися протягом останніх 3,75 мільярда років органічної еволюції на Землі, а саме: зростання різноманітності, складності та адаптивності. Крім того, відновлення після цього спазму вимирання може вимагати багато мільйонів років. Через серйозність та терміновість негативного впливу людини на життя на Землі, цей вплив, мабуть, є найбільшим викликом, що стоїть перед людством та дослідженнями біорізноманіття протягом двадцять першого століття.

Замість післямови

Дослідження біорізноманіття, процесів його формування, причин збільшення чи зниження займає в сучасній екології та філософії біології одне ключових місць. Можна виділити напрямок екології, що пов'язаний з цими проблемами під назвою концептуальна диверсикологія. Завданнями цього напрямку (підкреслимо – тільки напрямку) є виявлення загальних закономірностей формування біорізноманіття біотичних систем, механізмів його підтримки і обмеження. Біорізноманіття може бути розділене на суто біологічне – різноманіття біосистем до організменного рівня включно і біотичне – як різноманіття систем надорганізменного рівня. Фактори середовища і ресурси володіють своїм різноманіттям. Ця система зв'язку середовищного і біотичного являє собою екосистемне біорізноманіття.

Біорізноманіття двокомпонентно, включає дві складові – багатство елементів (наприклад, видове багатство угруповань) і вирівненість представленості, значимості елементів, наприклад, співвідношення чисельності окремих популяцій. Була запропонована велика кількість способів кількісної оцінки різноманіття з використанням різних індексів. Широке використання

індексу Шеннона для кількісної оцінки біорізноманіття визначається тим, що він вдало поєднує в собі облік обох компонент.

Під час оцінки біорізноманіття необхідно враховувати, що застосування будь-яких індексів ґрунтується на припущенні, що всі елементи систем рівнозначні, враховується лише їх кількість і співвідношення представленості щодо тих чи інших критеріїв. Але зрозуміло, що в реальних біосистемах це зовсім не так. Елементи екосистеми, наприклад види в угрупованні можуть мати більшу чи меншу важливість для функціонування всієї системи, а також щодо стійкості її до зовнішніх порушень. Окрім цього, необхідно враховувати субсистемну організацію біосистем: існують підсистеми, в яких елементи більш тісно пов'язані в середині них, ніж з елементами інших підсистем. Один із компонентів біорізноманіття – вирівненість прямо пов'язана з рівнем домінування. Але формально кількісно рівень домінування не обов'язково відповідає реальній ролі виду в угрупованні чи екосистемі. Для оцінки цього можна використовувати МР-градієнт (Möbius-Petersen-gradient). В угрупованнях М-полюсу домінуюча форма реально модифікує середовище для інших популяцій. На Р-полюсі розташовуються угруповання, в яких доміант статистичний не чинить суттєвого впливу на біотичні взаємодії в екосистемі. Потужний едифікатор, переважно, утворює систему консортивних зв'язків, що також ускладнює оцінку біорізноманіття угруповань на основі формальних індексів. Ці особливості структури угруповань необхідно враховувати, оцінюючи їх біорізноманіття. Так, зниження відносної значимості домінанта призводить не тільки до формального зростання біорізноманіття, що оцінюється індексами, але і до зникнення чисельних консортивних зв'язків, зниженню видового багатства. Ці суперечливі

процеси накладають свій відбиток на результати оцінок біорізноманіття, наприклад, з метою біоіндикації.

Тут є вельми корисним введення двох варіантів однорідності відносної чисельності. Однорідність першого роду пов'язана з вирівненою представленістю домінуючого виду. Однорідність другого роду наявна, коли угруповання досить одноманітне за рахунок високої представленості домінуючого виду. Однорідність другого роду переважно розглядається як спрощення систем. Угруповання з високим домінуванням, низькою вирівненістю має низькі показники біорізноманіття. Тобто, низьке біорізноманіття асоціюється з більш простою структурою угруповання. Але цю концепцію можна прийняти тільки для угруповань Р-типу, де домінант (навіть при високому домінуванні) формальний і не утворює системи консортивних зв'язків. У цілому можна зробити висновок, що складність угруповань не завжди прямо пов'язана з їх видовим біорізноманіттям.

Концепція біорізноманіття найбезпосередніше пов'язана з принципом екологічної комплементарності. Біорізноманіття є базою для забезпечення формування біосистем на основі додатковості властивостей одних елементів системи іншими. Система має складатися з мінімального числа функціонально доповнюючих одне одного елементів і містити певну кількість надлишкових елементів для забезпечення стійкості, цілісності системи у випадку стресу.

Біорізноманіття розглядається в чисельних аспектах. Різні погляди на цю багатоаспектність сходяться в тому, що біорізноманіття має багато рівнів. Існують підходи, що пов'язують рівні біорізноманіття з рівнями організації живого.

Але структура біорізноманіття повинна мати свої особливості. В основі системи біорізноманіття повинна лежати ідея про різноманіття речовини біосфери і

виділення серед сукупності цієї речовини живої речовини. Жива речовина біосфери має своє різноманіття, в якому основним є різноманіття видової живої речовини. Ієрархія біорізноманіття асоціацій індивідуумів, угруповань, спільнот та екосистем призводить нас до біосферного рівня. Таким чином, структура рівнів біорізноманіття має циклічний характер.

Біорізноманіття пов'язане зі структурно-функціональними характеристиками угруповань. Біорізноманіття угруповань зростає під час зниження загальної біомаси організмів. Це добре видно на прикладі зміни біомаси під час забруднення середовища: біомаса переважно зростає за рахунок невеликого числа видів (або лише одного), що призводить до зниження вирівненості та біорізноманіття. Але протиріччям цьому правилу є збільшення біорізноманіття паралельно з біомасою під час прогресивної сукцесії. Висувається концепція про два прояви правила максимального тиску життя: в сукцесійному процесі збільшується тиск видової живої речовини, збільшується видове багатство, а конкурентні стосунки перешкоджають високому домінуванню 1 – 2 видів. Під час зовнішніх дій, в тому числі при підвищенні трофності, відбувається збільшення тиску індивідуальної живої речовини. Це призводить до збільшення домінування малого числа видів, зниженню біорізноманіття. Емпіричні дані показують, що збільшення біорізноманіття угруповань пов'язане зі зниженням середньої чисельності популяцій. У більш різноманітних угрупованнях знижується розмах показників чисельності окремих видів, максимальне значення наближається до середніх. Під час збільшення продуктивних показників біорізноманіття знижується. Важливим показником рівня метаболітичних процесів є відношення розсіяної енергії до енергії, що накопичена в біомасі. В угрупованнях з високим біорізноманіттям

збільшується відносна частка розсіяної енергії до накопиченої біомаси.

З проблемами біорізноманіття безпосередньо пов'язані уявлення про екологічну нішу. Розділення часопростору екологічних ніш, їх число та співвідношення об'ємів і створює власне біорізноманіття угруповань. Найбільш суттєвими параметрами гіперпростору (точніше гіперчасопростору) екологічних ніш є біотоп, часопростір і їжа. Існує тісний зв'язок між видовим біорізноманіттям і трофічною структурою угруповань.

Трофічні взаємодії в угрупованнях суттєво впливають на біорізноманіття, оскільки пасовищники та хижаки під час не дуже сильних діях, виїдаючи в першу чергу домінуючі види, збільшують вирівненість, тим самим підвищуючи біорізноманіття. Таким чином, формується один із постулатів про позитивну роль для біорізноманіття помірного порушення. Біорізноманіття вище в угрупованнях з дрібними за розмірами короткоживучими видами. Тут важливим є масштабне співвідношення організмів та елементів середовища, оскільки одним із важливих факторів формування біорізноманіття є просторова гетерогенність середовища. Очевидно, що середовище по різному гетерогенне для більш крупних і менш крупних організмів. Це ж стосується і співвідношення біологічного видоспецифічного часопростору і часопросторової неоднорідності середовища. Оцінка біорізноманіття не передбачає врахування та обліку якісних відмінностей між елементами системи, але очевидно, що різні види більш широко чи більш вузькоспеціалізовано використовують ресурс, тобто ближче до одного з полісів градієнту стенобіонтності та еврибіонтності.

Занадто велике число еврибіонтів з широкими екологічними нішами призводить до напружених конкурентних стосунків в угрупованні. Занадто велике

число стенобіонтів може бути в угрупованні тільки в доволі стабільних умовах. Тому в угрупованнях з високим видовим біорізноманіттям повинно бути певне оптимальне співвідношення стенобіонтних та еврибіонтних видів.

На сьогодні в зв'язку з посиленням процесів неконтрольованої інвазії нових видів вже реально стоїть питання про переупаковку екологічних ніш в угрупованнях, впровадження нових видів.

Біорізноманіття угруповань визначається не тільки внутрішніми взаємодіями, взаємодіями екологічних ніш, але і умовами середовища. Фактори і ресурси середовища мають своє різноманіття, що як визначає біорізноманіття, так і може залежати від біотичних факторів. Одним із найбільш поширених постулатів про зв'язок умов середовища і біорізноманіття є постулат про те, що збільшення біорізноманіття пов'язане зі стабільністю умов в часопросторі. Відносно різноманіття, гетерогенності умов в часопросторі існує протилежна точка зору: високе біорізноманіття підтримується високою часопросторовою гетерогенністю середовища. Оцінка різноманіття середовища супроводжується значними складнощами, оскільки показники мають різні розмірності.

Оскільки для визначення значень індексу Шеннона необхідно визначення частки значимості елементів системи, пропонується метод визначення різноманіття середовища на основі експертної оцінки частки того чи іншого фактору в загальному факторіальному полі. Важливим є питання про можливість управління біорізноманіттям через співвідношення ролі тих чи інших факторів середовища, але це питання вимагає додаткових досліджень.

Існує постулат про те, що біорізноманіття прямує до найменших значень в екстремальних умовах. При усій нечіткості такої характеристики середовища в тій чи іншій формі ця теза широко використовується в природоохоронній

політиці. Зниження антропогенного тиску, забруднення, розглядається як «покращення» середовища, віддалення від екстремальних умов. Згідно цій логіці «покращення» середовища повинно призводити до зростання біорізноманіття. Ймовірніше всього, ні занадто велика стабілізація умов, ні занадто велика гетерогенність середовища, ні повна відсутність зовнішніх дій не сприяють досягненню максимального біорізноманіття угруповань. Також не найвища первинна продукція визначає найбільше біорізноманіття, а деяке середнє її значення.

Одне з найважливіших питань концептуальної диверсикології – питання про обмеження біорізноманіття, факторах його лімітування. Яке значення для нормального функціонування угруповання зниження біорізноманіття нижче допустимого мінімуму і занадто високого біорізноманіття, поява «поганого» біорізноманіття? Слід виходити з принципу збалансованості і біосистемах процесів мінливості і консервативності. Такий підхід вимагає не пошуку шляхів досягнення максимального біорізноманіття, а визначення оптимального біорізноманіття в екосистемах.

Ці постулати дозволили запропонувати варіант моделі змін біорізноманіття в градієнтах основних характеристик середовища. Найбільшого біорізноманіття угруповань слід очікувати в умовах середніх показників чисельності ресурсів, зовнішніх порушень, часової стабільності і просторової гетерогенності (бідний часопростір! Знову його шматують на час і простір!) Наведені гіпотези дозволяють більш ґрунтовно підходити до питання про можливість підтримки високого біорізноманіття за рахунок проведення різних заходів щодо «покращення» середовища. Суть таких рекомендацій полягає в тому, що заходи щодо «покращення» середовища слід проводити тільки до досягнення максимуму біорізноманіття, тобто подальше

«покращення» вже буде знижувати його. Безумовно, встановлення цих значень і є основне завдання прикладної диверсикології.

Ще одна важлива проблема застосування оцінок біорізноманіття пов'язана з біоіндикацією якості середовища. Оскільки структурно-функціональні характеристики угруповань формуються у визначеній відповідності з умовами життя, зміни їх можуть бути показниками змін умов середовища. Одним із можливих підходів до оцінки якості середовища через біорізноманіття може бути контроль таксономічного біорізноманіття, що заснований на гіпотезі, що в більш сприятливих умовах в угрупованнях більше число великих таксонів представлені великим числом видів. В якості «великих» таксонів можуть бути використані не тільки власне таксономічні одиниці (роди, родини, ряди), але і екоморфологічні, трофічні групи.

Використання індексів видового біорізноманіття, що засновані на обліку відносної значимості видів в угрупованні показало, що зі збільшенням забруднення біорізноманіття угруповань знижується. Але є і дані про унімодальний характер змін видового біорізноманіття в градієнті підвищення трофності і забруднення. Біорізноманіття мале як в оліготрофних умовах, доволі чистому середовищі, так і в сильно забрудненому. При формальному підході такий розподіл робить вкрай проблемними оцінки якості середовища, тобто значення індексу біорізноманіття можуть бути рівними в зовсім різних умовах. Слід враховувати не тільки кількісні, але і якісні характеристики, тобто в різних умовах представлені різні види. Також необхідно брати до уваги структуру самого біорізноманіття, за рахунок цього – багатства і вирівненості відбувається зниження біорізноманіття. І найважливіше – чи не відповідає максимум біорізноманіття

певному оптимуму умов, що вимагає взагалі перегляду концепції біоіндикації?

Концептуальна диверсикологія так само як і екологія в цілому ще далека від створення цілісної теорії, чисельні концепції не тільки не доповнюють одна одну, але і знаходяться у протиріччі. Усунення цих протиріч і повинно бути в центрі уваги як теоретичних розробок, так і прикладних досліджень. Наука не повинна прикидатися технологічною або міфологічною тільки для того, щоб роздобути гроші для свого існування. Рано чи пізно теоретичні положення стають затребуваними практикою, так само як і міфічна повністю стерильна від практичних проблем наука.

Науковці нашого часу ще далекі від думки, що їм вдалося охопити своїми дослідженнями всі екологічні проблеми, що пов'язані з біорізноманіттям або навіть їх суттєву частину. Але якщо розглянуті питання в цьому курсі лекцій та їх інтерпретація будуть викликати цікавість в читача та студента і бажання продовжити дискусію, мета цих лекцій досягнута.

Глосарій

Адекватність — відповідність чогось (поведінки, сприйняття, моделі) реальному стану речей, ситуації, нормам або очікуванням; точне відображення дійсності без викривлень, що дозволяє правильно реагувати й діяти.

Адитивність — властивість системи, яка характеризується тим, що величина, що стосується цілого об'єкта, дорівнює сумі значень цієї ж величини для його частин.

Альгоценоз — це науковий термін в екології та біології, що позначає угруповання водоростей, які мешкають на певній території або в певному середовищі.

Альтернативність – можливість вибору між двома або більше варіантами (альтернативами), а також властивість бінарних операцій у математиці, яка є послабленням асоціативності.

Амбівалентність – психічний стан, коли людина одночасно відчуває протилежні почуття, думки чи бажання до одного й того ж об'єкта, ідеї або людини (наприклад, любов і ненависть), що призводить до внутрішньої роздвоєності та нерішучості. У більш широкому розумінні – протилежні суперечливі погляди на одну і ту ж проблему.

Амплітуда — максимальне відхилення періодично змінної величини від її рівноважного значення.

Антропоцентризм — світоглядний принцип або філософська концепція, згідно з якою людина є центром Всесвіту, найвищою метою всіх подій і вершиною еволюції.

Атрибут — суттєва, невід'ємна властивість, ознака або характеристика об'єкта, яка визначає його суть чи відрізняє від інших.

Ацидифікація – процес збільшення кислотності речовин чи середовищ, зокрема, це явище, коли води океанів стають більш кислими через поглинання надлишку вуглекислого газу (CO₂) з атмосфери, що негативно впливає на морські екосистеми, розчиняючи раковини молюсків та корали.

Бентос — це сукупність усіх організмів (рослин, тварин, мікроорганізмів), які мешкають безпосередньо на дні та в ґрунті водойм (океанів, морів, річок, озер).

Біом — велике регіональне угруповання рослинних і тваринних співтовариств, пристосованих до регіональних фізичних особливостей навколишнього середовища, клімату й ландшафту.

Біосфера — оболонка Землі, яка охоплює всю сукупність живих організмів, їхнє середовище існування та продукти їхньої життєдіяльності.

Біотоп – ділянка земної поверхні (суші чи водойми) з однорідними умовами існування (грунт, мікроклімат, рельєф, вода, світло), яку займає певне угруповання організмів (біоценоз).

Біоцентричність (біоцентризм) — етична та філософська позиція, яка стверджує, що всі форми життя мають внутрішню цінність, незалежно від їхньої корисності для людини.

БПК₅ (або БСК₅ – Біохімічна Потреба Кисню за 5 діб) — ключовий показник якості води, який вимірює кількість кисню (у міліграмах на літр), що споживається аеробними мікроорганізмами для біохімічного розкладання органічних забруднень у пробі води протягом 5 діб за температури +20°C та без доступу світла. Він показує рівень забруднення води органікою, що розкладається, і важливий для оцінки придатності водойм для пиття, побутового використання та рибного господарства.

Вирівненість – відношення реального біорізноміття системи до максимального значення від 0 до 1. $J = N/N_{\max}$

Віолентність — термін в екології рослин, що описує здатність рослинного виду агресивно захоплювати та домінувати в екологічній ніші, маючи потужні системи поглинання (листя, корені), що дозволяє їй конкурувати з іншими видами, особливо в умовах з великою кількістю ресурсів, як-от світло, вода та поживні речовини.

Віроїди — інфекційні агенти, які являють собою низькомолекулярну, висококомплеметарну одноланцюгову молекулу РНК, замкнену в кільце, та на відміну від вірусів не мають білкової оболонки.

Генопласт – сукупність генів певної екосистеми чи популяції, яка забезпечує її стійкість та адаптацію.

Гідробіонти — організми, що мешкають у водних середовищах, таких як моря та прісні водойми.

Гілея – екологічне поняття, що позначає вологі екваторіальні ліси, зокрема Амазонії (сельву) та екваторіальної Африки, які характеризуються багатоярусністю, вічнозеленою рослинністю, високим біорізноманіттям та величезною кількістю біомаси, відіграючи ключову роль в обміні кисню й вуглецю планети. Це унікальні екосистеми, що знаходяться під загрозою через вирубку лісів та зміну клімату.

Гілозоїзм — філософська концепція, яка стверджує, що вся матерія космосу є живою і наділена душею, чутливістю та здатністю відчувати, стираючи межу між неорганічним та органічним світом.

Гіпотеза — наукове, обґрунтоване припущення або здогад, що висувається для пояснення певного явища, і потребує подальшої експериментальної перевірки та доведення (або спростування). Це ключовий інструмент пізнання, який слугує основою для дослідження, визначаючи його напрямок та очікувані результати, і може стосуватися як природничих наук, так і математики чи права

Голорізноманіття — загальна різноманітність біосистеми чи (ширше) системи, що включає в себе всі елементи, як живі та і не живі.

Гомеостаз — здатність біологічної системи підтримувати відносну сталість внутрішнього середовища та основних функцій, незважаючи на зміни зовнішніх умов.

Гرادієнт — векторна величина, що показує напрямок і швидкість найшвидшого зростання (або спадання) скалярної величини (наприклад, температури, тиску, концентрації) у певній точці часопростору, а також міру цієї зміни на одиницю довжини.

Градентність – це характеристика поступового, плавного переходу між різними станами, властивостями чи значеннями (наприклад, кольору, температури, щільності) в просторі або часі, що описує швидкість та напрямок цього

зміни, а в математиці та фізиці — це вектор, що вказує на найшвидший ріст величини.

Дивергенція — розходження ознак і властивостей у спочатку близьких груп організмів в ході еволюції. Результат існування в різних умовах і неоднаково спрямованого природного відбору.

Диверсогенез — виникнення і розвиток біорізноманіття в біосистемах.

Диференціація — це процес поділу, розчленування чогось цілого на окремі, різнорідні елементи, що відрізняються за своїми властивостями чи функціями; цей термін застосовується в багатьох сферах, від освіти (розділення учнів за здібностями) до біології (спеціалізація клітин) та геології (розшарування магми).

Еврибіонти — організми, які мають високу пристосованість до широкого діапазону умов навколишнього середовища.

Евтрофікація — процес збагачення водойм поживними речовинами (біогенними елементами), що призводить до бурхливого росту водоростей та інших рослин («цвітіння» води).

Едифікатор — це домінуючий вид рослин або інших організмів у екосистемі, що створює і визначає структуру екосистеми, умови існування та видовий склад екосистеми.

Еквіфінальність — здатність складних систем досягати однакового кінцевого стійкого стану у процесі свого розвитку при різних стартових умовах і різними шляхами.

Екологічна ніша — місце, яке займає вид в гіперчасопросторі екосистеми, не конкуруючи з іншими видами за джерело енергії для свого існування.

Екоморфа — форма певного біологічного виду, що характеризується сукупністю морфологічних (зовнішніх) ознак організмів (рослин чи тварин), які сформувалися як

приспосовування до певних специфічних екологічних умов (наприклад, клімату, вологості, типу ґрунту).

Екосистема – будь-яка система до складу якої входять живі організми і між компонентами якої є обмін енергією.

Екотон — перехідна зона або межа між двома різними, але суміжними екосистемами, ландшафтами чи біомами.

Емерджентність — це поява у системи нових властивостей, які не властиві її окремим елементам, а є результатом взаємодії цих елементів.

Енергія – скалярна фізична величина, що характеризує здатність тіла або системи виконувати роботу. Вона не може виникати з нічого або зникати, лише перетворюватися з одного виду на інший, згідно із законом збереження енергії. Енергія існує у різних формах, таких як механічна (кінетична та потенційна), теплова, хімічна, електрична та світлова.

Ентропія — фізична величина, яка характеризує міру хаосу, неупорядкованості або розсіювання енергії в термодинамічній системі.

Життя — спосіб існування матерії, складне явище, що характеризується дискретністю, здатністю до копіювання форм, зменшенням ентропії в процесі буття цих форм, метаболізмом, ростом, реакціями на подразники, розмноженням та еволюцією, відрізняючи живе від неживого.

Ієрархічність – властивість системи або структури, яка передбачає її поділ на рівні з чітким підпорядкуванням нижчих елементів вищим, утворюючи багаторівневу організацію з визначеним порядком старшинства, де кожен компонент сам є системою в межах більшої системи.

Ієрархія – система впорядкування елементів або посад за принципом підпорядкування від нижчих до вищих (або навпаки), створюючи структуру типу «дерево» чи піраміда, де кожен рівень керується вищим.

Інвайронменталістика — науковий напрямок та соціально-екологічний рух, що вивчає взаємодію людини і довкілля, а також розробляє заходи щодо раціонального використання ресурсів, збереження природи та забезпечення екологічної безпеки, охоплюючи питання використання техносфери та біосфери, боротьбу із забрудненням та змінами клімату.

Індекси сапробності води – біологічні показники, що оцінюють ступінь органічного забруднення водойм на основі видового складу та чисельності певних організмів, наприклад, індекси Пантле-Букка, Гуднайта-Уітлея та інших, які класифікують воду за зонами (оліго- до полісапробної) і класами якості від «дуже чистої» до «брудної». Ці індекси допомагають визначити стан води та її придатність, використовуючи специфічних індикаторів (індикаторні види).

Індекс сапробності DAІро Ватанабе – це біологічний показник, який використовується для оцінки ступеня органічного забруднення води у річках та інших прісних водоймах. Він розраховується на основі видового складу та відносної чисельності діатомових водоростей, які є чутливими до змін якості води. Цей індекс досзволяє здійснювати оцінку довгострокового стану органічного забруднення водних екосистем. При використанні цього індексу класифікують види діатомових водоростей на три групи: сапрофільні (стійкі до забруднення), сапроксенні (чутливі) та індіферентні. Цей індекс широко застосовується в Японії, а також в інших країнах Азії та Європі як інструмент біомоніторингу стану водойм.

Індекс сапробності Вудівісса — біотичний індекс, що використовується для оцінки рівня забруднення водойм побутовими стічними водами та загального стану водного середовища на основі присутності та різноманітності донних мікробезхребетних, таких як веснянки, одноденки,

тріхoptера (волохокрильці) та тубіфіциди. Чим вище значення індексу (від 1 до 10), тим чистіша вода, а низькі значення (до 4) вказують на забруднення (α - та β -мезосапробні зони), відображаючи здатність води підтримувати життя організмів. Система базується на тому, що різні групи водних безхребетних по-різному реагують на органічне забруднення. Враховується видове різноманіття та частота зустрічання індикаторних груп (наприклад, кількість видів личинок волохокрилих, планарій). Значення індексу коливається від 1 (дуже брудні води) до 10 (дуже чисті води).

- Чисті води: $> 4,5 - 10$.
- Забруднені води: $< 4,5$.
- Низькі значення (3-4) вказують на брудні води, тоді як високі (6-7) — на помірно забруднені, а ще вищі — на чисті.

Індекс сапробності Пантле й Букка – індекс чистоти води, що використовує індикаторні види для визначення зон:

- Олігосапробна (чиста вода): 0,5–1,5.
- β -мезосапробна (помірно забруднена): 1,5–2,5.
- β , α -мезосапробна (забруднена): 2,5–3,5.
- Полісапробна (брудна): 3,5–4,0.

Індекс сапробності Гуднайта-Уітлея – індекс чистоти води, що оцінює відсоток олігохет (червів) у пробах бентосу.

Індекс забруднення води Хорасави — метод оцінки ступеня органічного забруднення водойм, який базується на аналізі метаболізму перифітону (мікроорганізмів, що живуть на підводних поверхнях), використовуючи певну формулу, де враховуються різні види організмів та їх кількість. Цей індекс дозволяє визначити, як органічні забруднення впливають на водну екосистему через зміни в активності та складі спільнот мікроорганізмів (перифітону). Використовується цей індекс наступним чином. Збирають

зразки перифітону з певних ділянок водойми. Визначають види організмів (водоростей, бактерій, грибів) та їх чисельність. Застосовується спеціальна формула Хорасави, де А (організми, здатні до інтенсивного дихання та фотосинтезу, що активно реагують на забруднення) відіграють ключову роль. Чим вищий рівень забруднення, тим сильніше змінюється склад і активність цієї спільноти.

$$I3B = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{C_i}{ГДК_i}$$

Де: n – кількість визначених показників забруднення.

C_i - середнє арифметичне значення фактичної концентрації і-го показника якості води.

ГДК_i - гранично допустима концентрація і-го показника.

Індекс сапробності Сладечека — біологічний показник якості води, розроблений на основі класичної методики Пантле-Букка, що оцінює ступінь органічного забруднення водойми (сапробність) за складом індикаторних організмів (фітопланктону, зоопланктону, бентосу) за допомогою спеціальної формули та 9-бальної шкали. Він дозволяє визначити, чи є вода чистою, помірно забрудненою, сильно забрудненою чи навіть гнилісною, на основі того, які організми (з різною чутливістю) у ній переважають. Розраховується як сума добутків чисельності (h) кожного індикаторного виду на його коефіцієнт сапробності (K) (від 1 до 9). Використовується шкала сапробності, де низькі значення вказують на чисті води (ксено- та олігосапробність), а високі — на забруднені (полісапробність). Застосовується до різних груп організмів, таких як фітопланктон (водорості) та

зоопланктон, що дозволяє отримати об'єктивну картину стану водойми. Використовується для визначення екологічного статусу водойм та рівнів забруднення органічними речовинами, що є критично важливим для гідробіології та екологічного моніторингу в Україні. Застосовується спільно з іншими методами, як-от хімічні показники (БПК), для більш точної оцінки якості водних ресурсів.

Інтегративність — властивість, що означає здатність об'єднувати частини в єдине ціле, забезпечуючи їхню узгоджену взаємодію.

Інтерактивність — здатність системи чи об'єкта до взаємодії з користувачем чи іншими компонентами, де дії користувача впливають на результат, а система реагує на ці дії, забезпечуючи діалог та обмін інформацією.

Інформація – відображення матеріального та ідеального світів за допомогою певних знаків і сигналів.

Клімакс екосистеми – відносно стабільний, зрілий та самопідтримуваний кінцевий етап розвитку екосистеми (біогеоценозу) після процесу послідовних змін (сукцесій), де внутрішні компоненти врівноважені і вона досягає рівноваги з фізичним середовищем, визначаючись переважно кліматом і ґрунтом. Це теоретичне поняття, оскільки реальні екосистеми постійно зазнають впливу зовнішніх факторів, але воно важливе для розуміння динаміки природи.

Коеволюція – спільна еволюція двох або більше видів, які тісно пов'язані екологічно (наприклад, хижак і жертва, паразит і хазяїн, рослина і запилювач), і зміни в одному виді стимулюють адаптації в іншому, створюючи взаємозалежні зміни (коадаптації), що забезпечують їхнє співіснування. Це процес взаємного пристосування, де еволюція одного виду «тягне» за собою еволюцію іншого, що призводить до формування стабільних екосистем.

Компартмент – відокремлений простір усередині тіла чи біосистеми, наприклад, усередині клітини або групи м'язів, який оточений мембраною або сполучнотканинною оболонкою (фасцією).

Комплементарність — взаємодоповнення, що означає чітку відповідність та взаємозалежність між об'єктами, яка може проявлятися у багатьох сферах.

Комунікативність (тут) — це сукупність якостей системи, що дозволяють їй ефективно сприймати, засвоювати, використовувати та передавати інформацію.

Консорбент — організм, що входить до складу певної консорції.

Консорція — це комплекс взаємопов'язаних організмів у екосистемі, де є центральний організм (ядро) та пов'язані з ним інші організми-консорти (тварини, бактерії, гриби), що утворюють спільноту, об'єднану спільними еволюційними зв'язками.

Консументи – гетеротрофні організми, які отримують енергію, споживаючи готові органічні речовини, створені продуцентами (наприклад, рослинами) або іншими консументами.

Континуум – неперервність, нерозривність явищ або процесів.

Креаціонізм — світогляд, суть якого в тому, що світ, людина та інші форми життя були створені вищою, надприродною силою (Богом) шляхом творчого акту.

Лабільність – здатність до швидких, різких і часто неадекватних змін залежно від зовнішніх чи внутрішніх подразників, що проявляється в емоційній сфері (перепади настрою, плаксивість, запальність), фізіології (пульс) або нервовій системі (швидкість збудження), і може вказувати на певні розлади, як-от депресія чи ПТСР. Люди з високою лабільністю можуть швидко переходити від радості до смутку, а їхні реакції часто не відповідають силі подразник

Лентичні умови — умови водних екосистем зі стоячою водою, на відміну від лотичних (проточних), і включають такі водойми, як озера, ставки, водосховища та болота, що відрізняються відсутністю сильної течії та специфічними біоценозами, які там мешкають.

Лімітування – процес встановлення чітких граничних значень (лімітів) для різних видів діяльності, витрат, ризиків чи обсягів, щоб контролювати їх і запобігати перевищенню допустимих меж, особливо в фінансах, банківській справі та управлінні ризиками, наприклад, ліміти кредитів клієнтам або максимальні обсяги фінансових операцій. Це ключовий інструмент для управління кредитними та фінансовими ризиками, що допомагає банкам та компаніям уникнути значних втрат, встановлюючи внутрішні нормативи та правила.

Лімнологія або **озерознавство** – наука про поверхневі водойми суходолу з уповільненим водообміном – озера, ставки, водосховища.

Меристичність – єдність елементів, частин системи, єдність системи зв'язків, є основою існування та функціонування підсистем, зокрема у біосфері.

Мегафауна – сукупність видів тварин, маса тіла яких перевищує 40 – 45 кг

Метаболізм – сукупність усіх хімічних процесів в організмі, що забезпечують життєдіяльність, перетворюючи їжу на енергію та будівельні матеріали.

Мультиплікативність – властивість або стан, пов'язаний із множенням, збільшенням чи посиленням ефекту.

Панпсихізм — філософське вчення, згідно з яким психіка, або дух, є фундаментальною і всюдисущою властивістю матерії та реальності, що існує у всьому Всесвіті.

Парадокс — твердження, судження або ситуація, що здається суперечливим здоровому глузду чи логіці, але може бути правильним, або навпаки — виводиться логічно, але

призводить до несподіваного, абсурдного висновку. Це явище, коли два взаємовиключні судження здаються доказовими, або коли інтуїтивне розуміння порушується.

Перифітон — складне біотичне угруповання мікроорганізмів, водоростей, грибів та дрібних тварин (бактерії, найпростіші, ракоподібні), що прикріплюються до будь-яких твердих підводних поверхонь, як-от каміння, рослини, кораблі чи гідроспороди, утворюючи біоплівку і відіграючи важливу роль у підтримці екосистем водою як фільтр та джерело їжі.

Полютанти — речовини або суміші речовин (забруднювачі), які потрапляють у навколишнє середовище (повітря, воду, ґрунт) і є шкідливими для людей, тварин, рослин та цілих екосистем, порушуючи їхній нормальний стан і функціонування.

Постулат — твердження, яке приймається як істина без доказів для побудови наукової теорії, виступаючи в ролі вихідного положення чи аксіоми.

Преферендум — прив'язаність виду до тих чи інших екосистем, кліматичних регіонів чи середовищ життя.

Принцип Гаузе — закон в популяційній екології, що полягає в неможливості стабільного співіснування двох видів, що конкурують за однаковий набір ресурсів за умови незмінності екологічних факторів. Згідно з цим принципом, один з таких видів завжди матиме перевагу над іншим, що за деякий час призведе до витіснення суміжного виду або до його еволюційного переходу в іншу екологічну нішу.

Пріони — особливий клас інфекційних патогенів, суто білкових (тобто таких, що не містять нуклеїнових кислот), що спричиняють тяжкі захворювання центральної нервової системи у людей і ряду вищих тварин — пріонові хвороби, що, в свою чергу, входять до групи повільних інфекцій.

Редуценти — гетеротрофні організми (переважно бактерії та гриби), які відіграють вирішальну роль в екосистемах,

руйнуючи мертву органічну речовину до простих неорганічних сполук.

Релятивізм — філософський принцип, що підкреслює відносність і умовність знань, моральних норм і культурних цінностей, а також явищ, які залежать від системи відліку. Він виступає як метод, що заперечує існування абсолютних істин, і застерігає від абсолютизації відносності.

Робастність — властивість системи, алгоритму або пристрою залишатися ефективними та стабільними, незважаючи на збурення, похибки або невизначеності вхідних даних або параметрів.

Сапробність — ключове поняття в екології, що описує здатність водних організмів (гідробіонтів) виживати та розвиватися у водоймах із різним рівнем органічного забруднення.

Седентарні види — види, що ведуть прикріплений нерухомий спосіб життя на якомусь субстраті.

Система — множина взаємопов'язаних елементів, що утворюють єдине ціле, взаємодіють між собою та із середовищем, і мають спільну мету. Системи оточують нас всюди, і до них належать як живі організми, так і технічні пристрої, природні явища, поняття, процеси тощо.

Стенобіонти — організми, які пристосовані до існування лише в дуже вузькому діапазоні змін певних факторів навколишнього середовища, таких як температура (стенотерми), тиск (стенобати), солоність або тип їжі (стенофаги).

Супідрядність — вид підпорядкування в системі, коли два або більше елементів залежать безпосередньо від одного й того ж головного елемента.

Таксоценоз — сукупність організмів, які належать до певного таксона (наприклад, усіх видів рослин, комах, птахів або мікроорганізмів) і мешкають на певній території або в певному біотопі.

Токсобність — здатність водних організмів виживати та існувати у водоймах із наявністю токсичних речовин, які можуть бути шкідливими для водного життя, а також характеристика рівня вмісту цих отруйних речовин у воді, що впливають на водну флору та фауну.

Транспозони — мобільні генетичні елементи, або «стрибаючі гени», які можуть переміщатися в межах геному, змінюючи своє положення та потенційно спричиняючи мутації, а також відіграють важливу роль у еволюції, становлячи значну частину геному, наприклад, до 45% у людини та 85% у кукурудзи.

Універсум — філософське поняття, що позначає «світ як ціле», або «все існуюче».

Унімодальність – такий розподіл ймовірностей або набір даних, що має лише один пік або одне найчастіше значення (моду), тобто функція має ймовірностей досягає свого максимуму лише в одній точці. Це протилежність бімодальним (два піки) чи мультимодальним (багато піків) розподілам, і прикладом унімодального розподілу є нормальний розподіл.

Фототрофи — організми, які отримують енергію від світла, використовуючи його для життєдіяльності.

ХПК (= ХСК) (Хімічне Споживання Кисню) — це показник якості води, що визначає кількість кисню, необхідну для окислення органічних та неорганічних забруднень у водоймі сильним хімічним окислювачем; чим вище значення ХСК, тим більше забруднена вода, вказуючи на високу концентрацію органіки, яку мікроорганізми не можуть повністю переробити, що є важливою характеристикою для екологічного моніторингу стічних вод та водойм.

Ценопопуляція – це група особин одного виду (найчастіше рослин), які живуть разом у межах конкретної, однорідної ділянки (екосистеми, біогеоценозу) і реагують на однакові

екологічні умови, формуючи таким чином локальну, функціональну одиницю всередині більшої популяції виду, що вивчається в контексті спільноти (фітоценозу).

Часопростір — фундаментальна система координат у фізиці, яка об'єднує три виміри простору (довжина, ширина, висота) та один вимір часу в єдиний чотиривимірний континуум.

Програмові вимоги до курсу концептуальної диверсикології.

1. Поняття різноманіття і біорізноманіття.
2. Визначення біорізноманіття.
3. Перша концепція різноманітності.
4. Друга концепція різноманітності.
5. Третя концепція різноманітності.
6. Закон необхідної різноманітності.
7. Поняття емерджентності.
8. Аксиома емерджентності.
9. Постулат про передачу інформації Шеннона.
10. Поняття системи.
11. Властивості систем.
12. Поняття інформації.
13. Поняття життя.
14. Проблематичність визначення поняття життя.
15. Життя як функція негативної ентропії.
16. Життя як інформаційна система.
17. Ознаки живої матерії.
18. Поняття ентропії.
19. Рівні біорізноманіття.
20. I закон видового багатства.
21. II закон видового багатства.
22. III закон видового багатства.
23. IV закон видового багатства.
24. Індекс Шеннона-Маргалефа-Мак-Артура.

25. Постулат двокомпонентності.
26. Вирівненість біосистеми.
27. Постулат нормального розподілу.
28. Постулат інформаційної інтерпретації.
29. Постулат накопичення інформації.
30. Отримання інформації.
31. Постулат визначення.
32. Постулат множення.
33. Індекс Глізона.
34. Індекс Маргалєфа.
35. Індекс Менхініка.
36. Індекс Пілу.
37. Індекс Сімсона.
38. Індекс Реньї.
39. Постулат суттєвості.
40. Закон надлишковості системних компонентів при мінімумі варіантів організації.
41. Постулат надлишковості як передумови стійкості.
42. Постулат універсальності надлишковості біосистем.
43. Поняття голорізноманіття.
44. Концепція надлишковості.
45. Постулат надлишковості інформації.
46. Постулат мінімального біорізноманіття.
47. Принцип субсистемної організації екосистем.
48. Постулат слабкої взаємодії.
49. Принцип Мьобіуса-Петерсенковського.
50. МР-біоценотичний градієнт.
51. Принцип праски.
52. Постулат невизначеності.
53. Постулат складності.
54. Постулат біосистем.
55. Постулат про пряму залежність стійкості біосистем від їх різноманітності.
56. Правило конструктивної емерджентності.

57. Принцип екологічної комплементарності.
58. Принцип різномасштабності.
59. Постулат дивергенції.
60. Постулат рівнів ієрархії.
61. Типологія категорій біорізноманіття.
62. α -, β -, γ -, δ -біорізноманіття.
63. Поняття біокванту.
64. Концепція біосфери.
65. Принцип біоценотичного прогресу.
66. Постулат енергетичного потоку.
67. Гіпотеза олігоміксних спільнот.
68. Перший постулат біомаси.
69. Постулат сукцесії.
70. Постулат видового багатства.
71. Постулат забруднення.
72. Другий постулат біомаси.
73. Правило зв'язку біорізноманіття з чисельністю угруповань.
74. Постулат амплітуди коливань.
75. Постулат продуктивності.
76. Закономірність продуктивності.
77. Постулат розсіяної енергії.
78. Парадокс продуктивності.
79. Постулат рівномірності розподілу біомаси.
80. Постулат про збільшення кількості енергії на підтримку більш різноманітної структури.
81. Поняття екологічної ніші.
82. Принцип Гаузе.
83. Екологічна ніша як атрибут екосистеми.
84. Комбінативна система екологічних ніш.
85. Концепція двох станів видової екологічної ніші.
86. Реалізована екологічна ніша.
87. Фундаментальна екологічна ніша.

88. Концепція екологічних відмінностей співіснуючих видів.
89. Постулат екологічних відмінностей співіснуючих видів.
90. Аксиома системного сепаратизму.
91. Постулат трьох вимірів.
92. Постулат вираженості домінування.
93. Гіпотеза про зв'язок числа екологічних ніш та їх вирівненості.
94. Біорізноманіття екоморфних груп.
95. Постулат трофічних зв'язків.
96. Постулат видового біорізноманіття.
97. Постулат ресурсів.
98. Постулат залежності.
99. Постулат споживання.
100. Принцип збільшення біорізноманіття в трофічних ланцюгах.
101. Гіпотеза розміру, тривалості життєвих циклів і рухомості.
102. Постулат широкого використання ресурсів.
103. Постулат співвідношення.
104. Постулат звуження ніш.
105. Постулат перекривання еконіш.
106. Принцип діапазону.
107. Концепція різноманітності середовища.
108. Концепція рівнів біорізноманіття.
109. Постулат динамічної рівноваги.
110. Постулат основного градієнту біорізноманіття.
111. Постулат стабільності умов.
112. Гіпотеза гетерогенності оселищ.
113. Постулат гетерогенності елементів.
114. Гіпотеза унімодальної відповіді біорізноманіття на зміни різноманіття абіотичних умов.
115. Постулат розмірів та наближення.
116. Постулат імміграційного пулу.

117. Постулат екстремальних умов.
118. Постулат середнього рівня гетерогенності.
119. Гіпотеза про середні порушення (IDH).
120. Постулат порушених оселищ.
121. Біорізноманіття і характеристика стану екосистем.
122. Постулат впливу енергії на біорізноманіття.
123. Оцінки взаємозв'язку біорізноманіття і ресурсної бази.
124. Принцип балансу екосистем.
125. Принцип балансу мінливості та консервативності.
126. Гіпотеза про зовнішню і внутрішню регуляцію біорізноманіття.
127. Концепція обмеження біорізноманіття ємністю середовища.
128. Принцип альтернативного біорізноманіття.
129. Постулат оптимуму стабільності.
130. Концепція адекватної відповіді біосистем.
131. Принцип екологічної відповідності.
132. Принцип альтернативних механізмів.
133. Сапробність та біорізноманіття.
134. Види-індикатори та біорізноманіття.
135. Біоіндикація на різних рівнях організації живої матерії.
136. Відгуки біосистем на зовнішні дії.
137. Принцип точок застосування дії.
138. Постулат точки часопростору.
139. Постулат застосування індексів біорізноманіття.
140. Постулат трофності.
141. Проблема визначення поняття «популяція».
142. Типи популяцій.
143. Параметри біорізноманіття популяцій.
144. Популяція як генетична та екологічна система.
145. Два підходи до вивчення біорізноманіття популяцій.
146. Дві моделі популяційного диверсогенезу.
147. Біорізноманіття статевої структури популяцій.

148. Біорізноманіття первинної статеві структури популяцій.
149. Біорізноманіття вторинної статеві структури популяцій.
150. Біорізноманіття третинної статеві структури популяцій.
151. Біорізноманіття вікової структури популяцій.
152. Біорізноманіття вікових пірамід.
153. Біорізноманіття співвідношення різних поколінь, приплодів і вікових груп.
154. Біорізноманіття часопросторові структури популяцій.
155. Радіус репродуктивної активності і біорізноманіття популяцій.
156. Біорізноманіття внутрішньопопуляційних груп.
157. Біорізноманіття ієрархії часопросторових популяційних груп.
158. Біорізноманіття лабільності внутрішньопопуляційних груп.
159. Біорізноманіття топографії часопросторових груп.
160. Біорізноманіття генетичної структури популяцій.
161. Закон Гарді-Вайнберга-Кастла і біорізноманіття популяцій.
162. Інбридинг та біорізноманіття.
163. Дрейф генів та біорізноманіття.
164. Потік генів і біорізноманіття.
165. Мутаційний тиск і біорізноманіття.
166. Тиск добору та біорізноманіття популяцій.
167. Поліморфізм популяцій як прояв біорізноманіття та його причини.
168. Біорізноманіття екологічної структури популяцій.
169. Різноманіття ізоляції популяцій.
170. Біорізноманіття розмірів популяцій.
171. Біорізноманіття еволюційних процесів

172. Біорізноманіття елементарного еволюційного матеріалу.
173. Біорізноманіття елементарних еволюційних факторів.
174. Біорізноманіття рас.
175. Біорізноманіття рас людини.
176. Біорізноманіття, популяції, анагенез, кладогенез.
177. Біорізноманіття репродуктивних ізолюючих механізмів.
178. Антропогенний тиск і гомогенізація угруповань.
179. Біорізноманіття біосфери та антропогенний тиск.
180. Види впливу людини на біорізноманіття біосфери.
181. Інвазійні види та біорізноманіття природних екосистем.
182. Вплив військових дій на біорізноманіття екосистем.
183. Амбівалентність проблеми впливу людини на природні екосистеми.
184. Забруднення довкілля токсичними речовинами та біорізноманіття.
185. Концепція Homo devastans.
186. Етноекологія та випадки екоциду.

Література

1. Алєєв Ю. Г. (1986) Екоморфологія. К.: Наукова думка. 424 с.
2. Алімов А. Ф. (2000) Елементи теорії функціонування водних екосистем. 147.
3. Гродзинський Д. М. (2001) Проблеми збереження та відновлення біорізноманіття в Україні. К.: Академперіодина. 104 с.
4. Джиллер П. (1988) Структура угруповань та екологічна ніша. 184.
5. Загороднюк І. (2004) Основи диверсикології: зміст лекцій для спеціальності «екологія». Ужгород: УжНУ. 20 с.

6. Ємельянов І. Г. (1999) Різноманітність та його роль у функціональній стійкості та еволюції екосистем. К.: БІ. 168 с.
7. Меггаран Е. (1992) Екологічна різноманітність і її вимірювання. 154.
8. Песенко Ю. А. (1992) Принципи і методи кількісного аналізу в фауністичних дослідженнях. 287 с.
9. Протасов А. А. (2002) Біорізноманіття і його оцінка. Концептуальна диверсикологія. К. 108 с.
10. Пучковський С. В. (1994) Еволюція біосистем. Фактори мікроеволюції та філогенезу в еволюційному часопросторі. 328.
11. Свірежев Ю. М. (1978) Стійкість біологічних угруповань. 352.
12. Сіренко А. Г. (2019) Популяційна біологія. Лекції. Івано-Франківськ. 308 с.
13. Adebayo O. (2019) Loss of biodiversity: the burgeoning threat of human health.
14. Agapow P. M., Bininda-Emonds O. R., Crandall K. A., et al. (2004) The impact of species concept on biodiversity studies. *The Quarterly Review of Biology*. 79 (2): 161 - 179.
15. Alkemade R. et al. (2009) GLOBIO3: a framework to investigate options for reducing global terrestrial biodiversity loss. *Ecosystems*. 12: 374 – 390.
16. Ayala F. J., Powell J., Dobzhansky T. (1971) Polymorphisms in continental and island populations of *Drosophila willistoni*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 68: 2480 – 2483.
17. Balee W. (ed.) (1998) *Advances in Historical Ecology*. Columbia University Press, New York.
18. Barton P., Westgate M., Foster C., et al. (2020) Using ecological niche theory to avoid uninformative biodiversity surrogates. *Ecological Indicators*. 108: 105692.

19. Bellard C., Marino C., Courchamp F. (2022) Ranking threats to biodiversity and why it doesn't matter. *Nature Communications*. 13: 2616.
20. Brockerhoff E., Barbaro L., Castagneyrol B., et al. (2017) Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*. 26: 3005 – 3303.
21. Cafaro P., Hansson P., Götmark F. (2022) Overpopulation is a major cause of biodiversity loss and smaller human populations are necessary to preserve what is left. *Biological Conservation*. 272: 109646.
22. Cardinale B. J., Gonzalez A., Allington, G. et al. (2018) Is local biodiversity declining or not? A summary of the debate over analysis of species richness time trends. *Biological Conservation*. 219: 175 – 183.
23. Carvallo G. O., Castro S. A. (2017) Invasions but not extinctions change phylogenetic diversity of angiosperm assemblage on southeastern Pacific Oceanic islands. *PLOS One*. 12: e0182105.
24. Chase J. M., Knight T. M. (2013) Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity: why standardised sampling is not enough. *Ecology Letters*. 16: 17 – 26.
25. Chaudhary A., Verones, F., de Baan, L. et al. (2015) Quantifying land use impacts on biodiversity: combining species–area models and vulnerability indicators. *Environ. Science and Technology*. 49: 9987 – 9995.
26. Clarke B. C. (1962) Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species. *Systematics Associations Publications*. 4: 47 – 70.
27. Díaz S., Malhi Y. (2022) Biodiversity: Concepts, Patterns, Trends, and Perspectives. *Annual Review of Environment and Resources*. 47: 31 – 63.
28. Diamond J. (2005) Collapse. How societies choose to fail or succeed. *Viking Press: New York*. 576 p.

29. Dornelas M. et al. (2014) Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*. 344: 296 – 299.
30. Evers C., Wardropper C., Branoff B., et al. (2018) The ecosystem services and biodiversity of novel ecosystems: A literature review. *Global Ecology and Conservation*. 13: e00362.
31. Gonzalez A. et al. (2016) Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. *Ecology*. 97: 1949 – 1960.
32. Gonzalez A., Chase J. M., O'Connor M. (2023) A framework for the detection and attribution of biodiversity change. *Philos. Trans. R. Soc. B* 378: 20220182.
33. Heydari M., Omidipour R., Greenlee J. (2020) Biodiversity, a review of the concept, measurement, opportunities, and challenges. *Journal of Wildlife and Biodiversity*. 4 (4).
34. Heywood V. H. (ed.) (1995) Global Biodiversity Assessment. *Cambridge University Press, New York*
35. Hooper D., Chapin F., Ewel, J., et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*. 75 (1): 3 – 35.
36. Hosoda K., Seno S., Kamiura R., et al. (2023) Biodiversity and Constrained Information Dynamics in Ecosystems: A Framework for Living Systems. *Entropy*. 25 (12): 1624.
37. Keck F., Peller T., Alther R., et al. (2025) The global human impact on biodiversity. *Nature*. 641: 395 – 400.
38. Kratochwil A. (1999) Biodiversity in Ecosystems: Some Principles. *Biodiversity in ecosystems*. 5: 1 - 38.
39. Kuczynski L., Ontiveros V. J., Hillebrand H. (2023) Biodiversity time series are biased towards increasing species richness in changing environments. *Nature Ecology and Evolution*. 7: 994 – 1001.

40. Loreau M. et al. (2022) Do not downplay biodiversity loss. *Nature*. 601: E27 – E28.
41. Lovelock J. (1979) Gaia – a new look at life on Earth. *Oxford: Oxford Univ. Press*. 185.
42. Luck G. (2007) A review of the relationship between human population density and biodiversity. *Cambridge Philosophical Society*. 82 (4): 607 – 645.
43. Magurran A. E. et al. (2018) Divergent biodiversity change within ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 115: 1843 – 1847.
44. Marcon E. (2019) Entropy as a common measure of biodiversity and the spatial structure of economic activity. *Revue économique*. 3 (70): 305 – 326.
45. McKinney M. L., Lockwood, J. L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*. 14: 450 – 453.
46. Mehring M., Mehlhaus N., Ott E., et al. (2019) A systematic review of biodiversity and demographic change: A misinterpreted relationship? *Ambio. A Journal of Environment and Society*. 49(7): 1297 – 1312.
47. Millard J. et al. (2021) Global effects of land-use intensity on local pollinator biodiversity. *Nature Communications*. 12: 2902.
48. Mooney H., Larigauderie A., Cesario M. et al. (2009) Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 1: 46 – 54.
49. Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., et al. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403(6772): 853.
50. Nagy L., Branco S., Floudas D., et al. (2025) The biodiversity, genomics, ecology and evolution of mushroom-forming fungi. *Nature Reviews Biodiversity*. doi.org/10.1038/s44358-025-00107-z.

51. Newbold T. et al. (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*. 520: 45 – 50.
52. Opalko A., Opalko O. (2019) Biodiversity as the fundamental of plant population viability. *Journal of Native and Alien Plant Studies*. 15: 77 – 98.
53. Rolls R. J. et al. (2023) Biotic homogenisation and differentiation as directional change in beta diversity: synthesising driver-response relationships to develop conceptual models across ecosystems. *Biological Reviews*. 98: 1388 – 1423.
54. Santangeli A. et al. (2023) Mixed effects of a national protected area network on terrestrial and freshwater biodiversity. *Nature Communications*. 14: 5426.
55. Scott M., Parker G. (2024) The biodiversity crisis – planning for nature recovery? *Planning Theory & Practice*. 25: 1.
56. Smith R. J., Muir R. D., Walpole M., et al. (2003) Governance and the loss of biodiversity. *Nature*. 426(6962): 67.
57. Schipper A. M. et al. (2020) Projecting terrestrial biodiversity intactness with GLOBIO 4. *Global Change Biology*. 26: 760 – 771.
58. Schneiders A., Van Daele T., Wouter Van Landuyt W., et al. (2012) Biodiversity and ecosystem services: Complementary approaches for ecosystem management? *Ecological Indicators*. 21: 123 – 133.
59. Sopniewski J., Catullo R., Ward M., et al. (2024) Niche-based approach to explore the impacts of environmental disturbances on biodiversity. *Conservation biology*. 38 (6): e14277.
60. Su G. et al. (2021) Human impacts on global freshwater fish biodiversity. *Science*. 371: 835 – 838.

61. Tait M., Larson B. (2018) Entropy and the conceit of biodiversity management. *Global ecology and biogeography*. 27 (6): 642 – 646.
62. Wallis C., Tiede Y., Beck E., et al. (2021) Biodiversity and ecosystem functions depend on environmental conditions and resources rather than the geodiversity of a tropical biodiversity hotspot. *Scientific Reports*. 11: 24530.
63. Westbroek P. (1991) Life as a Geological Force: Dynamics of the Earth. W. W. Norton and Co., New York.
64. Wilcox B. A., Duin K. N. (1995) Indigenous cultural diversity and biological diversity: Overlapping values of Latin American ecoregions. *Cultural Survival Quart.* 18 (4): 49 – 53.
65. Wolde T. (2025) The Role of Biodiversity Conservation and Management in Maintaining Balance of Natural Ecosystem: Review Article. *International Journal of Ecotoxicology and Ecobiology*. 10 (4): 330.
66. Ye Q., Wang X., Liang L., et al. (2025) A Review on Landscape Factors for Biodiversity Performance Enhancement in Urban Parks. *Diversity*. 17(4): 262.
67. Yendell A., Jaeckel Y., Bär G., et al. (2025) The Social Side of Biodiversity Loss: A Review of Individual, Collective, and Structural Drivers in Coastal Regions. *Sustainability*. 17 (14): 6547.
68. Zhou Z., Wang C., Luo, Y. (2020) Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. *Nature Communications*. 11: 3072.

Зміст

Вступ	5
Лекція I. Предмет концептуальної диверсикології.	10
1. Становлення і суть концептуальної диверсикології.	10
2. Концепція біорізноманіття.	24
3. Поняття системи.	29
4. Поняття про інформацію.	39
Лекція II. Оцінка і вимірювання біорізноманіття.	40
1. Проблема визначення поняття «життя».	41
2. Ентропія.	49
3. Визначення ентропії	50
4. Термінологія визначень різних рівнів біорізноманіття.	54
Лекція III. Індекси біорізноманіття як показники ентропії біосистем.	65
1. Інформація та біомаса.	66
2. Градієнт змін екосистем та угруповань.	73
Лекція IV. Рівні біорізноманіття.	85
1. Градієнти біорізноманіття.	85
Лекція V. Біорізноманіття і структурно-функціональні характеристики угруповань	92
1. Біорізноманіття та біоценотичний прогрес.	93
2. Біорізноманіття та біомаса.	98
Лекція VI. Біомаса та біорізноманіття.	104
1. Чисельність популяції та біорізноманіття.	104
Лекція VII. Біорізноманіття і концепція екологічної ніші.	114
1. Концепція і поняття екологічної ніші.	115
2. Екологічна ніша як атрибут екосистеми.	121
3. Концепція екологічних відмінностей співіснуючих видів.	124
4. Біорізноманіття екоморфних груп.	127
Лекція VIII. Біорізноманіття та середовище.	133

1. Концептуальні положення зв'язку біорізноманіття і середовища.	134
2. Середовище і основний градієнт біорізноманіття	136
3. Біорізноманіття і характеристика стану екосистем	148
4. Принцип балансу екосистем.	149

Лекція ІХ. Біорізноманіття і проблема індикації якості середовища

	161
1. Концепція адекватної відповіді біосистем.	161
2. Завдання біоіндикації.	172
3. Критерії вибору біоіндикатора.	174
4. Біоіндикація на різних рівнях організації живої матерії	175
5. Відгуки біосистем на зовнішні дії.	183

Лекція Х. Біорізноманіття популяцій.

	206
1. Проблема визначення поняття «популяція».	207
2. Два підходи до вивчення біорізноманіття популяцій.	215
3. Дві моделі популяційного диверсогенезу.	217
4. Біорізноманіття статевої структури популяцій.	218
4.1. Біорізноманіття первинної статевої структури популяцій	219
4.2. Біорізноманіття вторинна статевої структури популяцій	230
4.3. Біорізноманіття третинна статевої структури популяцій	235
5. Біорізноманіття вікової структури популяцій.	241
6. Біорізноманіття часопросторової структури популяцій.	247
7. Біорізноманіття генетичної структури популяцій.	267
7.1. Закон Гарді-Вайнберга-Кастла і біорізноманіття популяцій	268
7.2. Генетична гетерогенність природних популяцій	273
8. Біорізноманіття екологічної структури популяцій.	279
9. Біорізноманіття ізоляції популяцій.	286
10. Біорізноманіття фенетики популяцій.	303
10.1. Застосування фенів для оцінки біорізноманіття популяцій.	309
11. Біорізноманіття онтогенетичної структури популяцій.	316
12. Біорізноманіття етологічної структури популяцій.	323
13. Біорізноманіття розмірів популяцій.	328
13.1. Фактори, що впливають на величину популяції.	331

Лекція ХІ. Біорізноманіття видоутворення.

	340
1. Біорізноманіття еволюційних процесів.	341
2. Вплив особливостей популяції на формування еволюційних явищ.	345

3. Популяція і систематика.	353
4. Популяція та мікрофілогенез.	357
5. Популяція та концепція раси.	366
6. Біорізноманіття рас людини.	370
7. Біорізноманіття, популяції, анагенез, кладогенез	375
8. Біорізноманіття популяцій та концепція виду.	378
9. Біорізноманіття популяцій і процес видоутворення.	382
10. Біорізноманіття популяцій і географічне видоутворення.	386
11. Біорізноманіття популяцій та квантове видоутворення.	390
12. Біорізноманіття популяцій і генетичне диференціювання під час видоутворення	393
13. Вплив інбридингу на біорізноманіття популяцій людини.	403
Лекція XII. Глобальний вплив людини на біорізноманіття.	410
1. Біорізноманіття біосфери та антропогенний тиск.	411
2. Види впливу людини на біорізноманіття біосфери.	426
3. Забруднення довкілля токсичними речовинами та біорізноманіття.	449
4. Військові дії та біорізноманіття.	452
5. Біорізноманіття в майбутньому.	453
Замість післямови	462
Глосарій	470
Програмові вимоги до курсу концептуальної диверсикології	485
Література	491

Навчальне видання

Сіренко Артур Геннадійович

Лекції з концептуальної диверсикології

Використані малюнки художника
Моріса Корнеліуса Есхера

Підписано до друку 21.12.2025. Формат 60x84/16
Папір офсетний. Друк цифровий.
Гарнітура «Times New Roman». Ум. друк. арк. 17,44
Наклад 100. Зам. № 178 від 12.01.2026.
Друк: підприємець Голіней О. М.
76008, м. Івано-Франківськ, вул. Галицька, 128
тел.: (0342) 58-04-32, +38 050 540 30 64