



*Ігор Загороднюк*

# ОСНОВИ ДИВЕРСИКОЛОГІЇ

*(зміст лекцій для спеціалізації "Екологія")*

Ужгород, 2004

УДК 59

**Основи диверсикології** (зміст лекцій для спеціалізації "Екологія")

І. Загороднюк. — Ужгород: УжНУ, 2004. — 20 с.

**Fundamentals of diversitology** (schedules of lectures for specializations "Ecology"). By I. Zagorodniuk. — Uzhgorod: Uzhgorod Univ. Press, 2004. — 20 p.

Посібник є стислим викладом авторського курсу "Основи диверсикології" для студентів-екологів вищої кваліфікації. Курс знайомить із закономірностями формування та динаміки біологічного різноманіття, підходами до його кількісної оцінки та проблемами охорони. Курс включає 15 базових тем, згрупованих у 4 модулі: 1 – "Загальні уявлення про різноманіття", 2 – "Ротація біорізноманіття", 3 – "Оцінки різноманіття", 4 – "Созологічні аспекти різноманіття". Для кожного модулю наведено перелік контрольних питань.

Відповідальний редактор:

В. Г. Рошко, кандидат біологічних наук (Ужгородський університет).

Рецензенти:

І. Г. Смельянов, доктор біологічних наук (Інститут зоології НАН України)

О. О. Протасов, доктор біологічних наук (Інститут гідробіології НАН України)

Й. В. Царик, доктор біологічних наук (Львівський національний університет)

Друкується за рішенням Методичної комісії Біологічного факультету УжНУ

Видання здійснено за сприяння Оксани Безсмертної та Євдокії Загороднюк

© І. Загороднюк, І. Смельянов, 2004: текст, верстка

© В. Рошко, 2004: редагування, передмова

© Ужгородський університет, 2004: видання



## ЗМІСТ

Передмова .....	4
Анотація .....	5
<b>Модуль 1. Уявлення про різноманіття .....</b>	<b>6</b>
Тема 1. Різноманіття біологічне і ландшафтне .....	6
Тема 2. Ієрархія рівнів різноманіття біосистем .....	6
Тема 3. Структурне різноманіття угруповань .....	7
Тема 4. Ландшафтне різноманіття та його зміни .....	7
Питання за модулем 1 (Уявлення про різноманіття) .....	8
<b>Модуль 2. Ротація біорізноманіття .....</b>	<b>9</b>
Тема 5. Ротація біорізноманіття в різних мірилах .....	9
Тема 6. Циклічні зміни різноманіття .....	9
Тема 7. Поняття сукцесійного різноманіття .....	10
Питання за модулем 2 (Ротація біорізноманіття) .....	10
<b>Модуль 3. Оцінки різноманіття .....</b>	<b>11</b>
Тема 8. Різноманіття оцінок різноманіття .....	11
Тема 9. Індекс Сімпсона для оцінки різноманіття .....	11
Тема 10. Індекс Шеннона-Уївера як міра різноманіття .....	12
Тема 11. Недооцінки різноманіття .....	12
Питання за модулем 3 (Оцінки різноманіття) .....	13
<b>Модуль 4. Созологічні аспекти різноманіття .....</b>	<b>14</b>
Тема 12. Порушення різноманіття .....	14
Тема 13. Охорона різноманіття .....	14
Тема 14. Біоценотичні агресори та біоценотичні кризи .....	15
Тема 15. Загальна картина еволюції різноманіття .....	15
Питання за модулем 4 (Созологічні аспекти різноманіття) .....	16
<b>Додаток. Оцінки різноманіття .....</b>	<b>17</b>
<b>Література .....</b>	<b>18</b>
<b>Довідка про автора .....</b>	<b>19</b>
<b>Подяка .....</b>	<b>19</b>



## ПЕРЕДМОВА

*Біологічне різноманіття є одним із головних проявів живого. Воно проявляється на всіх рівнях інтеграції живих систем — від різноманіття молекул та алелей до різноманіття популяцій, видів і угруповань, від різноманіття екосистем до різноманіття біосфери загалом. Змінюючись у просторі й часі, біологічне різноманіття в усіх випадках є оцінкою динаміки і стабільності живих систем. Воно має закони свого розвитку і може бути оцінено якісно і кількісно.*

*Біорізноманіття сформувалося протягом довготривалої історії, проте може бути втрачене дуже швидко. Розуміння цього незаперечного факту базується на сумних результатах прогресу людської популяції: цей прогрес закономірно супроводжується регресом природних комплексів та згасанням популяцій колись звичайних видів.*

*Знання закономірностей формування, динаміки і підтримання високого рівня біологічного різноманіття є запорукою розуміння природних процесів та тих змін природного середовища, що викликані діяльністю людини. Такі знання є необхідними для біоекологів і запропонований курс покликаний ознайомити майбутніх фахівців із закономірностями формування та динаміки біорізноманіття, його кількісними оцінками і засадами охорони.*

*Курс є авторським, загалом новим для біологів та екологів, і Ужгородський університет є чи не першим в Україні навчальним закладом, в якому розпочато викладання такої дисципліни. Побажую сьогоднішнім студентам та майбутнім професіоналам успіхів у засвоєнні базових постулатів диверсикології — науки молоді, проте з великим майбутнім.*

*Завідувач кафедри ентомології УжНУ  
Володимир Рошко*



## АНОТАЦІЯ

### Мета курсу

Курс "Основи диверсикології" є одним з базових курсів при підготовці фахівців-екологів вищої кваліфікації. Його основою є ознайомлення з основними закономірностями формування та еволюції біологічного різноманіття, підходами до його кількісної оцінки та проблемами охорони. Знання, набуті після засвоєння курсу, стають основою розуміння закономірностей функціонування природних біогеоценозів, історичних змін угруповань і засад охорони біоти.

### Структура курсу

Програма курсу включає 15 базових тем, згрупованих у 4 модулі: 1 — "Загальні уявлення про різноманіття", 2 — "Ротація біорізноманіття", 3 — "Оцінки різноманіття", 4 — "Созологічні аспекти різноманіття". Темі практичних і семінарів відповідають темам модулів.

### Обсяг курсу та аудиторія

Всього аудиторних занять — 36 год., у тому числі 30 год. лекцій і 26 год. практичних занять. Слухачами курсу є студенти біологічного факультету п'ятого року навчання зі спеціалізації "екологія" (магістратура).

### Базовий підручник та контроль знань

Курс побудовано на основі оригінальних розробок автора з використанням основних положень з монографій проф. І. Ємельянова та проф. О. Протасова. Окрім поточного контролю на семінарах, передбачено залік в кінці курсу. Для кожного модулю розроблено перелік із 12 питань, що складають основу питань для заліку.

### Зв'язок з іншими дисциплінами

Ця дисципліна є однією з останніх в циклі спецкурсів екологічної спеціалізації. Її зміст узгоджено з такими дисциплінами, як "Екологія тварин", "Екологія рослин", "Великий практикум з екології" та інші курси, що викладаються на попередньому етапі навчання.



## МОДУЛЬ 1. УЯВЛЕННЯ ПРО РІЗНОМАНІТТЯ

### Тема 1. Різноманіття біологічне і ландшафтне

**Анонс.** Формування поняття різноманіття. Співвідношення понять багатство та різноманіття. Різноманіття біологічне і ландшафтне. Різноманіття та його охорона як парадигма сьогодення. Конвенції Ріо-де-Жанейро та Бернська. Принцип альтернативного різноманіття І. Г. Ємельянова.

**Основні положення.** Формування поняття різноманіття: від описової "розмаїтості" флори чи фауни до кількісних оцінок. Два основні модули різноманіття: різноманіття біологічне і ландшафтне, їх співвідношення. Сучасні визначення і тлумачення. Біорізноманіття та його охорона як парадигма сьогодення. Співвідношення понять багатство та різноманіття: видове, таксономічне, ценотичне. Конвенції Ріо-де-Жанейро та Бернська, пан-європейська стратегія охорони різноманіття. Принцип альтернативного різноманіття (принцип Ємельянова) та його прояви: різноманіття в абіотичному та біотичному блоці, мінливість факторів середовища і багатство угруповань.

### Тема 2. Ієрархія рівнів різноманіття біосистем

**Анонс.** Ієрархія рівнів біорізноманіття. Континуальне різноманіття як віддзеркалення мінливості біосистеми: аельна, геномна, фізіологічна, вікова. Дискретне різноманіття: склад і структура угруповань на рівні клонів клітин, видів в угрупованні, угруповань в біомі, біомів у біосфері.

**Основні положення.** Ієрархія рівнів біорізноманіття за Ю. Шеляг-Сосонко та І. Ємельяновим. Континуум різноманіття як віддзеркалення мінливості на різних рівнях інтеграції біосистем: аельна, геномна, фізіологічна, вікова та інші форми мінливості. Дискретне різноманіття: склад і структура угруповань на рівні клонів клітин, угруповань на рівні видів, біомів на рівні угруповань, біосфери на рівні біомів. Різноманіття як "неоднорідність" або "різнорідність однорідностей". Угруповання з мономорфних видів як основа уявлень про видове різноманіття. Принцип альтернативного різноманіття на рівні видів і субпопуляційних груп (напр., вікові групи як різні ековиди).

### Тема 3. Структурне різноманіття угруповань

**Анонс.** Різноманіття як міра структурованості біосистем. Поняття видового різноманіття та його зміст. Визначення видового різноманіття через кількість і відносну рясноту структурних елементів. Структура екосистем на рівні гільдій та структура гільдій. Поняття таксономічного різноманіття.

**Основні положення.** Різноманіття як міра структурованості біосистем. Структурне різноманіття біосистем як основа оцінок різноманіття: приклади з таксономічною структурою угруповань (клонів клітин, аельних варіантів в популяції, популяцій в межах гільдії, гільдій в екосистемі). Різноманіття на одному рівні ієрархії біосистем: поняття видового різноманіття та його зміст. Два змісти видового різноманіття: видове різноманіття угруповання та видове різноманіття роду. Визначення видового різноманіття через кількість і відносну рясноту окремих видів (популяцій). Надвидове різноманіття: структура екосистем на рівні гільдій та структура гільдій. Поняття таксономічного багатства і таксономічного різноманіття. Таксономічний ранг як віддзеркалення адаптивного типу певного рангу. Логічне та графічне представлення таксономічної структури угруповань.

### Тема 4. Ландшафтне різноманіття та його зміни

**Анонс.** Поняття гетерогенного середовища. Інтразональні комплекси. Острови високого різноманіття. “Гарячі території” як зони високого рівня різноманіття. Середовищевірна діяльність організмів. Антропогенні зміни довкілля.

**Основні положення.** Визначення ландшафтного різноманіття. Різноманіття на рівні мега-, макро-, мезо- та мікрорландшафту (середовище існування біому, угруповання, популяції, особини). Географічні зміни ландшафтного різноманіття. Поняття гетерогенного середовища як основа високого рівня біологічного різноманіття. Інтразональні комплекси та взаємопроникнення біомів, приклади з горами-рівнинами, лісом-степом, водою-суходолом. Острови високого рівня різноманіття як результат нерівномірного розподілу ресурсу (первинної енергії, ландшафтного та трофічного ресурсу тощо). Середовищевірна діяльність організмів як механізм підвищення мезо- та мікрорландшафтного різноманіття: приклади з макробіотою (ліс, товстошкірі фітофаги, землерій). “Гарячі території” як зони високого рівня біорізноманіття. Антропогенні зміни ландшафту. Антропогенний фактор як локальний та як глобальний геологічний фактор. Біотична складова антропогенного фактору: переймання людиною середовищевірної функції мегафауни та мегафлори; аналогії типів середовищевірної діяльності людини з діяльністю мегафауни.

### Питання за модулем 1 (Уявлення про різноманіття)

- Сформулюйте ваше розуміння біологічного різноманіття і багатства
- Чим відрізняються поняття біологічного і ландшафтного різноманіття
- Чим схожі поняття біологічного і ландшафтного різноманіття
- Поясніть, що лежить в основі уявлень про біологічне різноманіття
- Які конвенції постулюють необхідність збереження біорізноманіття
- Чому різноманіття найчастіше оцінюють на рівні угруповань
- Сформулюйте основні уявлення про ієрархію рівнів різноманіття
- Назвіть прояви різноманіття на кожному з рівнів ієрархії біосистем
- Поясніть і проілюструйте принцип альтернативного різноманіття
- Сформулюйте уявлення про стабільне гетерогенне середовище
- Назвіть приклади середовищевірної діяльності організмів
- Поясніть на прикладах середовищевірну діяльність людини



## МОДУЛЬ 2. РОТАЦІЯ БІОРІЗНОМАНІТТЯ

### Тема 5. Ротація біорізноманіття в різних мірилах

**Анонс.** Видоутворення та вимирання. Темпи ротації видового різноманіття у геологічному часі. Компенсовані та некомпенсовані вимирання. Динаміка ареалів та інвазійний процес. Видоутворення при інвазійному процесі.

**Основні положення.** Ротація біорізноманіття в різних мірилах: довготривалі (біосферні), багаторічні (біомні та сукцесійні), річні (сезонні) зміни біорізноманіття. Видоутворення та вимирання: видоутворення як миттєва подія (екосистемна мутація) та вимирання як згасання популяцій. Ротація біорізноманіття як баланс видоутворень та вимирань. Темпи ротації видового різноманіття у геологічному часі, компенсовані вимирання. Компенсація вимирань через видоутворення. Космічні причини некомпенсованих вимирань, причини та приклади біоценотичних катастроф (метеорити, виверження вулканів, пеліви вод). Динаміка ареалів як нециклічні міграції: поступові та швидкі зміни ареалів. Видоутворення при інвазійному процесі: адвентивна популяція як новий вид у складі аборигенного угруповання.

### Тема 6. Циклічні зміни різноманіття

**Анонс.** Сезонні явища та динаміка фактичного різноманіття. Типи виключення окремих видів та гільдій зі складу угруповань. Вплив міграційних процесів на видове різноманіття угруповань. Багаторічні циклічні зміни різноманіття.

**Основні положення.** Біосистеми як циклічні системи. Циклічні зміни різноманіття як віддзеркалення динаміки надходження в екосистему енергії. Сезонні явища та динаміка фактичного біорізноманіття. Типи виключення окремих видів та гільдій зі складу угруповань (сплячка, міграція, стадії спокою, переживання та стадії яйця). Вплив міграційних процесів на видове різноманіття угруповань тварин. Сезонні сукцесії в екосистемах: від автотрофних до гетеротрофних. Ротація БР у малому часі (сезонність) як ілюстрація закону альтернативного різноманіття, приклади. Багаторічні циклічні зміни різноманіття та популяційні хвилі.

### Тема 7. Поняття сукцесійного різноманіття

**Анонс.** Поняття гетерогенного середовища. Уявлення про сукцесії з точки зору зміни структури угруповань та з точки зору змін різноманіття. Приклади сукцесійного різноманіття. Сукцесійне різноманіття та стійкість екосистем.

**Основні положення.** Динаміка розвитку екосистем, поняття сукцесій і сукцесійного різноманіття. Роль сукцесій у динаміці фактичного біорізноманіття. Сукцесійне різноманіття та поняття гетерогенного середовища. Уявлення про сукцесії з точки зору зміни структури угруповань та з точки зору змін різноманіття. Зміни різноманіття при сукцесійному процесі, збільшення різноманіття субклімакських систем та його зменшення у клімакських системах. Приклади сукцесійного різноманіття екосистем. Сукцесійне різноманіття та стійкість екосистем. Локальні зниження сукцесійних стадій як фактор збільшення загального (сумарного) різноманіття. Роль динаміки абіотичних факторів та роль фітофагів у збільшенні сукцесійного різноманіття.

### Питання за модулем 2 (Ротація біорізноманіття)

- Ротації біорізноманіття у короткому і довгому часі, приклади
- Ротації біорізноманіття у довгому часі: видоутворення і вимирання
- Наведіть приклади циклічних змін різноманіття у малому часі
- Причини некомпенсованих вимирань: зовнішні та екосистемні
- Глобальні фактори змін біорізноманіття і біоценотичних катастроф
- Модель видоутворення при інвазійному процесі, її сутність
- Сезонні зміни біорізноманіття і значення абіотичного фактору
- Зміни екосистем за сезонами: від автотрофних до гетеротрофних сукцесій
- Багаторічні циклічні зміни різноманіття та популяційні хвилі
- Динаміка екосистем, поняття сукцесій та сукцесійного різноманіття
- Сукцесійне різноманіття та поняття гетерогенного середовища
- Зміни різноманіття при сукцесіях, різноманіття субклімакських систем



## МОДУЛЬ 3. ОЦІНКИ РІЗНОМАНІТТЯ

### Тема 8. Різноманіття оцінок різноманіття

**Анонс.** Структурне різноманіття як основа оцінок різноманіття. Індокси різноманіття. Їх зкорельованість з оцінками багатства. Поняття максимального та мінімального різноманіття.

**Основні положення.** Різноманіття як якісна та як кількісна ознака біосистем. Різноманіття як якісна ознака: первинне розуміння різноманіття як високого рівня багатства; відносність поняття багатства (відносно суміжних біосистем та кількості акумульованої біосистемами інформації або ресурсу). Кількісна оцінка різноманіття як оцінка кількості багатства. Поняття видового і таксономічного багатства, приклади. Суть індоксів різноманіття: різноманіття як похідна (1) від кількості структурних елементів та (2) вирівненості їх за ряснотою. Індокси різноманіття як оцінки кількості інформації та як оцінки структурної неоднорідності (складності) угруповань, гільдій або популяцій. Кореляція індоксів різноманіття біоти з оцінками багатства і її причини як обмеження мінімального розміру популяцій. Уявлення про максимальне і мінімальне різноманіття. Графічний зміст показників різноманіття, приклад з сумою разових спостережень, замірів або пасток (повтори і нові варіанти).

### Тема 9. Індекс Сімпсона для оцінки різноманіття

**Анонс.** Його сутність і математичний зміст. Співвідношення видового різноманіття та видового багатства. Галузі застосування та приклади розрахунків.

**Основні положення.** Індекс Сімпсона для оцінки різноманіття. Його сутність і математичний зміст:  $D = 1 / \sum (p_i)^2$ , де  $p_i$  – частка підсистеми в системі (напр., виду в угрупованні). Співвідношення видового різноманіття та видового багатства згідно із Сімпсоном. Ситуація “різноманіття = багатство” та умови її прояву:  $D=N$  при рівних  $p_i$  (тобто  $p_i=1/N$ ,  $N=\sum p_i$ ). Вплив рідкісних видів на оцінку різноманіття за Сімпсоном. Галузі застосування індоксу та приклади його розрахунків. Порівняння двох угруповань зі зміненою структурою домінування, ситуація з оцінкою  $D = \text{“півтора види”}$  при трьох наявних.

### Тема 10. Індекс Шеннона-Уївера як міра різноманіття

**Анонс.** Різноманіття як міра інформації та рівня хаосу. Зміст індоксу Шеннона та поняття вирівняності за Пієлу. Модель з обмеженим числом пасток. Обмеження застосування індоксу Шеннона-Уївера.

**Основні положення.** Різноманіття як міра інформації та рівня хаосу. Поняття інформація як міри порядку та ентропії як міри хаосу. Інформація проти ентропії: суть діяльності біосистем (організмів, угруповань, екосистем) як систем, спрямованих на пониження ентропії в середині себе (=збільшення рівня організованості). Математичний зміст індоксу Шеннона-Уївера та його подібність до індоксу Сімпсона:  $H' = - \sum (p_i \log p_i)$ . Поняття вирівняності за Пієлу, індекс Пієлу як похідна індоксу Шеннона ( $e = H' / \log n$ ). Вирівняність як рівномірність та домінування як порушення вирівняності. Модель з обмеженим числом пасток для пояснення індоксу Пієлу. Обмеження застосування інформаційного індоксу: вимога до угруповання як безкінечної множини, відсутність в природі ситуацій з повною вирівняністю елементів за їх ряснотою (причини відсутності такої ситуації на практиці). Величини індоксу Шеннона при різних логарифмах ( $\log, \lg, \ln$ ).

### Тема 11. Недооцінки різноманіття

**Анонс.** Розподіл видів за ряснотою та значення рівня знань на оцінку різноманіття. “Хвости” розподілу видів за ряснотою. Їх обсяг та значення сумарного внеску рідкісних видів на оцінку різноманіття.

**Основні положення.** Розподіл видів за ряснотою та вплив загального рівня знань (вивченості біосистем) на оцінку їх біологічного різноманіття. Різноманіття домінантних груп (напр., перших 10 або 20 видів в угрупованні) як оцінка різноманіття біосистеми та загальне різноманіття біосистем. Чи можна оцінити різноманіття за вибірковими даними і чому (при малих обсягах коректно оцінити можна тільки вирівняність, але не кількість елементів). Обсяг вибірки для відносної оцінки різноманіття та проблеми порівняння вибірок різного обсягу, необхідність формування одномасштабних вибірок для порівнянь, приклади. “Хвости” розподілу видів за ряснотою: їх обсяг та значення сумарного внеску рідкісних і “випадкових” видів на оцінку різноманіття біосистем. Загальний обсяг кількості рідкісних видів та величина індоксу різноманіття: розрахунки на конкретних прикладах.

### Питання за модулем 3 (Оцінки різноманіття)

- Застосування показників різноманіття для різних типів біосистем
- Поняття таксономічного багатства і таксономічного різноманіття
- Причини кореляції показників багатства та різноманіття біосистем
- Математична суть індексу Сімпсона і причини його збігу з багатством
- Фактори збільшення і зменшення значень показників різноманіття
- В яких одиницях вимірюються показники Сімпсона та Шеннона
- Суть індексу Шеннона та ознаки його подібності до індексу Сімпсона
- Вирівняність за ряснотою та її значення для оцінки різноманіття
- Ілюстрація показників різноманіття на моделі з кількома пастками
- Вплив рівня знань на оцінки різноманіття біосистем, недооцінки
- Вимоги до обсягу вибірок для порівняння оцінок їх різноманіття
- Значення сумарного внеску рідкісних видів на оцінку різноманіття



## МОДУЛЬ 4. СОЗОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ РІЗНОМАНІТТЯ

### Тема 12. Порушення різноманіття

**Анонс.** Різноманіття в природних, квазіприродних і трансформованих біосистемах. Фрагментація біосистем. Порушення міграційної здатності організмів та порушення сукцесійних процесів. Енвайронментальні ризики.

**Основні положення.** Різноманіття в природних, квазіприродних і трансформованих біосистемах: приклади з екосистемами регіону та інших ділянок суходолу і акваторій, порівняння типових ситуацій. Фрагментація біосистем (ефект інсуляризації), фактори інсуляризації та приклади їх дії. Явища, що супроводжують інсуляризацію екосистем: порушення цілісності популяцій, порушення міграційної здатності організмів, зростання інбридингу, спрощення структури угруповань, зменшення ефективного розміру локальних популяцій. Порушення сукцесійних процесів при антропогенній трансформації екосистем. Енвайронментальні ризики як прояви лімітуючих факторів, зростання їх кількості і ролі у трансформованих екосистемах, приклади.

### Тема 13. Охорона різноманіття

**Анонс.** Концепція охорони різноманіття. Охорона минулого, охорона сучасного, формування майбутнього. Приреченість видів на вимирання і охорона від вимирання в локальному та глобальному мірилах. Алгоритм Ємельянова щодо оцінки територій, перспективних для заповідання.

**Основні положення.** Концепції охорони різноманіття. Загальні уявлення про концепції та три стратегії охорони: охорона минулого, охорона сучасного, формування майбутнього. Співвідношення понять охорона та відтворення в созології, модель "вічного двигуна охорони природи". Концепція охорони БР України та основні її напрямки реалізації. Приреченість видів на вимирання і охорона від вимирання в локальному та глобальному мірилах. Алгоритм І. Ємельянова для оцінки територій і акваторій, перспективних для заповідання, поняття репрезентативності. Співвідношення очікуваного і фактичного БР, різноманіття загального та різноманіття раритетної частини біоти.

## Тема 14. Біоценотичні агресори та біоценотичні кризи

**Анонс.** Основні засади охорони природи з огляду на проблему біорізноманіття. Агресивні види як фактори зміни різноманіття. Біоценотичні кризи при інвазіях. Масштабні експерименти біоценотичних криз: приклади і наслідки.

**Основні положення.** Основні засади охорони природи з огляду на проблему біорізноманіття. Біологічні інвазії як фактор зміни екосистем: природні та антропогенні інвазії. Причини і фактори інвазій, шляхи розвитку інвазійного процесу, значення порушених екосистем для інвазійного процесу. Співвідношення понять аборигенної та адвентивної частин біоти. Різноманіття адвентивних форм: “тіньові” інвайдери (природні і транспортні), активно інтродуковані форми (види в культурі, синтетичні форми), синантропи (коменсали, гемерофіли тощо). Поняття видів-шкідників і карантинних видів. Агресивні види як фактори зміни різноманіття. Біоценотичні кризи при інвазіях, вимирання видів при інвазіях. Масштабні експерименти біоценотичних криз: приклади та наслідки; приклади з австралійськими експериментами.

## Тема 15. Загальна картина еволюції різноманіття

**Анонс.** Різноманіття як результат еволюції біоти. Поняття екологічних ліцензій та принцип заповнення еконіш. Ємність екосистем та зміни ємності в великому просторі і часі. Тенденції зміни різноманіття в антропогені.

**Основні положення.** Різноманіття як результат еволюції біоти. Дивергентна еволюція як шлях спеціалізації та спеціалізація підсистем як шлях збільшення стійкості біосистем. Поняття екологічних ліцензій та принцип заповнення еконіш. Ємність екосистем та зміни ємності в великому просторі і часі. Загальні тенденції зміни різноманіття біосфери у просторі й часі: циклічні зміни (періодичність циклів та глобальні фактори) і нециклічні зміни (впродовж до-антропогенної епохи і антропогену). Еволюція як зростання складності біосистем усіх рівнів інтеграції і вимирання як макроеволюційний фактор. Компенсовані та некомпенсовані вимирання при природних і антропогенних трансформаціях біосистем. Біогенне середовище та середовищевірне значення макробіонтів (макрофіти, фітофаги) та переймання людиною середовищевірної ролі. Антропогенний фактор як глобальний фактор, огляд антропогенних факторів глобального значення: поняття і типи забруднення, зміни градієнтів середовища і зміни мезоландшафту. Шляхи формування квазіприродних екосистем як шлях виживання цивілізації. Збільшення різноманіття штучних біосистем (форми в культурі, біоценотичний покрив).

## Питання за модулем 4 (Созологічні аспекти різноманіття)

- Відмінності оцінок різноманіття для природних і порушених екосистем
- Поняття інсуляризації та фактори, що ведуть до фрагментації популяцій
- Поняття енвіроментальних ризиків та приклади їх прояву в екосистемах
- Три версії концепції охорони біорізноманіття, основні їх відмінності
- Сутність алгоритму оцінки біосистем за показниками різноманіття
- Поняття адвентивних видів, роль інвазій у змінах біорізноманіття
- Шляхи біологічних інвазій та фактори, що сприяють інвазіям
- Сформулюйте поняття біоценотичних агресорів та наведіть приклади
- Еволюційний процес як збільшення різноманіття спеціалізованих форм
- Поняття некомпенсованих вимирань та роль антропогенного фактора
- Уявлення про середовищевірну роль макробіонтів: макрофіти і фітофаги
- Середовищевірну роль людини та поняття квазіприродних систем



## ДОДАТОК. ОЦІНКИ РІЗНОМАНІТТЯ



Під багатством та різноманіттям розуміють структурну неоднорідність біосистем та їхню диференційованість на чітко визначені підсистеми або структурні елементи. Прикладами є: варіанти поліморфізму та життєвих форм, види в угрупованні, типи угруповань. Необхідно розрізняти поняття багатства та різноманіття. Під багатством розуміють кількість варіантів підсистем (напр., кількість видів певної систематичної групи у складі угруповання). Під різноманіттям розуміють той самий список, оцінений через частку кожного з видів в угрупованні, тобто з урахуванням рясноти видів.

Оцінкою багатства є кількість структурних елементів незалежно від їх частки (домінування, рідкості). Натомість, показник різноманіття залежить від двох складових: число елементів (напр., видів) та ступеню вирівняності їх часток (напр., чисельності видів). Найбільше різноманіття буде спостерігатися в біосистемах (напр., угрупованнях) з більшою кількістю структурних елементів ( $S_1 > S_2$ ) та рівною їх часткою, тобто за умови  $p_1 = p_2 = \dots = p_i = 1/S$ , де  $p_i$  – частка елемента (напр.,  $i$ -го виду в угрупованні, складеному з  $S$  видів). Найпростіше проаналізувати це графічно (див. рис. 2):

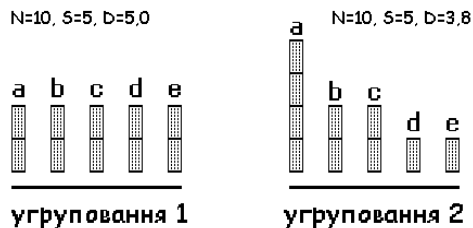


Рис. 2. Порівняння структурного різноманіття двох рівновеликих угруповань: загальна чисельність рівна ( $N=10$ ), показник багатства рівний ( $S=5$ ), показник різноманіття у угрупованні № 1 очевидно більший (5,0 проти 3,8).

Існує кілька оцінок різноманіття, серед яких найвідомішими є індекс Сімпсона ( $D$ ) та індекс Шеннона ( $H'$ ):  $D = 1 / \sum (p_i)^2$ ;  $H' = - \sum (p_i * \log p_i)$ , де  $p_i$  – частка елемента (напр., виду в угрупованні). Найпростішим є перший, який показує, що при рівних  $p_i$  різноманіття становить  $D_{\max} = S$ , а при наявності рідкісних і дуже рідкісних елементів (напр., видів в угрупованні) різко знижується і стає меншим від індексу багатства ( $D < S$ ). В нашому випадку (див. рис. 2), якщо підставити відповідні значення  $p_i$  у формулу Сімпсона, то:  $D_1 = 5$ , а  $D_2 = 3,8$ . Співвідношення  $I = D_{\text{факт}} / D_{\text{макс}}$  є показником вирівняності.



## ЛІТЕРАТУРА

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. — Москва: Мир, 1989. — Том 2. — 479 с.
- Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. — Киев, 1999. — 168 с.
- Емельянов И. Г., Загороднюк И. В., Хоменко В. Н. Таксономическая структура и сложность биотических сообществ // Экология та ноосферология. — 1999. — Том 8, № 4. — С. 6–17.
- Ємельянов І. Г. Оцінка біорізноманіття екосистем у контексті оптимізації мережі природно-заповідних територій // Заповідна справа в Україні на межі тисячоліть. — Канів, 1999. — С. 119–127.
- Загороднюк І. Концепція "гарячих територій" і збереження біорозмаїття // Конвенція про біологічне розмаїття: громадська обізнаність і участь / За ред. Т. Гардашук. — Київ: Стилос, 1997. — С. 59–68.
- Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / Пер. с англ. С. М. Ляпковой под ред. С. Л. Кузьмина. — Москва: Изд-во КМК, 2003. — XXX+380 с.
- Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі (Берн, 1979 рік). — Київ: Мінекобезпеки України, 1998. — 76 с.
- Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. — Москва: Мир, 1992. — 184 с.
- Неронов В. М., Луцкекина А. А. Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия // Успехи современной биологии. — 2001. — Том 121, № 1 — С. 121–128.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — Москва: Наука, 1982. — 288 с.
- Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. — Київ, 2002. — 107 с.
- Рекомендації щодо оцінки біорізноманіття екосистем (на прикладі птахів і ссавців північно-східної України) / І. Г. Ємельянов, А. М. Полуда, І. В. Загороднюк. — Київ, 2002. — 48 с.
- Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. — Москва: Изд-во иностранной литературы, 1963. — 830 с.
- Шварц Е. А., Белоновская Е. А., Второв И. П., Морозова О. В. Интродуцированные виды и концепция биоценотических кризисов // Успехи современной биологии. — 1993. — Том 113, № 4 — С. 387–399.



## ДОВІДКА ПРО АВТОРА

*Ігор Загороднюк* — випускник Кафедри зоології Київського національного університету (1983), кандидат біологічних наук (1991), старший науковий співробітник (1997). Протягом 1983–2003 років працював у Відділі популяційної екології та біогеографії Інституту зоології НАН України, змінивши посади зі стажера-дослідника (1983–1985) до старшого наукового співробітника (1993–2003), з вересня 2003 року — асистент, а з березня 2004 року — доцент Кафедри ентомології Ужгородського національного університету. Голова щорічної Теріологічної школи-семінару, експерт Міжнародного союзу охорони природи. Автор близько 270 наукових публікацій, у тому числі автор, науковий редактор та упорядник 12 монографічних видань і збірок наукових праць. Педагогічний стаж — 11 років, включаючи викладання 12 дисциплін, проведення польових учбових практик та завідування кафедрою зоології в Міжнародному Соломоновому університеті, Києво-Могилянській академії та Ужгородському національному університеті. Домашня сторінка розміщена на сайтах Теріологічної школи "[www.terioshkola.org.ua](http://www.terioshkola.org.ua)" і Кафедри ентомології УжНУ "[www.lucanus.newmail.ru](http://www.lucanus.newmail.ru)".

## ПОДЯКА

Висловлюю щиро подяку всім тим, хто своїми повсякденними турботами сприяв реалізації цього проекту, у тому числі моїм колегам Ігорю Ємельянову, Олександрю Протасову та Оресту Михалевичу за цікаві дискусії та участь у розробці первинної версії курсу, всім студентам, що були слухачами цього курсу і приймали активну участь у роботі семінарів за піднятими на лекціях темами. Щиро дякую колективу Кафедри ентомології УжНУ та особисто Володимирі Рошко за підтримку ідеї розробки і викладання цього курсу.

## Основи диверсикології

(зміст лекцій для спеціалізації "Екологія")

І. Загороднюк

---

Здано до друку 16.12.2004. Наклад 100 прим. Формат 60x84/16.  
Умовних друк. аркушів 1,2. Облік.-видавничих аркушів 1,4.  
Папір офсетний. Гарнітура "Таймс". Друк офсетний.

---