

УДК 574.4; 574.5(285)

ДИНАМИКА УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

**В.А. Шашуловский, С.С. Мосияш, Ю.А. Малинина,
И.Н. Далечина, С.Г. Котляр, Е.И. Филинова**

*Саратовское отделение Государственного научно-исследовательского
института озерного и речного рыбного хозяйства
Россия, 410002, Саратов, Чернышевского, 152*

Поступила в редакцию 25.06.05 г.

Динамика устойчивости экосистемы Волгоградского водохранилища. – Шашуловский В.А., Мосияш С.С., Малинина Ю.А., Далечина И.Н., Котляр С.Г., Филинова Е.И. – Показана возможность комплексного подхода к оценке устойчивости экосистемы водохранилища. Из результатов исследования следует вывод о возрастании общих форм устойчивости экосистемы за время существования водоема.

Ключевые слова: водохранилище, экосистема, абиотические факторы, биотические параметры, общие формы устойчивости.

Stability dynamics of the Volgograd reservoir ecosystem. – Shashulovskiy V.A., Mosiyash S.S., Malinina J.A., Dalechina I.N., Kotlyar S.G., Filinova E.I. – The opportunity of a complex approach to estimation of the reservoir ecosystem stability is shown. The results of such a study show growth of the general stability forms of the ecosystem during the reservoir's existence.

Key words: reservoir, ecosystem, abiotic factors, biotic parameters, general forms of stability.

К настоящему времени р. Волга превратилась в цепь техногенных водоемов, в экосистемах которых протекают сукцессионные процессы. Количественная оценка и прогнозирование направления, скорости и устойчивости этих процессов имеют важное значение как в теоретическом, так и в практическом аспектах.

В «Экологическом энциклопедическом словаре» (1990, с. 327) устойчивость определяется как способность экосистемы и ее отдельных частей противостоять колебаниям внешних факторов и сохранять свою структуру и функциональные особенности.

В другой распространенной формулировке под устойчивостью понимается допустимая мера (без риска нарушения системы) отклонений заданных свойств экосистемы от нормы, вызванная некоторой мерой возмущения внешних факторов (Федоров, 1974; Левич, 1976). Говоря об устойчивости, Р. Риклефс (1979) констатирует, что она представляет собой кульминационную точку всех экологических взаимосвязей, сумму всех компонентов и взаимодействий, синтез всех свойств, проявляющихся на разных уровнях сообщества.

В этой связи большинство авторов, рассматривающих проблему устойчивости систем, в том числе и природных, сходятся во мнении, что «устойчивость» – чрезвычайно широко трактуемое, используемое во многих значениях и сильно перегруженное в смысловом отношении понятие (Эшби, 1959; Федоров, Соколова, 1972;

Федоров, 1974; Уильямсон, 1975; Левич, 1976; Крапивин, 1978; Арманд, 1983; Гродзинский, 1987; Бигон и др., 1989; Миркин и др., 1989; Рянский, 1995). Более того, высказывается мнение, что вообще не имеет смысла давать какое-либо исчерпывающее определение этому достаточно богатому по содержанию понятию, поскольку точное определение ограничивает рамки его применимости, что может оказаться вредным. В этой связи предлагается использовать ряд фрагментарных определений, касающихся лишь некоторых аспектов активных форм устойчивости экосистем (Розенберг, 1986).

Вместе с тем очевидно, что существует необходимость определить общие формы, в которых устойчивость может проявляться в экосистеме. В работе М.Д. Гродзинского (1987) выделяются четыре основные общие формы устойчивости природной системы:

- 1) инертность – способность системы при внешнем воздействии сохранять неизменным свое состояние в течение заданного временного интервала;
- 2) восстанавливаемость – способность системы восстанавливать после возмущения свое исходное состояние;
- 3) пластичность – наличие у системы нескольких состояний и ее способность переходить в случае необходимости из одного состояния в другое, сохраняя за счет этого инвариантные черты структуры;
- 4) смена инвариантной структуры – устойчивость развития, обусловленная трендом состояний системы в определенном направлении.

Поскольку устойчивость в экосистемах реализуется в различных формах, очевидно, что оценка по одной из этих форм может оказаться либо слишком малоинформативной и привести к одностороннему пониманию состояния экосистемы, либо вообще спровоцировать исследователя на некорректные выводы. На этот счет весьма лаконично выразился Р. Риклефс (1979, с. 394): «Не так-то просто распознать устойчивость даже там, где она имеет место». По-видимому, для формирования более или менее объективного суждения необходима комплексная оценка устойчивости системы во всех ее формах.

Кроме того, активные формы устойчивости носят в основном структурный характер, и в этой связи ее анализ должен быть направлен не только на рассмотрение отдельных компонентов системы, но и связей между ними (Флейшман, 1982). По убеждению К.С. Холинга с соавторами (1981), переменные естественных экосистем не остаются внутри одной области устойчивости, изменяясь непрерывно. Сдвигаются и изменяются не только переменные, но и границы между областями устойчивости. Поэтому границы устойчивости должны периодически уточняться.

При комплексной оценке общих форм устойчивости экосистемы Волгоградского водохранилища в качестве воздействующих факторов авторы статьи рассматривали показатели среднегодовых концентраций минеральных форм основных биогенных элементов (фосфор, азот), средней температуры воды в летний период (июль – август), объема годового стока воды. Отклик системы оценивали по средневегетационным значениям биомассы основных групп гидробионтов: фитопланктона, зоопланктона и зообентоса (в том числе так называемого «мягкого» бентоса и моллюсков) в открытых участках водохранилища. Оценку динамики общих форм устойчивости экосистемы во времени проводили по трем условно

ДИНАМИКА УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ

выделенным периодам существования водохранилища: 1960 – 1975, 1976 – 1990, 1991 – 2003 гг.

Инертность и восстанавливаемость отдельных параметров экосистемы оценивали путем измерения их изменчивости, которая, в свою очередь, является мерой стабильности. Понятие стабильности считают синонимом устойчивости, когда меру изменений не соотносят с интенсивностью вызвавших ее воздействий (Левич, 1976). Если меру отклика системы обозначить как ΔR , а воздействия на системы – ΔF , то устойчивость можно определить как

$$S = \Delta F / \Delta R. \quad (1)$$

Экологический смысл формулы (1) заключается в том, что она определяет меру изменений воздействий, необходимую для того, чтобы отклик изменился на единицу меры. Чем большее воздействие необходимо приложить к параметрам отклика для его изменения, тем выше устойчивость системы.

Следуя формуле (1), можно оценить устойчивость системы χ_1 отношением среднего коэффициента вариации воздействующих факторов C_ϕ к средним значениям этого коэффициента для откликов экосистемы C_o :

$$\chi_1 = \frac{C_\phi}{C_o}. \quad (2)$$

Если в качестве меры изменчивости использовать показатель изменчивости U (Кудерский, 1985), представляющий собой отношение разности между максимальной и минимальной величиной параметра к его средней величине, то аналогичным образом устойчивость определяется как

$$\chi_2 = \frac{U_\phi}{U_o}, \quad (3)$$

где U_ϕ и U_o – соответственно средние показатели изменчивости факторов и откликов.

Расчеты, проведенные по формулам (2) и (3), показывают, что инертность и восстанавливаемость экосистемы водохранилища возрастала за время его существования (табл. 1).

Таблица 1

Результаты комплексной оценки устойчивости экосистемы водохранилища

Общая форма устойчивости	Показатель	Периоды			Используемые оценки
		1960 – 1975	1976 – 1990	1991 – 2003	
Инертность, восстанавливаемость	χ_1	0.270	0.303	0.327	Формула (2)
	χ_2	0.260	0.307	0.411	Формула (3)
Пластичность	ϕ	0.180	0.341	0.372	Формула (4)
Устойчивость развития	Дисперсия первой ГК, %	27.0	37.7	39.0	Компонентный анализ
	Информационная энтропия системы ГК	2.72	2.39	2.27	Индекс Шеннона

Пластичности (упругости) системы соответствует ее способность сохранять свои внутренние взаимосвязи при возмущении состояния (Holling, 1969, 1973). Формализация взаимосвязей системы возможна путем построения корреляцион-

ной матрицы. По справедливому мнению Г.С. Розенберга (1986), пластичность (упругость) в понимании Холлинга соответствует средней силе корреляционных связей, которую под термином «надежность» предлагает использовать Г.Е. Михайловский (1978, 1982).

Таким образом, за величину надежности связи (φ) в системе принимается усредненный модуль $|r|$ коэффициентов корреляции ее параметров, который может быть интерпретирован как пластичность системы:

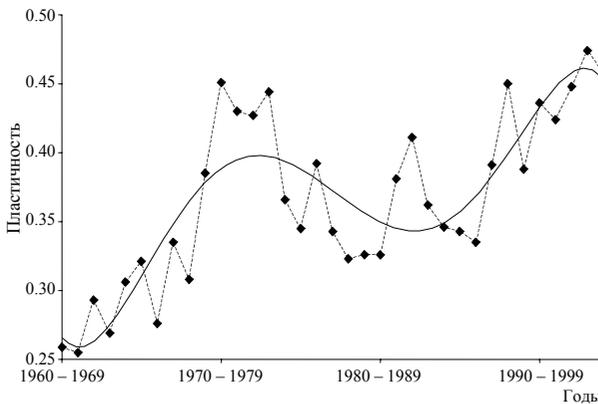
$$\varphi = \overline{|r_i|}, \quad (4)$$

где r_i – коэффициент корреляции i -той пары параметров системы.

Для оценки пластичности использовали непараметрические коэффициенты ранговой корреляции Спирмена, применение которых, по мнению Г.Е. Михайловского, более предпочтительно по сравнению с коэффициентами корреляции Пирсона. Результаты проведенных расчетов указывают на увеличение пластичности экосистемы водохранилища с течением времени (см. табл. 1).

Для более детального рассмотрения изменений пластичности системы был использован метод скользящей выборки. Расчеты φ базировались на непараметрических коэффициентах корреляции Спирмена по 10-летней выборке, которая при каждой последующей оценке смещалась на один шаг наблюдений, т.е. на 1 год. Таким образом, хотя каждая расчетная величина φ характеризует 10-летний период, в целом полученный временной ряд состоит из $n-9$ «скользящих» φ , где n – количество лет наблюдений. В нашем случае временной ряд содержит 35 величин φ .

Графический анализ временного ряда (рисунок) свидетельствует, что сила взаимосвязей компонентов экосистемы возрастала приблизительно до второй половины 1970-х годов. Затем происходили некоторый спад пластичности и ее колебания на уровне, превышающем уровень начального периода. Начало второго этапа роста показателя приурочено к первой половине 1990-х годов. По-видимому, экосистема находилась на данном этапе до начала 2000-х годов. Учитывая флуктуирующий характер дан-



Динамика пластичности (скользящая величина φ) экосистемы водохранилища за время его существования (сплошной линией показан ряд, сглаженный полиномом)

тующий характер данного показателя и достижение им предельно высоких значений (более 0.45), есть основания полагать, что его нарастание должно прекратиться и в ближайшее время; вероятно, следует ожидать его очередного относительного снижения.

Из полученных данных следует вывод об увеличении пластичности экосистемы за время существования водоема. Средняя сила связей в системе увеличивается в третьем периоде

ДИНАМИКА УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ

в 1.5 – 2 раза по сравнению с первым. Вместе с тем близкие показатели пластичности второго и третьего периодов, а также характер динамики «скользящей» расчетной величины ϕ позволяют предполагать, что основные естественные механизмы, регулирующие надежность взаимосвязей, были наиболее активно задействованы к рубежу первого и второго периодов, т.е. во второй половине 1970-х годов. По-видимому, в течение первого периода было обеспечено взаимное «притирание» элементов экосистемы в ее новой «водохранилищной» форме. В дальнейшем саморегулирующая сила взаимосвязей происходила уже рамках развития инвариантной структуры типичной водохранилищной экосистемы.

Оценку изменений инвариантной структуры проводили с использованием факторного анализа массива параметров экосистемы методом главных компонент (ГК) (Лиёпа, 1980; Айвазян и др., 1989). Такого рода анализ позволил: 1) структурировать параметры на основе их максимальных взаимосвязей; 2) выделить наиболее важные из этих структур – ГК (факторы); 3) оценить удельный вес изменчивости, приписываемой каждой из выделенных ГК. Именно удельный вес изменчивости, аккумулированный первой ГК, М. Уильямсон (1975) предлагает рассматривать в качестве меры устойчивости экосистемы. Таким образом, для каждого отдельного периода существования экосистемы удастся проследить изменение структуры ГК, их удельного веса и на этой основе интерпретировать смену состояний, принадлежащих разным инвариантам.

Результаты первого этапа анализа показали, что для всех трех периодов главные компоненты, имеющие собственные числа более единицы, объясняют в сумме примерно равную долю дисперсии (77 – 79%) исходных параметров экосистемы (табл. 2). Однако если в первом периоде эта доля «рассеивается» по четырем ГК, то в последующих периодах она концентрируется уже в трех ГК. Более того, эта «концентрация» дисперсии исходных параметров проявляется и в отношении первой главной компоненты, удельный вес дисперсии которой возрастает от 27% в первом периоде до 39% в третьем периоде. Это позволяет сделать выводы о возрастании данной формы устойчивости экосистемы за время существования водоема (см. табл. 1).

Чтобы выявить смену инвариантной структуры связей в экосистеме, рассмотрим матрицы факторных нагрузок, полученные для отдельных периодов (табл. 3). Величины факторных нагрузок фактически представляют собой коэффициенты корреляции исходных параметров экосистемы с выделенными главными факторами. Абсолютное значение нагрузки выше 0.7 можно принять за существенную связь, если оно ниже 0.7 – то можно предположить отсутствие связи (Джефферс, 1981). Наличие существенной связи указывает на согласованное изменение исходных параметров системы.

Одним из заключительных этапов факторного анализа является смысловая интерпретация выделенных факторов. Рекомендуется давать факторам короткие емкие названия, в целом характеризующие выделяемые плеяды исходных признаков (Коросов, 1996; Шитиков и др., 2003).

Поскольку в данном случае устойчивость развития мы оцениваем по величине дисперсии, которую вбирает в себя первый главный фактор, именно на нем и целесообразно акцентировать внимание.

Таблица 2

Результаты компонентного анализа массива базовых параметров экосистемы
в разные периоды существования водохранилища

Главные компонен- ты (факторы)	Собственные числа	Доля дисперсии, %	Суммарная накоплен- ная дисперсия, %
1960 – 1975			
1	2.16	27.0	27.0
2	1.54	19.3	46.3
3	1.30	16.2	62.5
4	1.19	14.8	77.3
5	0.71	8.9	86.2
6	0.47	5.8	92.0
7	0.39	5.0	97.0
8	0.24	3.0	100.0
1976 – 1990			
1	3.02	37.7	37.7
2	1.67	20.9	58.6
3	1.47	18.4	77.0
4	0.86	10.7	87.7
5	0.41	5.1	92.8
6	0.29	3.6	96.4
7	0.23	2.9	99.3
8	0.06	0.7	100.0
1991 – 2003			
1	3.22	39.0	39.0
2	1.80	21.8	60.8
3	1.51	18.3	79.1
4	0.92	11.1	90.2
5	0.44	5.3	95.5
6	0.28	3.4	98.9
7	0.09	1.1	100.0
8	0.00	0.0	100.0

Примечание. Жирным шрифтам выделены главные компоненты, собственные числа которых более 1.

Как следует из табл. 3, для начального периода существования водохранилища характерна максимальная связь биомассы фитопланктона и мягкого бентоса с первым главным фактором. Таким образом, главный структурный инвариант начального периода может быть назван «первичнопродукционно-бентическим».

Во втором периоде изменчивость биомассы фитопланктона, если можно так выразиться, уходит на задний план, хотя ее «единоличная» связь с третьим главным фактором характеризуется высокой факторной нагрузкой (0.906). Вместе с тем в ведущую плеяду первого главного фактора попадает биомасса моллюсков при сохранении в ней и биомассы мягкого бентоса. Инвариант второго периода можно интерпретировать как «бентический».

В последнем периоде структура первого главного фактора опять-таки изменяется и несколько усложняется. Хотя в ней продолжает присутствовать биомасса мягкого бентоса, добавляется еще и значимая связь с минеральной формой азота и

ДИНАМИКА УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ

биомассой зоопланктона. Условно третий период может быть назван «зоопланктонно-бентическим».

Таблица 3

Факторные нагрузки для выделенных главных факторов (компонент),
рассчитанные на основе массива параметров экосистемы
в разные периоды существования водохранилища

Показатели	Факторы			
	1	2	3	4
1960 – 1975				
Фосфор минеральный	0.194	0.700	-0.053	0.263
Азот минеральный	0.551	0.374	0.002	-0.534
Температура воды (лето)	0.149	0.140	0.066	0.873
Годовой сток	0.236	0.253	0.849	-0.081
Биомасса фитопланктона	0.872	-0.059	0.334	0.009
Биомасса зоопланктона	-0.278	-0.324	0.722	0.285
Биомасса мягкого бентоса	0.760	0.077	-0.368	0.226
Биомасса моллюсков	-0.108	0.861	0.073	-0.124
1976 – 1990				
Фосфор минеральный	0.652	0.106	0.645	-
Азот минеральный	-0.534	-0.523	0.476	-
Температура воды (лето)	-0.131	0.812	0.354	-
Годовой сток	-0.655	-0.494	0.092	-
Биомасса фитопланктона	-0.039	0.070	0.906	-
Биомасса зоопланктона	0.179	0.918	-0.076	-
Биомасса мягкого бентоса	0.827	0.091	0.210	-
Биомасса моллюсков	0.746	-0.078	-0.157	-
1991 – 2003				
Фосфор минеральный	-0.089	0.129	0.882	-
Азот минеральный	0.824	-0.274	-0.125	-
Температура воды (лето)	-0.439	0.247	-0.752	-
Годовой сток	0.082	0.618	0.221	-
Биомасса фитопланктона	-0.440	0.835	-0.024	-
Биомасса зоопланктона	0.841	0.015	0.522	-
Биомасса мягкого бентоса	0.989	0.217	0.070	-
Биомасса моллюсков	-0.126	-0.794	0.387	-

Примечание. Жирным шрифтом отмечены нагрузки, равные или превышающие 0.7.

Обращает на себя внимание тот факт, что во всех трех периодах биомасса мягкого бентоса значимо входит в структуру связей первого фактора, которым мы определяем основное направление устойчивости изменений системы. Очевидно, что бентический компонент системы всегда играл одну из существенных ролей в сменяющихся инвариантных состояниях экосистемы.

Однако смена инвариантной структуры не ограничивается лишь первым фактором. Видно (см. табл. 3), что за время существования водохранилища меняется структура и других, менее значимых, плеяд, характеризующихся вторым и последующими главными факторами. Таким образом, можно говорить о наличии изменений всей инвариантной структуры экосистемы на протяжении ее существования.

Количественно оценить изменения, происходящие в структуре всех восьми главных факторов (т.е. всей инвариантной структуры экосистемы), позволяет эн-

тропийный показатель К. Шеннона (1963), который рассчитывается по известному уравнению

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

где H – энтропия, n – число состояний системы, p_i – вероятность i -го состояния. Показано, что под величиной p_i можно понимать не только вероятность, но и относительную долю, с которой встречается i -тый компонент системы среди других компонентов (Колмогоров, 1987). Подчеркнем, что именно определенную долю дисперсии исходных параметров вбирает в себя каждая из главных компонент (факторов), что наглядно отражено в табл. 2.

Индекс Шеннона H широко используется в экологических исследованиях для характеристики разнообразия и выравненности структуры сообществ. Вместе с тем в литературе неоднократно поднимался вопрос о корректности применения этого индекса биологами. Достаточно полный обзор его действительных и мнимых свойств в приложении к экологии приведен, например, в работе В.К. Шитикова с соавторами (2003).

Возвращаясь к вопросу о критериях, характеризующих устойчивость систем, надо отметить, что в многочисленных работах экологов постулируется гипотеза о достижении максимального уровня энтропии в наиболее устойчивом сообществе. Тем не менее, в ряде критических работ справедливо подчеркивается, что максимуму энтропии соответствует структура, где все элементы встречаются с одинаковой частотой, не существует количественной иерархии (Свирижев, Логофет, 1978; Левич, 1980). Однако в природе такое распределение никогда не наблюдается, большинство долговечных устойчивых систем включают доминирующие элементы (например, виды в сообществах), которые осуществляют основную работу по трансформации веществ и энергии в системе. Кроме того, показано, что энтропийная мера неудовлетворительна для характеристики устойчивости системы, элемент которой сильно взаимодействуют между собой (такowymi, по существу, и являются экологические системы). Введение энтропийной меры обосновано лишь для ансамблей из слабо взаимодействующих объектов (Свирижев, 1976).

Но именно такими «ансамблями» являются главные факторы (компоненты), поскольку принцип ортогональности построения ГК предполагает их взаимную некоррелированность, т.е. независимость. Таким образом, применение энтропийной меры по отношению к информационной оценке структуры главных компонент представляется вполне оправданным. Основой для интерпретации изменений устойчивости при проведении такой оценки может служить так называемая S-теорема Ю.Л. Климонтовича (1990), согласно которой информационная энтропия убывает при самоорганизации системы и переходе ее в более упорядоченное состояние.

Проведенная оценка индекса Шеннона для главных компонент (факторов) на основе данных, приведенных в табл. 2, указывает на то, что информационная энтропия системы снижается от 2.72 в первом периоде существования водохранилища до 2.27 в третьем периоде (см. табл. 1). Это может служить количественным подтверждением тренда структуры экосистемы к более упорядоченному, а следовательно, более устойчивому состоянию.

ДИНАМИКА УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ

Таким образом, обобщенные результаты анализа устойчивости свидетельствуют о возрастании со временем устойчивости экосистемы во всех ее общих формах (см. табл. 1).

Однако при использовании предлагаемого комплексного подхода закономерно возникает вопрос: могут ли в одной экосистеме одновременно иметь место все основные формы устойчивости?

Для ответа воспользуемся аналогией механической системы. Несмотря на то, что некоторые исследователи критически высказываются по поводу таких аналогий (например, Арманд, 1983; Алимов, 2000), простейшие механические модели позволяют, тем не менее, в общих чертах понять суть некоторых аспектов устойчивости систем.

В нашем случае экосистему можно уподобить шарик, скользящему по наклонному желобу, направление которого определяет устойчивость развития. Скатываясь, шарик меняет свою потенциальную энергию – переходит из одного инварианта в другой. Вместе с тем его движения ограничены бортами желоба, которые обеспечивают восстанавливаемость траектории. Наконец, можно представить себе, что поверхность желоба неровная, имеет «ухабы», которые шарик упруго преодолевает под действием движущих его сил.

Несомненно, мы далеки от мысли искать прямые аналогии в устойчивости физической модели и экосистемы. Однако в самом общем виде можно полагать, что, так же как формы устойчивости шарика связаны с многомерностью условий траектории его движения, так и формы устойчивости экосистемы определяются, очевидно, многомерностью условий ее существования. Отсюда применение комплексного подхода является не только оправданным, но и необходимым при системной оценке устойчивости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований установлено, что изменения экосистемы водохранилища за время его существования происходили при повышении всех основных форм устойчивости. Возрастала пластичность экосистемы, т.е. ее способность менять в определенных пределах свои свойства в зависимости от условий функционирования. Действие адаптационных механизмов, обуславливающих пластичность, наиболее существенно проявилось к концу второго десятилетия существования водохранилища. Действие этих же механизмов приводило к тому, что по мере развития системы ее биотические параметры становились, по видимому, более устойчивыми по отношению к изменениям основных абиотических факторов. Относительное снижение со временем роли абиотической составляющей в изменениях биотической компоненты может служить свидетельством смещения генезиса сукцессии экосистемы от аллогенных форм к автогенным.

Проведенный анализ многолетних материалов позволяет выделить, по крайней мере, три условных периода в существовании водохранилища. Первый период продлился, очевидно, до второй половины 1970-х годов. Есть основание полагать, что к данному моменту в основном и произошло формирование водохранилищной экосистемы из «доводохранилищной».

Как свидетельствуют результаты факторного (компонентного) анализа, в первый период генеральное направление изменчивости экосистемы обеспечивалось такими ее биотическими параметрами, как биомасса фитопланктона и мягкого зообентоса. Второе место в ряду изменчивости занимала биомасса моллюсков. Из абиотических факторов наибольшая роль принадлежала изменениям содержания в воде минерального фосфора, что, вероятно, было обусловлено его интенсивным поступлением при распаде органического вещества на затопленных территориях в первые годы существования водохранилища (Буторин, 1984).

Во втором периоде, продлившемся до начала 1990-х годов, развитие экосистемы продолжилось, по-видимому, уже рамках «типичной» водохранилищной структуры. Период характеризовался замедлением темпов работы адаптационных механизмов и выходом экосистемы в фазу относительно устойчивого подвижного равновесия. Генеральное направление изменчивости в этот период поддерживалось биомассой гидробионтов бентического комплекса; на второе место в относительной доле изменчивости выдвинулась биомасса зоопланктона. В ряду абиотических факторов значимое влияние приобретают изменения летнего температурного режима водоема, что, по-видимому, может быть связано с началом современного потепления климата в большинстве регионов России.

На рубеже второго и третьего периодов, а также в дальнейшем в системе водохранилища происходили изменения, которые активизировали действие адаптационных механизмов, о чем свидетельствует продолжившийся рост устойчивости системы во всех ее главных формах. Биотическими параметрами, обеспечивающими генеральное направление изменчивости в третьем периоде, оказались биомассы мягкого зообентоса и зоопланктона; второе место по значимости принадлежало изменениям биомассы моллюсков и фитопланктона. В отличие от первых двух периодов, в последнем изменчивость всех рассматриваемых биотических параметров «сконцентрировалась» в главных ведущих направлениях, на что указывают результаты факторного анализа. Из абиотических параметров приоритетное место в системе стали занимать изменения содержания в воде минеральных форм азота.

В совокупности полученные результаты указывают на то, что в течение рассматриваемого периода существования водохранилища в его экосистеме преобладали направленные сукцессионные процессы и не наметились сколь-либо значимые признаки приближения к климаксному состоянию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д.* Прикладная статистика: Классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика, 1989. 332 с.
- Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 148 с.
- Арманд А.Д.* Устойчивость (гомеостатичность) географических систем к различным типам внешних воздействий // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 14 – 32.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 447 с.
- Буторин Н.В.* Абиотические факторы продуктивности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука. 1984. С. 8 – 23.
- Гродзинский М.Д.* Устойчивость геосистем: теоретический подход к анализу и методы количественной оценки // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1987. №6. С. 5 – 15.

ДИНАМИКА УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ

- Джефферс Дж.* Введение в системный анализ. М.: Мир, 1981. 256 с.
- Климонтович Ю.Л.* Турбулентное движение и структура хаоса: Новый подход к статистической теории открытых систем. М.: Наука, 1990. 320 с.
- Колмогоров А.Н.* Теория информации и теория алгоритмов. М.: Наука, 1987. 304 с.
- Коросов А.В.* Экологические приложения компонентного анализа. Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 1996. 152 с.
- Крапивин В.Ф.* О теории живучести сложных систем. М.: Наука, 1978. 248 с.
- Кудерский Л.А.* Экологические основы формирования и использования рыбных ресурсов водохранилищ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1985. 85 с.
- Левич А.П.* Понятие устойчивости в биологии. Математические аспекты // Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 1. С. 138 – 174.
- Левич А.П.* Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 181 с.
- Лиена И.Я.* Математические методы в биологических исследованиях. Факторный и компонентный анализы. Рига: Изд-во Латв. гос. ун-та, 1980. 104 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Михайловский Г.Е.* Термодинамические аспекты системного подхода к экологии // Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1978. Вып. 2. С. 103 – 123.
- Михайловский Г.Е.* Биосфера и человеческое общество // Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1982. Вып. 6. С. 78 – 101.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Розенберг Г.С.* Устойчивость экосистем и ее математическое описание // Экологические аспекты гомеостаза в биогеоценозе. Уфа, 1986. С. 120 – 130.
- Рянский Ф.Н.* Об уязвимости и устойчивости ландшафтов в связи с необходимостью оптимизации социальной и технологической деятельности // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Вторые Люблинские чтения). Тольятти: Интер-Волга, 1995. С. 212 – 225.
- Свирижев Ю.М.* Вито Вольтерра и современная математическая экология // Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. С. 245 – 286.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Уильямсон М.* Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 272 с.
- Федоров В.Д.* Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. №3. С. 402 – 415.
- Федоров В.Д., Соколова С.А.* Об устойчивости планктонного сообщества и некоторых характеристик внешней среды // Океанология. 1972. Вып. 6. С. 1057 – 1065.
- Флейшман Б.С.* Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
- Холлинг К.С., Базыкин А.Д., Бруннелл П., Кларк У.К., Галлопин Ж.К., Гросс Дж., Хилборн Р., Джонс Д.Д., Питерман Р.М., Рабинович Дж.Е., Стилл Дж.Г., Уолтерс К.Дж.* Экологические системы. Адаптивная оценка и управление. М.: Мир, 1981. 397 с.
- Шеннон К.* Работы по теории информации и кибернетике. М.: Иностран. лит., 1963. 782 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Изд-во Самар. науч. центра РАН, 2003. 463 с.
- Экологический энциклопедический словарь.* Кишинев: Гл. ред. Молд. сов. энцикл., 1990. 408 с.
- Эшби У.Р.* Введение в кибернетику. М.: Иностран. лит., 1959. 432 с.
- Holling C.S.* Stability in Ecological and Social systems // Diversity and Stability in Ecological systems: Brookhaven Symposium in biology. 1969. Vol. 22. P. 128 – 141.
- Holling C.S.* Resilience and stability of ecological systems // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1973. №4. P. 1 – 23.