

УДК 574

А. Ф. Алимов

### СТАБИЛЬНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Под устойчивостью сообщества или экосистемы предлагается понимать отклонение их характеристик от некоего среднего уровня, свойственного конкретной системе как исторически сложившейся при определенных условиях. В качестве меры устойчивости системы можно использовать вариабельность динамики биомассы, представляющую собой отношение минимальной за вегетационный сезон (год или многолетний период) биомассы к максимальной.

В конкретных условиях среды со свойственной им сезонной изменчивостью, определяющейся географическим положением, складываются экосистемы определенной структуры. Средние за год или вегетационный сезон значения структурных и функциональных характеристик этих систем остаются неизменными в течение продолжительного времени. Это свидетельствует о стабильности экосистемы в конкретных условиях. Экосистема может оставаться стабильной до тех пор, пока воздействия отдельных факторов среды находятся в пределах, к которым она исторически адаптирована. При изменении качества внешних факторов или силе их воздействия, превышающей адаптационные возможности организмов, например, при загрязнении или других антропогенных нагрузках, к которым данная система не адаптирована, ее структура и функционирование изменятся и система перейдет в другое состояние с новыми значениями структурных и функциональных характеристик. Она будет оставаться стабильной до тех пор, пока будут воздействовать данные факторы.

По отношению к воздействию, например, антропогенных факторов введем представление о выносливости системы, под которой будем понимать способность системы противостоять изменениям внешних условий.

Нет основания говорить о стабильных и нестабильных экосистемах. Экосистема находится в стабильном состоянии пока на нее с постоянной силой воздействуют конкретные факторы среды. Она характеризуется структурными и функциональными характеристиками, устойчивостью.

*Ключевые слова:* стабильность, устойчивость, экосистема, евтрофикация.

В литературе накопилось большое количество различных, часто противоречивых представлений о стабильности и устойчивости экосистем. Например, считается, что длительное время могут существовать лишь устойчивые экосистемы, а пределы их устойчивости определяются максимальными нагрузками, которые они могут выдержать, не нарушаясь. Одни авторы рассматривают стабильность и устойчивость как синонимы [8], другие с их помощью описывают разные состояния экосистем. Рассмотрим некоторые

© А. Ф. Алимов, 2017

наиболее часто встречающиеся представления об этих важнейших свойствах биологических систем.

*Стабильность* экосистем во времени поддерживается внутривидовыми [17] и, возможно, межвидовыми взаимодействиями, в то время как межвидовые взаимодействия приводят к дестабилизации [20]. Стабильность часто связывают со сложностью: более сложные организованные системы более стабильны [18]. Если сложность структуры сообществ оценивать их разнообразием, то можно сказать, что более разнообразные системы более стабильны и, по-видимому, в большей степени контролируются биотическими факторами. Под влиянием загрязнения и евтрофирования водоемов разнообразие и стабильность систем уменьшаются.

Стабильность экосистем может быть *кратковременной (сукцессионной)* и *долговременной (эволюционной)*. При этом в соответствии с гипотезой эволюционного времени следует ожидать прямую связь между разнообразием экосистем и их конкретным возрастом [19].

Другое понимание стабильности экосистем — их способность сохраняться неизменными несмотря на воздействие нарушающих факторов.

При обсуждении стабильности экосистем необходимо принимать во внимание связи между их структурными и функциональными характеристиками. Структура экосистем, не подверженных антропогенным воздействиям, меняется во времени в зависимости от изменений внешних и внутренних факторов. Это эволюционные процессы. Так, в эволюции озер происходят постепенные изменения структуры и функционирования их экосистем. Аналогичным образом структурные изменения и связанные с ними изменения функциональные происходят в результате антропогенных воздействий, например при евтрофировании, загрязнении, ацидификации. В этих случаях изменения структурных и функциональных характеристик протекают с большими скоростями. Связи структурных, функциональных характеристик и временного фактора должны учитываться при понимании стабильности как обобщенного свойства живой системы, которое характеризует ее нормальное развитие по генетической программе.

*Устойчивость* чаще всего связывают со способностью систем выдерживать изменения, вызванные влиянием извне, и возвращаться в исходное состояние [8, 9, 17], сохраняя свою структуру и функциональные особенности, или «лицо», зависящее от предыстории системы [12]. Некоторые авторы рассматривают устойчивость как способность сообществ к саморегуляции, основанную на возможности адаптироваться к изменениям внешних условий [14], и как меру их чувствительности к нарушениям при сохранении особенностей во времени [5]. При этом различают *упругую устойчивость* — меру скорости возврата системы в исходное состояние, и *устойчивость сопротивления* — способность системы избегать изменений.

Каждая экосистема и входящие в нее сообщества адаптированы к сезонным и годовым изменениям факторов внешней среды. Это выражается в флуктуациях значений их структурных и функциональных характеристик,

таких, как видовой состав, разнообразие, биомасса, численность, продукция, траты на обмен относительно их некоторых средних значений за эти периоды. Поэтому сообщества бентосных или планктонных организмов в разных по типу и географическому положению водоемах или водотоках обычно характеризуются средними за год или вегетационный сезон значениями биомассы и численности. Сохранение среднего уровня видového состава и разнообразия отражает стабильность экосистемы во времени.

Многие исследователи рассматривают устойчивость экосистем и сообществ как их способность возвращаться в исходное состояние после воздействий. При этом часто проводится аналогия с устойчивостью шарика, выведенного из равновесного состояния и возвращающегося в исходную точку, хотя такое представление не подходит к экосистемам и сообществам. Системы последних изменяют структуру под влиянием факторов среды, в том числе и антропогенных, и после прекращения воздействия не могут вернуться к первоначальной структуре уже потому, что часть видов в результате таких воздействий может быть просто уничтожена. В отличие от физических тел, структура которых при выведении из состояния равновесия не меняется (если не произошло полного разрушения объекта), структура экосистем и сообществ, а значит и их функционирование изменяется под влиянием меняющихся факторов среды, когда сила воздействий превышает их адаптационные возможности. Таким образом, нельзя рассматривать устойчивость экосистем с позиций оценки устойчивости систем механических. Для популяций и, как можно предположить, для экосистем характерно не одно, а несколько состояний равновесия, и после стрессовых воздействий они часто возвращаются не в состояние равновесия, из которого были выведены, а в другое.

Флуктуации структурных и функциональных характеристик экосистем или сообществ организмов в течение года или вегетационного сезона относительно их средних значений отражают устойчивость системы. Таким образом, устойчивость может быть охарактеризована размахом колебаний ее качественных и количественных показателей в течение года или вегетационного сезона. Чем больше размах, тем система менее устойчива и наоборот.

Под устойчивостью сообщества или экосистемы предлагается понимать отклонение их характеристик от некоего среднего уровня, свойственного конкретной системе как исторически сложившейся при определенных условиях. В качестве меры устойчивости системы можно рассматривать вариабельность динамики биомассы ( $S_t$ ), представляющую собой отношение минимальной за вегетационный сезон (год или многолетний период) биомассы ( $B_{min}$ ) к максимальной ( $B_{max}$ ). Этот показатель значим уже потому, что с биомассой связаны все функциональные и некоторые структурные характеристики экосистем и сообществ организмов.

По мере упрощения структуры сообществ и экосистем возрастает амплитуда сезонных колебаний их функциональных характеристик, в том числе  $S_t$ . Наиболее устойчивы сообщества и экосистемы с более высоким разнооб-

разием, в которых доминируют стенобионтные виды (рис. 1—3), что может быть описано уравнениями:

$$S_t = 0,055e^{0,468H}, R^2 = 0,8,$$

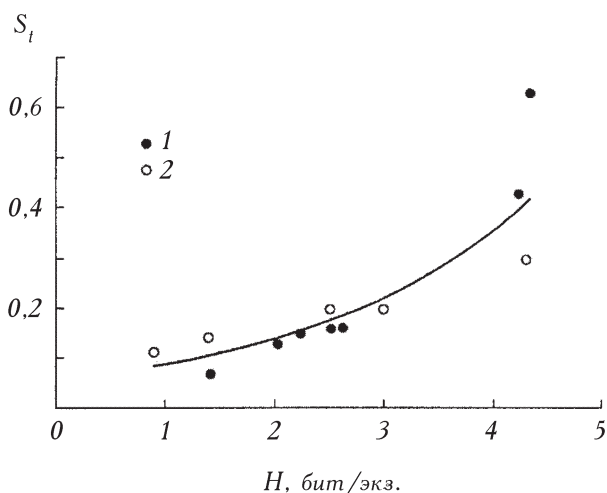
$$H = 3,04(cm/эв)^{0,329}, R^2 = 0,6,$$

где  $H$  — индекс Шеннона;  $S_t$  — вариабельность динамики биомассы;  $cm/эв$  — соотношение количества стено- и эврибионтных видов.

Устойчивость сообществ и экосистем находится в прямой зависимости от прозрачности воды в водоемах (см. рис. 2), которая в большинстве случаев определяется биомассой водорослей, определяющей первичную продукцию экосистемы. Это имеет принципиальное значение, так как первичная продукция планктона находится в обратной зависимости от прозрачности воды. Таким образом, при увеличении продуктивности или степени евтрофирования водоемов или водотоков снижается устойчивость экосистем и их составляющих.

Устойчивость сообществ гидробионтов и водных экосистем также меняется при изменении степени их эксплуатации. Так, увеличение пресса рыб в озерах-питомниках приводило к снижению устойчивости планктонных и бентосных сообществ (табл. 1).

В оз. Б. Окуенок подращивались карпы (преимущественно) и пелядь, оз. Щучье использовалось как маточный водоем для подращивания пеляди. Такие различия в использовании озер отразились на устойчивости экосистем озер и, особенно, сообществ гидробионтов (см. табл. 1). Манипуляции с озерными экосистемами показали, что изменения структуры сообществ рыб приводят к таким же изменениям первичной продукции, которые вы-



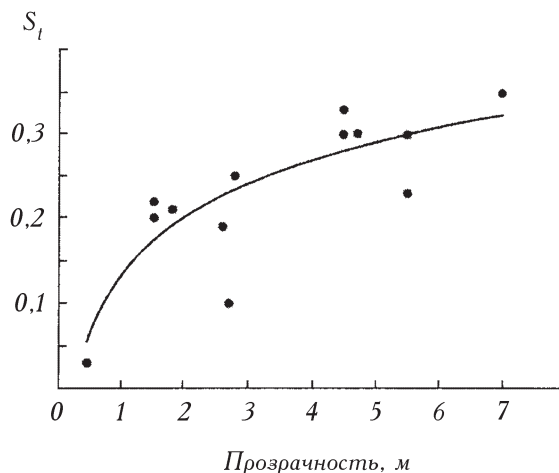
1. Зависимость вариабельности динамики биомассы ( $S_t$ ) от значения индекса Шеннона ( $H$ ) в сообществах бентоса (1) и зоопланктона (2) в зал. Большое Онего Онежского озера и в р. Изжоре.

зываются и физико-химическими факторами. Исследование детерминистских моделей озерных экосистем показало, что вариабельность численности и биомассы хищных рыб как верхнего звена трофической цепи, каскадируемая на нижние уровни, может вызывать повышенную вариабельность первичной продукции, которая не может быть объяснена лишь воздействием физических и химических факторов, а в большой степени зависит от конфигу-

рации и динамики пищевых цепей [16]. При этом важно, что внутригодовые флуктуации первичной продукции возрастали при увеличении вариабельности плотности населения рыб.

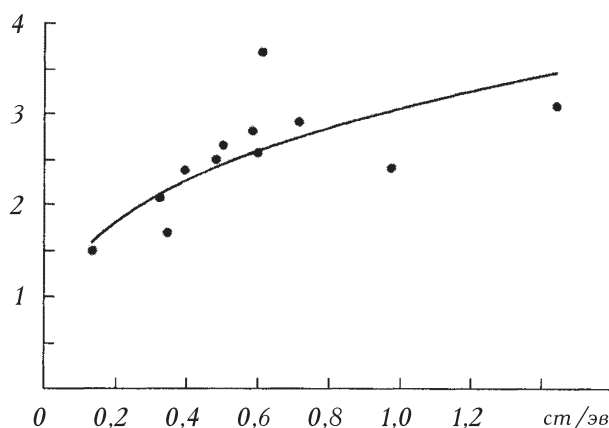
Возрастание биогенной нагрузки на водоем приводит к его евтрофированию, с которым связано увеличение общей концентрации органических веществ (взвешенных и растворенных), возрастание размаха колебаний соотношения растворенной и взвешенной форм органического фосфора, усиление роли бактерий в деструкции органического вещества, снижение удельной эффективности биотического круговорота органических веществ, а также увеличение размаха колебаний их концентраций [13]. Последнее говорит о том, что евтрофирование приводит к снижению устойчивости экосистемы водоема. В ряду озер с повышающейся трофностью устойчивость снижается. Например, в системе Белорусских озер Нарочь — Мястро — Баторино [15] годовые значения  $S_t$  для фитопланктона с 1968 по 1980 гг. в среднем за период составляли соответственно 0,25, 0,1 и 0,08. При этом амплитуда их межгодовых колебаний возрастала в том же направлении.

Потоки вещества в экосистемах неотделимы от потоков энергии и информации. Понятно, что реальные экосистемы не могут иметь безотходные, предельно замкнутые циклы — часть биогенов постоянно теряется и выходит из круговорота. В то же время



2. Зависимость вариабельности биомассы ( $S_t$ ) от прозрачности воды в сообществах бентоса в озерах и водохранилищах.

$H$ , бит/экз.



3. Зависимость индекса Шеннона ( $H$ ) от соотношения количества стено- и эврибионтных видов (ст/эв) в сообществах бентоса в реках Тюп и Ижоре и в зал. Большое Онего Онежского озера.

**1. Устойчивость ( $S_t = B_{min}/B_{max}$ ) разных сообществ в озерах-рыбопитомниках при разной плотности посадки рыб**

Озера, годы	Плотность рыб, $\times 10^3$ экз/га	Фитопланктон	Коловратки	Планктон, ракообразные	Макробентос	Мейобентос	Вся экосистема
Б. Окуненок							
1986	31,5	0,01	0,21	0,052	0,005	0,11	0,26
1987	14,5	0,022	0,13	0,30	0,055	0,09	0,20
1988	10,0	0,071	0,04	0,35	0,27	0,38	0,35
Щучье							
1981	20	0,14	0,051	0,062	0,34	—	—
1982	62	0,06	0,008	0,044	0,62	—	—

Примечание. «—» — нет данных.

некоторые организмы (особенно микроорганизмы) способны пополнять запасы минералов путем разложения различных веществ, в том числе и материнских пород. Эти качества делают экосистемы удивительно стабильными во времени. Способность экосистемы сохранять характерные свойства обусловлена присутствием в ней биотической составляющей, вступающей в сложные связи с абиотической, трансформируя ее и оказывая на нее влияние таким образом, чтобы компенсировать возможные возмущения. Эта стабильность проявляется, в первую очередь, в постоянстве видового состава и структуры сообществ и экосистем. Так, например, в наименее продуктивном в системе Нарочанских озер — оз. Нарочь индекс Шеннона, рассчитанный по [7] в период с 1955 по 1970 год закономерно менялся от 2,81 до 3,81 бит/экз., составляя в среднем 3,44. В наиболее продуктивном оз. Баторино этот индекс в течение того же периода времени менялся от 2,55 до 3,45, в среднем 3,08 бит/экз.

Результаты многолетних исследований сообществ зоопланктона в различных озерах [3, 4] показали, что при естественном развитии отмечается поразительная стабильность их видового состава, который может сохраняться в водоемах десятилетиями и даже столетиями. Биологическое разнообразие стабилизирует процессы в сообществе и экосистеме. Существенно, что так же мало меняется и устойчивость в сообществах гидробионтов в малопродуктивных озерах по сравнению с более продуктивными. В сообществах фитопланктона оз. Нарочь значения  $S_t$  в 1968—1970 гг., так же как и в 1976—1980 гг., составляли 0,25, зоопланктона в период 1955—1958 гг. — 0,18, в 1959—1971 гг. — 0,22 и в 1976—1979 гг. — 0,2.

По мере евтрофирования озер постепенно происходят структурные изменения, которые выражаются не столько в смене видового состава, сколько в замене доминирующих видов и росте их численности. В процессе эволюции озер происходят постепенные изменения структуры и функционирования их экосистем. Аналогичным образом изменения наблюдаются при антропогенном евтрофировании или загрязнении. В этом случае процессы

структурных и функциональных перестроек протекают с большими скоростями.

В конкретных условиях среды со свойственной им сезонной изменчивостью, определяющейся географическим положением, складываются экосистемы определенной структуры. Средние за год или вегетационный сезон значения структурных и функциональных характеристик этих систем остаются неизменными в течение продолжительного времени. Это свидетельствует о стабильности экосистемы в конкретных условиях. Именно так следует рассматривать и оценивать стабильность экосистем и сообществ, входящих в них. Экосистема может оставаться стабильной до тех пор, пока воздействия отдельных факторов находятся в пределах, к которым она исторически адаптирована. При изменении качества внешних факторов или силе их воздействия, превышающей адаптационные возможности организмов, например, при загрязнении или других антропогенных нагрузках, к которым данная система не адаптирована, ее структура и функционирование изменятся и система перейдет в другое состояние с новыми значениями характеристик. Она будет оставаться стабильной до тех пор, пока данные факторы будут действовать.

Для оценки возможных изменений в сообществах гидробионтов и водных экосистем под влиянием факторов среды, включая антропогенные, можно использовать первую производную функции, описывающую связь между степенью сложности системы и конкретным фактором среды или *эффективность воздействия фактора*. По отношению, например, к воздействию антропогенных факторов введем представление о *выносливости* системы, под которой будем понимать ее способность противостоять изменениям внешних условий. В качестве меры выносливости в первом приближении используем первую производную уравнения эффективности воздействия фактора.

В качестве примера рассмотрим влияние такого важнейшего и интегрированного фактора, как биологическое потребление кислорода (например БПК<sub>5</sub>). Известно, что зависимость индекса разнообразия ( $H$ ) сообществ планктона и бентоса от этого показателя описывается уравнением [2]:

$$H = 3,74 \cdot \text{БПК}_5^{-0,27}.$$

Первая производная этого уравнения (выносливость экосистемы):

$$dH/d\text{БПК}_5 = -1,006\text{БПК}_5^{-1,269}.$$

Поскольку производная возрастает по мере снижения БПК<sub>5</sub>, следует ожидать более медленных изменений структуры, а значит и функционирования системы в более продуктивных или более загрязненных водах. В малопродуктивных чистых или слабо загрязненных водах небольшие изменения БПК<sub>5</sub> приводят к существенным изменениям структурных показателей экосистем, и наоборот (табл. 2).

Таким образом, более продуктивные системы оказываются менее устойчивыми и более выносливыми. При этом наиболее выносливы системы с ма-



**2. Выносливость ( $dH/dБПК_5$ ) экосистем разной продуктивности**

Трофность водоемов	БПК <sub>5</sub> , мг О/дм <sup>3</sup>	dH/dБПК <sub>5</sub> , бит/ккал
Ультраолиготрофные	2,11—6,13	(-0,39)—(-0,101)
Олиготрофные	6,13—12,71	(-0,101)—(-0,04)
Мезотрофные	12,71—28,27	(-0,04)—(-0,014)
Евтрофные	28,27—58,64	(-0,014)—(-0,006)
Гиперевтрофные	58,64—92,82	(-0,006)—(-0,003)

лой устойчивостью, поскольку они исторически адаптированы к значительным сезонным и межгодовым колебаниям внешних условий. В таких системах преобладают виды с широкими экологическими спектрами (эврибионтные). Наименее выносливы системы, адаптированные к меньшим колебаниям, в них преобладают узкоспециализированные виды. В этом отношении представляет интерес исследование динамики биоценозов с применением методов математического моделирования и статистической механики [1]. Оно показало, что максимальное видовое разнообразие достигается в том случае, когда консументы трофически более специализированы. При эврифагии консументов резко возрастает размер областей, в которых существуют автоколебательные и триггерные режимы. С увеличением видового разнообразия амплитуда колебаний биомассы как хищников, так и жертв снижается. Подобные заключения подтверждают высказанные положения.

С этих позиций можно объяснить, почему тропические, арктические, антарктические сообщества и экосистемы, а также экосистемы подземных вод, горячих источников, эфемерных водоемов и т. п. очень уязвимы и легко разрушаются. Они обладают меньшей выносливостью по сравнению с экосистемами умеренных широт, которые более выносливы и способны выдерживать значительные антропогенные нагрузки.

Учитывая сказанное, нет основания говорить о стабильных и нестабильных экосистемах. *Экосистема находится в стабильном состоянии, пока на нее с постоянной силой воздействуют конкретные факторы среды.* Она характеризуется определенными структурными и функциональными характеристиками, устойчивостью.

В сообществах гидробионтов в течение года или вегетационного сезона может происходить смена видов-доминантов, что наиболее заметно в сообществах, организованных видами с короткими циклами развития, например в планктоне. Поэтому оценивать стабильность системы более надежно по средним за сезон или год значениям структурных и функциональных характеристик.

При изменении силы или качества воздействия на систему она переходит в новое состояние, характеризующееся новыми структурными и функциональными показателями. Переход системы из одного стабильного состояния в другое стабильное состояние обусловлен изменениями условий сре-



ды, в том числе и поступлением энергии, и происходит не в один момент, а в течение некоторого промежутка времени.

Сказанное достаточно хорошо может быть представлено в виде «фазовых портретов», отражающих динамику функции при изменении аргумента. Такой метод анализа сообществ дает возможность определить стационарные состояния системы и характер ее динамики при отклонении от них. При этом под стационарным состоянием понимается состояние с нулевой скоростью изменения параметра.

Такой подход к анализу сложной и динамичной системы, какой и является сообщество организмов или экосистема, наиболее активно используется при исследованиях динамики планктонных сообществ и ихтиоценозов [10, 11]. В этих исследованиях использовались фазовые портреты

$$dH/dt = f(H),$$

где  $H$  — индекс Шеннона,  $t$  — время.

Последовательное применение и анализ фазовых портретов сообществ зоопланктона и рыб при воздействии различных факторов среды (вселения рыб, влияния хищников, ацидификации, солей тяжелых металлов, пестицидов и т. д.) позволило установить пять типов структурных фазовых портретов. Такой подход к пониманию стабильности, устойчивости и выносливости экосистем и сообществ создает возможность разработки способов расчета ожидаемых усилий при желании или необходимости вывести систему из одного стабильного состояния в другое, например, при желании получить определенный экономический эффект от удобрения водоемов, удаления из них сорных и заселения ценных видов рыб, при прудовом рыбоводстве и т. п. Однако для этого необходимо проведение ряда мероприятий, направленных на поддержание системы в новом состоянии, резко отличающемся от исторически сложившегося. Для этого следует непрерывно прилагать вполне определенные усилия, внешние по отношению к экосистеме, которые в наиболее общем виде могут быть оценены в виде затрат энергии. Аналогичным образом следует оценивать усилия при других воздействиях на экосистемы при их хозяйственном использовании или при деэвтрофикации или деацидификации водоемов. В первом приближении можно ожидать, что для перевода экосистемы водоема из евтрофного состояния в мезотрофное на единицу информации должно быть затрачено большее количество энергии, чем для перевода из мезотрофного в олиготрофное.

Антропогенные воздействия на экосистемы могут приводить либо к их упрощению, что наблюдается при стрессовых воздействиях со всеми вытекающими последствиями, либо к усложнению. В последнем случае их разнообразие возрастает. Это может иметь место при восстановлении нарушенных ранее систем или, например, при разумной акклиматизации организмов. При антропогенном увеличении сложности экосистем такие воздействия, внешние по отношению к ней, выступают как фактор, влияющий на ход сукцессионного процесса или запускающий его. Так, усиление прессы рыб как результат увеличения количества их видов и численности в озе-

рах-питомниках изменяет структуру пищевых цепей и продуктивность сообществ донных животных, блокирует основные направления сукцессионного процесса и возвращает сообщество на ранние стадии сукцессии [6].

Стрессовые воздействия на экосистемы по понятным причинам привлекают наибольшее внимание, в то же время количественных примеров антропогенного усложнения экосистем водоемов еще очень мало. Однако высказанные положения и сделанные расчеты позволяют надеяться на успех и в этом направлении. Следует отметить, что возможность интродукции в сообщество дополнительного вида будет всегда существовать, если он образует связь с одним или несколькими существующими видами. При этом следует отметить, что система может быть стабильной, если произведение связности<sup>1</sup> на количество видов будет ниже четырех [17].

### *Заключение*

Стабильность экосистем возникает в результате внутренних взаимодействий. Более сложно организованные системы более стабильны. Стабильность рассматривается, как способность системы сохранять относительно неизменное состояние и противостоять изменениям, сохраняя динамическое равновесие (гомеостаз).

Экосистема и входящие в нее сообщества адаптированы к сезонным и годовым изменениям факторов внешней среды. Обычно сообщества бентосных или планктонных организмов характеризуются средними за год или вегетационный сезон значениями биомассы или численности. Сохранение такого среднего уровня видового состава и разнообразия и отражает стабильность экосистемы во времени.

Флуктуации структурных и функциональных характеристик экосистемы или сообщества в течение года или вегетационного сезона относительно их средних значений за эти периоды отражают устойчивость системы. Чем больше размах этих колебаний, тем система менее устойчива.

По мере упрощения структуры сообществ и экосистем возрастает амплитуда сезонных колебаний их функциональных характеристик. Наиболее устойчивы сообщества и экосистемы с более высоким разнообразием, в которых доминируют стенобионтные виды.

Евтрофирование приводит к снижению устойчивости экосистемы водоема. При этом в ряду озер с повышающейся трофностью устойчивость снижается.

При евтрофировании постепенно происходят структурные изменения, выражающиеся не столько в смене видового состава, сколько в замене доминирующих видов и росте их численности. В процессе эволюции озер происходят постепенные изменения структуры и функционирования их экосистем. Аналогичным

---

<sup>1</sup> Связность — действительное число связей в системе, мера связности — отношение числа реализованных ниш к общему числу теоретически возможных связей (Маргалеф, 1992).

образом структурные изменения и связанные с ними функциональные в экосистемах озер наблюдаются при антропогенном евтрофировании или загрязнении. В этих случаях они протекают с большими скоростями.

Нет основания говорить о стабильных и нестабильных экосистемах. Экосистема находится в стабильном состоянии, пока на нее с постоянной силой воздействуют конкретные факторы среды, при этом она характеризуется определенными структурными и функциональными характеристиками, устойчивостью.

\*\*

*Під стійкістю угруповання або екосистеми пропонується розуміти відхилення їх характеристик від якогось середнього рівня, властивого конкретній системі як історично сформованої за певних умов. В якості міри стійкості системи можна використовувати варіабельність динаміки біомаси, що представляє собою відношення мінімальної за вегетаційний сезон (рік або багаторічний період) біомаси до максимальної.*

*У конкретних умовах середовища з властивою їм сезонною мінливістю, що визначається географічним положенням, складаються екосистеми певної структури. Середні за рік або вегетаційний сезон значення структурних і функціональних характеристик цих систем залишаються незмінними протягом тривалого часу. Це свідчить про стабільність екосистеми в конкретних умовах. Екосистема може залишатися стабільною до тих пір, поки вплив окремих факторів середовища знаходиться у межах, до яких вона історично адаптована. При зміні якості зовнішніх факторів або силі їх впливу, що перевищує адаптаційні можливості організмів, наприклад, при забрудненні або інших антропогенних навантаженнях, до яких дана система не адаптована, її структура і функціонування зміняться і система перейде в інший стан з новими значеннями структурних і функціональних характеристик. Вона залишатиметься стабільною до тих пір, поки будуть впливати дані фактори.*

*Стосовно, наприклад, впливу антропогенних чинників введемо уявлення про витривалість системи, під якою будемо розуміти здатність системи протистояти змінам зовнішніх умов.*

*Немає підстав говорити про стабільні і нестабільні екосистеми. Екосистема знаходиться у стабільному стані, поки на неї з постійною силою впливають конкретні фактори середовища. Вона характеризується структурними і функціональними характеристиками, стійкістю.*

\*\*

*As stability of a community or ecosystem it is suggested to understand deviations of their parameters from a certain average level, character of each system as historically developed under certain conditions. As a measure of the system's stability we can consider the variability of biomass dynamics (ratio of seasonal, annual or long-term minimum of biomass to maximum). Under specific environmental conditions with certain seasonal variability, determined by the geographical position, ecosystems of certain structure are developed. Seasonal or annual average values of the structural and functional characteristics of these systems remain unchanged for a long time. This demonstrates the stability of ecosystems under specific conditions. Under the impact of certain environmental factors particular ecosystem can remain stable as long as the factors are within the limits to which it is historically adapted. Over changes of the external factors' quality or degree of their effect, exceeding the adaptive capacity of the organisms, for example at pollution or other anthropogenic loads, to which the system is not adapted, its structure and functioning will change and the system will turn to different state with new values of the structural and functional characteristics. It*

*will remain stable as long as these factors affect it. Against, for example, to the effects of anthropogenic factor we introduce the idea of the system resistance, under which we consider the ability of a system to sustain changes of the external environment. There is no reason to speak about stable and unstable ecosystems. The ecosystem is in a stable state until it is affected by specific environmental factors of constant degree. It is characterized by structural and functional characteristics, resistance.*

\*\*

1. Алексеев В.В., Крышев И.И., Полякова М.С., Сазыкина Т.Г. Динамика и статистическая механика биоценозов с фиксированной массой лимитирующего биогенного элемента // Человек и биосфера. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. — Вып. 2. — С. 42—102.
2. Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. — М.: Наука, 2013. — 343 с.
3. Андрионикова И.Н. Количественная оценка участия зоопланктона в процессах самоочищения (на примере оз. Красного) // Гидробиологические основы самоочищения вод. — Л., 1976. — С. 30—35.
4. Андрионикова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. — СПб.: Наука, 1996. — 189 с.
5. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества. — М.: Мир, 1989. — Т. 2. — 477 с.
6. Голубков С.М. Динамика пищевых цепей и сукцессия сообществ донных животных в пресных водах // Биология внутр. вод. — 1997. — № 1. — С. 41—52.
7. Многолетние показатели развития зоопланктона озер / Под ред. Н. Н. Смирнова. — М.: Наука, 1973. — 198 с.
8. Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.
9. Риклефс З. Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979. — 424 с.
10. Терещенко В.Г., Вербицкий В.Б. Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов // Биология внутр. вод. — 1997. — № 1. — С. 23—31.
11. Терещенко В.Г., Нагиров С.Н. Формирование структуры рыбного населения предгорного водохранилища // Вопр. ихтиологии. — 1996. — Т. 36, № 2. — С. 169—178.
12. Федоров В.Д. Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1974. — № 3. — С. 402—415.
13. Умнов А.А. Математическое моделирование биотических потоков вещества и энергии в водных экосистемах. — СПб.: Наука, 1997. — 134 с.
14. Шарашова В.С. Устойчивость пастбищных экосистем. — М.: Агропромиздат, 1989. — 239 с.
15. Экологическая система Нарочанских озер / Под ред. Г. Г. Винберга. — Минск: Изд-во Университетское, 1985. — 302 с.
16. Carpenter S.R., Kitchell J.F. The temporal scale of variance of limnetic primary production // Amer. Nat. — 1987. — Vol. 129. — P. 417—433.
17. Margalef R. Perspective in ecological theory. — Chicago: Univ. Press, 1968. — 102 p.

18. *MacArthur R.H.* Fluctuations of animal populations and measure of community stability // *Ecology*. — 1955. — Vol. 36. — P. 533—536.
19. *Thiery B.C.* Experimental instability and community // *Biol. Rev. of the Cambridge Philosophical Soc.* — 1982. — N 4. — P. 691—710.
20. *Yodanis P.* The stability of real ecosystems // *Nature*. — 1981. — Vol. 289, N 5799. — P. 674—676.

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург, РФ

Поступила 08.12.16