



Н. В. Шадрин, канд. биол. наук, ст. н. с.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ И ЭВОЛЮЦИЯ: МНОЖЕСТВЕННОСТЬ УСТОЙЧИВЫХ СОСТОЯНИЙ И ТОЧКИ ОПРОКИДЫВАНИЯ / НЕВОЗВРАТА. НЕОБХОДИМОСТЬ НОВОГО ПОНИМАНИЯ

Динамика экосистем и эволюция характеризуются общими закономерностями, диктующими необходимость новой парадигмы. Основой новой парадигмы является концепция множественности устойчивых состояний биологических систем и скачкообразные переходы из одного состояния системы в альтернативное. В настоящее время доминирует парадигма единственности точки глобальной устойчивости биологической системы и постепенные плавные изменения системы в окрестностях точки устойчивости. В развивающейся парадигме эволюция и динамика систем (особь, популяция, сообщество, экосистема), и ее эволюция характеризуется двумя стадиями – когерентной эволюции / динамики и некогерентной. Каждая из стадий, в свою очередь, включает по два этапа. В процессе когерентной эволюции происходит постепенная адаптация системы к меняющейся среде в рамках существующей нормы реакции, в процессе некогерентной динамики происходит дестабилизация системы и ее относительно быстрая трансформация в новое устойчивое состояние. В динамике / эволюции систем существует точка невозврата (tipping point), после прохождения которой система не может вернуться к прежнему устойчивому состоянию и неминуемо трансформируется в новое состояние. В статье рассматриваются термины и положения новой концепции, анализируются три дополнительных подхода оценки близости состояния системы к точке невозврата.

Ключевые слова: экосистема, динамика, эволюция, альтернативные устойчивые состояния, точки невозврата, дестабилизация, изменчивость.

В настоящее время всё острее осознается необходимость новых концепций/парадигм в экологии и теории эволюции [4, 8, 16, 17, 24, 41]. От понимания биологических систем как квазистационарных, имеющих одну точку устойчивости, наука движется в направлении понимания множественности устойчивых состояний биологических систем. Эмпирические факты, демонстрирующие множественность устойчивых состояний экосистем и популяций/видов, начали накапливаться биологической наукой довольно давно. Так, Г. Г. Винберг, проведя двухлетние исследования Попова пруда, констатировал, что его экосистема в 1926 г. была принципиально иной в сравнении с 1925 г. [1]. Б. П. Уваров, изучавший, как тогда считали, два разных вида саранчи – одиночной и стадной, открыл, что это – два состояния одного и того же вида [59]. Начиная с начала 20 века, накопилось множество данных, показывающих, что особи, виды/популяции и сообщества могут быть в альтернативных устойчивых состоя-

ниях [14, 17, 28, 50]. Весь массив этих данных позволяет сделать эмпирическое обобщение, что биологические системы всех уровней организации могут находиться в более чем одном устойчивом состоянии. Из анализа математических моделей, учитывающих нелинейность взаимосвязей в экологических системах, также следует множественность устойчивых состояний биологических/экологических систем [40]. Основное внимание в современной эколого-эволюционной парадигме уделяется проблемам поддержания устойчивости систем и их монотонным медленным изменениям. Однако становится все более очевидно, что не менее важными в динамике систем являются обвальные/катастрофические изменения [22, 53]. Переход системы из одного устойчивого состояния в другое происходит не медленно и монотонно, а сравнительно быстро, скачкообразно. Очевидно, что само понимание

устойчивого развития будет пониматься по-разному в рамках традиционной и новой экологических парадигм. Если система может иметь только одно устойчивое состояние, то устойчивое развитие имеет целью сохранение этого равновесия. Возможно ли это в условиях глобальных изменений климата? – нет. Геологические данные убедительно показывают, что наша планета в процессе своего развития неоднократно переходила от состояния «снежный шар» (snowball Earth) к состоянию «жаркий дом» (hothouse Earth), средняя разность температур в этих крайних состояниях составляет 15°C [11, 34, 37]. Палеонтологические и археологические данные свидетельствуют о том, что в ответ на существенные многолетние климатические изменения происходили качественные перестройки в наземных и водных экосистемах, человеческом обществе [29, 38, 43]. Попытки противодействовать изменениям экосистем, происходящим в ответ на климатические изменения, весьма дорогостоящи и, как показывает опыт, не эффективны [57]. Часто разумнее предвидеть переходы экосистем в альтернативные устойчивые состояния и подготовиться к ним. На понимание и прогнозирование таких переходов и нацеливается развивающаяся парадигма; её развитие – не только логическая потребность развивающейся науки экологии, но и социальный заказ общества.

Новой парадигме посвящено немало работ, но она всё ещё в стадии становления, дозревает в умах исследователей, поэтому необходимо её всестороннее обсуждение.

Общее в закономерностях динамики экосистем и эволюции. Динамика экосистем и эволюция традиционно рассматриваются в различных разделах биологии, как процессы, протекающие на различных временных масштабах и имеющие собственные закономерности. Эволюционная биология фокусируется, в основном, на процессах, формирующих биоразнообразие, а экосистемная экология – на поддержании и функциональной роли биоразнообразия. Пересечение их интересов – эко-эволюционные взаимоотношения – область растущего интереса учёных [24, 30, 41, 51]. Синтетическая теория эволюции (СТЭ) – господствующая парадигма в современном понимании эволюции – является видоцентрическим взглядом на процесс эволюции, за что и критикуется [5, 8, 16,

24]. В 1935 г. Г. Г. Винберг писал: «Эволюция каждого отдельного вида не есть самостоятельный процесс, и особенности живых организмов сами по себе не вызывают изменения видов. Изменения каждого отдельного вида в природе происходит только благодаря тем взаимоотношениям, в которые вступают все населяющие землю организмы и которые по отношению к каждому отдельному виду являются внешними условиями, одновременно будучи выражением внутренних, присущих всему развивающемуся органическому миру закономерностей» [3]. Экосистемный подход к пониманию эволюции сейчас становится основным [5, 6, 16, 24]. Накапливается всё больше данных, показывающих, что, с одной стороны, динамика экосистем и эволюция имеют общие закономерности протекания и взаимообусловлены, а с другой – могут происходить на одних и тех же масштабах времени [54, 56, 58]. Однако трудно провести чёткую грань, где кончается динамика экосистем и начинается их эволюция. Не касаясь этих различий, ниже будем исходить именно из общности закономерностей этих двух процессов.

Эволюция и динамика экосистем в своём протекании имеют две различных стадии, понятие о которых сформулировано В. А. Красиловым в 1969 г: *когерентная* эволюция происходит под контролем сложившейся устойчивой структуры экологического сообщества, в условиях острой конкуренции; *некогерентная* – в условиях распадающейся экологической системы и ослабленной конкуренции [6]. Следует не забывать, что изменения во вмещающих системах неминуемо будут отражаться на структуре вмещаемых систем. Поэтому долгопериодные ритмы (космические, планетарные) не могут не отражаться на динамике и эволюции экосистем. Периоды устойчивого состояния экосистемы (сообщества), в которой идут процессы когерентной эволюции, в результате космических, планетарных, климатических или иных существенных влияний, как и внутренних причин, могут сменяться периодами дестаби-

лизации экосистем с массовым вымиранием, прежде всего, специализированных видов. В результате «включается» процесс некогерентной эволюции. Причиной перехода к некогерентной стадии, а затем и новому устойчивому состоянию могут быть и антропогенные воздействия [57]. На этом этапе ослабевает конкуренция между немногочисленными оставшимися, в основном, малоспециализированными и высокотолерантными видами. Механизмы репродуктивной изоляции чаще дают сбой. Destabilizirovannaya ekosistema «ищет» переход в новое устойчивое состояние, начинает активно «копаться в своей памяти», ища новые комбинации – «просыпаются» спящие гены и виды [16]. Для использования вакантных лицензий происходит также вспышка видообразования, в которой большую роль играют системные мутации, гибридизация и горизонтальный перенос генов, а не микроэволюционные процессы [16]. Когерентную стадию эволюции достаточно хорошо описывает современное микроэволюционное учение (СТЭ), а когерентную стадию динамики экосистем – современная экосистемная концепция, описывающая зрелую экосистему, как квазистационарную, колеблющуюся в окрестностях единственной точки глобальной устойчивости. Именно эта экологическая парадигма, в основном, и служит сейчас идеологией и методической основой природопользования. Периоды монотонного медленного изменения экосистем достаточно хорошо описаны в рамках господствующей сейчас парадигмы, поэтому в дальнейшем изложении мы не будем их касаться. Осмысливание динамики экосистем с несколькими альтернативными устойчивыми состояниями потребовало введения новых терминов, равно как и уточнения ряда привычных. Рассмотрим основные понятия, которыми оперирует новая парадигма. В связи с отсутствием русских устоявшихся эквивалентов, дадим несколько русских вариантов, отражающих смысл термина на английском языке.

Экосистема. Экосистемы – комплексные, адаптивные системы, которые характери-

зуются зависящей от истории нелинейной динамикой, с граничными эффектами, множественностью точек устойчивого притяжения (attraction) и ограниченной предсказуемостью поведения [39]. Такое определение открывает новые перспективы понимания динамики экосистем, заставляет по-новому взглянуть на менеджмент окружающей среды. В настоящее время неявно допускается, что динамика экосистем при достаточности информации полностью однозначно предсказуема. Это создаёт иллюзию того, что в принципе можно заблаговременно предсказать будущие изменения, найти единственно наилучшую стратегию предотвращения/ослабления неблагоприятных последствий этих изменений. Новое же видение экосистемы толкает менеджмент окружающей среды к рассмотрению нескольких сценариев возможных изменений, разработке спектра альтернативных стратегий природопользования и своевременного переключения с использования одной стратегии на альтернативную; диктует необходимость быть готовыми к непредсказанному.

Упругость / эластичность (resilience). В 1973 г. К. С. Холлинг ввёл в экологию понятие упругости (resilience), чтобы характеризовать максимальную величину воздействия, которое экосистема может выдержать до перехода в другое устойчивое состояние [35]. Он также отделил понимание экосистемной упругости от инженерной упругости, которая понимается как промежуток времени, необходимый системе, чтобы вернуться к устойчивому состоянию после её возмущения. Понятие инженерной упругости – время возврата к равновесию – также иногда используется в экологии в приложении к системам с одной глобальной точкой устойчивости [46]. В случае экосистем с альтернативным устойчивым состоянием оно неприменимо, т.к. экосистемы не обязательно возвращаются к старому устойчивому состоянию, а могут перескакивать к новому. Понятие экосистемной упругости в настоящее время широко используется экологами, в том числе и при анализе «гибридных» эколого-социальных

систем [60]. Упругость понимается, как свойство экосистемы поглощать возмущения и reорганизовываться, испытывая изменения, так, чтобы сохранялись в прежнем виде важные функции, структуры, идентичность и обратные связи [60]. Разделяют 4 аспекта экологической упругости [60]:

1. Диапазон/широта (Latitude) – максимальный диапазон изменений, который может претерпеть система до потери способности к возврату в старое устойчивое состояние, т. е. до пересечения граничной точки (threshold, tipping point), после перехода через которую возврат к старому состоянию весьма затруднён или вообще невозможен.

2. Сопrotивляемость (Resistance) – насколько легко или сложно изменить систему, насколько она способна сопротивляться изменениям.

3. Ненадёжность/нестабильность (Precariousness) – насколько близко текущее состояние системы к пределу/граничным условиям/точке невозврата (threshold, tipping point).

4. Панархия (Panarchy) – степень, в которой различные иерархические уровни организации экосистемы влияют друг на друга. На способность возмущённой экосистемы возвращаться к своему устойчивому состоянию сильно влияют состояние и динамика на более крупных и более мелких масштабах [49, 60]. Термин «панархия» (в честь греческого бога природы Пана) в экологию введён в 2001 г. в [33, 36], как антитеза к термину «иерархия». Его авторы писали [33]: «перекресток шкал / многошкальность, междисциплинарность и динамическая природа теории привела нас к введению термина «панархия» для этого. Его основной смысл – рационализировать взаимосвязь между изменением и постоянством, между предсказуемым и непредсказуемым». Панархия – набор динамических систем, вложенных через различные масштабы друг в друга [33], подразумевает взаимодействие процессов сквозь все пространственные и временные шкалы. К примеру, один день полёта поденок определяет в значительной мере их многолетнюю динамику;

несколько часов сильного шторма могут обусловить годовую динамику эрозии берега и обмен поверхностных и глубинных вод; компактное место зимовки какого-либо вида сказывается на его численности на территории в рядки раз большей; микроэволюционные изменения в популяции ключевого вида могут полностью поменять структуру биотических связей в экосистеме, равно её динамику и эволюцию. Осознание важности нелинейных взаимодействий между структурами и процессами, протекающими на различных масштабах, быстро распространяется не только в экологии [26, 44, 47], но и в других науках об окружающей среде: климатологии [45, 48], океанографии [55] и др. В экологических работах на русском языке, используя Интернет, было найдено только одно использование термина «панархия» [10]: «Система разномасштабных иерархически связанных циклов определена как панархия (Panarchy)». В понятии панархия заключена, кроме прочего, и идея неразрывности процессов динамики экосистем и эволюции.

Стабильность (Stability) – выносливость/живучесть/сопротивляемость в состоянии системы, близком к равновесному/устойчивому, в то время как упругость/эластичность характеризует далекие от равновесия системы [35].

Приспособляемость / адаптационные возможности (Adaptive Capacity) – свойство экосистемы изменять многомерный ландшафт, в котором может происходить динамика системы путём изменения её стабильности и упругости [32], например, как в случае вселения и увеличения доли в планктоне копеподы *Acartia tonsa* в Севастопольской бухте [18], или при микроэволюционных изменениях в популяциях. Для наглядного представления таких «ландшафтных» изменений представим поле с ямками различной формы, глубины и размера, где подвергаемый различным воздействиям катается шарик-экосистема. Ямки – устойчивые состояния. Способность экосистемы-шарика медленно изменять глубину, форму и

размер ямок и будет её приспособляемостью. Многие наблюдали, как в береговой полосе, где есть горизонтальные скальные терраски у уреза воды, камень, попав в небольшое углубление, под действием волн постепенно вырабатывает большую ванну.

Трансформируемость (Transformability) – способность трансформироваться в принципиально новую систему, когда условия существования делают невозможным дальнейшее существование настоящей системы [60]. Такие примеры, в частности, демонстрируют гиперсолёные водоёмы Крыма при резких колебаниях солёности [17]. Способность экосистем и популяций к трансформации, вероятно, в значительной степени зависит от количества «спящей» информации – банков генов и видов. Трансформируемость экосистем, видимо, тесно связана и со способностью к эволюционированию. Можно предположить, что чем больше альтернативных вариантов «спрятано» в «спящей» информации, тем меньше потребность в появлении нового, т.е. эволюционных изменений, для трансформации системы в новое состояние. С другой стороны, можно предположить, что эволюционно новое с большей вероятностью закрепится в системе, где больше потенциальных вариантов реализации её структуры и функций.

Адаптационный цикл (Adaptive Cycle). Динамику экосистем/социально-экологических систем удобно описывать в виде цикла, известного как адаптационный цикл, где система проходит 4 стадии [60]. Две из них – фаза роста и эксплуатации – r (growth and exploitation) переходит в фазу сохранения – K (conservation phase) – являются медленной, кумулятивной направленной вперёд петлёй цикла. В период этих двух фаз динамика систем корректно предсказуема – когерентная стадия. В продолжении фазы K ресурсы становятся всё более труднодоступными, истощаются, и система прогрессирующе становится менее гибкой и отзывчивой на внешние шоки. В конечном счёте неизбежно следует фаза хаотического коллапса и освобождения от взаимозависимостей – Ω (collapse and release phase), которая быстро ведёт к фазе реорганизации – α (phase of reorganization). Последняя может проходить быстро или медленно, в ходе её создаются ин-

Морський екологічний журнал, № 2, Т. XI. 2012

новации, у системы появляются новые возможности. Фазы Ω и α вместе составляют непредсказуемую обратную петлю цикла – некогерентная стадия. Фаза α приводит к фазе r , которая может походить на предыдущую фазу r , а может очень сильно отличаться от неё. Как указывают авторы данной концепции [60], адаптационный цикл в определённом смысле – метафора, базирующаяся на наблюдаемых изменениях реальных систем, а не жёстко фиксированное чередование фаз. Система может из состояния K возвращаться в r , или из r прямо в Ω , или из α в Ω . Важно отметить, что экосистемы существуют как панархии, где происходит взаимодействие адаптационных циклов различных масштабов. Пытаясь понять реальную динамику экосистем, нельзя упускать из виду это взаимодействие. Например, процессы, происходящие на масштабе часы, – суточные ритмы питания планктонных копепод – могут стабилизировать систему «фито-зоопланктон» на масштабе месяцы – годы [19]. Важно понимать, что переход в состояние Ω – не крах системы, а открытие для неё новых возможностей [36, 60]. И это надо учитывать как в экологических исследованиях, так и в социально-экологическом менеджменте.

Критические/граничные точки / Точки невозврата/опрокидывания (Thresholds / Tipping points) – моменты в динамике систем, когда система переходит из одного устойчивого состояния в альтернативное. Иными словами, это – то неустойчивое состояние системы, когда небольшое воздействие на систему вызывает непредсказуемые, непропорционально большие качественные изменения в её состоянии, структуре, функциях, обратных связях [22, 53, 58]. Это понятие близко, а в определённых случаях идентично, пониманию точек бифуркации в математике и синергетике. Транзит из одного устойчивого состояния в другое идёт через стадию дестабилизации систем,

рассматриваем ли мы динамику экосистем или же эволюцию. До достижения точки невозврата/ опрокидывания система может вернуться в текущее состояние устойчивости, при пересечении данной точки (стадия Ω) система может только трансформироваться в новое альтернативное состояние устойчивости. Задано ли это состояние однозначно? – нет. Система в определённой степени случайно выбирает из возможностей. При этом она может перейти в ранее уже когда-либо реализованное состояние, или же выбрать такое, которое ранее не наблюдалось. При этом не наблюдавшееся ранее состояние может быть возможным как переконфигурация имеющихся в «памяти» системы блоков/элементов (это ещё динамика системы) или же с появлением новых блоков/элементов, а это уже эволюция. Примеры такой эволюции: скачкообразные, с точки зрения СТЭ, появления новых видов [8, 16].

Интенсивность использования термина «Tipping points» в современной науке нарастает практически по экспоненте, о чём, в частности, свидетельствует и проведение представительной международной конференции «Arctic tipping points», Тромсё, Норвегия, 24 – 28.01.2011 [23]. Следует заметить, что при стремительном росте использования в науке термина «Tipping point» его нередко применяют как метафору, а не как строгий научный термин.

Дестабилизация систем – ключевой момент в их динамике и эволюции. Концепция множественности устойчивых состояний и адаптационных циклов экосистем выглядит достаточно хорошо разработанной и непротиворечивой, но, несмотря на это, она мало учитывается и используется при исследованиях конкретных экосистем и анализе эволюционного процесса [32, 50]. В чем причины этого? Конечно, важную роль играет здесь инерционность мышления исследователей – привычка смотреть на все процессы сквозь призму единственности глобального устойчивого равновесия и атавизм строго детерминистского взгляда на процессы в природе. В 1981 г. Г. Г. Винберг писал: «Каждый вид – это всего лишь реализованный вариант среди многих нереализован-2012

ных, эвентуально возможных вариантов эволюционного развития» [2], но стало ли понимание этого краеугольным камнем всех эволюционных и экологических построений в наше время? Это не единственная причина слабого влияния вышеупомянутой концепции на конкретные экологические исследования. Применимость рассмотренного подхода к реальным системам во многом определяется тем, насколько уверенно мы можем оценивать состояние системы в рассмотренном выше адаптационном цикле, прогнозировать её переход в новое устойчивое состояние. Общепринятых подходов и методов оценки этого ещё нет.

Переходы сложной экологической системы из одного устойчивого состояния в альтернативное аналогичны фазовым переходам, давно изучаемым в физических науках [12]. Для простых систем (например, гелий, дистиллированная вода) используются два подхода – теоретический/расчётный и эксперимент/наблюдение. Для более сложных систем остаётся только второй подход. Например, уже для воды со значительной концентрацией солей не рассчитать точки кипения и замерзания, их определяют экспериментально. С экосистемой невозможно проведение экспериментов для выявления точек невозврата. Проблема определения точек невозврата / перехода чрезвычайно сложна [22, 52].

Одним из подходов для определения приближения системы к точке опрокидывания оценка временной вариабельности параметров системы [22, 25, 52]. Прогрессирующее нарастание вариабельности параметров свидетельствует о вступлении системы в стадию Ω и приближении к точке опрокидывания/невозврата, что характерно для систем всех уровней и масштабов – от процессов в организме до глобальных планетарных процессов [52]. Нарастание изменчивости при попадании групп организмов в непривычные условия отмечал ещё Ч. Дарвин. Позднее в природе и опытах у самых различных групп организмов было показано, что в непривычных/неблагоприятных условиях

происходит дестабилизация онтогенеза с возрастанием как генетической, так и эпигенетической изменчивости у таксономически различных групп организмов [16]. Показано возрастание изменчивости и для экосистемных параметров при резких изменениях среды или инвазиях вселенцев [18]. При этом повышен и уровень дестабилизации онтогенеза – флуктуирующей асимметрии – в популяциях видов вселенцев, осваивающих новый для себя биотоп [20]. Палеонтологические данные также подтверждают такую закономерность – нарастание изменчивости в популяциях перед вымиранием/трансформацией вида. Например, уникальные 400-метровые кайнозойские отложения на восточном берегу озера Туркана (север Кении) позволили произвести тончайший анализ смены фаун озёрных моллюсков [61]. Было выделено 190 группировок моллюсков, сменявших друг друга. Проанализировав изменения всех выявленных видов в процессе их существования, П. Вильямсон обнаружил, что длительные периоды стазиса завершались более короткими периодами быстрых преобразований – вид вымирал или трансформировался в новый. В этот короткий период резко возрастал уровень фенотипической изменчивости – наблюдалась экстремальная нестабильность развития [61]. Однако можем ли мы определить: при каком уровне изменчивости того или иного параметра неизбежен переход в новое состояние? Скорее всего, нет, если во время наших наблюдений система не перешла из одного состояния в другое. В то же время быстрый рост изменчивости параметров системы, характеризованных, например, коэффициентами вариации, может быть важным индикатором её приближении к точке невозврата [22, 25, 52].

Существует и другой подход оценки движения системы к точке опрокидывания, рассматривающий временную динамику жёсткости/скоррелированности связей в системе. Подход восходит к работам проф. П. В. Терентьева [13]. Занимаясь изучением попарных корреляций между множеством различных

признаков озёрной лягушки, он объединил их в группы по абсолютной величине коэффициентов корреляции, назвав их корреляционными плеядами. Уровень корреляции в системе признаков мало изменчив, т.е. может служить интегральной характеристикой целостности организма и его систем. При неблагоприятных условиях усреднённый коэффициент корреляции признаков организма понижается. В частности, эксперименты по изучению дыхания гольяна (*Phoxinus phoxinus*) при разных концентрациях поллютанта (Na_2SO_4) в воде показали, что с повышением концентрации коэффициент корреляции интенсивности обмена с массой тела убывал. Он становился недостоверным при концентрации, предшествующей образованию язв и гибели рыб (Раднаева, Шадрин, неопубл. данные). Подобный подход был развит в работах ряда исследователей и для характеристики экосистем [7, 21]. При изучении сообщества плавучих кладофоровых матов отмечено, что по мере развития деструкционных процессов в мате скоррелированность изменений его интегральных биохимических параметров уменьшалась [9]. Сравнение структур корреляционных матриц или графов, как и показатель средней жёстко-сти/скоррелированности связи, может диагностировать возрастание уровня дестабилизации в системе.

Рассмотрим, какие конкретно параметры и как можно использовать для оценки состояния экосистем [7]. Средняя сила статистической связи между параметрами системы – R (средний показатель коэффициента корреляции) может рассматриваться как показатель жёсткости системы, её организованности. Расчёт жёсткости системы производится следующим образом: рассчитываются попарные коэффициенты корреляции между измеренными в динамике параметрами системы, определяется достоверность этих коэффициентов, создаётся корреляционная матрица, включающая попарные достоверные коэффициенты корреляции, рассчитывается средний модуль коэффициентов корреляции – R . Чем выше значение R , тем больше жёсткость системы, тем меньше

её разбалансированность. На каком-то этапе дестабилизации/разбалансировки системы происходит её переход в новое устойчивое состояние, где формируется качественно новая система связей, жёсткость системы связей восстанавливается, но при качественно другой структуре корреляционного графа. Примером может служить пелагическая система Балтийского моря. После перелома и фактического исчезновения в нём трески, сформировались качественно другая структура корреляционных связей в пелагиали, развитие зоопланктона стало коррелировать не с гидроклиматическими параметрами, а с численностью шпрота [27]. Замечу, что при расчёте жёсткости системы можно использовать как коэффициенты корреляции Пирсона, так и таковые Спирмена [7]. С учётом нелинейности связей в экосистемах, лучше использовать или расчётные параметры, трансформированные для линеаризации связей, если их вид известен, или использовать коэффициенты Спирмена. Р. Мэй [42] предложил оценивать устойчивость систем с использованием следующего критерия

$$R < (SC)^{-1/2}, \quad (1)$$

где S – число элементов в системе (число вершин корреляционного графа); C – связность (число рёбер графа, отнесённое к максимально возможному их числу между S вершинами, равному $S(S-1)/2$).

Г. Е. Михайловский [7], для удобства, трансформировал уравнение (1):

$$R(nC)^{1/2} < 1, \quad (2)$$

где n – число взаимодействующих элементов (вершин корреляционного графа); $C = 2N/n(n-1)$ – связность или относительная насыщенность системы связями – параметр, по которому также можно судить об уровне дестабилизации в системе.

Из неравенства (2) следует, что чем система дальше от граничного условия $R(nC)^{1/2} < 1$, тем она устойчивее, тем дальше от точки опрокидывания. В качестве количественной меры устойчивости (V) предлагается использовать уравнение [7]:

$$V = 1/(nC)^{1/2} - R \quad (3).$$

Применимость данного подхода показана для оценки уровня устойчивости пелагических экосистем Белого и Баренцевого морей [7]. Таким образом, для определения тенденции приближения системы к граничной точке или удаления от неё можно использовать три параметра (R , C , V), вытекающих из анализа корреляционных связей в системе. Какой из них в данном случае более информативен? Достаточно ли использование одного из них или эффективнее одновременное использование всех трех? – это должны показать дальнейшие исследования динамики конкретных популяций и экосистем.

В настоящее время весьма актуальна проблема расселения чужеродных видов в новые местообитания. Успех какого-либо вида-вселенца в завоевании нового местообитания определяется не только его инвазионностью, но и состоянием экосистемного иммунитета – способностью экосистемы противодействовать внедрению в неё чужеродного вида [15]. Дестабилизация экосистемы ведёт к уменьшению её иммунитета [31]. По интенсивности вселений, следовательно, можно судить об уровне дестабилизации экосистемы, близости к точке опрокидывания. Какие же показатели для этого лучше использовать? Вероятно, для этих целей можно взять количественные показатели доли видов-вселенцев в суммарном видовом разнообразии, но для диагностики трендов изменчивости экосистем кумулятивные величины числа видов-вселенцев не эффективны. На определённом этапе с участием видов-вселенцев может сформироваться новая устойчивая структура экосистемы, и при большом количестве видов – вселенцев в экосистеме интенсивность новых инвазий будет снижаться до фонового значения. Необходимо использовать динамические величины, отражающие относительные значения скорости внедрения новых видов, в частности, предлагается следующий показатель:

$$I = 1/N \Delta E / \Delta t, \quad (4)$$

где I – приведённая интенсивность вселений; N – общее количество видов в экосистеме до

начала рассматриваемого периода; ΔE – количество вселившихся видов (не общее количество занесенных!) за промежутки времени Δt . Чем больше (выше какой величины?) значение I , тем ниже экосистемный иммунитет и выше уровень дестабилизации системы. Но как связаны между собою коэффициенты вариации параметров системы и показатели R , S , V и I , следовало бы проследить на конкретном материале.

Все вышеизложенное ведёт к пониманию необходимости пересмотра некоторых устоявшихся «аксиом» гидробиологии/экологии и рассмотрению накопленных данных сквозь призму концепции множествен-

ности устойчивых состояний экосистем. Однако до эффективного использования подходов новой концепции в конкретных исследованиях экологов и менеджменте окружающей среды – ещё долгий и трудный путь, но по нему надо идти. Помня о принципе дополтельности, не следует представлять этот путь в виде единой столбовой дороги, скорее, он будет выглядеть сетью временами расходящихся, а затем сходящихся и пересекающихся троп и тропинок.

Благодарности. Автор выражает искренние благодарности проф. А. В. Гаевской, которая стимулировала написание данной статьи, и О. Ю. Еремину – за постоянную техническую помощь.

1. Винберг Г. Г. Планктонологические и физико-химические исследования Попова пруда // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. – М.: Изд-во Ин-та народн. здравоохран., 1928. – С. 352 – 364.
2. Винберг Г. Г. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии. // Журн. общей биологии. – 1981. – 42: №1. – С. 5 – 18.
3. Винберг Г., Дорфман В., Морозов В. Общая биология. – Под ред. проф. Э.С. Бауэра. – М.: Гос. уч.-пед. издат., 1935. – 524 с.
4. Заварзин Г. А. Недарвиновская область эволюции // Вестн. РАН. – 2000. – 70. – С. 403 – 411.
5. Заварзин Г. А. Становление системы биогеохимических циклов. // Палеонт. журн. – 2003. – 6. – С. 16 – 24.
6. Красилов В. А. Модель биосферных кризисов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. – М.: Палеонтол. ин-т. – 2001. – С. 9 – 16.
7. Михайловский Г.Е. Описание и оценка состояния планктонных сообществ. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
8. Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину. Смена эволюционной модели. – М.: КомКнига, 2005. – 520 с.
9. Празукин А. В., Бобкова А. Н., Евстигнеева И. К. Структура и сезонная динамика фитокомпоненты биокосной системы морского гиперсоленого озера на мысе Херсонес (Крым) // Мор. экол. журн. – 2008. – 7, № 1. – С. 61 – 79.
10. Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере – системологический и семантический анализ // Биосфера. – 2009. <http://www.biosphere21century.ru/articles/150>.
11. Сорохтин О. Г. Жизнь Земли. – М.–Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2007. – 450 с.
12. Стенли Г. Фазовые переходы и критические явления. – М.: Мир, 1973. – 419с.
13. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. – 1959. – № 9. – С. 137 – 141.
14. Хлебович В.В. Дискретные адаптивные нормы: механизмы и роль в эволюции //Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение 1. – 2009. – С. 219 – 231.
15. Шадрин Н. В. Виды-вселенцы в Азовском и Черном морях: причины и последствия // Виды-вселенцы в Европейских морях России – Апатиты, 2000. – С. 76 – 90.
16. Шадрин Н.В. О необходимости нового эволюционного синтеза и участия в нём гидробиологов // Мор. экол. журн. – 2009. – 8, № 2. – С. 80 –90.
17. Шадрин Н. В. Особенности экосистем гиперсоленых озер Крыма и новая экосистемная парадигма // Наук. зап. Тернопільськ. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер: Біол. – 2010. – № 4 (45). – С. 102-106.
18. Шадрин Н. В., Губанова А. Д., Попова Е. В. Долговременные изменения таксоценоза *Acartia* (Copepoda) в Севастопольской бухте // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Акватита, 1999. – С. 159 – 167.
19. Шадрин Н.В., Ковалева Т.М., Акинина И.Б. Суточные ритмы в питании и поведении копепод // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. – Л., 1983. – С. 84 – 89.
20. Шадрин Н. В., Миронов С. С., Веремеева Е. В. Флуктуирующая асимметрия двусторчатых моллюсков песчаной сублиторали у берегов Крыма (Черное море) // Экология моря. – 2005. – Вып. 68. – С. 93 – 98.
21. Шашуловский В. А., Мосияш С. С., Малинина Ю. А. Динамика устойчивости экосистемы Волгоградского водохранилища // Поволжский эколо-

- гический журн. – 2005. – №3. – С. 325 – 335.
22. Andersen T., Jacob Carstensen J., Duarte C.M. Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification // Trends in Ecology and Evolution. – 2009. – **24**, № 1. – P. 49 – 57.
 23. *The Arctic in the Earth System perspective: the role of tipping points*. Abstracts, 26-29 January 2011, Tromso, Norway. http://www.arctic-froiers.com/in-dex.php?option=com_docman&task=doc_download&gid=380&Itemid=306&lang=en.
 24. Boero F. Marine Sciences: from natural history to ecology and back, on Darwin's shoulders // Advances in Oceanography and Limnology. – 2010. – **1**, № 2. – P. 219–233.
 25. Brock W. A., Carpenter S. R. Variance as a leading indicator of regime shift in ecosystem services. Ecology and Society. - 2006. – **11**, 9. URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art9/>
 26. Carney H. J., Havens K. E., Bersier L.-F. Nonlinear scale dependence and spatiotemporal variability in planktonic food webs // Oikos. – 1997. – **79**. – P. 230-240.
 27. Casini M., Hjelm J., Molinero J. - C. Trophic cascades promote threshold-like shifts in pelagic marine ecosystems // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2009. – **106**. – P. 197–202.
 28. Dent C. L., Cumming G. S., Carpenter S. R. Multiple states in river and lake ecosystems // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. – 2002. – **1421**. – P. 635 – 645.
 29. Etter W. Patterns of Diversification and Extinction // Handbook of Paleoanthropology, Part 1. W. Henke, I. Tattersall (Eds.). – Berlin: Springer-Verlag, 2007. – P. 441 – 501.
 30. Ezard T. H. G., Côté S. D., Pelletier F. Eco-evolutionary dynamics: disentangling phenotypic, environmental and population fluctuations // Phil. Trans. R. Soc. B. – 2009. – **364**. – P. 1491 – 1498.
 31. Gomoiu M.-T., Alexandrov B., Zaitsev Y. The Black Sea-a Recipient, Donor and Transit Area for Alien Species // Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management – Dordrecht; Boston; London, 2002. – P. 341 – 350.
 32. Gunderson L. H. Resilience in theory and practice // Review of Ecology and Systematics. – 2000. – **31**. – P. 425 – 439.
 33. Gunderson L., Holling C. S. (Eds.) Panarchy: understanding transformations in human and natural systems. – Washington: Island Press, 2002. – 450 pp.
 34. Hoffman P. F., Schrag D.P. The snowball Earth hypothesis: testing the limits of global change // Terra Nova. – 2002. – **14**, № 3. – P. 129–155.
 35. Holling C. S. Resilience and stability of ecological systems // Annual Review of Ecological Systems. – 1973. – **4**. – P. 1–23.
 36. Holling C. S. Understanding the Complexity of Economic, Ecological, and Social Systems // Ecosystems. – 2001. – **4**. – P. 390–405.
 37. Kirschvink J. L. Late Proterozoic Low-Latitude Global Glaciation: the Snowball Earth / J. W. Schopf, C. Klein (eds.) The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study. – Cambridge Univ. Press, 1992. – P. 51-52.
 38. Kopp R. E., Kirschvink J. L., Hilburn I. A. The Paleoproterozoic snowball Earth: A climate disaster triggered by the evolution of oxygenic photosynthesis // PNAS. – 2005. – **102**, № 32. – P. 11131–11136.
 39. Levin S.A. Fragile dominion: Complexity and the commons. - Massachusetts: Perseus Books Group, 1999. – 250 p.
 40. Lewontin R. C. Meaning of stability // Brookhaven Symposia in Biology. – New York: Brookhaven Laboratory. – 1969. – № 22. – P. 13 – 24.
 41. Loreau M. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory // Phil. Trans. R. Soc. B. – 2010. – **365**. – P. 49–60.
 42. May R.M. Stability and complexity in model ecosystems. – N.Y.: Princeton Univ. Press, 1974. – 236 p.
 43. Mayewskia P.A., Rohlingb E.E., Stager J.C. Holocene climate variability // Quaternary Research. – 2004. - **62**. – P. 243 – 255.
 44. Melbourne BA, Chesson P. Scaling up population dynamics: integrating theory and data // Oecologia. – 2005. – **145**. – P. 179 – 187.
 45. Miles N.L., Verlinde J. Observations of Transient Linear Organization and Nonlinear Scale Interactions in Lake-Effect Clouds. Part II: Nonlinear Scale Interactions // Mon. Wea. Rev. – 2005. – **133**. – P. 692–706.
 46. Neubert M.G., Caswell H. Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations // Ecology. – 1997. – **78**. – P. 653–665.
 47. Peters D.P.C., Havstad K.M. Nonlinear dynamics in arid and semi-arid systems: Interactions among drivers and processes across scales // Journal of Arid Environments. – 2006. – **65**. - P. 196-206.
 48. Peters D. P.C., Roger A. Pielke R.A., Bestelmeyer B.T. Cross-scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events // PNAS. - 2004. – **101**. – P. 15130 – 15135.
 49. Peterson G.D., Allen C.R., Holling C.S. Ecological resilience, biodiversity, and scale // Ecosystems. – 1998. – **1**. – P. 6–18.
 50. Petraitis P. S., Methratta E. T., Rhile E. C. Experimental confirmation of multiple community states in marine ecosystems // Oecologia. – 2009. – **161**, № 1. – P. 139 – 148.
 51. Post D. M., Palkovacs E. P. Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology:

- interactions between the ecological theatre and the evolutionary play // *Phil. Trans. R. Soc. B.* – 2009. – **364**. – P. 1629–1640.
52. *Scheffer M., Bascompte J., Brock W.A.* Early-warning signals for critical transitions // *Nature.* – 2009. – **461**. – P. 53–59.
53. *Scheffer M., Carpenter S., Foley J. A.* Catastrophic shifts in ecosystems // *Nature.* – 2001. – **413**. – P. 501–596.
54. *Schoener T.W.* The Newest Synthesis: Understanding the Interplay of Evolutionary and Ecological Dynamics // *Science.* – 2011. – **331**, № 6016. – P. 426–429.
55. *Small R.J., de Szoeke S.P., Xie S. P.* Air-sea interaction over ocean fronts and eddies // *Dynamics of Atmospheres and Oceans.* – 2008. – **45**. – P. 274–319.
56. *Stegen J.C., Swenson N.G.* Functional trait assembly through ecological and evolutionary time // *Theor. Ecol.* – 2009. – **2**. – P. 239–250.
57. *Suding K. N., Katherine L. Gross K.L., Houseman G.R.* Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology // *TRENDS in Ecology and Evolution.* – 2004. – **19**, № 1. – P. 46–53.
58. *Thompson J. N.* Rapid evolution as an ecological process // *Trends in Ecology & Evolution.* – 1998. – **13**. – P. 329–332.
59. *Uvarov B. P.* Notes on Locusts of Economic Importance, with some new Data on the Periodicity of Locust Invasion // *Bulletin of Entomological Res.* – 1923. – **14**. – P. 31–39.
60. *Walker B., Holling C. S., Carp S.R.* Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems // *Ecol. Soc.* – 2004. – **9**(2): 5. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5>
61. *Williamson P.G.* Palaeontological documentation of speciation in Cenozoic mollusks from Turkana Basin // *Nature.* – 1981. – **293**. – P. 437–443.

Поступила 21 июля 2011 г.
После доработки 15 февраля 2012 г.

Динаміка екосистем і еволюція: множинність стійких станів і точки перекидання / неповернення. Необхідність нового розуміння. М.В. Шадрин. Динаміка екосистем і еволюція характеризуються загальними закономірностями, що диктують необхідність нової парадигми. Основою нової парадигми є концепція множинності стійких станів біологічних систем і стрибкоподібні переходи з одного стану системи в альтернативне. Нині домінує парадигма єдності точки глобальної стійкості біологічної системи і поступові плавні зміни системи в околицях точки стійкості. У парадигмі, що розвивається, і динаміка системи (особина, популяція, співтовариство, екосистема), і її еволюція характеризується двома стадіями - когерентній еволюції / динаміки і некогерентної. Кожна із стадій у свою чергу включає по два етапи. В процесі когерентної еволюції відбувається поступова адаптація системи до середовища, що міняється, у рамках існуючої норми реакції, в процесі некогерентної динаміки відбувається дестабілізація системи і її відносно швидка трансформація в новий стійкий стан. У динаміці / еволюції систем існує точка неповернення (tipping point), після проходження якої система не може повернутися до колишнього стійкого стану і неминуче трансформується в новий стан. У статті розглядаються терміни і положення нової концепції, аналізується три додаткові підходи оцінки близькості стану системи до точки неповернення.

Ключові слова: екосистема, динаміка, еволюція, альтернативні стійкі стани, точки неповернення, дестабілізація, мінливість.

Ecosystem dynamics and evolution: multiplicity of steady states and tipping points. Necessity of new understanding. N.V. Shadrin. The dynamics of ecosystems and evolution are characterized by common general peculiarities, dictating the necessity of new paradigm. Basis of new paradigm are conception of multiplicity of the stable states of the biological systems and saltatory transitions from one steady state of the system in alternative one. Current paradigm is based on unicity of point of global stability of the biological systems and prevailing of smooth changes of the system in a neighborhood of point of stability. In the emerging paradigm dynamics of systems (individual, population, community, ecosystem), and its evolution is characterized by two stages - the coherent evolution / dynamics and incoherent. Each of the stages in turn includes two stages. During coherent stage a system realizes a smooth adaptation to the changing environment within the existing norms of reaction; during incoherent stage – there are destabilization of system and its transformation in new state. In dynamics / the evolution of systems there are tipping points, after the passage of which the system can not return to the previous stable state and will inevitably be transformed into a new state. The article deals with the terms and provisions of the new concept; we consider three complementary approaches estimate the proximity of the system to the tipping point.

Key words: ecosystem dynamics, evolution, alternative steady states, tipping points of no return, destabilization, variability.