



УДК 574.5

В. Е. Заика, чл.-корр. НАН Украины, вед. научн. сотр.

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

УСТОЙЧИВОСТЬ ЭКОСИСТЕМ

В аналитическом обзоре обсуждаются вопросы смены аспектов и подходов к проблеме устойчивости экосистем и сообществ за последние десятилетия. Рассмотрены вопросы определения устойчивости, аспекты и показатели устойчивости, различия в подходах к сообществам и экосистемам, связь устойчивости со структурой системы, практическая сторона экологической устойчивости.

Ключевые слова: устойчивость сообществ и экосистем.

Два десятилетия назад российские исследователи [11] отмечали, что термин «устойчивость» пока не имеет устойчивого определения. С тех пор мало что изменилось. На практике экологи устойчивыми считают сообщества и экосистемы, сохраняющие свои особенности в течение длительного времени. В качестве примера называют биомы – крупные региональные биогеоценозы, прошедшие соответствующее своей климатической зоне сукцессионное развитие и находящиеся в состоянии зонального климакса. Сходные типы зональных систем есть и в море, их границы связаны с различиями в количестве и качестве проникающего света, в подвижности воды, характере грунта, солёности. Впрочем, обычно их биомами не называют [6, 9], но в любом случае морские зональные сообщества, находящиеся в стационарном состоянии, сходны с наземными биомами по устойчивости.

Разработкой проблемы устойчивости изучаемых систем экологи занимаются давно. Этой теме ещё 20 – 30 лет назад посвящены большие разделы, даже книги [1, 3, 10, 11]. Приведём три характерных цитаты: «Проблема стабильности и устойчивости экосистем и входящих в их состав организмов – одна из важнейших в современной экологии» [1, с. 98].

© В. Е. Заика, 2007

«Интуитивно ясно, что биогеоценоз, экосистема, биологическое сообщество, существующее в более или менее неизменном виде достаточно длительное время, обладает некоторой внутренней способностью противостоять возмущающим факторам, которые в избытке предоставляет внешняя среда. Эту способность экологической системы обычно называют «устойчивостью» или «стабильностью». Естественно возникает проблема формализации термина «устойчивость», но эта проблема очень трудна и далека от завершения» [11, с. 9]. Состояние знаний той поры подытоживает [10, с. 394]: «Экологи удивительно невежественны во всём, что касается устойчивости природных систем».

С течением времени от абстрактного обсуждения «устойчивости по Ляпунову» экологи, вслед за политиками, стали исходить из практических конечных целей. Одной из самых неотложных задач политики признают устойчивое развитие общества: поддержание экономического роста общества на экологически устойчивой основе, не создавая при этом чрезмерной нагрузки на региональные экосистемы, не подрубая их экологическую устойчивость [7].

Несколько утрируя, приведём такое пояснение: если исходно русскоязычные авторы под устойчивостью имели в виду английское

слово *stability*, то теперь стали все больше склоняться к слову *sustainability* [12].

Для разъяснения смысла термина устойчивость стали ссылаться на динамическое равновесие и гомеостаз экосистемы [8, 13]. Сразу поясним, что гомеостаз – это относительное, динамическое постоянство состава и свойств, функций организма. Гомеостаз подразумевает компенсаторные изменения в видовых популяциях в ответ на флуктуации среды. Это понятие ввел В. Кэннон в 1932 г., его стали широко применять физиологи, но оно нашло применение и в экологии, и в общей теории систем [13, 15, 16].

Детализация исследований все убедительней показывала, что устойчивость и зрелость сообществ и экосистем относительны. Если принять во внимание не только биомы, но все типы экосистем и сообществ (большие и малые, простые и сложные по структуре), то обнаружится, что многие такие системы находятся в неустойчивом, переходном состоянии. Исходя из теории зрелости систем, их иногда называют стадиями сукцессии. Считают, что в ходе сукцессии повышается устойчивость сообщества, усиливается его контроль и защита от физической среды, его гомеостаз.

Помимо эволюционных сукцессий (в геологическом масштабе времени), бывают сукцессии циклические (последствия таких катастроф, как пожары на суше). На Чёрном и Азовском морях мы, например, исследовали необычные сукцессии, связанные с попаданием в местную экосистему планктонных, бентосных и нектонных вселенцев (некоторые исследованные случаи вселения носили для сообщества катастрофический характер).

Следует учитывать, что каждое повторение катастрофы означает возврат системы в состояние изменчивости, неустойчивости, и начинается процесс достижения зрелости в новых условиях. Сельскохозяйственная, фермерская деятельность человека постоянно поддерживает экосистемы обширных пространств

(как территорий, так и акваторий) на незрелых и неустойчивых стадиях.

Исследования показали также, что устойчивость экосистем вообще относительна во времени, и об устойчивом состоянии системы следует говорить лишь с учетом характерного для каждой масштаба времени. Разработана соответствующая концепция [11]: в любой экосистеме существует иерархия характерных времен. Время существования всей системы совпадает со временем жизни трофического уровня (или вида), имеющего наибольшее характерное время. Вполне может оказаться, что вся система не обладает устойчивостью, но отдельные блоки или уровни устойчивы (в «своём» времени). Отсюда концепция иерархической устойчивости: неустойчивость отдельного блока стабилизируется блоком, расположенным иерархически выше.

Обычно используется естественная иерархия характерных времён. Она порождает иерархию структурную, в которой поведение высшего блока определяет общее поведение низших. Считают при этом, что поведение высшего блока определяется внешними для системы факторами [11].

Это перекликается с тезисом о том, что не существует устойчивости экосистем абсолютной. Этот параметр зависит от исследуемого компонента и характера нарушения [3]. В той же книге целая глава посвящена обсуждению связи между устойчивостью сообществ и их структурой. Причём, устойчивость сообщества характеризуется как мера его чувствительности к нарушениям, способность противостоять им. Её аспекты – упругость и сопротивление сообщества. Авторы различают хрупкие и динамически прочные сообщества, локальную и общую устойчивость [3]. Встречаются также утверждения [13], что из таких свойств экосистем, как видовое богатство, общая численность, биомасса, и траты энергии, наиболее вариабелен видовой состав.

Изложенное показывает, что имеющие

ся в литературе высказывания об устойчивости экосистем и сообществ многоплановы и не во всём согласуются между собой. Поэтому сравнение сообществ и экосистем по степени устойчивости – непростая задача.

Для завершения вводной части осталось дать некоторые пояснения и рабочие определения, которых будем придерживаться далее. Во-первых, не следует забывать, что сообщество и экосистема – разные типы систем, и потому описание и анализ их устойчивости будет иметь различия. Это приходится учитывать при формулировке определений, критериев и т. д. Универсальные определения не всегда практичны, и приходится вводить поправки и оговорки, с учётом типа обсуждаемой системы. Во-вторых, часто не хватает критериев перехода количественных изменений в качественные в изучаемой системе. Считать ли систему сохранившей свою структуру и свойства при изменении числа видов, при изменении числа трофических уровней? Как выбрать показатели для сравнения устойчивости разнотипных сообществ (например, полночленного биоценоза и «зависимого сообщества» [4])?

Применительно к сложным сообществам (биоценозам) будем исходить из следующего рабочего определения устойчивости: это способность сохранения структурного и функционального типа сообщества – его экологического разнообразия, включая стабильность числа трофического уровней, поддержания обычного таксономического разнообразия и сохранения схем потоков энергии. Примем, что все однотипные сообщества различаются по текущему состоянию (стадии «зрелости», гомеостаза) и по степени устойчивости к отдельным типам нарушений, по скорости восстановления после них. Мерой устойчивости сообществ примем скорость и полноту восстановления после определённых типов нарушений (быстроту возвращения в исходное состояние называют «упругостью» [3]).

Известно, что и наземные биомы, и водные биоценозы принято называть по доминирующим

формам растительности или видам животных, обычно имеющим крупные индивидуальные размеры, играющим заметную эдификаторную роль и влияющим на ландшафтные признаки. Учитывая это, при оценке устойчивости систем особое внимание будем уделять сохранению состава и структуры звена макроформ растений и животных.

Аспекты устойчивости. Сложность анализа устойчивости определяется многоплановостью этого понятия и выражается в многообразии его определений. Исследователи включают в определение те аспекты устойчивости, которые считают основными. В частности, одним из них считают упругость системы. В качестве меры упругости сообщества принимают быстроту возвращения к исходному состоянию после нарушения. Другим аспектом считают сопротивление – показатель способности избегать изменений [3].

У математиков свои подходы, с их точки зрения важен динамический аспект поведения сообществ. Устойчивость сообщества интерпретируется ими как некоторые специальные свойства особых, «равновесных» решений системы уравнений относительно функций, аппроксимирующих численность видов [11].

Дополнительная сложность связана с тем, что экологии стали уделять много внимания разные отрасли науки и всё общество. При этом добавляется число подходов к устойчивости. Исходя из стремления противодействовать растущему воздействию человека на окружающие экосистемы, в некоторых документах ООН предложено такое определение: экологическая устойчивость – это мера определения общей нагрузки, создаваемой обществом на потенциальную ёмкость собственной окружающей среды.

Различия в подходах к устойчивости сообществ и экосистем. В учебнике по экологии [3, с. 349 – 350] сравнивается устойчивость сообществ в условиях колебаний притока энергии и биогенных элементов, по публикации [14]. При этом называют такие системы, -

как тундра, тропический лес, ручей, пруд, – типичные экосистемы. Но очевидно, что обсуждаются именно сообщества. Иными словами, названия типов экосистем здесь просто перенесены на соответствующие сообщества. Поскольку границы этих сообществ и экосистем совпадают, в данном контексте подмена допустима. Но в общем случае устойчивость экосистем имеет несколько иное содержание, чем устойчивость сообщества.

Скажем, экосистема «море» включает в себя котловину, специфическую по географическому положению, форме, числу и мощности притоков и т. д. Если обсуждается устойчивость экосистемы моря, то проводить границы абиотической среды (особенно погодно-климатических явлений) не очень просто, да часто и не требуется. Иногда трудно выделить внутренние флуктуации физической среды в экосистеме, отличить их от внешних воздействий. Более чётко выглядят обычно границы сообществ. По крайней мере, внешние биологические влияния (в виде вселенцев) часто выясняются быстро и чётко.

На примере Чёрного моря известно, что данную котловину некогда занимал почти пресный водоём с соответствующей биотой. Хотя климатическая зона и котловина остались прежними, изменение химического состава вод заставляет говорить о смене не только сообществ моря, но и всей экосистемы.

В перечне тропический лес, ручей, пруд, море все экосистемы воспринимаются условно равномерно распределёнными в своих границах. Но фактически во многих случаях приходится иметь дело с «пространственно распределёнными экосистемами» [11], где однородность пространства резко нарушена по вертикали или горизонтали. Так, в море квазипостоянные градиенты количества света и биогенов определяют условия жизни на разных глубинах водоёма, а неоднородность распределения пищевого ресурса вызывает горизонтальную мозаичность сообществ.

Итак, внутри крупной экосистемы всегда существует неоднородность сообщества, обусловленная неоднородностью среды. Можно трактовать эти части как отдельные экосистемы меньшего ранга, но можно считать сообщество единым, и тогда говорить, как [11], о достижении сообществом пространственной устойчивости. Решение часто зависит от внимания исследователя к деталям строения биотопа и от наличия сведений о физико-химических параметрах среды. Различия между устойчивостью сообществ и экосистем, пожалуй, наиболее отчётливо проявляются при анализе причин нарушений. По отношению к сообществу они почти всегда являются внешними, но по отношению к экосистеме всё обстоит менее просто из-за размытости границ экосистемы (например, погодно-климатических границ).

Определённый интерес вызывает сравнение сообществ, находящихся в стабильной и изменчивой среде (среде с менее предсказуемым поведением) [3], иначе говоря, однотипных сообществ, но в составе разнотипных экосистем.

В дальнейшем изложении нами будут упоминаться как экосистемы, так и сообщества, но следует подчеркнуть, что основное внимание будет уделено сообществам.

Показатели устойчивости. Для сопоставления устойчивости различных систем следует определить, какими признаками для этой цели пользоваться. Обычно применяется подход, который в учебнике экологии [3] называют демографическим. Поясним, что в сообществе, в отличие от популяции, к демографии относят его видовой состав и соотношение обилия видов. Математики предлагают рассматривать достаточно большие по численности сообщества, которые описываются математическими ожиданиями (средними) численности групп [3].

Но при этом можно основываться не только на численности. Используются также такие показатели как биомасса, продукция. Кроме того, иногда используют величины содержания кальция [3]. А. Ф.Алимов [1] в качес-

тве меры устойчивости сообществ использует изменчивость биомассы в течение года, а именно, отношение минимальной биомассы к максимальной. Это согласуется с его определением устойчивости (отклонение характеристик системы от среднего уровня). Но использование только изменений тотальной биомассы в случае сложного, многоуровневого сообщества излишне упрощает подход, так как многие важные черты строения системы остаются в тени. В связи с этим нам кажется предпочтительным учитывать все изменения структуры сообщества, включая и число трофических звеньев. Этот подход, который можно назвать структурным, был использован в нашем определении, которым завершается вводный раздел.

Характерно, что А. Ф. Алимов, в дополнение к предложенному им отношению биомасс, привлекает также структурные показатели и разъясняет, что упрощение структуры – это уменьшение числа видов, сокращение трофических связей, упрощение системы потоков энергии, вещества и информации, т. е. уменьшение разнообразия системы. Доминирование переходит к видам с широкими экологическими спектрами [2].

Связь устойчивости сообщества с его структурой. Обширный обзор имеющихся работ показал, что зависимость между сложностью сообщества и его устойчивостью остаётся неясной [3]. Установлено также, что в рамках математических моделей бесполезно искать однозначную связь между сложностью и устойчивостью, поскольку последняя в конкретных ситуациях определяется особенностями рассматриваемых структур и спецификой математических постановок задач [11].

Хотя долго бытовало убеждение, что сложность обеспечивает устойчивость, теперь, сопоставив все данные, приходят к осторожному заключению, что устойчивость, скорее, возрастает по мере уменьшения сложности [3].

К этому выводу присоединяется и А. Ф. Алимов: «Упрощение структуры сообщества

или экосистем сопровождается возрастанием variability биомассы, которую можно рассматривать как показатель устойчивости экосистем» [2, с. 993]. Variability можно оценить отношением минимальной за год биомассы к максимальной величине за тот же период. Чем больше variability, тем устойчивее система. Variability динамики биомассы возрастает по мере упрощения структуры экосистемы [2]. В этом выражается связь устойчивости экосистем с их разнообразием. Эволюционно старые экосистемы более устойчивы к внешним воздействиям. Для них характерно меньшее видовое разнообразие, преобладание эврибионтных видов и процессов продуцирования [2]. При таком подходе получается, что чем сильнее нарушена система, чем больше в ней r -стратегов, тем она устойчивее.

Практические вопросы экологической устойчивости. Теория устойчивости сообществ и экосистем интересует нас для выявления их типов и реакций на разнообразные нарушения, с целью выработки адекватных предохранительных мер, учитывающих своеобразие системы. Нас интересуют не только ранжировка и построение рядов систем разной устойчивости, но и выбор способов поддержания и восстановления конкретных систем, находящихся в критическом состоянии.

Похожим образом сформулирована американская программа исследования Больших морских экосистем (LME). Появились понятия, дополняющие устойчивость экосистем, такие как жизнеспособность и живучесть экосистемы. Жизнеспособность – степень способности экосистемы сохраняться или адаптироваться к изменяющимся условиям среды без деградации образующих её компонентов. Живучесть экосистемы – способность выдерживать резкие колебания среды, возникающие в результате антропогенной нагрузки.

Все эти дополнения связаны, главным образом, с растущим антропогенным прессом на природные экосистемы и входят в словарь

сторонников теории устойчивого развития общества, Хартии земли. При этом важно использовать то, что мы назвали структурным подходом к оценке устойчивости экосистем. Это должно способствовать сохранению полной структуры сообщества, что позволит ей нормально самовоспроизводиться. Естественно, большое внимание уделяется ресурсной составляющей, как и природоохранной.

В связи с ростом антропогенной нагрузки на природные экосистемы большое пространство в экологической литературе получили связанный с проблемой устойчивости экосистем термин ёмкость среды, о котором

уже приходилось писать [5], а также производные понятия – буферная, ассимиляционная, поддерживающая ёмкость среды.

В пространственно обширных экосистемах, например, в море, возникает много практических задач, таких как выбор горячих и ключевых точек. Это заставляет сравнивать устойчивость разных участков акватории. Здесь может быть полезно представление о «пространственно распределённых системах», которое уже упоминалось.

1. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 152 с.
2. Алимов А. Ф. Роль биологического разнообразия в экосистемах // Вестник РАН. – 2006. – 76, 11. – С. 989 – 994.
3. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд. Экология. – М.: Мир, 1989. – 2. – 477 с.
4. Заика В. Е. Объекты исследования и границы применимости некоторых концепций в синэкологии / Структура и динамика водных сообществ и популяций. – К.: Наука, 1967. – С. 5 – 15.
5. Заика В. Е. Ёмкость среды – содержание понятия и его применение в экологии // Экология моря. – 1981. – Вып. 7. – С. 3 – 9.
6. Заика В. Е. О биомах гидросферы. // Морск. экол. журн. – 2006. – 5, 4. – С. 100 – 101.
7. Касимов Н. С., Мазуров Ю. Л., Тихунов В. С. Концепция устойчивого развития: восприятие в России. // Вестник РАН. – 2004. – 74, 1. – С. 28 – 36.
8. Одум Е. Основы экологии. – М.: Мир, 1975 – 740 с
9. Протасов А. А. Биомы в гидросфере. // Морск. экол. журн. – 2006. – 5, 3. – С. 31 – 44.
10. Риклефс Р. Основы общей экологии. – М.: Мир, 1979. – 424 с.
11. Свиричев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. – М.: Главная ред. физ.-мат. литературы, 1978. – 352 с.
12. Ludwig D., Walker B., Holling C.S. Sustainability, stability, and resilience // Conservation Ecology. – 2006. – 1, 1. – P. 7 (www.consecol.org/vol1/iss1/art7/).
13. Morgan Ernest S.K., Brown J.H. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability // Ecology. – 2001. – 82, 8. – P. 2118 – 2132.
14. O'Neill R.V. Ecosystem persistence and heterotrophic regulation // Ecology. – 1976. – 57. – P. 1244 – 1253.
15. Trojan P. Ecosystem homeostasis. – W. Junk Publ. Boston, USA, 1984. – 132 p.
16. Winston D., Maimes S. Adaptogens: herbs for strength, stamina, and stress relief. – London: Healing Art Press, 2007. – 120 p.

Поступила 12 июня 2007 г.

Стійкість екосистем. В. Є. Заїка. У аналітичному огляді обговорюються питання зміни аспектів та підходів до проблеми стійкості екосистем та угруповань за останні десятиліття. Розглянуто питання: визначення стійкості, аспекти та показники стійкості, зв'язок стійкості зі структурою екосистем, практичний бік екологічної стійкості.

Ключові слова: стійкість угруповань та екосистем

The ecosystems stability. V. E. Zaika. The problems of ecosystem and community stability are discussed in the analytical review. The following problems have been considered: definitions of stability, aspects and indices of stability, differences in approaches to the communities and ecosystems, connection of stability with the system structure, practical side of the ecological stability.

Key words: stability of communities and ecosystems