

УДК 574.4.591

А. В. Жуков

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ В ПРОСТРАНСТВЕ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ

О. В. Жуков

Дніпропетровський національний університет

БИОРИЗНОМАНІТТЯ І СТІЙКІСТЬ У ПРОСТОРІ ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ

Розглядаються теоретичні аспекти визначення стійкості екологічних систем та методика практичного використання показників еластичності та реактивності угруповань ґрунтових тварин у просторі. Знайдено, що зі зростанням числа видів в угрупованні відбувається зниження його стійкості в просторі.

Ключові слова: стійкість, різноманіття, ґрунтова фауна

A. V. Zhukov

Dnipropetrovsk National University

BIODIVERSITY AND SPATIAL STABILITY OF SOIL MESOFAUNA

Theoretical aspects of ecosystems stability assessment and method of spatial resilience and reactivity indexes of soil animals complexes are discussed in present work. It is found that as species number increases the complex spatial resilience is decreased.

Keywords: resilience, diversity, soil fauna.

Экологические системы подвержены воздействию факторов внешней среды. Их ответ на пертурбации характеризуется качественно понятием «стабильность», которая отражает ответ системы на пертурбации – возвращается система в исходное состояние после пертурбации или нет? Кроме того, существует количественная характеристика – э л а с т и ч н о с т ь системы, измеряющая, как скоро происходит возврат в исходное состояние после пертурбации (Holling, 1973; Webster et al., 1975; Beddington et al., 1976; Harrison, 1979; DeAngelis, 1980, 1992; Pimm, 1982, 1984, 1991). Теоретические и экспериментальные работы в экологии были направлены на изучение влияния на эластичность экосистемных характеристик, таких как поток энергии (O'Neill, 1976; DeAngelis, 1980), количество и круговорот питательных веществ (Harwell et al., 1977; DeAngelis, 1980; DeAngelis et al., 1989; Nutrient dynamics ..., 1989; Resilience of lotic ..., 1991; Cottingham, Carpenter, 1994; Loreau, 1994), стохастичность условий окружающей среды (Ives, 1995), длина трофических цепей (Pimm, Lawton, 1977; Vincent, Anderson, 1979; DeAngelis et al., 1989; Resilience of lotic ..., 1991; Carpenter et al., 1992; Cottingham, Carpenter, 1994), влияние фитофагов (Lee, Inman, 1975) и животных с широкими трофическими режимами (Pimm, Lawton, 1978; Pimm, 1979).

Предложено множество индексов для измерения эластичности экосистем (Patten, Witkamp, 1967; Jordan et al., 1972; Pimm, Lawton, 1977; Harte 1979; DeAngelis, 1980). Наиболее часто встречается и достаточно просто может быть вычислен индекс, который основывается на собственных числах матрицы, описывающей

© Жуков А. В., 2005

динамику системы вблизи равновесия (Neubert, Caswell, 1997). Рассмотрим линейную систему

$$dx/dt = Ax, \quad x(0) = x_0, \quad (1)$$

которая может представлять линейную систему или линеаризацию нелинейной системы вблизи точки равновесия. Уравнение (1) имеет единственное решение:

$$x(t) = e^{At} x_0. \quad (2)$$

Если собственное число матрицы A является отрицательным, то $e^{At} \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, а равновесное решение $x^* = 0$ является асимптотически стабильным.

Ввиду того что скорость асимптотического уменьшения x пропорциональна степени $1/e$ во временном интервале $-1/\text{Re}(\lambda_1(A))$, Pimm и Lawton (1977) использовали указанный интервал как меру времени возврата в стационарное равновесное состояние. Таким образом, эластичность (Resilience), определенная как

$$\text{Resilience} \equiv -1/\text{Re}(\lambda_1(A)), \quad (3)$$

является асимптотической аппроксимацией скорости затухания пертурбации линейной системы (1). При большей эластичности, пертурбации затухают быстрее. Эквивалентная версия для дискретной системы (3) широко используется в экологических исследованиях (Beddington et al., 1976; Pimm, Lawton 1977, 1978; Harwell, Ragsdale, 1979; Pimm, 1979, 1982, 1984; Vincent, Anderson, 1979; DeAngelis, 1980; Harwell et al., 1981; Armstrong, 1982; DeAngelis et al., 1989; Nutrient dynamics ..., 1989; Resilience and resistance ..., 1992; Nakajima, 1992; Cottingham, Carpenter, 1994; Loreau, 1994).

Эластичность, измеренная с помощью наибольшего по модулю собственного числа матрицы A (3), является асимптотическим свойством, которое отражает скорость затухания пертурбации с течением времени. Кратковременное поведение системы сразу после пертурбации при этом игнорируется. Возникает вопрос, отражает ли адекватно асимптотическое поведение ответ на воздействие? Ввиду короткой длительности большинства экологических экспериментов быстротечные эффекты преобладают при наблюдениях за реакцией экосистем на пертурбации. Кроме того, быстротечные реакции системы могут быть так же важны, как и длительное асимптотическое поведение. Даже стабильная эластичная система в первый период после пертурбации может вести себя весьма драматично и контринтуитивно. Даже если пертурбация со временем затухает, её размер может быстро увеличиваться в начальный период реакции системы. Быстротечные изменения не являются результатом нелинейности системы, хотя нелинейность может усиливать эффект.

Скорость отклонения системы от стационарного состояния вследствие воздействия характеризуется таким понятием, как реактивность. Она может быть вычислена следующим образом (Neubert, Caswell, 1997):

$$\text{Reactivity} = \lambda_1((A + A^T)/2), \quad (4)$$

где A – матрица, состоящая из коэффициентов системы линейных уравнений. Если $\lambda_1(A) < 0$, а $\lambda_1((A + A^T)/2) > 0$, то система является устойчивой, но реактивной. Поэтому пертурбации, не столь важно, какими малыми по размерам они есть, прежде чем затихнуть, будут увеличиваться.

Реактивность является мерой поведения системы при $t \rightarrow 0$ и таким образом дополняет эластичность, которая является мерой поведения системы при $t \rightarrow \infty$. Если система является реактивной, то после выведения из равновесного состояния величина отклонения будет увеличиваться. Это отклонение характеризуется максимальной величиной и временем его достижения. На рис. 1 показано соотношение между основными характеристиками устойчивости системы –

эластичностью, реактивностью, максимальной амплитудой отклонения и временем её наступления. Из рисунка видно, что эластичность и реактивность являются мерами, определяющими амплитуду отклонения системы в неравновесном состоянии. Эластичность численно совпадает с наклоном траектории системы при стремлении времени к бесконечности. Реактивность численно совпадает с наклоном траектории поведения системы при стремлении времени к нулю.

Устойчивость динамики системы может рассматриваться во временном и пространственном аспектах. Особенность динамики во времени состоит в том, что временной фактор является однонаправленным – время изменяется из прошлого в будущее. Для пространственных градиентов такой векторности не задано. Определенным является значение функции в пространстве, а направление изменения этой функции может быть выбрано произвольно.

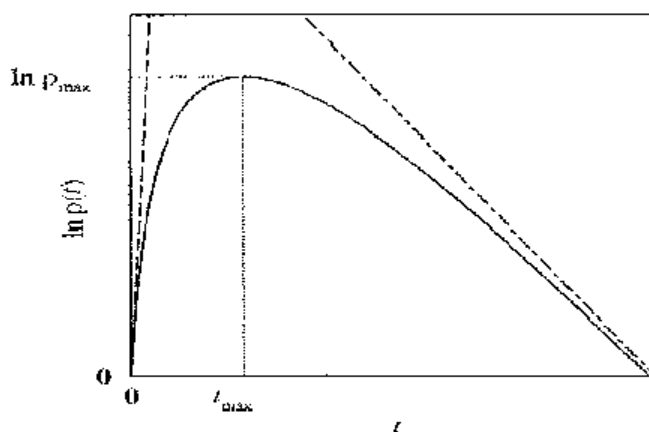


Рис. 1. Динамика системы после выведения из равновесного состояния и характеристики, описывающие устойчивость системы

Натуральный логарифм отклонения системы от равновесного состояния ($\rho(t)$, сплошная линия). Наклон кривой $\ln \rho(t)$ при $t \rightarrow 0$ есть реактивность системы (штрихлиния слева от изгиба кривой). Наклон кривой $\ln \rho(t)$ при $t \rightarrow \infty$ есть эластичность системы (штрихлиния справа от изгиба кривой). t_{max} и $\ln \rho_{max}$ обозначают положение максимального возмущения системы после отклонения её из равновесного состояния

Динамика во времени и пространстве может рассматриваться как сложное явление, которое включает следующие составляющие (Кендалл, Стъарт, 1976):

- тренд, или систематическое движение;
- колебания относительно тренда с большей или меньшей регулярностью;
- эффект сезонности;
- «случайную», или «несистематическую», или «нерегулярную» компоненту;

Фактически большая часть традиционной теории временных рядов посвящена анализу данных, основанному на разложении данных на указанные компоненты и дальнейшем отдельном изучении последних. Однако из того, что мы можем представить ряд как сумму указанных компонент, не следует, что последние соответствуют независимо действующим системам.

Наиболее легко для обнаружения, выделения и изучения эффект сезонности. Здесь мы имеем дело с изменениями, накладываемыми на систему неким циклическим механизмом, внешним по отношению к механизмам, определяющим поведение системы. Во временном аспекте это изменения в течение года, дня, месяца. В пространственном аспекте это изменения, которые наблюдаются вдоль линии прилива, вдоль дюнных всхолмлений и т. д.

Под трендом понимают некое устойчивое, систематическое изменение в течение долгого периода. Как бы ни был велик ряд, мы никогда не можем быть уверенными, что тренд не является частью медленного колебательного процесса. Таким образом, в зависимости от масштабов рассмотрения явления направленный тренд может превращаться в периодические изменения и наоборот. Во многих случаях эти два типа динамики вызваны внешними по отношению к системе факторами. В отношении экологических систем их можно отнести к категории факторов, определяющих плотность популяций (Бигон и др., 1989). Уровень численности популяций сообщества, а значит и его динамика, определяются всеми факторами и процессами, воздействующими на популяцию, как зависящими, так и не зависящими от плотности.

Выделив тренд и сезонные (периодические) изменения, мы столкнемся с рядами, представляющими флуктуации более или менее регулярного типа. Остаточные ряды могут быть систематическими в том смысле, что их значения можно представить в виде функции от времени (пространственной координаты). Такие флуктуации называются систематическими и их относят к колебаниям. Другим типом флуктуаций является выборка из некоторой однородной случайной генеральной совокупности, которая называется несистематической компонентой. Наличие систематической флуктуации обусловлено регулированием динамики системы. Регулирование означает наличие у популяции тенденции снижать численность при превышении определенного уровня и увеличивать ее, когда этот уровень не достигнут. С точки зрения устойчивости сообщества в качестве этого уровня выступает равновесное распределение численностей популяций, составляющих сообщество. Речь идет о тенденции, так как существует возможность для контринтуитивного поведения системы – после выведения из равновесного состояния она некоторый период продолжает все более сильно удаляться от состояния равновесия, и только после этого начинает возврат в него.

Рассмотрим вопрос о пространственной устойчивости комплексов почвенных беспозвоночных. Для его решения были отобраны почвенно-зоологические пробы вдоль трансекты на правом берегу р. Самары (чернокленовая дубрава, 75 проб) (Жуков, 2001), в пойме р. Самары (100 проб) (Жуков, 2002) и в степи (48 проб, неопубликованные данные). Изучение динамики сообщества позволяет вскрыть взаимосвязи, которые существуют между элементами экологической системы. Наличие связи и их количественная характеристика могут быть также установлены при изучении пространственного размещения животных. При этом принимается, что степень экологической связи между животными обратно пропорциональна расстоянию между ними: чем на более близком расстоянии и чаще вместе встречаются животные, тем более вероятным становится связь между ними. Качественный характер и механизм связи с помощью такого подхода установить сложно. Однако такой подход является достаточно результативным при анализе количественной динамики сообщества.

Начальным этапом анализа является выделение тренда и систематической флуктуации. Динамика тренда может быть проанализирована различными методами в зависимости от задач исследования – средствами факторного, кластерного, дискриминантного и других видов анализа. Далее проводится численное дифференцирование систематической флуктуации. Приближением скорости изменения численности (производной функции обилия животного) можно считать разницу численностей в двух соседних точках пространства. С помощью регрессионного анализа динамику сообщества можно охарактеризовать следующим образом:

$$\begin{aligned}x_1(t+1) &= a_1 + b_{11}x(t) + \dots + b_{1n}(t) + \varepsilon_1(t), \\x_2(t+1) &= a_2 + b_{21}x(t) + \dots + b_{2n}(t) + \varepsilon_2(t), \\&\dots \\x_m(t+1) &= a_m + b_{m1}x(t) + \dots + b_{mn}(t) + \varepsilon_n(t),\end{aligned}$$

где a_n – константа; b_{mn} – коэффициент регрессии, который указывает среднюю силу влияния численности вида m на скорость изменения численности вида n ; $\varepsilon_n(t)$ – «ошибка», или изменчивость, которая не может быть описана в рамках регрессионной модели. Коэффициенты регрессионной модели составляют матрицу, описывающую динамику системы, на основании которой можно изучить её устойчивость.

Для проведения анализа виды почвенных животных были ранжированы по степени убывания их обилия. Предварительно было проведено сглаживание данных, вычисленное на основе распределения Гаусса с окном пропускания 3. По существу, целью проводимой процедуры является установить связь между скоростью изменения функции (производной от численности вида животного в пространстве) и аргументами функции, которыми является численность животных. Иначе эта процедура может быть определена как численное дифференцирование.

Дальнейшим этапом анализа выступает собственно регрессионный анализ между скоростью изменения численности животных и самой численностью. Первым шагом являются вычисления коэффициентов регрессионной зависимости для первых двух видов, затем трех, четырех и т. д. Таким образом можно получить зависимости для условно упрощенных систем, состоящих из двух, трех, четырех и т. д. видов. Условность состоит в том, что прочие виды реально входят в систему, но в учет не принимаются. Коэффициенты систем регрессионных уравнений составляют матрицу, которая описывает пространственную динамику почвенных животных. Собственное значение, максимальное по модулю вещественной части, характеризует устойчивость описываемой системы.

Прежде чем применить описанный алгоритм для изучения реальной экосистемы, изучим возможность его применения на модельной системе, которая состоит из трех элементов (видов). Динамика модельного сообщества, состоящего из трех видов, описывается системой уравнений:

$$\begin{pmatrix} x1_{i+1} \\ x2_{i+1} \\ x3_{i+1} \end{pmatrix} := \begin{pmatrix} a_{0,0} \cdot x1_i + a_{0,1} \cdot x2_i + a_{0,2} \cdot x3_i + \text{rnd}(0.2) \\ a_{1,0} \cdot x1_i + a_{1,1} \cdot x2_i + a_{1,2} \cdot x3_i + \text{rnd}(0.2) \\ a_{2,0} \cdot x1_i + a_{2,1} \cdot x2_i + a_{2,2} \cdot x3_i + \text{rnd}(0.2) \end{pmatrix},$$

где $x1$, $x2$ и $x3$ – численность видов; i – номера периодов (временных или пространственных); $a_{i,j}$ – коэффициенты; $\text{rnd}(0.2)$ – случайный шум с амплитудой от 0 до 0,2. Начальными значениями для переменных $x1$, $x2$ и $x3$ приняты значения 0,1, 0,2 и 0,4 соответственно. Числовые значения коэффициентов $a_{i,j}$ выбраны произвольно и заданы матрицей

$$a := \begin{pmatrix} -0.2 & 0.3 & -0.15 \\ 0.2 & -0.3 & 0.1 \\ 0.2 & 0.1 & -0.2 \end{pmatrix}.$$

Максимальное собственное число этой матрицы имеет значение $-0,044$, что свидетельствует о том, что стационарное состояние этой системы является устойчивым.

На рис. 2 показано поведение системы после выведения ее из состояния равновесия. Начальные условия не являются равновесными, поэтому данный случай можно рассматривать как поведение системы после выведения ее из состояния равновесия. Из рисунка видно, что воздействие быстро затухает и система приходит в равновесное состояние.

Регрессионный анализ позволяет воспроизвести исходные коэффициенты матрицы, описывающей поведение системы. В числовом эксперименте они были равны

$$\begin{pmatrix} -1,205 & 0,079 & -0,21 \\ 0,219 & -1,57 & 0,069 \\ 0,298 & -0,038 & -1,292 \end{pmatrix}.$$

Как мы видим, все элементы матрицы a , за исключением диагональных элементов, весьма близки к тем, которые найдены в численном эксперименте. Точность полученных оценок тем выше, чем меньше внешнее шумовое воздействие. Если шумовое воздействие принять равным нулю, то мы можем получить совершенно совпадающие оценочные и реальные значения. Диагональные значения занижены ровно на единицу. Дополнительное слагаемое в регрессионных коэффициентах -1 возникает из-за математической природы изучаемой модели. Между последовательными членами последовательности возникает отрицательная автокорреляция, которая и приводит к возникновению слагаемого -1 . К действительной связи между переменными это слагаемое отношения не имеет. Поэтому при проведении анализа реальной системы следует внести поправку, добавив к диагональным элементам оценочной матрицы ровно единицу. Для проведения анализа данные о численности почвенных животных предварительно логарифмировались. Результаты процедуры сглаживания показаны на рис. 3.

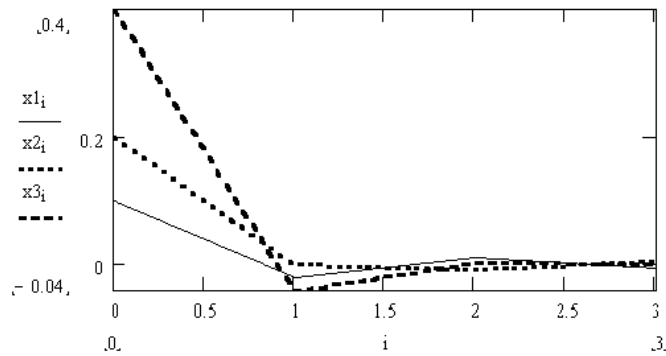


Рис. 2. Динамика системы после выведения из равновесного состояния:
 i – временные шаги; по оси ординат – численность видов

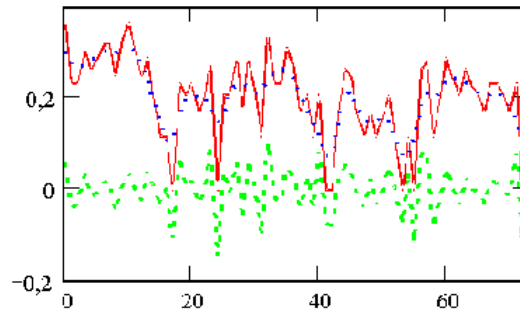


Рис. 3. Сглаживание данных по численности дождевого червя
Octolasion lacteum в чернокленовой дубраве:

$Q1$ – исходные данные (предварительно логарифмированные); K – данные после сглаживания по Гаусу; Q – разница исходных данных и результатов сглаживания. По оси абсцисс – номера проб; по оси ординат – численность, экз./проба.

Дальнейшему анализу устойчивости подвергаются сглаженные данные. Следующим этапом является численное дифференцирование полученного ряда чисел. Затем находится регрессионная зависимость между производной от численности почвенных животных относительно линии тренда и самой численностью относительно линии тренда. Эта процедура является итеративной, вначале регрессионный анализ проводится для двух первых видов (виды ранжированы по обилию), затем для трех, четырех и т. д. Таким образом получены $n-1$ матриц, характеризующих динамику сообщества из n видов. Регрессионная модель описывает для разных видов и для разного числа видов 85–90 % дисперсии изучаемой переменной. Пример матрицы для сообщества, состоящего из четырех видов, приведен в *таблице*. Этот пример достаточно типичен, и в нем видны некоторые особенности динамических матриц. Важной особенностью является то, что все диагональные элементы являются отрицательными и имеют относительно высокие значения по модулю. Диагональные элементы матрицы характеризуют влияние численности вида в определенной точке пространства на скорость её изменения в ближайшей окрестности этой точки. Таким образом, значительная роль диагональных элементов свидетельствует о важности саморегулирующих механизмов видовой динамики в динамике сообщества. Так, в изменении численности *O. lacteum* (Orley) и *Enchytraeidae* sp. sp. саморегуляция является ведущим фактором динамики, так как диагональные элементы для этих видов значительно преобладают по модулю по сравнению с остальными. Скорости роста численности дождевого червя *A. rosea* (Sav.) способствуют личиночные фазы *Curculionidae* sp. sp. Для скорости роста *Curculionidae* sp. sp. стимулом является присутствие представителей *Enchytraeidae* sp. sp.

Матрица, характеризующая динамику сообщества, состоящего из четырех видов

Скорость изменения численности	Численность, экз./проба				
	Виды животных	<i>O. lacteum</i> (Orley)	<i>A. rosea</i> (Sav.)	<i>Enchytraeidae</i> sp. sp.	<i>Curculionidae</i> sp.sp.
<i>O. lacteum</i> (Orley)		-0,19	0,06	-0,01	0,03
<i>A. rosea</i> (Sav.)		-0,1	-0,31	-0,02	0,21
<i>Enchytraeidae</i> sp. sp.		-0,08	0,01	-0,41	-0,02
<i>Curculionidae</i> sp. sp.		0,1	-0,01	0,14	-0,25

Для полученных матриц могут быть найдены собственные числа, которые характеризуют устойчивость динамики соответствующих сообществ. Для того чтобы проверить, насколько закономерными являются выявленные закономерности, был проведен численный эксперимент, когда с помощью генератора случайных чисел были созданы матрицы с аналогичными статистическими свойствами матрицы, полученной на основе эксперимента. Было создано семь случайных матриц. После этого случайные матрицы были подвергнуты обработке в соответствии с описанным алгоритмом. Результаты обработки экспериментальных данных и данных, полученных с помощью генератора случайных чисел, показаны на рис. 4.

В случае если максимальное собственное число матрицы является отрицательным, система, описываемая такой матрицей, будет устойчивой. Если максимальное собственное число является положительным – система устойчивой не будет. Из рис. 4 видно, что случайная выборка является неустойчивой либо является безразлично устойчивой (максимальное собственное число равно нулю). Экспериментальное сообщество является устойчивым в пространстве, так как максимальные собственные числа соответствующих матриц являются отрицательными. При увеличении числа видов устойчивость сообщества уменьшается и сообщество приближается к области, которую занимает случайная выборка. На рисунке между

случайной областью и экспериментом есть достаточно четкая линия $(-0, 1)$, однако в действительности границы между ними при росте числа видов могут стираться.

Сама тенденция изменения устойчивости не является однозначной. При увеличении числа видов, входящих в сообщество до примерно десяти видов, наблюдается быстрое снижение устойчивости. После этого происходит стабилизация устойчивости. Итак, в пространственном аспекте группировки из меньшего числа видов могут быть более устойчивы, чем группировки из большего числа видов. В данной модели изменение числа видов производилось довольно механистически путем искусственного отбора того или иного их числа. В качестве критерия отбора вида выступает его положение в ряду убывания обилия. Несмотря на видимую произвольность процедуры включения новых видов, аналогичная ситуация наблюдается в практике полевых исследований по объективным, т. е. относительно не зависящим от исследователя, причинам. Число видов, которые оказываются вместе в одной пробе и таким образом могут рассматриваться как взаимодействующие, зависит от способа отбора пробы, её размера и размера животного или, говоря другими словами, от разрешающей способности метода исследования и масштаба изучаемого явления. В данном случае ручная разборка проб позволяет отобрать и количественно оценить присутствие в почве размерной категории почвенных животных, относящейся к мезофауне. Однако в пробе № 50 животных, относящихся к микрофауне, в целом гораздо больше, чем представителей мезофауны, но они таким способом учёта просто не отслеживаются. Аналогичная ситуация с мегафауной – представители этой размерной группировки также в учёт не попадают, если он проводится с помощью ручной разборки проб. Однако в данной ситуации находится не только методическая особенность. Особенность состоит и в специфике взаимодействия различных животных, которая определяется эффектом масштаба. В пределах одного пространственно-временного масштабного уровня возникает возможность для взаимодействия, которое определяет устойчивость или неустойчивость сообщества на этом уровне. Животные, которые относятся к разным размерным группировкам и имеют различные уровни численности и закономерности пространственного взаимодействия, тоже могут взаимодействовать между собой.

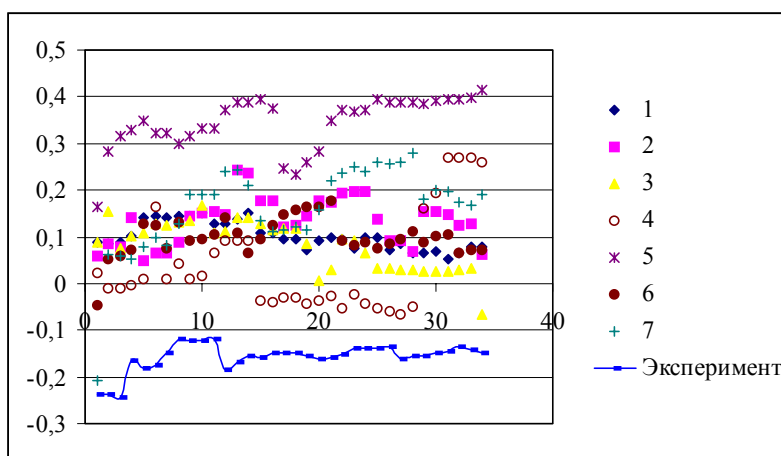


Рис. 4. Изменение устойчивости экспериментальной и случайных выборок в зависимости от числа видов

Линией показаны результаты экспериментальной выборки, точками – результаты случайных совокупностей. По оси абсцисс – число видов; по оси ординат – показатель устойчивости сообщества

Однако последствия для устойчивости сообщества и их масштаб могут быть различными. Эти последствия могут иметь в большей степени свое проявление во

времени, чем в пространстве. Эффект разнообразия на сообщество может быть понят, если само разнообразие рассматривать как меру возможности возникновения взаимосвязи между живыми организмами. Находясь на определенном расстоянии, живые организмы могут взаимодействовать либо не взаимодействовать между собой. В свою очередь, взаимодействие оказывает влияние на процесс стабилизации или дестабилизации сообщества. Таким образом разнообразие позволяет увеличить вероятность возникновения экологических связей, стабилизирующих сообщество. Дестабилизирующие связи, по определению, долго не существуют и по причине своей нестабильности через определенный промежуток времени или пространства прекращаются. Таким образом, понятия разнообразия и экологической связи отображают одно и то же явление, но с различных точек зрения. Разнообразие является эмерджентным свойством системы с точки зрения наблюдателя, находящегося вне системы. Система является целостной совокупностью элементов и связей между ними. Разнообразие элементов влечет за собой возможность разнообразия взаимосвязей. Система может иметь сложную иерархическую структуру, поэтому качественные и количественные свойства связи могут изменяться в зависимости от масштабов рассмотрения явления.

Изменение масштабов взаимосвязи в данном исследовании может моделироваться изменением окна пропускания при предварительном сглаживании данных. Если окно пропускания равно 1, то в таком случае исходные данные не трансформируются и остаются для анализа без изменения. Если окно пропускания больше единицы, то на значение функции в данной точке пространства – времени оказывает влияние значения функции в окрестности этой точки тем больше, чем больше окно пропускания. С увеличением окна пропускания большее значение уделяется пространственным (временным) взаимосвязям большей протяженности. Изменение устойчивости сообщества при различной ширине окна пропускания при сглаживании данных показано на рис. 5.

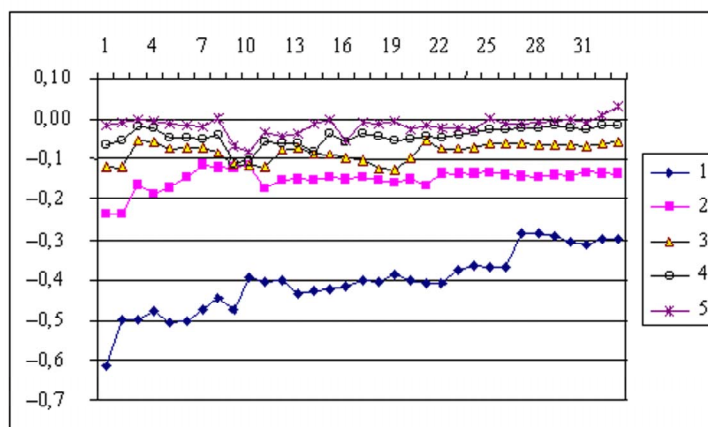


Рис. 5. Изменение устойчивости сообщества при различной ширине окна пропускания при сглаживании данных

По оси абсцисс – число видов; по оси ординат – показатель устойчивости сообщества. Линии обозначены числами, соответствующими ширине окна пропускания

При увеличении ширины окна пропускания происходит снижение устойчивости сообщества. При ширине окна от трех единиц и выше поведение системы не отличается от системы, сгенерированной случайным образом.

Ширина окна пропускания при процедуре сглаживания данных отражает дистанцию, на которой осуществляется взаимодействие. Таким образом, в отношении пространственной устойчивости к стабильности сообщества приводят те

взаимоотношения, которые осуществляются на относительно малом расстоянии. Локальные агрегации почвенной мезофауны в диапазоне до нескольких метров могут быть устойчивыми. При увеличении масштаба рассмотрения пространственного распределения почвенных животных их расположение становится случайным и в этом смысле неустойчивым. Таким образом, существует определенный пространственный и временной интервал для животных определенных размерных характеристик, в пределах которого эти животные как сообщество образуют устойчивые в пространстве и во времени конфигурации. При уменьшении или укрупнении масштаба рассмотрения сообщества устойчивость исчезает и превращается в хаотическое поведение.

Снижение устойчивости сообщества происходит за счёт менее обильных видов. Меньшее обилие вида может быть объективным либо вызвано методическими особенностями – мелкие животные могут просто не учитываться таким способом сбора данных. То есть это представители размерной категории, близкой к микрофауне, которые в масштабе рассмотрения пространственного распределения мезофауны не являются устойчивым сообществом.

Таким образом, при увеличении сложности сообщества устойчивость его пространственных агрегаций снижается. Это приводит к тому, что сообщество распадается на относительно более устойчивые микрогруппировки. В этом состоит причина того, что почвенные животные в своем пространственном распределении часто демонстрируют склонность к образованию пространственных скоплений. Эти скопления, будучи устойчивыми и целостными, могут выступать как элементы системы более высокого порядка. По всей видимости, формирование сложных иерархических взаимосвязей в экологических системах является путем решения парадокса снижения пространственной устойчивости при увеличении разнообразия.

На рис. 6 показаны изменения характеристик устойчивости комплексов почвенной мезофауны различных типов биогеоценозов – степь, чернокленовая дубрава на правом берегу р. Самары и дубрава в прирусловой пойме р. Самары.

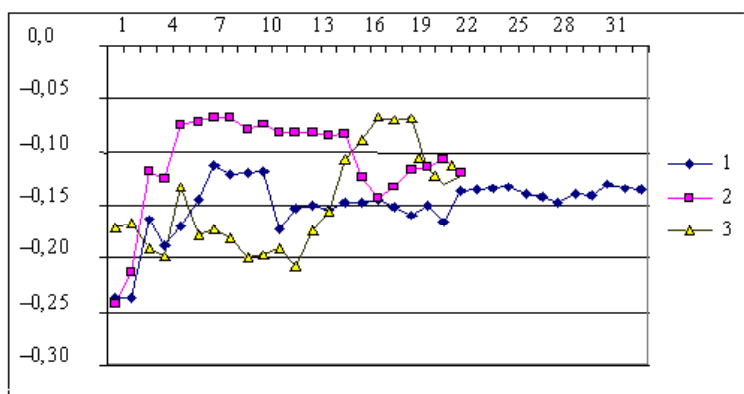


Рис. 6. Изменение характеристик устойчивости комплексов почвенной мезофауны различных типов биогеоценозов

По оси абсцисс – число видов, по оси ординат – показатель устойчивости сообщества. 1 – склон правого берега р. Самары; 2 – прирусловая пойма р. Самары; 3 – степь.

Для всех типов биогеоценозов характерна своя зависимость между числом видов сообщества и его устойчивостью, однако всем сообществам присуща одна тенденция – снижение устойчивости пространственного распределения при увеличении разнообразия.

Степное сообщество отличается большим запасом устойчивости – вплоть до числа видов 11–13 снижения устойчивости не происходит. Однако при дальнейшем

увеличении числа видов сообщества происходит резкое снижение устойчивости. Для лесных сообществ характерна несколько иная зависимость. Резкое снижение устойчивости происходит при диапазоне числа видов 2–7, после чего устойчивость стабилизируется.

Таким образом, пространственное распределение почвенной мезофауны в степи характеризуется большей устойчивостью, чем пространственное распределение почвенных обитателей лесных биогеоценозов. Такой результат вполне закономерен, так как в условиях нестабильности условий внешней среды, что присуще степным местообитаниям, животные должны образовывать более устойчивые комплексы. Пространственное распределение и его устойчивость служат демонстрацией устойчивости гораздо более широкого круга экологических взаимоотношений. В степных сообществах среди почвенных обитателей чаще встречаются специализированные трофические и топические формы. Специализированные – значит устойчиво связанные в пространстве и во времени с определенными другими видами живых организмов или абиотических свойств внешней среды. В лесных сообществах условия обитания для многих видов почвенных животных не являются столь экстремальными, как это имеет место в степи. На силу и направленность экологических взаимосвязей не налагаются сильных ограничений. Поэтому в лесных экосистемах гораздо более широко распространены взаимоотношения факультативного характера. Для успешного выживания не столь необходимые устойчивые пространственные агрегации. Эти агрегации могут быть не только закономерными и устойчивыми длительный период времени, но попросту быть случайными. В лесу механизмы формирования устойчивости экосистемы имеют несколько другой уровень и масштаб, чем в степи. И сообщество почвенных животных в лесу характеризуется свойствами устойчивости, но несколько в другом масштабе пространство – время, чем в степи.

Помимо эластичности важным свойством устойчивости системы является реактивность. Это свойство характеризует динамику возврата системы в равновесное состояние после возмущающего воздействия. Устойчивая и реактивная система, прежде чем пертурбационное возмущение затухнет, еще в большей степени отклоняется от стационарного состояния, а уже после этого следует затухание. Наличие свойства реактивности придает системе интересное качество. Это качество проявляет себя в том, что количественные параметры системы могут значительно изменяться, и эти изменения могут быть обусловлены внутренними особенностями системы и никак не будут связаны с изменениями внешней среды. Внешняя среда может быть причиной толчка, за которым следует динамика, внешними условиями не определяемая.

Количественной мерой реактивности системы является собственное число эрмитовой матрицы (4). Если собственное число эрмитовой матрицы отрицательное, то система не является реактивной, а если оно положительное – то система демонстрирует свойство реактивности.

Нами было изучено, как зависит реактивность системы почвенной мезофауны в пространственном аспекте от видового богатства в степи, на склоне правого берега и в пойме р. Самары. Результаты представлены на рис. 7–9. В лесных экосистемах свойства реактивности комплексы животных приобретают при достижении сообществами числа видов – 7 (чернокленовая дубрава, склон правого берега реки, рис. 7) и 8 (прирусловая пойма, рис. 8). В степи уже четырехвидовое сообщество становится реактивным (рис. 9). Лесные сообщества отличаются от степного резким скачкообразным возникновением реактивности – соответствующая кривая, образованная собственными числами эрмитовой матрицы, имеет резкий изгиб. Для степного сообщества эта кривая имеет гораздо более плавные очертания. Таким образом, в степи уже сравнительно простые сообщества могут демонстрировать свойства реактивности. Это значит, что малое отклонение системы от равновесного состояния может значительно усилиться, прежде чем затухнет. Система, будучи устойчивой, ведет себя контринтуитивно. Контринтуитивность состоит в том, что в данном случае изменчивость обилия животных не является синонимом неустойчивости (и малая из-

менчивость – синонимом устойчивости). Степное сообщество может быть устойчивым в рассматриваемом смысле, но характеризоваться значительной изменчивостью количественных характеристик своих элементов.

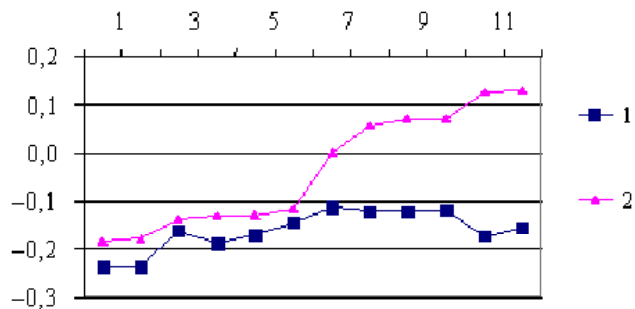


Рис. 7. Зависимость эластичности и реактивности пространственного распределения комплекса почвенной мезофауны чернокленовой дубравы правобережья р. Самары от видового богатства

По оси абсцисс – число видов, ординат – эластичность (1), реактивность (2)

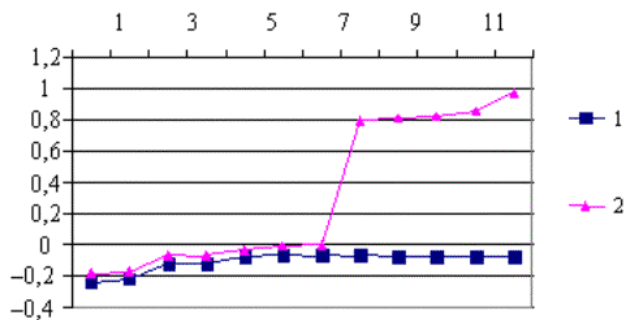


Рис. 8. Зависимость эластичности и реактивности пространственного распределения комплекса почвенной мезофауны прирусловой поймы р. Самары от видового богатства

По оси абсцисс – число видов, ординат – эластичность (1), реактивность (2)

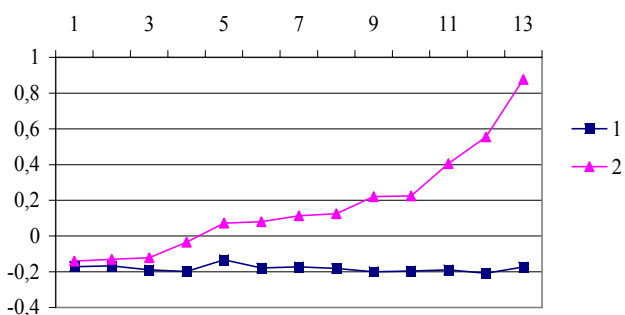


Рис. 9. Зависимость эластичности и реактивности пространственного распределения комплекса почвенной мезофауны степи от видового богатства

По оси абсцисс – число видов. 1 – эластичность; 2 – реактивность.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2 т. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 478 с.
- Жуков А. В. Экологическая структура животного населения почв чернокленовых дубрав правого берега р. Самара Днепропетровская // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д.: ДДУ, 2001. – Вип. 5. – С. 84-93.
- Жуков А. В. Пространственное распределение почвенных беспозвоночных в прирусловой пойме р. Самара // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д.: ДДУ, 2002. – Вип. 6. – С. 108-120
- Кендалл М., Старт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. – М.: Наука, 1976. – 736 с.
- Armstrong R. A. The effects of connectivity on community stability // American Naturalist. – 1982. – 120: 391–402.
- Beddington, J. R., Free C. A., Lawton J. H. Concepts of stability and resilience in predator-prey models // Journal of Animal Ecology. – 1976. – 45: 791–816.
- Cottingham, K. L., S. R. Carpenter. Predictive indices of ecosystem resilience in models of north temperate lakes // Ecology. – 1994. – 75: 2127–2138.
- DeAngelis, D. L. Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience // Ecology. – 1980. – 61: 764–771.
- DeAngelis, D. L., S. M. Bartell, A. L. Brenkert. Effects of nutrient recycling and food chain length on resilience // American Naturalist. – 1989. – 134: 778–805.
- Harrison, G. W. Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence, and variability // American Naturalist. – 1979. – 113: 659–669.
- Harwell, M. A., W. P. Cropper, H. L. Ragsdale. Nutrient recycling and stability: a reevaluation // Ecology. – 1977. – 58: 660–666.
- Harwell, M. A., W. P. Cropper, H. L. Ragsdale. Analysis of transient characteristics of a nutrient cycling model // Ecological Modelling. – 1981. – 12: 105–131.
- Harwell, M. A., H. L. Ragsdale Eigengroup analyses of linear ecosystem models // Ecological Modelling. – 1979. – 7: 239–255.
- Neubert, M. G., Caswell H. Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbation // Ecology. – 1997. 78 (3). – 653-665.
- Holling, C. S. Resilience and stability of ecological systems // Annual Reviews of Ecology and Systematics. – 1973. – 4: 1–23.
- Ives, A. R. Measuring resilience in stochastic systems // Ecological Monographs. – 1995. – 65: 217–233.
- Jordan, C. F., J. R. Kline, D. S. Sasscer. Relative stability of mineral cycles in forest ecosystems // American Naturalist. – 1972. – 106: 237–253.
- Lee, J. J., D. L. Inman. The ecological role of consumers – an aggregated systems view // Ecology. – 1975. – 56: 1455–1458.
- Loreau, M. Material cycling and the stability of ecosystems // American Naturalist. – 1994. – 143: 508–513.
- Nakajima, H. Sensitivity and stability of flow net-works // Ecological Modelling. – 1992. – 62: 123–133.
- Nutrient dynamics and food-web stability / D. L. DeAngelis, P. J. Mulholland, A. V. Palumbo et al. // Annual Reviews of Ecology and Systematics. – 1989. – 20: 71–95.
- O'Neill, R. V. Ecosystem persistence and heterotrophic regulation // Ecology. – 1976. – 57: 1244–1253.
- Pimm, S. L. The structure of food webs // Theoretical Population Biology. – 1979. – 16: 144–158.
- Pimm, S. L. The complexity and stability of ecosystems // Nature. – 1984. – 307: 321–326.
- Pimm, S. L., J. H. Lawton. Number of trophic levels in ecological communities // Nature. – 1977. – 268: 329–331.
- Pimm, S. L., J. H. Lawton On feeding on more than one trophic level // Nature. – 1978. – 275: 542–544.
- Resilience and resistance of alake phosphorus cycle before and after a food web manipulation / S. R. Carpenter, C. E. Kraft, R. Wright et al. // American Naturalist. – 1992. – 140: 781–798.
- Resilience of lotic ecosystems to a light-elimination disturbance / A. D. Steinman, P. J. Mulholland, A. V. Palumbo et al. // Ecology. – 1991. – 72: 1299–1313.
- Vincent, T. L., L. R. Anderson. Return time and vulnerability for a food chain model // Theoretical Population Biology. – 1979. – 15: 217–231.

Надійшла до редколегії 08.01.04