

Кунах О. М., Жуков О. В., Пахомов О. Є.

Конспект лекцій з курсу

«Оцінка стану екосистем та їх компонентів»
(обрані теми)

навчально-методичний посібник

Дніпро
2020

Міністерство освіти і науки України
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара

Кунах О. М., Жуков О. В., Пахомов О. Є.

Конспект лекцій з курсу

«Оцінка стану екосистем та їх компонентів»
(обрані теми)

навчально-методичний посібник

Дніпро 2020

ББК 20.1я73
УДК 005/502/504(03:04)/574
К-56

Рецензенти:

Ю. І. Грицан, д.б.н., проф., проректор з наукової роботи Дніпровського державного аграрно-економічного університету.

І. А. Мальцева, д.б.н., проф., перший проректор Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького.

У навчальному посібнику висвітлені особливості екосистем, як складних біологічних систем, окреслені їх основні компоненти, обґрунтовано необхідність застосування системного підходу до вивчення екосистем та надані методи, критерії та етапи їх дослідження. Особливої уваги приділено стійкості екосистем та взаємозв'язку між стійкістю та різноманіттям. Також висвітлено особливості структури та динамічних властивостей екосистем. На прикладі угруповань безхвостих амфібій із різних екосистем Дніпропетровської області наведено, як здійснювати оцінку стійкості. Посібник розроблений для здобувачів ступеню доктора філософії за спеціальністю 101 – Екологія.

Рекомендовано до друку науково-методичною радою біолого-екологічного факультету Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, протокол № 3 від 23.12.2019 року

Кунах О.М., Жуков О.В., Пахомов О.Є.

К-56 Оцінка стану екосистем та їх компонентів (обрані теми): Навчально-методичний посібник, – Дніпро: типографія «АРБУЗ», 2020. – 77 с.

ЗМІСТ

Вступ.....	4
Особливості дослідження екосистем, поняття система	5
Основні системні поняття	8
Правила організації дослідження систем	9
Поняття біологічної системи.....	10
Обґрунтування системного підходу та системного аналізу для вивчення екосистем.....	14
Компоненти екосистем.....	16
Етапи дослідження екосистем.....	17
Методи дослідження екосистем.....	21
Критерії дослідження екосистем	23
Фундаментальні властивості екологічних систем	24
Ієрархія та закономірності класів систем	27
Види стійкості екологічних систем.....	30
Біологічне різноманіття і стійкість екосистем	31
Стійкість, еластичність і реактивність екосистем	32
Динамічні властивості екологічних систем	35
Структура екологічних систем.....	36
Оцінка стійкості угруповань амфібій.....	37
Різнноманіття та динаміка угруповань безхвостих земноводних в наземних екосистемах долини р. Самара.....	39
Видове різноманіття та динаміка угруповання безхвостих амфібій центральної заплави р. Самара	40
Роль біогеоценотичного оточення в різноманітті угруповань амфібій центральної заплави р. Самара	44
Видове різноманіття та динаміка угруповання безхвостих амфібій арени долини р. Самара	46
Роль біогеоценотичного оточення в різноманітті угруповань амфібій арени заплави р. Самара.....	51
Стійкість угруповання в центральній заплаві р. Самара за Мейєм	53
Динаміка угруповання в центральній заплаві р. Самара.....	55
Стійкість угруповання в центральній заплаві р. Самара за Ляпуновим	59
Стійкість угруповання на арені в долині р. Самара за Мейєм	64
Динаміка угруповання на арені в долині р. Самара.....	66
Стійкість угруповання на арені в долині р. Самара за Ляпуновим.....	69
Практичні результати та рекомендації за результатами аналізу стійкості ...	72
Список літератури.....	74

ВСТУП

Цілісність, сталість та організованість екосистем базуються на безперервній взаємодії живих організмів з навколишнім середовищем – безперервному обміні речовинами та енергією. Цей обмін створює необхідні умови для існування організмів та забезпечує їх потрібними речовинами. Оскільки екологія означає динамічний зв'язок угруповання з середовищем, в якому воно знаходиться, то для успішного існування в умовах, які змінюються, необхідні адаптації. Адаптація являється двобічним процесом, який, з одного боку, включає зміни фізіологічних та соціальних функцій організмів, необхідних для того, щоб задовольнити вимоги навколишнього середовища; а з іншого боку, змінюється середовище, разом з його абіотичними та біотичними компонентами, щоб задовольнити вимоги організму. Середовище – це комплекс оточуючих умов, в яких знаходиться угруповання: абіотичні та біотичні компоненти (особливості рельєфу, клімату, засоби сполучення, рослинний і тваринний світ). А комплекс, що складається з певної групи живих істот і середовища, в якому ця група мешкає, називається екосистемою.

Екосистеми являються складними системами. Оскільки система - це впорядковано взаємодіючі і взаємопов'язані компоненти, що утворюють єдине ціле, то екологічна система – це складна ієрархічна структура організованої матерії, в якій при об'єднанні компонентів в більші функціональні одиниці виникають нові якості, які були відсутні на попередньому рівні, що втілює одну із головних парадигм системного підходу. Отже, екосистеми являються єдиним стійким природним комплексом живих організмів і природнього середовища, в якому вони існують; відкритою термодинамічною системою, що існує за рахунок надходження з навколишнього середовища енергії та речовини і має здатність до саморозвитку та саморегуляції.

Екосистеми складаються зі значного числа біотичних і абіотичних компонент, які функціонують у взаємозв'язку. Найбільш важливими компонентами екосистем являються ґрунти, атмосфера, випромінювання від сонця, вода і живі організми. До того ж кожна екосистема складається з біоценозу та біотопу. Біотоп – це ділянка поверхні землі з більш-менш однотипними умовами існування (ґрунтом, мікрокліматом тощо). Біоценоз - це історично сформована сукупність рослин, тварин та мікроорганізмів, що населяє біотоп. Зрозуміло, що така неоднозначність у визначенні компонент екосистеми вимагає особливого підходу до їх дослідження.

ОСОБЛИВОСТІ ДОСЛІДЖЕННЯ ЕКОСИСТЕМ, ПОНЯТТЯ СИСТЕМА

Однією з основ нової парадигми екології повинен бути системний підхід, заснований на відомому загальнонауковому положенні, що йде ще від Платона, про неможливість звести властивості цілого до суми властивостей його частин. Термін “система” вживається надзвичайно широко. Якщо у ньому, як і понятті “організація”, відбивається деяка істотна властивість (або група властивостей) об'єктивного світу, то останнє, будучи досить загальним, знаходить своє відбиття не тільки в понятті системи, а і в інших уявленнях – об'єднання, множина, об'єкт, ціле тощо. Реальний зв'язок конкретних властивостей об'єкта завжди відбивається у зв'язку уявлень, що відбивають ці властивості. Про властивість об'єктивного світу, що відбивається в понятті “система”, можна довідатися при аналізі не тільки самого уявлення “система”, що допускає всілякі тлумачення, а й сімейства споріднених йому уявлень, що є «груповим знімком», більш глибоко й всебічно відбиває невідомі властивості, що нас цікавлять, та частково знайшли своє відбиття й у понятті “система”. Специфіку уявлення “система” можна зрозуміти, якщо застосувати системний підхід до самого цього уявлення, тобто якщо розглядати його в системі споріднених йому уявлень. Аналогічне твердження справедливе й для уявлення «організація» у його відношенні до таких подібних йому уявлень як «об'єкт», «елементи», «зв'язок», «структура», «спосіб зв'язку».

Л. А. Петрушенко у своїй роботі «Саморух матерії у світлі кібернетики» (1971) пропонує розглядати систему як складне багат шарове уявлення зі своєю ієрархією. Кожному із включених у нього уявлень відповідає свій рівень абстракції, і кожне з них відбиває більш-менш абстрактно те ж, що відбивається в уявленні системи, однак усі вони більше абстрактні, ніж це уявлення (рис. 1). Виділяються два підходи до характеристики системи.

Підхід № 1 характеризує споріднені системі уявлення й полягає в розгляді цих уявлень із погляду зміни їх визначеності: найбільш конкретний зріз – «система», менш конкретний – «об'єднання», потім ще менш конкретний – «множина», а в основі перебуває найбільш абстрактний зріз – «утворення».

Підхід № 2 характеризує уявлення, споріднені організації, і полягає в розгляданні цих уявлень з боку необхідності існування й змісту: найбільш конкретний зріз – «структура (організація)», потім менш конкретний – «спосіб зв'язку», ще менш конкретний – «елементи й зв'язки» і найбільш абстрактний – «об'єкт».

Утворення – ідеалізований об'єкт, матеріальний за своїм походженням й абсолютно невизначений. Утворення – це об'єкт, розглянутий безвідносно до елементів і зв'язків, що його утворюють, або об'єкт, що складається з нерозрізнених елементів і зв'язків. Залежно від того, на якому рівні абстракції ми розглядаємо утворення, можна говорити про нього як про множину,

об'єднання або систему. Коли ми говоримо про систему, то характеризуємо утворення насамперед із боку одних його властивостей і повністю зневажаємо іншими (такими, які характеризують утворення, наприклад, як об'єднання).

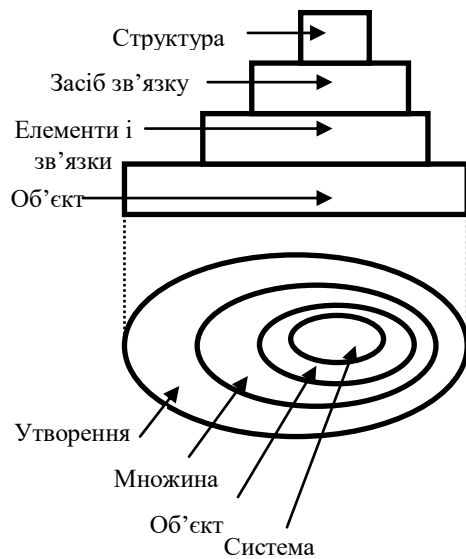


Рис. 1. «Груповий знімок» поняття «система» (Петрушенко, 1971)

Здійнявшись вище на рівень абстракції, ми виявляємо, що утворення виступає вже не як система, а як об'єднання. Завдяки цьому властивості, які характеризують утворення як систему, відступили на другий план перед тими властивостями, які характеризують утворення як об'єднання, хоча й не зникли. Ще щаблем вище ми б побачили, що являє собою утворення як множина, а ще вище – утворення виявить себе як утворення. Утворення виступає у формі множини, об'єднання й системи. Аналогічно, множина виступає у формі об'єднання й системи, а об'єднання має в цьому випадку тільки одну форму – систему. Система є найбільш розвиненою

і конкретною формою утворення, а в більш абстрактному плані – як особлива форма об'єднання.

Множиною є будь-яка мислима сукупність утворень, що володіє певною мірою різноманіттям й визначеністю (насамперед кількісною), цілочисловістю та домірністю, відсутніми (або майже відсутніми) в окремого утворення. Множина – це об'єкт, що має елементи й зв'язки. У тій самій множині елементи й зв'язки не змінюються ні в просторі, ні в часі, залишаючись завжди тими самими.

Об'єднання – це множина, що за своїм існуванням та змістом обумовлена випадковістю, тобто якою-небудь зовнішньою відносно до цієї множини необхідністю. Зовнішня необхідність може бути причиною виникнення в об'єднання деяких загальних «емерджентних» функцій тимчасового або локального характеру, але обумовлена ними спільність, цілісність і впорядкованість поведінки об'єднання втрачається відразу ж при припиненні дії зовнішньої необхідності. Об'єднання перестає бути об'єднанням тим швидше, ніж більш зовнішньою стосовно нього є ця необхідність. У системі, де діє не стільки зовнішня, скільки внутрішня необхідність, «емерджентні» функції й особливості зберігаються, а іноді навіть підсилюються, після зникнення зовнішньої необхідності. Система більше незалежна від середовища, ніж об'єднання. Об'єднання, на відміну від множини, володіє не тільки якісною, а й кількісною визначеністю, оскільки його елементи, на відміну від елементів множини, здатні змінюватися в часі. Об'єднання – це об'єкт, чії елементи й зв'язки змінюються в просторі й у часі.

Система – це об'єднання, що володіє зовнішньою й внутрішньою необхідністю свого існування та змісту. Частини такого об'єднання як система називаються підсистемами. Їх взаємозв'язок та існування внутрішньо необхідно обумовлені. Це якісно відрізняє підсистеми системи від частин звичайного об'єднання.

Існує понад тисяча її визначень, у найширшому тлумаченні під системою можна розуміти сукупність будь-яким засобом виділених зі світу реальних або уявлених об'єктів, але, оскільки таке формулювання мало продуктивне, на практиці звичайно використовують більш вузькі визначення. Для виділення групи об'єктів у системи необхідна наявність деякої інтегративної властивості, яка підкреслюється в одному з визначень системи «Система S на об'єкті A відносно інтегративної властивості (якості) є сукупністю таких елементів, що перебувають у таких відносинах, які породжують дану інтегративну властивість» (Петрушенко Л.А., 1971).

Система істотно відрізняється не тільки від своїх підсистем, а й від навколишнього середовища. Розбіжність між системою й середовищем не абсолютна, а відносна: середовище, що оточує систему, може розглядатися стосовно неї як інша система.

У. Р. Ешбі відзначав: «Реальні предмети можуть давати цілу множину однаково прийнятних «систем», які можуть дуже сильно відрізнятися один від іншого за властивостями, що нас цікавлять ...; та відповідь на яке-небудь конкретне запитання може істотно залежати від того, до якої з систем воно ставиться».

Інформацію можна розглядати як результат вибору або добору, що робить система, переходячи в один з можливих станів. Процес вибору заснований на розрізненні (порівнянні) системою своїх можливих станів або, інакше кажучи, складається в реалізації системою одного з її можливих станів шляхом переходу в цей стан. Інформація пов'язана з відбиттям, оскільки без нього система не може здійснити розрізнення (порівняння), а також з різноманіттям, оскільки при однорідності, одноманітності також неможливі розрізнення й порівняння. Здатність сприймати інформацію обумовлена організованістю системи. Кожна система сприймає інформацію в міру своєї організованості. Те, що для одних систем є інформацією, для інших може бути лише енергетичним впливом.

Оскільки будь-який матеріальний об'єкт може розглядатися з погляду форми й змісту, внутрішнього й зовнішнього, то розмаїття (одноманітність) відрізняється від розбіжності (подібності) тим, що розмаїття і одноманітність є характеристиками неоднорідності змісту об'єкта, тоді як розбіжність і подібність є характеристиками неоднорідності форми об'єкта. Розмаїття (і одноманітність) характеризує об'єкт ніби «зсередини», а розбіжність (і подібність) – «ззовні».

Варто розмежовувати між собою не тільки розмаїття (одноманітність) і розбіжність (подібність), а й розбіжність (подібність) і розрізнення

(порівняння). Розрізнення, як і порівняння, являє собою умову передачі інформації.

Кожний елемент системи, у тому числі й біосистеми сам по собі не має властивості розмаїття. Тільки встановлення меж між об'єктами дозволяє зробити перший крок до розмаїття. Межі розділяють різномірні елементи й створюють розмаїття системи. Сама по собі різномірність не створює системних властивостей цілого. Різномірні елементи взаємозалежні й повинні доповнювати один одного. Компліментарність різномірних елементів і створює функціонуючу систему.

Екологічні системи належать до омнікаузальних систем, їх структура визначається не елементами, а цілісними властивостями системи, тому цілісне описання такої системи містить інформацію, яку неможливо здобути з як завгодно докладного описання її на рівні елементів. Нemoжливiсть звести властивості цілого до суми властивостей його елементів називають «емерджентністю». Екосистеми належать до класу інтеркаузальних систем, структура яких не задається ззовні, а визначається внутрішніми властивостями системи. У таких системах структура завжди визначається функцією, а не навпаки. Таким чином, адекватними підходами до вивчення екосистем будуть: стохастичний, а не детерміністський; структурний, а не функціональний; холістичний (інтегратистський), а не редукціоністський. Причому другі члени зазначених пар не заперечуються, а розглядаються як додаткові (Жуков О.В., 2009).

ОСНОВНІ СИСТЕМНІ ПОНЯТТЯ

Система – це частина реальності, яка оточує людину, що виділяється для того, щоб цю реальність дослідити. **Система** – це відображення реальності, побудоване за певними правилами, але не сама реальність.

Елемент – це індивідуальний об'єкт, який у всіх перетвореннях розглядається як незмінний, неподільний. У всіх випадках вибір елемента визначається цілями дослідження та гіпотезами про поведінку об'єкта.

При цьому кожен елемент відображається безліччю притаманних йому властивостей або ознак. Під **властивістю** мається на увазі дещо, притаманне об'єкту дослідження, що можна простежити або виміряти. **Властивості системи** – сукупність параметрів, що визначають поведінку системи

Наступне важливе поняття – це **стан**. Стан у загальному випадку – це те, що дозволяє відрізнити елементи один від одного. (віковий стан, домінантний стан й т.ін.). **Стан системи** – упорядкована множина суттєвих властивостей, які має система в кожний момент часу. **Стан системи** – це її опис у конкретний момент часу, коли як на фотографії вхідні й вихідні параметри елементів є статичні. Стан системи може відзначатися рівновагою, стійкістю або розвитком як пошуком рівноваги.

Рівновага системи – це стан системи, на яку не діють зовнішні чинники.

Під **стійким станом** системи розуміють таку її поведінку, яка забезпечує повернення системи до стану рівноваги після впливу зовнішніх чинників. Стан стійкості досягається за рахунок поєднання властивостей елементів системи.

Розвиток системи – це такий її стан, що забезпечує розвиток властивостей зв'язків чи відносин у межах структури організації протягом тривалого періоду часу з урахуванням дії чинників зовнішнього середовища.

Процес – це зміна станів у просторі і часі. Процес констатує факт динаміки, але не пояснює його причин.

Відношення – це те, що ставить у певну відповідність одне одному елементи або стани елементів однієї множини. Найбільш типовим відношенням являється відношення порядку (більше–менше, вище–нижче). Відношення порядку часто називають структурою (структура деревостану за віком, за висотою).

Під **параметром** розуміється дещо відносно незмінне, що визначає правило відношення. У рівнянні $y = a + bx$, a і b – параметри. Поняття параметру прийнято пов'язувати з поняттям характеру.

Поведінка системи – сукупність зовнішніх і внутрішніх дій системи, що зумовлюють форму її існування в зовнішньому середовищі та орієнтовані на реалізацію цілей системи.

Дія – подія, що відбувається із системою, спричинена іншою подією.

Подія – зміна хоча б однієї властивості системи.

ПРАВИЛА ОРГАНІЗАЦІЇ ДОСЛІДЖЕННЯ СИСТЕМ

Загальні правила організації дослідження систем уперше були запропоновані Дж. Кліром у 1990 р. Ці правила утворюють ієрархію рівнів системи.

Система нульового рівня розуміється як сприйняття природи дослідником. Це сприйняття визначається його базовими знаннями, досвідом і навіть характером. Будь-яке дослідження організовується для вирішення якої-небудь проблеми. Проблема виникає тоді, коли дослідник не може, виходячи з базових знань, описати, зрозуміти, прогнозувати яке-небудь явище.

Наступний рівень – це система даних, яка організована у відповідну базу – **рівень 1**. Система «база даних» дозволяє контролювати повноту і якість польових досліджень і є основою для системи **рівня 2** – породжуючої системи. Саме тут виявляються відношення між змінними похідної системи – на цьому рівні зосереджують ся основні завдання системного аналізу. Кінцевим завданням аналізу являється визначення відношень між змінними через параметри. У результаті безліч даних, отриманих в рамках похідної

системи і накопичених у базі даних, перетворюється у дуже обмежене число правил перетворення одних змінних через інші з кількісними значеннями їх параметрів. На цьому рівні ми отримуємо відповідь на питання «як явища співвідносяться одне з одним».

Третій системний рівень (рівень 3) розуміє з одного боку функціональне поєднання декількох підсистем та порівняння отриманих результатів з аналогічними дослідженнями.

На **четвертому рівні** на основі узагальнення власних результатів і результатів аналогічних досліджень будується загальна модель досліджуваної реальності (Клір Дж., 1990).

Полюві дослідження в екології можна поділити на наступні основні групи:

- за типом систем, які відокремлюються, і цілей:
 - 1) дослідження процесів – правило зміни станів;
 - 2) дослідження відношень – відношення між змінними (у часі, у просторі, у часі та просторі);
- за ціллю:
 - 1) визначення параметрів процесів та відношень;
 - 2) пошук механізмів, що породжують конкретний тип процесу або відношень;
 - 3) параметризація моделей динаміки;
- за обсягом системи:
 - 1) монокомпонентні;
 - 2) полікомпонентні.

ПОНЯТТЯ БІОЛОГІЧНОЇ СИСТЕМИ

Біологічна система (біосистема) – біологічний об'єкт, що складається з:

- взаємозалежних і взаємодіючих елементів;
- володіє властивостями цілісності, відносної стійкості;
- а також здатністю до розвитку, самовідтворення і

приспосовуванню до зовнішнього *середовища*.

Біологічна система – живий об'єкт чи система об'єктів різної складності (клітина, тканина, орган, система органів, організм, біоценоз, екосистема, біосфера), що складаються з певної кількості рівнів структурно-функціональної організації, кожен з яких є сукупністю взаємозалежних елементів.

Біологічним системам притаманні такі властивості як цілісність, що не зводиться до суми властивостей її складових елементів, динамічний характер стійкості, здатність адаптації до зовнішнього середовища, саморегуляції, самовідтворення, саморозвитку й прогресивного філогенетичного розвитку. Для систем взагалі й для біологічних систем зокрема можна виділити 2 комплекси властивостей, один із яких характеризує ступінь інтегрованості

елементів, що утворюють конкретний структурно-функціон. рівень, а другий – тип взаємодії між ними.

Для біологічних систем в ієрархії підсистем, які її утворюють, слід зазначити чергування статистичних і структурних систем (підсистем). **Статистичні системи** слабо інтегровані, складаються з функціонально однотипних елементів, що мають невеликі випадкові відмінності. Для систем цього типу характерним є те, що їхні елементи не пов'язані між собою безпосередньо, а взаємодіють за допомогою спільного середовища; елементи взаємодіють випадковим чином; немає елементів, що спеціалізуються на запам'ятовуванні впливів зовнішніх і внутрішніх чинників (запам'ятовують усі елементи); якісно майже не відрізняються від простої суми складових елементів; поведінка системи визначається ймовірнісними законами; висока стійкість до стресорів зумовлена дублюванням і взаємозамінністю елементів; значним є зниження швидкодії системи в цілому порівняно зі швидкістю реакції окремих елементів. Прикладами таких систем можуть бути біологічна тканина, що складається з однотип. клітин, або популяція організмів, що складається з окремих осіб, множина однотипних органел, популяції одноклітинних еукаріот, популяція (колонія) багатоклітинних організмів тощо.

Структурні системи складаються з функціонально різноманітних елементів, пов'язаних один з одним суттєвими зв'язками, і мають завдяки цьому чітку функціональну структуру й високий ступінь інтегрованості. Крім цього, в межах структурних системи формується спеціалізована керівна підсистема і спеціальний пристрій для запам'ятовування. Структурна система якісно відрізняється від суми її складових елементів, поведінка її визначається динамічними закономірностями взаємодії цих елементів. Стійкість до зовнішніх впливів забезпечується за рахунок механізмів саморегуляції, в основі яких лежить система негативного або позитивного зворотного зв'язку. У цілому для структурних системи характерне зниження стійкості до дії зовнішніх стресорів, але надійність підвищується внаслідок здатності такої системи регулювати склад зовнішнього середовища або уникати несприятливих впливів. Швидкість реакції структурної системи визначається швидкістю її елементів. Прикладами структурних систем є клітина, багатоклітинний організм, популяція з соціальною структурою, угруповання, біосфера.

Ієрархія систем, зокрема біосистем, побудована таким чином, що статистичні системи складаються з множини однотипних структурних систем попереднього рівня, а самі статистичні системи є підсистемами структурних систем наступного рівня. Наприклад, тканина (статистична система) складається з множини клітин (структурних систем), одночасно будучи підсистемою органа (структурної системи).

Для біологічних систем характерний високий рівень динамічності, мінливості в просторі й часі – у ній на різних рівнях інтеграції постійно відбувається багато процесів, що суттєво розрізняються за часовими

характеристиками. У той же час біологічна система – відкрита, відносно стабільна система, умовою існування якої є постійний обмін енергією, речовиною й інформацією між її частинами і з довкіллям. Найважливіша особливість біологічних систем, що відрізняє її від неживих систем, полягає в тому, що такий обмін (особливо інформаційний) здійснюється під контролем спеціальних механізмів, що дають змогу забезпечити їй тимчасову й просторову стійкість (надійність). Стійкість стаціонарних станів біологічних систем (зберігання відносної – динамічної – сталості внутрішніх характеристик на тлі нестабільності зовнішнього середовища), а також спроможність її під впливом зовнішніх і внутрішніх чинників до переходу з одного стану в інший (властивість нестійкості стаціонарних станів біологічних систем) забезпечуються різноманітними багаторівневими системами саморегуляції, що використовують сигнальні механізми взаємодії. В основі механізму саморегуляції біологічних систем лежить система **негативного або позитивного зворотного зв'язку**. Так, у ланцюзі регулювання з негативним зворотним зв'язком інформація про відхилення регульованого параметру від заданого рівня вводить у дію регулятор, що впливає на регульований об'єкт таким чином, що регульований параметр повертається до вихідного рівня. Цей механізм, а також складніші комбінації кількох механізмів можуть функціонувати на різних рівнях орг-ції біологічних систем. Спеціальні механізми позитивного зворотного зв'язку лежать в основі переходу біологічних систем з одного стаціонарного стану в інший і заснованих на цих переходах закономірних змін біологічних систем, що забезпечують її адаптацію до змінних зовнішніх умов, переміщення в просторі, інші різноманітні онтогенетичні функції біологічних систем (морфо- і функціогенез) та її філогенетичні перетворення. Складні автономні (незалежні від середовища) рухи біологічних систем можливі завдяки множинності стаціонарних станів біологічних систем, між якими можуть відбуватися переходи. В деяких випадках новий стан виявляється не стаціонарним, а автоколивним, тобто таким, у якому значення показників коливаються в часі з постійною амплітудою. Такі явища лежать в основі періодичних процесів у біологічних системах, часовій організації біологічних систем, в основі функціонування біологічного годинника тощо.

Однією з особливостей біологічних систем є спосіб реагування на біотичні й абіотичні чинники, у процесі якого вона може змінити свою початкову стійкість. На реакцію біологічної системи впливає її поточний стан і якісні та кількісні характеристики стресора. Реакції біологічної системи відносно доцільні й цілеспрямовані, тобто протікають із певним «розрахунком» на майбутні впливи. Оскільки реакція біологічного об'єкта детермінована зовнішніми і внутрішніми умовами, а майбутні умови можна передбачати лише з певною ймовірністю, то, з одного боку, біологічна система під час взаємодії з зовнішніми надпороговими рівнями чинників реагує на них не цілеспрямовано, а відповідно до норми реагування, що визначається властивостями її систем регуляції (гомеостазу), але, з іншого

боку, за відсутності реальної (об'єктивованої) доцільності в реагуванні біологічної системи вона існує потенційно й здатна реалізуватися (об'єктивуватися) за відповідних умов. Інакше кажучи, в результаті взаємодії зі стресором біологічна система може перейти в такий стан, що буде здатен у майбутньому забезпечити їй підвищену (або знижену) чутливість до нових доз того самого або іншого стресора. Таким чином, у системі існують умови для забезпечення в майбутньому будь-якого типу відповіді, зокрема адаптивного.

Поняття «стрес» було введено у біологію Г. Сельє 1936 р., нині його широко вживають, хоча тлумачення його у різних сферах різне. В екології під стресом розуміють *реакцію біологічної системи на екстремальні фактори середовища (стресори)*, які залежно від сили, інтенсивності, моменту і тривалості дії, по-різному впливають на систему і проявляються по-різному.

Стреси поділяють на два типи:

еустрес – характеризується фізіологічно адаптивними реакціями, які викликають біоенергетичні процеси, коли в критичних ситуаціях організму треба пристосуватись до інших умов середовища;

дистрес – визначається патогенними процесами, що виникають, як правило, під час постійних навантажень, які організм не в змозі регулювати.

Кожен із названих типів стресу визначається толерантністю системи і характером впливу зовнішніх чинників, тобто наскільки ця система може витримати зміну впливу зовнішнього чинника. Значною мірою це залежить і від тривалості дії чинника.

У природних умовах організми часто потрапляють під вплив стресорів. Одні види мають широку толерантність і пристосовуються, змінюючи свої реакції: наприклад, екстремальні щорічні похолодання багато тварин переносять у стані анабіозу чи криптобіозу (сплячок), а рослини скидають листя; інші уникають стресу за допомогою специфічних пристосувань: наприклад, вологолюбний очерет має глибоку кореневу систему і, живлячись підземними водами, росте в умовах, де поверхневий шар ґрунту зовсім пересихає.

Залежно від того, як довго діє стрес і як біосистема реагує на нього, виділяють *зворотні* та *незворотні* зміни. За довготривалих екстремальних умов, якщо система не загинула, вона має адаптуватись. Процес адаптації проходить кілька етапів і відображений на рис. 1. Під час впливу стресора на певному етапі реакція посилюється, потім вона трохи послаблюється і з часом стабілізується, що відбиває адаптацію системи на новому рівні відповідно до змінених умов. Зафіксоване короткотривале посилення реакції можна розглядати як певний інерційний розвиток відповідного процесу.

Стресорами є як *біотичні*, так і *абіотичні* фактори. Г. Вальтер усі абіотичні фактори зводить до п'яти основних, прямих мінімальних й максимальних показників яких і викликають власне стрес:

- тепло;

- вода;
- випромінювання (світло);
- фізичні;
- хімічні.

Біотичні стресори впливають у формі як негативних (конкуренція, хижацтво), так і позитивних (мутуалізм) дій, що визначаються і мінімальними, і максимальними показниками (закон Лібіха).

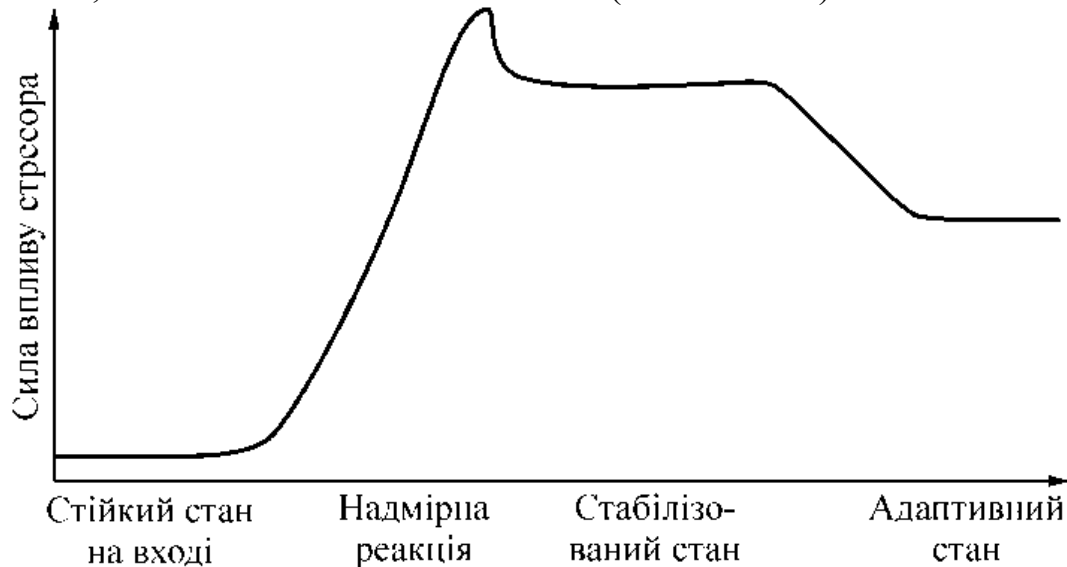


Рис. 2. Загальна схема зміни реакції і переходу системи до нового адаптивного стану внаслідок стресу

Крім згаданих виділяють ще *антропогенні* стресори, однак їх можна звести до двох попередніх форм. Антропогенним стресорам властива лише більша сила, інтенсивність, ніж природним, тому екосистеми не адаптуються до них, а суттєво змінюються настільки, що, як правило, формуються цілком інші структури з іншими властивостями

ОБҐРУНТІВАННЯ СИСТЕМНОГО ПІДХОДУ ТА СИСТЕМНОГО АНАЛІЗУ ДЛЯ ВИВЧЕННЯ ЕКОСИСТЕМ

Для аналізу поведінки і властивостей біологічних систем, якими являються екологічні системи, широко застосовують різноманітні методи аналогового й статистичного моделювання. Системний підхід виявляється перспективним для вирішення багатьох практично важливих проблем, зокрема: створення замкнутих систем життєзабезпечення, розроблення засобів лікування захворювань, пов'язаних із порушенням гомеостазу, прогнозування поведінки біологічних систем в екстремальних умовах тощо. Системний підхід до екологічних систем приводить до розуміння того, що екологія має справу не з одним, а цілою низкою об'єктів і рівнів організації, кожен із яких займає не менш важливе місце в організації природі, ніж цілісний організм.

У наукових і науково-прикладних роботах системний підхід нерідко ототожнюється з системним аналізом. Однак за своєю змістовною суттю вони мають відмінності. Сутність системного підходу полягає у вираженні на рівні спеціальної методології принципів, понять і методів системних досліджень, а системний аналіз розробляє теоретико-методологічні засоби таких досліджень (Дудник І. М., 2010).

Поки ще немає єдиної точки зору щодо змісту поняття «системний аналіз» та області його застосування. Але у загальному сенсі під системним аналізом сьогодні розуміють впорядковану та логічну організацію даних у вигляді моделей, що супроводжується строгою перевіркою самих моделей для їх подальшої верифікації.

В процесі системного аналізу об'єкт повинен розглядатись як система. У вигляді такої системи може бути матеріальний об'єкт, явище, процес, проблема. Але в кожному об'єкті необхідно відображати суттєві ознаки системності, до яких, зокрема, належать:

- склад та структура системи;
- характер організації та рівень організованості;
- функціонування: розвиток, еволюція, траєкторія, детермінованість, механізм;
- функції: види, взаємодія, узгодженість;
- взаємодія з середовищем: відкритість, рівноважність, адаптація;
- мета розвитку системи: ієрархія цілей, цілеспрямованість, засоби досягнення цілей.

Основними принципами, що відображають зміст системного підходу та особливості функціонування системи, є наступні:

- здатність елементів системи до взаємодії;
- ієрархічність (наявність принаймні трьох елементів/підсистем системи (які виконують функції входу, виходу та взаємодії між ними));
- впорядкованість системи, узгодженість її окремих елементів;
- цілісність, єдність підсистем;
- структурованість (стійкий спосіб організації зв'язків між окремими елементами);
- взаємозалежність системи і навколишнього середовища (організація як система проявляє свої особливості у процесі взаємодії з довкіллям);
- множинність опису системи (фахове вивчення системи вимагає побудови багатьох моделей, це викликано складністю системи).

У той же час, системність визначають принципи:

- розвитку (змінність системи в міру накопичення інформації, що надходить з зовнішнього середовища);
- цільової спрямованості (результуючий цільовий вектор системи не завжди є сукупністю оптимальних цілей його підсистем);
- функціональності (структура системи відповідає її функціям);
- ієрархії (супідрядність і ранжування систем);

- невизначеності (ймовірного настання подій);
- організованості (ступеня виконання рішень).

Для екологічних систем притаманні ознаки системності, їх функціонування відповідає принципам системного підходу. Таким чином, для оцінки стану екосистем необхідно застосовувати принципи системного підходу, засновані на теоретико-методологічних засадах системного аналізу.

КОМПОНЕНТИ ЕКОСИСТЕМ

Екосистема представляє собою складний природний комплекс, який складається з двох основних компонент - живих істот та їх неорганічного середовища. Але структуру екосистеми можна розглядати з різних поглядів. Так, з біологічної точки зору в складі екосистем виділяють такі компоненти:

- неорганічні речовини (кисень, азот, вуглекислий газ, вода, фосфор, вуглець та ін.), які вступають у кругообіги.
- органічні сполуки (білки, вуглеводи, ліпіди).
- повітряне, водне і субстрактне середовище, яке включає кліматичний режим та інші фізичні чинники.

З точки зору функцій, які виконуються компонентами, можна виділити:

- продуцентів – автотрофів, які можуть створювати біомасу з простих хімічних елементів шляхом фотосинтезу;
- консументів - гетеротрофів (в основному, це тварини);
- редуцентів - гетеротрофних організмів, які одержують енергію або при розкладанні мертвих тканин продуцентів, або консументів, або шляхом поглинання розчиненої органічної речовини.

Також у складі екосистеми можна виділити такі компоненти:

- Потоки енергії.
- Кругообіги речовини.
- Живі організми.
- Керуючі ланцюги зворотних зв'язків.
- Інформаційні потоки.

Компоненти екосистеми (її елементи) знаходяться у певних взаємозв'язках і взаємодіють між собою, що і визначає структуру екосистеми. Структура зв'язує компоненти системи, надаючи їм організованості і цілісності.

Стійкість взаємозв'язків і взаємодії компонентів, тобто структура, перешкоджає постійній зміні компонентів, утримуючи ці зміни у визначених межах, і зберігаючи екосистему від розпаду.

Кількість можливих зв'язків між членами екосистеми визначається за формулою:

$$A = \frac{N(N-1)}{2}, \quad (2.1)$$

де: А - число зв'язків, N – кількість видів у екосистемі.

У структурному плані екосистеми можуть ділитися на підсистеми і блоки. У число структурних елементів входять популяції, консорції (сукупність різнорідних організмів, тісно пов'язаних між собою і залежних від центрального члена угруповання, екологічно і просторово відособлена частина фітоценозу, що складається з рослин однієї або декількох близьких життєвих форм), яруси рослинності.

Бувають екосистеми:

монодомінантні - екосистеми з одним основним видом продуцента (монокультура);

олігодомінантні - екосистеми з кількома основними видами продуцентів і консументів (у поняття варто було б включити і редуцентів);

полідомінантні - екосистеми, у яких немає чіткої переваги певного числа видів над іншими. Ці екосистеми відзначаються значним різноманіттям живих організмів і називаються бездомінантними.

ЕТАПИ ДОСЛІДЖЕННЯ ЕКОСИСТЕМ

Для оцінки стану екосистем необхідне застосування системного підходу, при цьому виділяють такі наступні етапи.

Етап 1. Вибір проблеми

Цей етап передбачає вибір правильного методу дослідження для вирішення актуальної екологічної проблеми. Як показує досвід, на практиці часто не враховуються істотні практичні аспекти екології, з одного боку; а з іншого – ряд уявлень про екологічні процеси настільки поширений, що їх можна використовувати без додаткових обґрунтувань. Тому, з одного боку, можна узятися за вирішення проблеми, непіддатливої системному аналізу, а з іншого – вибрати проблему, яку можна економніше вирішити, не використовуючи всю потужність методів системного аналізу. Така подвійність першого етапу робить його критичним для успіху (або невдачі) всього дослідження.

Етап 2. Постановка завдання і обмеження ступеня його складності

Коли існування проблеми буде усвідомлене, потрібно спростити завдання настільки, щоб вона мала по можливості аналітичне вирішення, зберігаючи в той самий час усі ті елементи, які допускають змістовну практичну інтерпретацію. Це теж критичний етап, характерний для будь-якого системного дослідження, на якому успіх або невдача багато в чому залежать від тонкої рівноваги між спрощенням і ускладненням – рівноваги, при якій збережені всі істотні зв'язки з початковою проблемою, і при цьому

можна одержати рішення, що піддається якісному аналізу і що має наочну інтерпретацію.

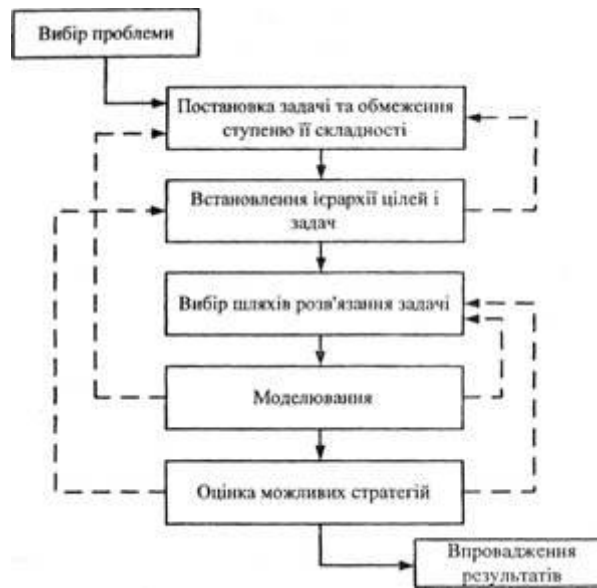


Рис. 3. Схема здійснення оцінки стану екосистеми

Етап 3. Встановлення ієрархії цілей і завдань

Після постановки завдання і обмеження ступеня її складності (як правило, розумного спрощення) можна розпочинати встановлення цілей і завдань дослідження. Як правило, цілі і завдання вибудовують у деякий ланцюжок (утворюють ієрархію) за ступенем їх можливості; при цьому проводять розподіл (декомпозицію) основних завдань на ряд простіших (другорядних). Проте тут необхідно мати на увазі, що завдання, важливі з погляду отримання наукової інформації, у ряді випадків досить слабо впливають на вигляд рішень, що приймаються щодо дії на екосистему і управління нею. Тому встановлення пріоритетності тих або інших завдань в ієрархічному ланцюжку – одна з центральних проблем системного аналізу. Особливо це проявляється при ситуації, коли дослідник свідомо обмежений певними формами управління і концентрує максимум зусиль на завданнях, безпосередньо пов'язаних з самими екологічними процесами.

Етап 4. Вибір шляхів вирішення задачі

На цьому етапі можна вибрати декілька шляхів рішення проблеми. У загальному випадку природно шукати найбільш загальне аналітичне рішення, оскільки це дозволить максимально використовувати результати дослідження аналогічних завдань і відповідний математичний апарат. При цьому вибір сімейства, в рамках якого проводиться пошук аналітичного рішення, багато в чому залежить від фахівця із системного аналізу. Як правило, аналітик розробляє декілька альтернативних рішень і вибирає з них те, яке краще підходить для досліджуваного завдання.

Етап 5. Моделювання

Після того як проаналізовані відповідні альтернативи розпочинають важливий етап моделювання складних динамічних взаємозв'язків між різними аспектами проблеми. Тут необхідно зазначити, що модельованим процесам, а також механізмам зворотного зв'язку властива внутрішня невизначеність, що значно ускладнює розуміння як самої системи, так і можливостей її керованості.

Однією з найбільш відомих спроб побудови моделей в лабораторних умовах являється експеримент Г. Ф. Гаузе (1934), який намагався отримати коливання чисельності хижака й жертви. Об'єктами даних дослідів були інфузорія парамеція (*Paramecium caudatum*) та хижа інфузорія дідініум (*Didinium nasutum*). Їжею для перемеції була завись бактерій, яка регулярно вносила у середовище, а дідініум живився лише парамеціями. Дана система виявилась вкрай нестійкою: прес хижака при збільшенні його чисельності призводив до повного винищення жертви, після чого вимирали й популяція хижака. Ускладнюючи дослід, Гаузе влаштував схованки для жертви, додаючи у пробірки з інфузоріями трохи скляної вати. Серед ниток вати парамеції могли вільно рухатись, що не вдавалось дідініумам. У такому варіанті дослід дідініум поїдав усіх перемецій, які плавали у вільній від вати частині пробірки, й вмирив, а популяція парамеції потім відновлювалась за рахунок розмноження тих особин, які сховались. Деякої подібності до коливань чисельності хижака й жертви Г. Ф. Гаузе вдалось досягнути тільки у тому випадку, коли він час від часу вносив у культуру й жертву й хижака, імітуючи таким чином імміграцію. Через 40 років після робіт Г. Ф. Гаузе його дослід були повторені Л. Лакінбіллом (1973), який використовував в якості жертви інфузорію *Paramecium aurelia*, а в якості хижака *Didinium nasutum*. Лакінбіллу вдалось отримати декілька циклів коливань чисельності цих популяцій, але тільки у тому випадку, коли щільність парамецій була лімітована браком їжі (бактерій), а до культуральної рідини додавали метилцелюлозу – речовину, яка знижала швидкість руху як хижака, так й жертви, що зменшувало частоту їх можливих зустрічей. Також з'ясувалось, що домогтися коливань чисельності хижака й жертви легше, якщо збільшити об'єм експериментальної посудини, хоча умова лімітування їжі для жертви й в даному випадку необхідна. Якщо ж до системи хижака й жертви, які співіснували у коливальному режимі, додавали надмірну їжу, то відповіддю було швидке зростання чисельності жертви, за яким відбувалось зростання чисельності хижака, яке призводило у свою чергу до повного знищення популяції жертви.

Етап 6. Оцінка можливих стратегій

Коли моделювання доведене до стадії, на якій модель можна (принаймні заздалегідь) використовувати, починається етап оцінки потенційних стратегій, одержаних із моделі. У ході оцінки досліджується чутливість результатів до припущень, зроблених при побудові моделі. Якщо виявиться, що основні припущення некоректні, можливо, доведеться повернутися до етапу моделювання і скоригувати модель. Як правило, це

пов'язано із дослідженням моделі на "чутливість" до тих аспектів проблеми, які були виключені з формального аналізу на другому етапі, коли ставилося завдання і обмежувався ступінь її складності.

Етап 7. Впровадження результатів

Завершальний етап системного аналізу є застосуванням на практиці результатів, одержаних на попередніх етапах. Якщо дослідження проводилося за описаною вище схемою, то кроки, які для цього необхідно зробити, будуть досить очевидними. В той самий час саме на останньому етапі може виявитися неповнота тих або інших стадій або необхідність їх перегляду, унаслідок чого доведеться скоригувати модель і знову пройти якісь із уже завершених етапів.

У цілому вивчення конкретної проблеми необхідно розпочинати з визначення концепції щодо цієї проблеми та розроблення робочої гіпотези її суті. Після цього розпочинають визначення рамок проблеми, концептуалізації і формалізації задачі, вивчення наявної інформації та формування бази даних.

Концепція – певний спосіб розуміння, трактування якогось предмета, явища, процесу, основна точка зору на предмет та ін., керівна ідея їх систематичного висвітлення.

Гіпотеза – наукове припущення або передбачення, істинне значення якого не визначене. Як метод розвитку наукового знання гіпотеза включає висунення та наступну експериментальну перевірку передбачень.

Формалізація – відображення результатів мислення у точних поняттях або твердженнях.

Можна виділити три етапи системного підходу до вивчення конкретної проблеми із застосуванням елементів моделювання.

1 етап. Ідентифікація (визначення) проблеми

1. Який клас задач необхідно вирішувати експертові (експертам) або даній аналізуючій системі?
2. Як ці задачі можуть бути охарактеризовані або визначені?
3. Які існують важливі підзадачі (ієрархічний ряд)?
4. Які концепції можуть бути використані при вирішенні даної проблеми?
5. Які є важливі поняття і які їх взаємозв'язки?
6. Який вигляд повинен мати розв'язок?
7. Які аспекти досвіду експерта (експертів) є суттєвими при вирішенні цієї проблеми?
8. Яка природа і який обсяг знань, необхідних для вирішення цієї проблеми?
9. Які можливі ситуації, що можуть стати перешкодою під час реалізації задачі?
10. Як ці перешкоди будуть впливати на експерта (експертів) або аналізуючу систему та на виконання задач з вирішення проблеми?
11. Які є дані, як вони отримуються, чи достань їх?
12. Які типи даних є дефіцитними, яка доступність до необхідної інформації?
13. Які питання необхідно вирішити, щоб їх отримати?

14. Яка вартість отримання даних?

II етап. Концептуалізація

1. Які є типи даних?
2. Що задано і що повинно бути виведено?
3. Чи мають підзадачі назви і які вони?
4. Чи мають стратегії назви і які вони?
5. Чи є зрозумілі часткові загальновизнані гіпотези і які вони?
6. Як зв'язані між собою об'єкти предметної області?
7. Чи можна відобразити ієрархічну структуру задачі і показати причинно-наслідкові відношення, родовидові зв'язки, відношення типу "частина–ціле" і т.ін.? Який вид має ця структура?
8. Які процеси беруть участь у розв'язанні задачі?
9. Які обмеження накладено на ці процеси?
10. Як реалізується передача інформації?
11. Чи можна визначити та розділити знання, які необхідні для отримання результату, і знання, які використовуватимуться для обґрунтування результату?

III етап. Формалізація

1. Чи є невизначеність у даних?
2. Чи залежить логічна інтерпретація даних від порядку їх появи у часі?
3. Які характеристики проблеми можна отримати на базі вибірки із постійного потоку даних? Які конкретні показники, властивості тощо можуть бути отримані із графіків та рисунків?
4. Чи є дані надійними, точними, однозначними (стійкими), чи вони ненадійні, неточні, неоднозначні (розмиті)?
5. Чи не викликають отримані дані протиріч, чи повні та достатні вони для розв'язання поставленої задачі?
6. Який тип формалізації і який понятійно-термінологічний апарат найбільш адекватно віддзеркалюють цю проблему?
7. Який вибрати тип моделювання (моделі) та прогнозу?

МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ ЕКОСИСТЕМ

З усієї великої сукупності екологічних методів кожен з них застосовується для вирішення певної конкретної задачі (операції) або сукупності задач. Єдиної, загальновизнаної класифікації методів поки що немає. З наявних спроб класифікації видно, що в переважній їх більшості до критеріїв класифікації належать спосіб реалізації та форма представлення. Потрібно також зауважити, що власне класифікація методів системного аналізу має більш ілюстративне значення, ніж практичну спрямованість. З огляду на цю обставину узагальнений поділ методів системного аналізу можна здійснити наступним чином:

- експертно-інтуїтивні (неформальні) методи, до яких належать, зокрема, методи «мозкової атаки», сценаріїв, експертних оцінок);

- кількісні (формальні) методи (математичні, статистичні);
- графічні методи (дерева цілей, дерева взаємозв'язків);
- методи моделювання-поєднують елементи зазначених методів (імітаційні, ігрові, макетні моделі).

Методи експертних оцінок базуються на отриманні, обробці та узагальненні інформації фахівців (експертів), які мають високу кваліфікацію та досвід у відповідній галузі знань (діяльності). Загалом ці методи поділяються на дві групи: індивідуальні експертні оцінки та колективні експертні оцінки. До першої групи належать, зокрема, методи психоінтелектуальної генерації ідей, метод інтерв'ю. До другої групи належать методи експертних комісій, метод Дельфі, метод колективної генерації ідей «мозкової атаки», метод керованої генерації ідей, метод деструктивної відносно оцінки, аналітичний метод (експертні оцінки т моделі об'єкта).

Метод «мозкової атаки» базується на стимулюванні творчої продуктивної діяльності експертів шляхом спільного обговорення конкретної проблеми, яке регламентується певними правилами. При цьому «забороняється» оцінка висунутих ідей, обмежується час одного виступу, дозволяються багаторазові виступи одного й того ж учасника; пріоритет виступу має експерт, що розвиває попередню ідею; обов'язково фіксуються всі висловлені ідеї, оцінка ідей здійснюється на наступних етапах.

Метод Дельфі полягає у виявленні узгодженої оцінки експертної групи шляхом їх автономного опитування в декілька турів, що передбачає повідомлення експертам результатів попереднього туру з метою додаткового обґрунтування оцінки експертів у наступному турі. Це найбільш формальний метод серед експертних методів.

Метод складання сценаріїв найчастіше застосовується для вирішення задач прогнозування. Сценарій - це опис ймовірного розвитку процесу чи стану об'єкта в майбутньому на основі правдоподібних припущень. Зазвичай складають три типи сценаріїв: оптимістичний, середній та песимістичний. Складання сценарію - це не якась довільна процедура, це насамперед науковий метод, що підкоряється певному алгоритму. Складання сценарію передбачає логічну послідовність операцій, які включають, зокрема: формулювання проблеми; відбір і оцінку чинників розвитку процесу; обґрунтування показників і критеріїв, що характеризують стан об'єкта (процесу); формулювання припущень щодо ймовірного розвитку процесу; порівняння (зіставлення) бажаних показників майбутнього розвитку з показниками та характеристиками, що очікуються в результаті припущень (суджень, передбачень); виявлення ймовірних наслідків розвитку подій «за сценарієм», розробка заходів з регулювання процесу в бажаному напрямку (Юн, Марінцева, 2004).

КРИТЕРІЇ ДОСЛІДЖЕННЯ ЕКОСИСТЕМ

Кількісне значення критерію є конкретним виміром ефективності функціонування екосистеми. Критерій – це певна функція від прийнятого рішення, яка дозволяє кількісно оцінити доцільність цього рішення. Конкретне значення критерію характеризує рівень досягнення цілі, ефективність методів і засобів, що використовуються для її досягнення. Якщо виходити з того, що критерій – це кількісно виражена мета і вона має єдиний кількісний вимір, тоді мета і критерій повністю співпадають. Проте тотожність цих понять спостерігається лише в найпростіших випадках, коли для виміру рівня досягнення однозначної (простої) мети застосовується чітко виражений один-єдиний критерій. При аналізі більшості практичних проблем такі умови досягаються дуже рідко.

Критерії, що використовуються при дослідженні екосистем, можна поділити на:

- «оптимізаційні» (найкращий варіант вирішення відповідає максимальному або мінімальному значенню цього критерію);
- «обмежувальні» - застосовуються для того, щоб встановити діапазон бажаних значень найсуттєвіших характеристик системи та виключити ті варіанти рішення, за якими хоча б одна характеристика не потрапляє в потрібний діапазон.

Математичний вираз критерію оптимальності називають також цільовою функцією, оскільки екстремум критерію є математичним відображенням поставленої мети. Серед оптимізаційних критеріїв, в свою чергу, можна виділити: прості критерії, які складаються з одного показника, наприклад, максимум прибутку, мінімум собівартості; складні критерії, до яких входять декілька показників, наприклад, типу «вартість - ефективність». Крім того, в окремих випадках (особливо коли задача (повністю не формалізується) кращий варіант визначається на основі «зважуючих» критеріїв, які являють собою евристично побудовані «коефіцієнти відносної важливості», що присуджуються різним суттєво важливим характеристикам на основі експертних оцінок і дозволяють розрахувати «індекси» порівняльної значущості варіантів рішення.

Зазвичай в рамках застосування математичних методів оптимальним рішенням вважається таке, яке забезпечує досягнення поставленої мети при мінімумі затрат ресурсів. Можлива і зворотна постановка задачі - забезпечити максимум ефективності при фіксованих затратах ресурсів.

Звідси загальна форма критерію при прямій постановці задачі записується у вигляді:

$$C \rightarrow \min, \text{ при умові } E > E_g,$$

де: C - значення критерію (сумарні затрати ресурсів); E_g - допустима (мінімальна) ефективність.

У випадку зворотної постановки задачі загальною формою критерію буде ефективність (E) при заданих затратах ресурсів, які в даному випадку є обмеженням:

$$E \rightarrow \max, \text{ при умові } C < C_g,$$

де C_g - допустима величина затрат ресурсів.

При цьому потрібно звернути увагу на важливу вимогу: при вирішенні однієї задачі не можна об'єднувати прямий і зворотний критерії, тобто прагнути до максимальної ефективності при мінімальних затратах. В такому випадку порушується принцип граничної ефективності, відповідно до якого існує верхня межа ефективності будь-якої системи з обмеженими ресурсами.

Завчасно майже неможливо вибрати гарний критерій. Реальний шлях полягає в тому, щоб застосувати початково досить грубу шкалу цінностей, проаналізувати, до яких рішень вона може привести, і, якщо ці рішення містять суперечності, обрати іншу міру цінності.

При виборі критерію необхідно, щоб виконувалась наступна умова: критерії, що використовуються для вирішення задач нижчого рівня, повинні знаходитись у відповідності, ув'язуватися з критеріями, що використовуються на наступному, більш високому рівні. Тобто за аналогією з ієрархією цілей повинна втримуватись ієрархія критеріїв їх досягнення.

Критерій повинен відповідати основним вимогам: бути репрезентативним, критичним (чутливим до змін досліджуваних параметрів, по можливості простим. Репрезентативність критерію означає оцінку основних, представницьких (а не другорядних) цілей системи і врахування всіх головних аспектів її діяльності. Критичність полягає в необхідності помітних змін величини критерію при відносно незначних змінах досліджуваних параметрів. Достатня критичність в багатьох випадках полегшує здійснення математичних досліджень.

Процес формування критеріїв повинен іти зверху донизу при умові, що знизу доверху надходить необхідна для цього інформація. Це одна з умов ефективного управління системою. (Дудник І. М., 2010)

ФУНДАМЕНТАЛЬНІ ВЛАСТИВОСТІ ЕКОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ

Аналіз фундаментальних характеристик екосистем з позицій загального та особливого дозволяє розмежувати їх на дві групи: загальні та специфічні якості. До специфічних належать ті якості, які забезпечують вирішення конкретних актуальних протиріч і характеризують функціональну специфіку цієї конкретної системи або класу систем. До фундаментальних характеристик систем загального характеру зараховують ті, які зумовлені не специфічними особливостями, а системною природою своїх носіїв. Загальні системні якості створюють необхідні передумови існування і обумовлюють характер прояву специфічних системних якостей. Загальні системні якості порівняно зі специфічними мають більш глибокий сутнісний порядок. Масив загальних фундаментальних характеристик систем досить великий. Їх

систематизація дозволяє виокремити ряд фундаментальних характеристик, до яких так чи інакше зводяться всі інші: **організованість і цілісність**.

Організованість – ефективність системи для вирішення актуальних протиріч в заданих умовах середовища. Організованість характеризує міру організації – найбільш істотної і практично значимої системної якості. Сутнісне ядро організаційних явищ розкривають два теоретичні узагальнення, це принцип фокусованої дії та принцип функціональної додатковості.

Принцип фокусованої дії відображає основний сутнісний механізм організації, що складається з фокусування властивостей і потенційних можливостей системи на досягнення функціональних результатів. Фокусований ефект є організаційною основою вирішення актуальних протиріч. Інакше кажучи, організована система за своїм механізмом дії подібна до фокусованої лінзи: вона концентрує потенціал елементів, зв'язків, ресурсів, процесів на досягненні функціональних результатів, які дозволяють актуальні суперечності.

Чим точніше сфокусовані всі системоутворюючі характеристики у функціональному напрямі, тим вищий організаційний ефект дії системи при одних і тих же ресурсних витратах.

Принцип функціональної додатковості є другим із найважливіших теоретичних основ, які розкривають сутнісний механізм організації. Ідею цього принципу у змістовному плані розробив А. Богданов у вигляді уявлення про «додаткові відносини». Аналізуючи питання про тенденції зміни систем у процесі розвитку, він прийшов до висновку, що тенденція до стійкості забезпечується формуванням таких відмінностей між частинами системи, які збільшують їх взаємододатковість.

Отже, функціональна додатковість елементів становить структурний механізм досягнення сфокусованості дій системи: чим точніше елементи системи доповнюють у функціональному відношенні один одного, тим вища сфокусованість її дій у функціональному напрямі. Вимога функціональної додатковості полягає в досягненні таких відносин між елементами системи, які забезпечують узгодженість і взаємодію цих елементів у досягненні функціональних результатів, тобто фокусують їх на вирішення актуальних протиріч. На основі принципів фокусованої дії і функціональної додатковості може бути сформульовано більш глибоке поняття організації: **організація** – це сфокусоване зосередження дій системи на вирішення актуальних протиріч, що досягається на основі функціональної додатковості елементів цієї системи.

Цілісність – здатність системи до збереження своєї якісної специфічності у мінливих умовах середовища. Цілісність – найбільш складна, багатовимірна системна якість. Основними ознаками цілісності являються: зв'язність, взаємозалежність елементів, відмежованість від середовища, емерджентність, а також інтегрованість, активність, фрактальність і стійкість.

Інтегрованість – провідний компонент цілісності. Деякі фахівці відводять цій якості головну роль у розумінні системності взагалі (Кузьмін). Інтегрованість зазвичай пов'язують зі згуртованістю частин у ціле, внутрішньою єдністю системи.

Активність – другий сутнісний компонент якості цілісності, що найбільш явно проявляється на рівні організаційних систем. Головною ознакою активності є здатність до саморуху, самодетермінованості функціональних дій системи. Активність проявляється у випереджаючому відображенні дійсності, спрямованості дій на адаптацію та перетворення зовнішнього та внутрішнього середовища у функціональному напрямі. Результуючий ефект цих проявів – збереження і розвиток якісної специфічності системи, тобто її цілісності. Системно-організаційна роль фактора активності досягає вищого значення на соціальному рівні, де він у загальному плані майже не досліджений. Недооцінка потенціалу та характеру активності особистості, колективу, великих соціальних груп може викликати великі зміни цілісності соціальних систем.

Стійкість - здатність системи протистояти руйнівним діям. Це третій суттєвий компонент якості цілісності. З якістю стійкості пов'язаний **закон відносних опорів**, сформульований А. Богдановим в «Тектології». Згідно з цим законом «стійкість цілого залежить від найменших відносних опорів усіх його частин у всякий момент».

Поняття **зв'язності**, за О. М. Сичивицею, це насиченість системи взаємозв'язками елементів, залежність елементів один від одного. Чим вища зв'язність системи, тим істотніше взаємозалежність її елементів, тим у більшій мірі їх властивості обумовлені включенням цих елементів до складу цілого і впливами з боку інших елементів.

Важливими аспектами зв'язності є ієрархічність і корелятивність. **Ієрархічність** означає супідрядність рівнів системи по вертикалі, підпорядкованість нижчих рівнів вищим. Структурна схема ієрархії, в якій верхні рівні пов'язують і об'єднують елементи нижніх рівнів, фокусуючи їх функціональний потенціал на дозвіл актуальних для системи протиріч, є одним із найбільш явних структурних втілень принципу цілісності, інтеграції частин у ціле, фокусування дій. Цим, мабуть, обумовлена поширеність у живій природі та суспільстві ієрархічних структур. **Корелятивність**, на відміну від ієрархічності, характеризує структуру головним чином в «горизонтальному» розрізі, під кутом координації, а не субординації. Корелятивність – це закономірна взаємозалежність (зчепленість) характеристик цілісної системи, наявність стійких пропорцій між ними.

Емерджентність, тобто наявність у цілісній системі нададдитивних властивостей, відсутніх у її елементів, взятих окремо.

Циклічність динаміки систем полягає в тому, що основні процеси відтворення, функціонування, розвитку організовані у вигляді послідовної зміни фаз, які спільно утворюють замкнутий або розімкнутий цикл. Прикладами циклічності є життєві або формаційні цикли великих систем, що

включають етапи зародження, становлення, зрілості, деградації, руйнування. саме на замкнутості циклів життєдіяльності базується безвідходність (чи маловідхідність) функціонування органічних систем, можливість нескінченного розвитку живої природи та суспільства на обмеженій ресурсній базі. Через те, що кожен етап циклу створює базу для подальшого, він впливає на характер, темпи, спрямованість подальшої динаміки, зумовлює саму можливість її продовження. Тому так важливо будувати функціонування і розвиток, спираючись на природні цикли системи, не протидіючи їм, не деформуючи їх структуру. В іншому випадку неминуче знижується ефективність системи, сповільнюється темп її руху.

Вибірковість контактів із середовищем. На думку ряду авторів, істотною ознакою цілісної системи є наявність зовнішнього кордону із середовищем. Але існує чимало прикладів розосереджених системних комплексів, що мають яскраво виражену цілісність, і водночас взагалі не мають зовнішнього кордону, що відокремлює комплекс загалом від середовища. Прикладами подібних комплексів можуть бути супутникова система зв'язку, розосереджена серед інших космічних об'єктів, або виробниче об'єднання, окремі заводи якого перебувають у різних регіонах країни. У ряді випадків наявність зовнішнього кордону може ускладнити чи послабити функціонування системного комплексу. Тому в загальносистемному плані слід як ознаку цілісності фіксувати не наявність зовнішнього кордону, а функціональну виділеність системи з середовища і виборчий спосіб контактів із ним, забезпечення збереження якісної індивідуальності. Вибірковість контактів із середовищем дозволяє системі отримувати від свого оточення речовину, енергію та інформацію, всебічно взаємодіяти з середовищем, не змішуючись із ним, зберігаючи свою якісну специфічність.

Фрактальність, тобто відбиття в елементарних одиницях системи властивостей і характеристик, притаманних цій системі як цілому, що становлять її якісну специфіку. Цей аспект для різних систем ще недостатньо досліджений. (Таран-Лала О.М., 2013)

ІЄРАРХІЯ ТА ЗАКОНОМІРНОСТІ КЛАСІВ СИСТЕМ

Лише ієрархічна впорядкованість світу дозволяє досягнути його різноманіття. У його відомій нам частині співіснують, взаємодіючи, три ієрархії, що виникли послідовно. Це **фізико-біологічна А, Б** (атом, молекула, клітина, тканина, орган, система органів, особина, популяція, угруповання, біоценоз, біосфера) та **соціальна В** (людина, колектив, суспільство, людство), які виникли природно. І **технічна Г** ієрархія (знаряддя, машина, пристрій, комплекс), що виникла штучно. Наведені лише основні класи систем, з яких складаються ієрархії.

Поєднання класів систем з різних ієрархій або їх частин призводить до «змішаних» класів. Наприклад, поєднання «неживих» класів систем з фізичної частини ієрархії з «живими» класами систем біологічної ієрархії призводить до змішаного класу систем, який називають екосистемами. Поєднання соціальних і технічних класів призводить до промислово-господарських класів систем.

Встановлено, що класи систем з підвищенням їх рівня мають наступні закономірності.

1. **Різноманіття** (кількість a різних типів систем даного класу) збільшується. Так, різних типів атомів $a = 10^2$, різних типів неорганічних молекул $a = 10^4$, різних типів тварин $a = 10^7$.
2. **Багатство або поширеність** (кількість N однотипних систем даного виду у даному просторі (наприклад, на Землі) зменшується, що пов'язано зі збільшенням їх розмірів. У граничному випадку – для найвищих рівнів біологічної й технічної ієрархій (деякі біоценози, біосфера, глобальні технічні системи) – поширеність відповідних систем виражається в одиничному екземплярі. Такі системи називають унікальними.
3. **Складність** можна розгляди з позиції складності структури та складності поведінки систем. Для структури систем вона визначається кількістю n її елементів та кількістю m зв'язків між ними. Однак тут необхідно з'ясувати поняття структури систем. Під **структурою** розуміється інваріантна у часі фіксація зв'язків між елементами системи. Слід розрізняти **неформальну структуру** системи, для якої в якості елементів фігурують «первинні» елементи - атоми, і **формальну**, у якій в якості неподільних елементів фігурують системи безпосередньо нижче розташованого ієрархічного рівня. Така неоднозначність визначення елементів системи та зв'язків між ними не завжди дозволяє однозначно встановлювати n і m , а тим більше характер реакцій. Однак загальна тенденція полягає у тому, що при певному збільшенні середньої складності структури класів всередині них ще у більшому ступені зростає її варіабельність за окремими типами систем, які складають клас. Так, наприклад, біоценози мають від двох до тисяч популяцій. Отже відносність поняття структури системи змушує відмовитись від нього при визначенні складності системи і використовувати для цього поняття поведінки системи. Під **поведінкою** системи розуміється її дія у часі. Із зростанням ієрархічного рівня системи зростає й складність її поведінки (хоча б до рівня особини). Це пов'язане зі зростанням складності неформальної структури систем. Для визначення складності систем визначають **акт рішення** як вибір альтернатив, у тому числі і за допомогою випадкового механізму. Вирішальною системою називають систему, поведінці якої притаманний акт рішення. Системи, які містять у собі у якості хоча б однієї підсистеми вирішальну систему, називають

складними. До них належать й самі вирішальні системи. Системи, які не здатні до акту рішення, називають простими. Прагнення системою досягти бажаного для неї стану називають її цілеспрямованою поведінкою, а цей стан – її ціллю. Цілями володіють лише складні системи.

4. **Стійкість** – це здатність системи протистояти зовнішнім впливам для самозбереження. Цю властивість можна вважати первинною властивістю систем, оскільки без неї системи не можуть існувати. Середня стійкість систем в означених ієрархіях має наявну тенденцію до зниження під час переходу від фізико-біологічної ієрархії до соціальної й надалі до технічної. Відмічені дві форми стійкості систем. Для фізичних і простих технічних систем це консервативна речовинно-енергетична стійкість елементів всередині системи, яка пов'язана із міцністю і збалансованістю. Для більш складних систем це динамічна структурна стійкість, яка забезпечується безперервною заміною елементів цих систем. Стійкість фізичних систем зменшується, а біологічних збільшується зі зростанням їх складності. Це явище має назву феномена Фьорстера. Фьорстер пояснює це неадитивністю властивостей частин і всієї біологічної системи, пов'язаною з емерджентністю її властивостей.
5. **Емерджентність** – ступінь неможливості звести властивості системи до властивостей окремих елементів, з яких вона складається. З підвищенням ієрархічного рівня емерджентність збільшується у фізико-біологічній ієрархії хоча б до рівня особини.
6. **Неідентичність** – ступінь відмінності систем одного й того ж типу одне від одного. З підвищенням ієрархічного рівня неідентичність класів систем збільшується. Так, однотипні атоми або молекули більш ідентичні, ніж клітини одного виду. Останні в свою чергу більш ідентичні, ніж особини одного виду. Неідентичність однотипних популяцій і біоценозів також збільшується.

Означені ієрархії виникали послідовно одна із одної. Точніше, кожна ієрархія мала свій особливий клас систем, який породжував наступну гілку. Так, стадо породило людину, надавши їй нових соціальних якостей. І вже у новій якості, утворюючи колектив, людина породила нову ієрархію – технічну, починаючи зі знарядь праці і закінчуючи сучасними глобальними технічними системами.

Може скластися враження, що технічні системи лише сліпий придатак людства, який не можна відокремлювати у самостійну ієрархію. Звичайно, певні технічні системи були й залишаються продуктами діяльності людини. Однак із зростанням кількості та складності окремих технічних систем уся технічна ієрархія їх як би починає виділятися з-під контролю людства. Загрозливою ознакою цього є неконтрольований глобальний вплив сучасної техніки й технології на природні ієрархії, в результаті цього відбувається зростаюче погіршення навколишнього природного середовища людини.

ВИДИ СТІЙКОСТІ ЕКОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ

Стійкість являється одним з найважливіших показників динаміки екосистем. **Стійкість** – це здатність екосистеми повертатись до початкового стану після припинення зовнішнього впливу, який вивів її із рівноваги. Розрізняють два види стійкості: **резидентна стійкість** (стабільність) – здатність залишатись у стійкому (рівноважному) стані під навантаженням, і **пружна стійкість** (власне стійкість) – здатність швидко поновлюватись після припинення навантаження.

Системи з високою резидентною стійкістю здатні сприймати значні впливи, не змінюючи істотно своєї структури, тобто практично не виходячи за межі рівноважного стану. Тому поняття рівноважної стійкості для них не визначене (якщо система не виходила за межі рівноваги, то як можна казати про повернення до рівноважного стану після припинення збурення). Якщо зовнішній вплив перевищує певні критичні значення, то така система зазвичай руйнується. У техніці подібна якість називається жорсткістю. Критичні значення зовнішніх впливів, які система здатна витримати без руйнування, відповідають запасу жорсткості. Коли говорять про високу резидентну стійкість, то мають на увазі саме високий запас жорсткості даної системи. Це декілька відрізняється від поняття високої стабільності, оскільки тут в першу чергу увага привертається до незмінності структури. Тундра, наприклад, має високу стабільність, але вона дуже вразлива, у неї малий запас жорсткості, тобто незначна резидентна стійкість. Екосистему тундри дуже легко зруйнувати. Достатньо лише проїхати всюдихідом. Колії, які він залишає після себе, зберігаються десятиріччями. Такі екосистеми за аналогією з технікою можна назвати крихкими.

Системи з незначною резидентною стійкістю для нормального існування повинні мати високу пружну стійкість. Вони більш чутливі до зовнішніх впливів, під дією яких вони начебто прогинаються, частково деформуючи свою структуру, але після припинення або послаблення зовнішніх впливів швидко повертаються до початкового рівноважного стану. При перевищенні порогових впливів така система втрачає стійкість, тобто все більше віддаляється від стану рівноваги. Діапазон впливів, які може витримати система без руйнування, в техніці відповідає запасу пружності. Таким чином, ступінь пружної стійкості можна оцінити як пружність, яка визначає ступінь опору зовнішньому впливу і швидкість повернення до початкового стану після зняття впливу, так і запасом пружності. На відміну від пружних систем, пластичні системи після припинення зовнішнього впливу не повертаються до початкового стану, а переходять до іншого рівноважного стану. Так, згідно з точкою зору опонентів теорії моноклімаксу, для екосистем характерне не одне, а декілька станів рівноваги (клімаксу). Таким чином, для пластичних екосистем характерні мала пружна і мала резидентна стійкості.

Резидентна і пружна стійкості взаємовиключають одна одну, вірніше, екосистемі важко розвивати обидва види стійкості. Наприклад, одні ліси складаються із дерев з товстою корою, які мають підвищену резидентну стійкість до пожеж. Але якщо такий ліс все ж таки згорить, то його поновлення, як правило, дуже проблематичне. Навпроти, багато з лісів дуже часто горять (мають низьку резидентну стійкість), але швидко поновлюються (висока пружна стійкість). Орієнтування екосистем на один з видів стійкості визначається, як правило, мінливістю середовища: при стабільних умовах екосистеми тяжіють до більш високої резидентної стійкості, при мінливих умовах перевага надається пружній стійкості.

БІОЛОГІЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ І СТІЙКІСТЬ ЕКОСИСТЕМ

Стійкість екосистем забезпечується також біологічним різноманіттям і складністю трофічних зв'язків організмів, які входять до її складу.

В екосистемах з великою кількістю видів у консументів є можливість обирати різні види харчових об'єктів і в першу чергу – найбільш масові. Якщо харчовий об'єкт стає рідкісним, то консумент переключається на живлення іншим видом, а перший, який позбавився від пресу виїдання, поступово буде відновлювати свою чисельність. Завдяки такому переключенню підтримується динамічна рівновага між харчовими ресурсами та їх споживачами і забезпечується можливість їх довготривалого співіснування.

Таким чином, процес саморегуляції екосистеми проявляється в тому, що усе різноманіття її населення існує разом, не знищуючи один одного повністю, а лише обмежуючи чисельність особин кожного виду певного рівня. Наприклад, у лісі листям деревних рослин живиться декілька сотень видів комах, але в оптимальних умовах кожен вид представлений незначною кількістю особин, тому їх загальна кількість не завдає істотної шкоди лісовим деревам. Однак комахи відрізняються високою плідністю, і якщо б не було обмежуючих факторів (несприятливі погодні умови, знищення хижаками та паразитичними комахами, птахами, хвороботвірними мікроорганізмами і т. ін.), то чисельність будь-якого виду комах підвищилась би дуже швидко й призвела б до руйнування екосистеми. Відповідно, взаємовідносини типу хижак-жертва, паразит-хазяїн взаємно згладжують чисельність і стабілізують екосистему.

Важливим фактором стійкості екосистеми являється генетичне різноманіття особин популяції. Зміни умов зовнішнього середовища можуть викликати загибель більшості особин популяції, адаптованих до існуючих умов. Тому, чим більш генетично різноманітною являється та чи інша популяція екосистеми, тим більший в неї шанс мати організми з алелями,

відповідальними за появу ознак і властивостей, які дозволять вижити і розмножитись у нових умовах й поновити колишню чисельність популяції. Час, необхідний для відновлення популяції, буде залежати від швидкості розмноження особин, оскільки зміна ознак відбувається лише шляхом відбору в кожному поколінні.

Так, за даними російського вченого В. В. Мазінга, тільки до складу двох популяцій берези (повислої та пухнастої) входить 91 вид паразитичних і 35 видів мікрорізоутворюючих грибів, 46 видів епіфітних лишайників, 7 видів епіфітних печіночників, 16 видів епіфітних листяних мохів, 8 видів кліщів, 574 види комах, 8 видів птахів, 9 видів ссавців – усього 795 видів, не рахуючи бактерій, найпростіших, водоростей, актиноміцетів. Такі складні природні екосистеми мають власні закони будови, функціонування і розвитку. Тривалість існування кожної екосистеми підтримується, перш за все, за рахунок загального колообігу речовин, який здійснюється продуцентами, консументами і редуцентами, а також постійного притоку сонячної енергії. Саме ці два глобальних явища забезпечують їй високу здатність протистояти впливу умов зовнішнього середовища, які постійно змінюються.

СТІЙКІСТЬ, ЕЛАСТИЧНІСТЬ І РЕАКТИВНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ

Екологічні системи зазнають впливу факторів зовнішнього середовища. Їх реакція на пертурбації характеризується якісно поняттям «стабільність», що відбиває відповідь системи на пертурбації (повертається система у вихідний стан після пертурбації чи ні?). Крім того, існує кількісна характеристика – еластичність системи, що вимірює, як швидко відбувається повернення у вихідний стан після пертурбації (Holling, 1973; Beddington et al., 1976; DeAngelis, 1980; Pimm, 1979, 1984). Теоретичні та експериментальні роботи в екології були спрямовані на вивчення впливу на еластичність екосистемних характеристик, таких як потік енергії (O'Neill, 1976; DeAngelis, 1980), кількість і кругообіг поживних речовин (Harwell et al., 1977; DeAngelis, 1980; DeAngelis et al., 1989; Cottingham, Carpenter, 1994; Loreau, 1994), стохастичність умов навколишнього середовища (Ives, 1995), довжина трофічних ланцюгів (Pimm, Lawton, 1977; DeAngelis et al., 1989; Carpenter et al., 2003; Cottingham, Carpenter, 1994), вплив фітофагів і тварин із широкими трофічними режимами (Pimm, Lawton, 1978; Pimm, 1979).

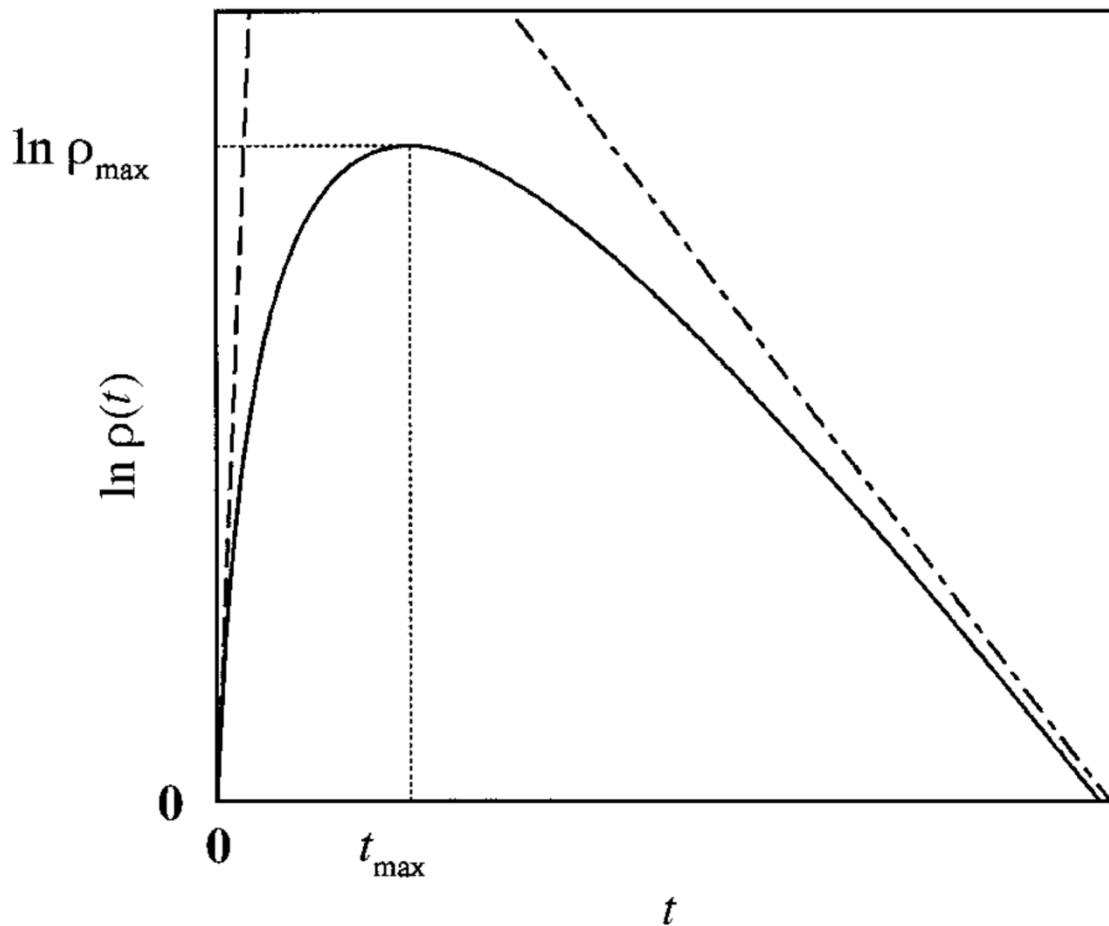


Рис. 4. Динаміка системи після виведення з рівноважного стану і характеристики, що описують стійкість системи (за Neubert, Caswell, 1997):

Натуральний логарифм відхилення системи від рівноважного стану ($\rho(t)$, суцільна лінія). Нахил кривої $\ln \rho(t)$ при $t \rightarrow 0$ є реактивністю системи (штрихлінія ліворуч від вигину кривої). Нахил кривої $\ln \rho(t)$ при $t \rightarrow \infty$ є еластичністю системи (штрихлінія праворуч від вигину кривої). $t_{\max}$ і $\ln \rho_{\max}$ позначають положення максимального збурювання системи після відхилення її з рівноважного стану

Запропоновано велику кількість індексів для вимірювання еластичності екосистем (Pimm, Lawton, 1977; DeAngelis, 1980). Найчастіше зустрічається і досить просто може бути обчислений індекс, що ґрунтується на власних числах матриці, яка характеризує динаміку системи поблизу рівноваги (Neubert, Caswell, 1997).

Розглянемо лінійну систему:

$$\frac{dx}{dt} = A * x, \quad x(0) = x_0, \quad (1)$$

яка може представляти лінійну систему або лінеаризацію нелінійної системи поблизу точки рівноваги. Рівняння (1) має єдине рішення:

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

Якщо власне число матриці A є негативним, то $e^{At} \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, а рівноважне рішення $x^* = 0$ є асимптотично стабільним.

Через те що швидкість асимптотичного зменшення x пропорційна степені $1/e$ в часовому інтервалі $-1/\text{Re}(\lambda_1(A))$, Pimm і Lawton (1977) використали зазначений інтервал як міру часу повернення до стаціонарного рівноважного стану. Таким чином, еластичність (Resilience) визначається як:

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

є асимптотичною апроксимацією швидкості згасання пертурбації лінійної системи (1). При більшій еластичності пертурбації загасають швидше. Еквівалентна версія для дискретної системи (3) широко використовується в екологічних дослідженнях (Beddington et al., 1976; Pimm, Lawton 1977, 1978; Harwell, Ragsdale, 1979; Pimm, 1979, 1982, 1984; DeAngelis, 1980; Harwell et al., 1981; Armstrong, 1982; DeAngelis et al., 1989; Resilience and resistance ..., 1992; Cottingham, Carpenter, 1994; Loreau, 1994) (рис. 3).

Еластичність, обчислена за допомогою найбільшого за модулем власного числа матриці A (3), є асимптотичною властивістю, що відбиває швидкість загасання пертурбації із часом. Короткочасна поведінка системи відразу після пертурбації при цьому ігнорується. Виникає питання, чи відбиває адекватно асимптотична поведінка відповідь на вплив? Через коротку тривалість більшості екологічних експериментів швидкоплинні ефекти переважають при спостереженнях за реакцією екосистем на пертурбації. Крім того, швидкоплинні реакції системи можуть бути так само важливі, як і тривала асимптотична поведінка. Навіть стабільна еластична система в перший період після пертурбації може поводитися досить драматично і контрінтуїтивно. Навіть якщо пертурбація згодом загасає, її розмір може швидко збільшуватися в початковий період реакції системи. Швидкоплинні зміни не є результатом нелінійності системи, хоча нелінійність може підсилювати ефект (Neubert, Caswell, 1997).

Швидкість відхилення системи від стаціонарного стану внаслідок впливу характеризується таким поняттям як реактивність. Вона може бути обчислена в такий спосіб (Neubert, Caswell, 1997):

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

де A – матриця, що складається з коефіцієнтів системи лінійних рівнянь. Якщо $\lambda_1(A) < 0$, а $\lambda_1((A + A^T)/2) > 0$, то система є стійкою, але реактивною. Тому пертурбації, не настільки важливо, якими малими за розмірами вони є, перш ніж затихнути, будуть збільшуватися.

Реактивність є мірою поведінки системи при $t \rightarrow 0$ і в такий спосіб доповнює еластичність, що є мірою поведінки системи при $t \rightarrow \infty$. Якщо система є реактивною, то після виведення з рівноважного стану величина відхилення буде збільшуватися. Це відхилення характеризується максимальною величиною і часом його досягнення. На рисунку 3 показане співвідношення між основними характеристиками стійкості системи (еластичністю, реактивністю, максимальною амплітудою відхилення і часом її настання). З рисунка видно, що еластичність і реактивність є мірами, які

визначають амплітуду відхилення системи в нерівноважному стані. Еластичність чисельно збігається з нахилом траєкторії системи при прагненні часу до нескінченності. Реактивність чисельно збігається з нахилом траєкторії поведінки системи при прагненні часу до нуля.

Стійкість динаміки системи може розглядатися в часовому і просторовому аспектах. Особливість динаміки в часі полягає в тому, що часовий фактор є односпрямованим (час змінюється з минулого в майбутнє). Для просторових градієнтів такої векторності не задано. Певним є значення функції в просторі, а напрямок зміни цієї функції може бути обраний довільно.

ДИНАМІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ЕКОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ

Динаміка в часі і просторі може розглядатися як складне явище, що містить наступні складові (Кендалл, Стьюарт, 1976):

- тренд, або систематичний рух;
- коливання щодо тренду з більшою або меншою регулярністю;
- ефект сезонності;
- «випадкову», або «несистематичну», або «нерегулярну» компоненту.

Фактично більша частина традиційної теорії часових рядів присвячена аналізу даних, заснованому на розкладанні даних на зазначені компоненти і подальше окреме вивчення останніх. Однак із того, що ряд можна уявити як суму зазначених компонентів, не витікає, що останні відповідають незалежно діючим системам.

Найлегшим для виявлення, виділення і вивчення є ефект сезонності. Тут ми маємо справу зі змінами, що накладаються на систему якимось циклічним механізмом, зовнішнім стосовно механізмів, які визначають поведінку системи. У часовому аспекті це зміни протягом року, дня, місяця. У просторовому аспекті це зміни, які спостерігаються уздовж лінії припливу, вздовж дюнних горбкуватостей тощо.

Під трендом розуміють якусь стійку, систематичну зміну протягом довгого періоду. Яким би великим не був ряд, ми ніколи не зможемо бути впевненими, що тренд не є частиною повільного коливального процесу. Таким чином, залежно від масштабів розглядання явища спрямований тренд може перетворюватися на періодичні зміни і навпаки. У багатьох випадках ці два типи динаміки викликані зовнішніми стосовно системи факторами. Стосовно екологічних систем їх можна віднести до категорії факторів, що визначають щільність популяцій (Бигон и др., 1989). Рівень чисельності популяцій угруповань, а значить і його динаміка, визначаються всіма факторами і процесами, що впливають на популяцію, як залежними, так і не залежними від щільності.

Виділивши тренд і сезонні (періодичні) зміни, ми зіштовхнемося з рядами, що являють флуктуації більш-менш регулярного типу. Залишкові ряди можуть бути систематичними в тому розумінні, що їх значення можна уявити у вигляді функції від часу (просторової координати). Такі флуктуації називаються систематичними і їх відносять до коливань. Іншим типом флуктуацій є вибірка з деякої однорідної випадкової генеральної сукупності, що називається несистематичним компонентом. Наявність систематичної флуктуації обумовлена регулюванням динаміки системи (Кендалл, Стюарт, 1976). Регулювання означає наявність у популяції тенденції знижувати чисельність при перевищенні певного рівня і збільшувати її, коли цей рівень не досягнутий. З погляду стійкості угруповань як цей рівень виступає рівноважний розподіл чисельностей популяцій, що становлять угруповання. Мова йде про тенденції, тому що існує можливість для контрінтуїтивної поведінки системи – після виведення з рівноважного стану вона деякий період продовжує усе сильніше віддалятися від стану рівноваги, і тільки після цього починає повернення в нього.

СТРУКТУРА ЕКОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ

При вивченні екосистем звертається увага на їх склад, структуру і функції (поведінку) (Баканов, 2000). Виділяються три напрямки в трактуванні структури (Мазинг, 1973): структура як синонім складу, структура як синонім будови і структура як сукупність зв'язків. Найчастіше структуру визначають як сукупність зв'язків між компонентами (Федоров, Гильманов, 1980; Василевич, 1983). Структура – це сукупність властивостей системи, суттєвих із погляду виконуваного дослідження, які характеризуються інваріантістю на всьому інтервалі функціонування, що цікавить дослідника, або на кожній непересічній підмножині, на які розбитий інтервал функціонування (Николаев, Брук, 1985).

Структура може бути визначена як сукупність характеристик *неоднорідності* досліджуваного об'єкта, які належать до трьох аспектів: співвідношення окремих складових частин, взаємозв'язку між частинами, зміни частин і об'єкта в цілому (Баканов, 2000).

Якщо перший аспект структури в розумінні О. І. Баканова (2000) доповнити числом окремих частин, то він точно відповідає поняттю видового розмаїття, що залежить від видового багатства й вирівняності розподілу видів. Тому зрозуміла тісна асоціація уявлень «екологічна структура» і «розмаїття» у сучасній науковій практиці.

Другий аспект – взаємозв'язок між частинами – знаходить своє відбиття в таких уявленнях як екологічна складність, зв'язність, складність, ієрархія. Необхідно відзначити, що істотним пробілом у застосуванні уявлення «структура екосистеми» є рідке згадування в літературі у зв'язку з ним про

складність екосистеми. Імовірно, цей пробіл обумовлений слабкою методологічною розробкою питання про виявлення складності екосистеми і трудомістку методику її оцінки. Поширеним засобом характеристики екологічної складності є застосування різних статистичних методів аналізу структури, таких як кластерний, кореляційний, факторний, дискримінантний і аналіз відповідностей.

Третій аспект являє собою динаміку екосистеми. Важливим контекстом екологічної структури є динаміка і стійкість екосистем, функції екосистем, інформаційні процеси та індикація, практичні додатки, як, наприклад, охорона природи.

На думку ряду дослідників, для оцінки стану екосистем їх структура надає більше інформації, ніж біомаса і потік енергії.

Виділяють зовнішню і внутрішню структуру системи. Внутрішню структуру становить співвідношення між елементами системи, зовнішню утворюють зовнішні зв'язки системи з навколишнім середовищем. Для даної системи навколишнє середовище є сукупністю всіх об'єктів, зміна властивостей яких впливає на систему, а також тих об'єктів, чії властивості змінюються внаслідок поведінки системи. Вивчення зовнішньої структури важливе ще і тому, що, виходячи з теореми Геделя, можна вважати, що кожна система має властивості, які не можуть бути пояснені шляхом вивчення тільки даної системи.

О. П. Левич (1980) виділяє 10 типів структур екологічних угруповань. О. І. Баканов (2000) вважає доцільним виділити наступні структури: таксономічну, розмірну, вікову, статеву, генетичну, фенетичну, домінування, часову, просторову, лімітаційну, інформаційну, трофічну, енергетичну, екологічну, етологічну, соціальну, кореляційну.

Велика чисельність типів структур змушує припустити, що в їх основі міститься деяка фундаментальна структура – *morph* у найширшому сенсі цього слова. Виявлення даної інтегральної структури, з якої всі інші відомі структури виводилися б як окремі випадки, підняло б вивчення екологічних систем на якісно новий рівень (Баканов, 2000).

ОЦІНКА СТІЙКОСТІ УГРУПОВАНЬ АМФІБІЙ

Розрахунок жорсткості угруповання R може бути знайдений через середнє значення статистично вірогідних парних коефіцієнтів кореляції Спірмена. Кількість елементів у системі відповідає видовому багатству та у нашому випадку дорівнює $S = 4$. Зв'язність C обчислюється як відношення кількості статистично вірогідних кореляційних зв'язків до максимально

можливого $S^*(S-1)/2$. За Г. Міхайловським (1988) критерій стійкості Мея переписано у вигляді:

$$R(SC)^{1/2} < 1.$$

Динамічну поведінку популяції можна охарактеризувати за допомогою швидкості зміни чисельності, яка може бути встановлена через чисельне диференціювання ряду чисельностей популяції:

$$\frac{\Delta x_{i,j}}{\Delta t} = x_{i+1,j} - x_{i,j},$$

де x_i та x_{i+1} чисельність j -ї популяції в моменти часу i та $i+1$ відповідно. Часовий лаг i склав 1 добу, що відповідає інтервалам часу між вибиранням проб з ловчих циліндрів.

Для дослідження динаміки угруповання на предмет стійкості за Ляпуновим необхідні наступні етапи (Sumarokov, Zhukov, 2007). По-перше, динаміка угруповання повинна бути описана в термінах диференціальних рівнянь. По-друге, на підставі системи диференціальних рівнянь будується динамічна матриця угруповання (одна або декілька, залежно від кількості стаціонарних станів). Динамічна матриця угруповання складається з коефіцієнтів часткових похідних, тому цей екологічний термін в термінах класичної математики зветься Якобіаном. Потім на основі отриманих матриць обчислюються критерії стійкості угруповання, на підставі яких робиться висновок про характер його стійкості.

За основу опису динаміки угруповання взяті каскадні рівняння Лотки–Вольтерра, що у загальному мають вигляд (Chen, Cohen, 2001):

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i * (r_i + f(\frac{x_i}{K}, \dots, x_j)),$$

де dx_i/dt – швидкість зміни популяції; x_i – щільність популяції; r_i – максимальна швидкість росту; K – гранична щільність популяції, вище якої швидкість росту стає негативним; f – функціональна залежність кількісних змін показників популяції від щільності популяцій, що входять до складу угруповання.

Характер математичної форми f може відбивати екологічну специфіку взаємодії, звідки й виникають різновиду рівняння Лотки–Вольтерра. У формі f можна врахувати конкуренцію, хижацтво, мутуалізм і т. ін. (Chen, Cohen, 2001).

Для описання динаміки реального угруповання крім якісної відповідності математичної форми специфіці взаємодії як важливий критерій включається вимога оптимальності моделі. Критерій оптимальності має на увазі деяке співвідношення між точністю опису реальних даних, кількістю змінних у моделі та складністю їх взаємозв'язку. Інакше, зі збільшенням кількості предикторів і складності взаємозв'язку можна одержати гарний формальний опис явища, але таке рішення буде складно інтерпретувати якісно.

Для опису кількісної динаміки структури угруповання амфібій застосовані каскадні моделі Лотки–Вольтерра (Chen, Cohen, 2001):

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i * (r_i + a_1 \cdot x_1 + \dots + a_4 \cdot x_4 + a_5 \cdot x_1^2 + \dots + a_8 \cdot x_4^2 + a_9 \cdot x_1 \cdot x_2 + \dots + a_{14} \cdot x_3 \cdot x_4),$$

де $a_1 \dots a_{14}$ – коефіцієнти, які вказують на ступінь впливу чисельності видів (лінійні компоненти) та взаємодії між видами (компоненти другого ступеню). Функціональна залежність кількісних змін показників популяції від щільності популяцій, що входять до складу угруповання має вигляд поліному другого ступеню. Коефіцієнти взаємодії між видами можуть бути встановлені за допомогою нелінійної регресійної моделі (метод найменших квадратів, метод оцінювання – Левенберга–Марквардта). Попередній аналіз для більш простої лінійної моделі показав, що вона неадекватно описує залежність, так як регресійні залишки характеризувались значною асиметрією.

Система рівнянь другого ступеня має два рішення, які відповідають стаціонарним станам динамічної системи. В околицях цих станів система може бути ліанерізована і таким чином представлена у вигляді Якобіану (умовно позначається як A), власне число якого вказує на стійкість або нестійкість стаціонарного стану (Sumarokov, Zhukov, 2007).

РІЗНОМАНІТТЯ ТА ДИНАМІКА УГРУПОВАНЬ БЕЗХВОСТИХ ЗЕМНОВОДНИХ В НАЗЕМНИХ ЕКОСИСТЕМАХ ДОЛИНИ Р. САМАРА

Змістовний огляд досліджень по видовому складу та динаміки чисельності амфібій степового Придніпров'я та у заплаві р. Самара наведено в монографії В. Л. Булахова та соавт. (2007). Встановлені закономірності формування чисельності та різноманіття угруповань земноводних від типів екосистем, типологічних особливостей лісів. Найбільше видове різноманіття спостерігається у сирих і мокрих стаціях екосистем, в екологічних структурах деревостану з тіньовою та напівтіньовою структурами, при максимальній зімкненості крон із 50 % покриттям території травостоєм. Як загальна закономірність спостерігається різке зростання видового складу пропорційно до зростання показників зволоження ґрунтів, відповідним змінам екологічної структури деревостану. Залежність різноманіття видового складу земноводних від ступеня покриття території травостоєм має прямий зв'язок при показниках покриття до 50 % і зворотний – при збільшенні заростання (від 50 до 100 %) (Булахов и др., 2007).

Слід відзначити малу кількість власне моніторингових досліджень, у яких були б наведені дані про динаміку чисельності амфібій за значний період часу. Метою цієї частини нашої роботи є оцінити статистичні параметри динаміки чисельності популяцій амфібій та показники різноманіття їх угруповань в лісовому біогеоценозі центральної заплави р. Самара–Дніпровська.

ВИДОВЕ РІЗНОМАНІТТЯ ТА ДИНАМІКА УГРУПОВАННЯ БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ ЦЕНТРАЛЬНОЇ ЗАПЛАВИ Р. САМАРА

Результати досліджень чисельності та видового складу угруповань земноводних у наземних стаціях в центральній заплаві р. Самара за три роки наведено у табл. 1.

Встановлено, що домінантом в угрупованні земноводних є *Pelobates fuscus*. Часничниця (*Pelobates fuscus*) – вид амфібій, який поширений майже скрізь на території України, за винятком гірських районів Карпат. Чисельність *Pelobates fuscus* становить у середньому за період досліджень $7,00 \pm 0,20$ екз./10 діб. Найчастіше землянки зустрічаються в різних типах дібровних насаджень і їх чисельність тут коливалася від 37,1 до 60,4 в ос./10 циліндро-діб. Найважливішим і визначальним для мешкання часничниці чинником є зволоження місцеперебувань. Сприятливі для існування часничниці ґрунти складені із легких суглинків різноманітного механічного складу. Головна якість ґрунту, яка в найбільшій мірі відповідає екологічним вимогам часничниці, – пухкість, але не сипучість (Булахов и др., 2007).

Таблиця 1

Статистичні характеристики динамічної чисельності амфібій в
центральної заплаві р. Самара (2002–2004 рр., в екз./10 діб)

Вид	Середня $\pm$ ст. помилка	CV, %	Довірчий інтервал		Асиметрія $\pm$ ст. помилка	Ексцес $\pm$ ст. помилка
			–95 %	+95 %		
<i>Bufo bufo</i>	$2,34 \pm 0,10$	66,90	2,14	2,54	$0,96 \pm 0,16$	$1,19 \pm 0,31$
<i>Bombina bombina</i>	$4,94 \pm 0,18$	56,32	4,58	5,29	$0,46 \pm 0,16$	$0,04 \pm 0,31$
<i>Rana arvalis</i>	$6,28 \pm 0,18$	45,05	5,92	6,64	$0,74 \pm 0,16$	$0,83 \pm 0,31$
<i>Pelobates fuscus</i>	$7,00 \pm 0,20$	45,02	6,59	7,40	$0,76 \pm 0,16$	$0,88 \pm 0,31$

Цьому виду за численістю дещо поступається вид *Rana arvalis* (відмінності чисельності статистично вірогідні $t = -2,61$, $p = 0,01$), чисельність якого становить $6,28 \pm 0,18$ екз./10 діб. У долині ріки Орель чисельність *R. arvalis* у сезон активності коливалася в різних типах біотопів від 0,3 до 6,1 ос./10 діб. Підлегле положення в угрупованні займають *Bombina bombina* та *Bufo bufo* з чисельністю $4,94 \pm 0,18$ та $2,34 \pm 0,10$ екз./10 діб відповідно.

Порівняння характеру розподілу сірих жаб залежно від наявності водойм показало, що така залежність швидше за все відсутня, або виражена слабо. У всякому разі чисельність тварин у водойми становила 3,2, а при відстані від нього на 10, 50, 100 і 1000 м – становили 3,8, 3,9, 2,7 і 3,1 ос./10 циліндро/добі відповідно. Варіабельність чисельності має зворотній характер: найбільшим коефіцієнтом варіації характеризується чисельність найменш чисельного виду. Так, коефіцієнт варіації для чисельності *Bufo bufo* становить 66,90 %, а для *Pelobates fuscus* – 45,02 %. Слід відзначити, що

коефіцієнти варіації чисельності *Pelobates fuscus* та *Rana arvalis* дуже подібні.

Статистичні розподіли чисельності для всіх популяцій амфібій асиметричні зі зсувом у лівий бік. Спостережувані розподіли були апроксимовані законом Пуассона (рис. 5).

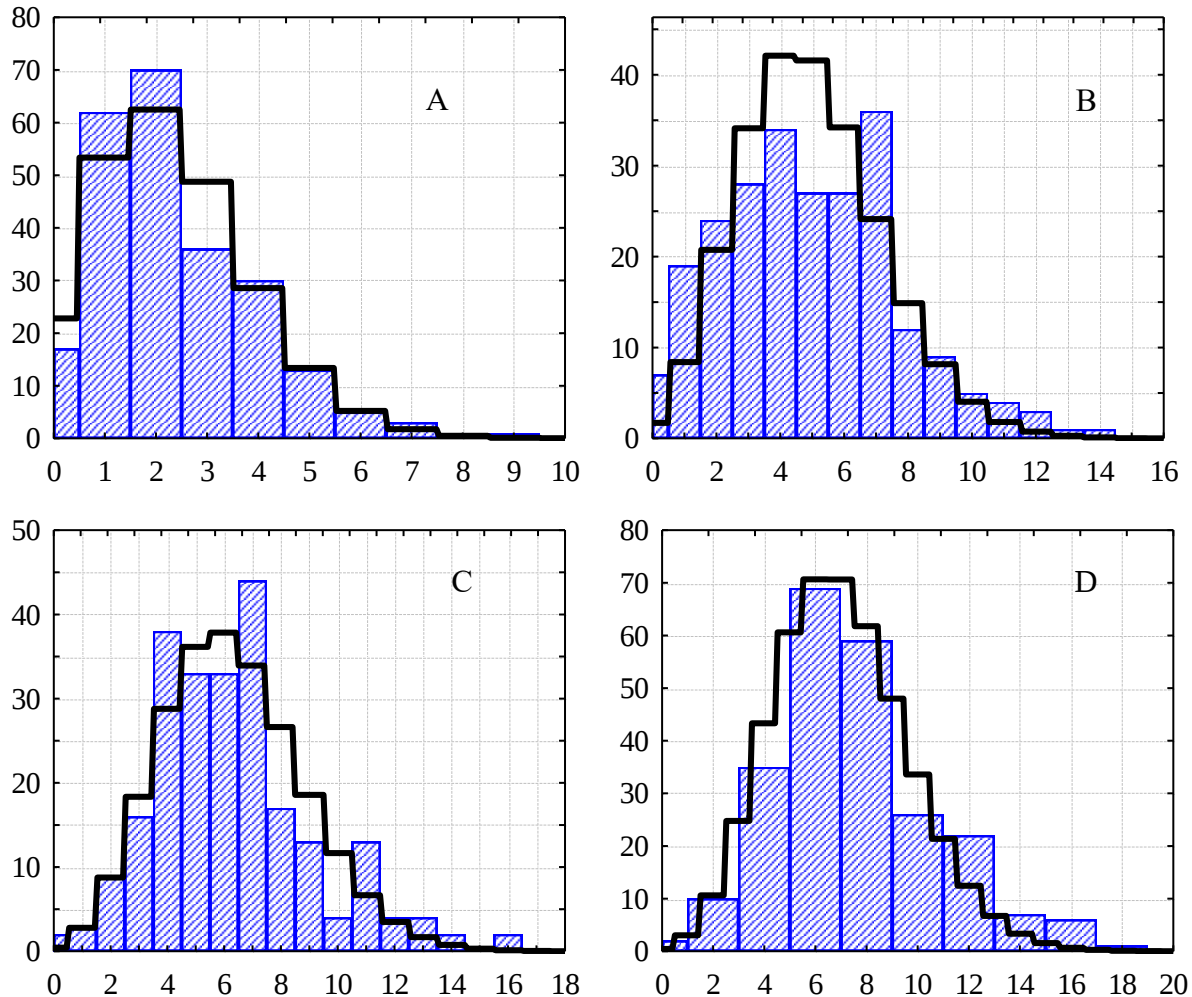


Рис. 5. Статистичний розподіл чисельності амфібій

Умовні позначки: лінія вказує гіпотетичний розподіл Пуассона; А – *Bufo bufo* ($\text{Lambda} = 2,34$, тести відповідності розподілу Пуассона: Колмогорова–Смірнова $d = 0,04$, $\chi^2 = 7,44$, $df = 5$, $p = 0,19$); В – *Bombina bombina* ($\text{Lambda} = 4,94$, $d = 0,08$, $p < 0,10$, $\chi^2 = 48,28$, $df = 8$, $p = 0,00$); С – *Rana arvalis* ($\text{Lambda} = 6,28$, $d = 0,05$, $\chi^2 = 28,52$, $df = 9$, $p = 0,00$); D – *Pelobates fuscus* ($\text{Lambda} = 7,0$, $d = 0,05$, $\chi^2 = 20,49$, $df = 5$, $p = 0,01$)

Розподіл Пуассона застосовується для моделювання випадкового потоку. Відхилення від цього розподілу свідчить про не випадковий характер динаміки чисельності популяції. Для всіх видів візуально спостерігається принципова відповідність спостережуваного розподілу теоретичному, але статистичні критерії свідчать що тільки динаміка популяції *Bufo bufo* статистично вірогідно може бути описана законом Пуассона. Слід відзначити, що цей вид найменший за чисельністю серед всього угруповання. Одержаний результат свідчить про те, що чисельність як така не вказує безпосередньо на ступінь преференції біотопу тим чи іншим видом. Випадковий характер

динаміки формується за умов відсутності лімітуючих факторів, дія яких призводить до відхилення розподілу чисельності від випадкового характеру.

Графічний аналіз розбіжностей теоретичного та спостережуваного розподілів дозволяє встановити причини не випадкового характеру динаміки. Так, для *Bombina bombina* елімінуються максимальні чисельності популяції, внаслідок чого розподіл чисельності цього виду не випадково «зрізаний» зверху. Така конфігурація може бути наслідком дії лімітуючих факторів. Подібна конфігурація характерна також для *Rana arvalis*. Для *Pelobates fuscus* відхилення від випадкового розподілу обумовлене стабілізацією чисельністю як справа, так і зліва від модальних значень. Таким чином, для чисельних компонентів угруповання амфібій досліджуваного біогеоценозу характерне відхилення від випадкового статистичного розподілу внаслідок дії регулюючих (лімітуючих) факторів.

У чисельності амфібій відбувалися зміни протягом років спостереження (рис. 6).

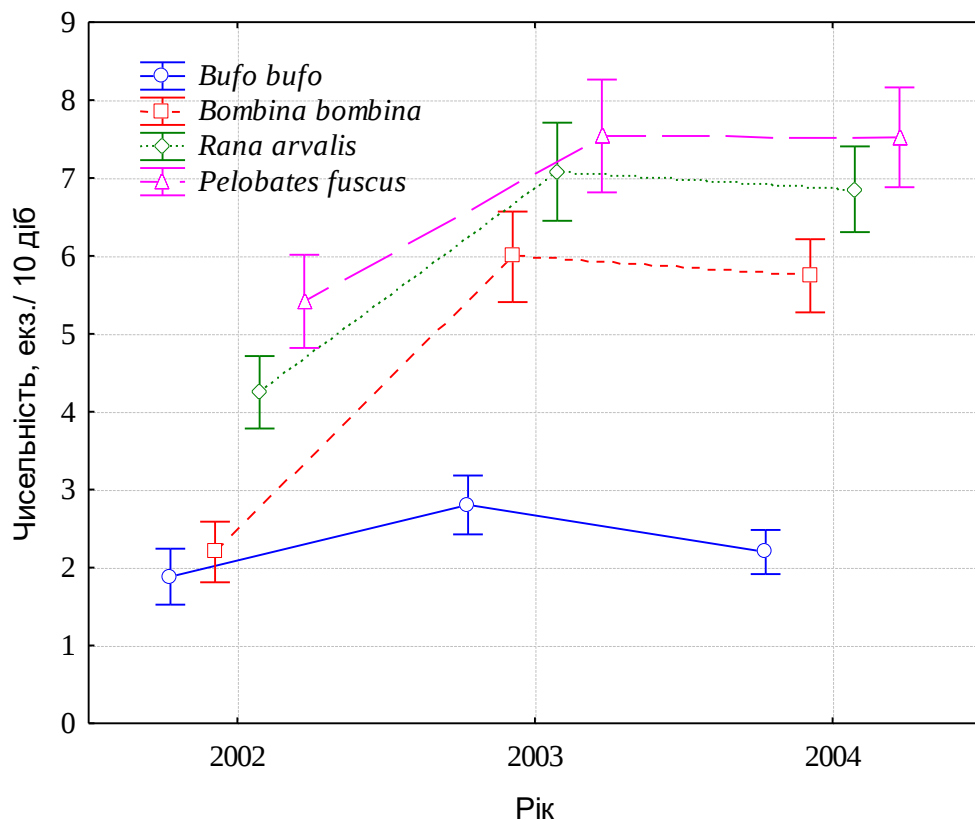


Рис. 6. Динаміка чисельності амфібій по роках. Наведені середні значення та 95 % довірчий інтервал

Характерною особливістю динаміки угруповання амфібій є інваріантне співвідношення компонентів угруповання: порядок домінування популяцій завжди залишається постійним. Порівняно з 2002 р. у 2003 р. відбулося значне зростання чисельності *Bombina bombina* та *Rana arvalis* (у 2,72 та 1,67 разів відповідно). Чисельність *Bufo bufo* та *Pelobates fuscus* демонструвала повільніше зростання (у 1,49 та 1,39 разів відповідно). У 2004 р.

спостерігалось зменшення чисельності *Bufo bufo*, у той час як для інших видів зменшення або не було зовсім (*Pelobates fuscus*), або було дуже незначне.

Дисперсійний аналіз підтвердив статистично вірогідний вплив фактору року на чисельність амфібій (табл. 2).

Таким чином, варіабельність чисельності амфібій має статистично вірогідну компоненту мінливості по роках. Також можна припустити стабільність (інваріантність) структури метагрупування амфібій. Кількісно структура може бути відображена в термінах показників різноманіття – кількість видів, індекси Шеннона та Сімпсона. Показники динамічної чисельності амфібій в залежності від пори року та парцели наведені в таблиці 4.

Таблиця 2

Дисперсійний аналіз впливу фактору року на чисельність амфібій

Види	Сума квадратів ефекту	Ступені волі ефекту	Середнє значення ефекту	Сума квадратів помилок	Ступені волі помилок	Середня помилка	F–відношення	p–рівень
<i>Bufo bufo</i>	33,05	2	16,53	546,26	234	2,33	7,08	0,00
<i>Bombina bombina</i>	604,34	2	302,17	1219,71	234	5,21	57,97	0,00
<i>Rana arvalis</i>	332,81	2	166,41	1554,81	234	6,64	25,04	0,00
<i>Pelobates fuscus</i>	200,35	2	100,17	2140,65	234	9,15	10,95	0,00

Таблиця 3

Динамічна чисельність амфібій в центральній заплаві р. Самара в парцелах та сезонах року (2002–2004 рр., в екз./10 діб $\pm$ ст. помилка)

Парцела	Сезон	<i>Bufo bufo</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Pelobates fuscus</i>
Мокрицева	Весна	2,53 $\pm$ 0,50	6,26 $\pm$ 0,51	7,53 $\pm$ 0,60	9,00 $\pm$ 0,93
	Літо	2,23 $\pm$ 0,27	5,70 $\pm$ 0,66	7,83 $\pm$ 0,68	8,90 $\pm$ 0,71
	Осінь	2,37 $\pm$ 0,27	4,27 $\pm$ 0,37	5,33 $\pm$ 0,28	5,80 $\pm$ 0,29
Мертвопокровка	Весна	2,26 $\pm$ 0,38	5,47 $\pm$ 0,50	6,58 $\pm$ 0,66	8,00 $\pm$ 0,75
	Літо	1,97 $\pm$ 0,29	5,47 $\pm$ 0,63	7,83 $\pm$ 0,50	8,47 $\pm$ 0,56
	Осінь	2,40 $\pm$ 0,25	3,07 $\pm$ 0,25	4,23 $\pm$ 0,26	4,53 $\pm$ 0,34
Яглицева	Весна	2,47 $\pm$ 0,35	5,79 $\pm$ 0,52	7,32 $\pm$ 0,48	7,47 $\pm$ 0,52
	Літо	2,03 $\pm$ 0,23	5,53 $\pm$ 0,61	6,20 $\pm$ 0,53	7,00 $\pm$ 0,44
	Осінь	2,90 $\pm$ 0,30	3,87 $\pm$ 0,34	4,60 $\pm$ 0,35	5,07 $\pm$ 0,35
Всього		2,34 $\pm$ 0,10	4,94 $\pm$ 0,18	6,28 $\pm$ 0,18	7,00 $\pm$ 0,20

Чисельність *Bufo bufo* в мокрицевій та мертвопокровній парцелах звичайно найбільша навесні, а найменша – влітку. В яглицевій парцелі найбільша чисельність цього виду спостерігається восени, а найменша – влітку. Дисперсійний аналіз свідчить про те, що фактори сезону та

парцелярної структури біогеоценозу статистично вірогідно не впливають на чисельність *Bufo bufo* (табл. 3).

Аналіз гістограми розподілу чисельності цього виду вказує на особливості стану популяції цього виду в залежності від парцелярної структури біогеоценозу. Так, розподіл чисельності в умовах мертвопокривної парцели значно більш асиметричний порівняно з розподілом в мокрицевій та яглицевій парцелях. Розподіл чисельності *Bufo bufo* в мокрицевій та яглицевій парцелях статистично вірогідно може бути описаний розподілом Пуассону, в той час як розподіл в мертвопокривній парцелі суттєво відхиляється від цього закону, що свідчить про наявність регулярних факторів, які відхиляють розподіл в бік менших значень чисельності.

Таблиця 4

Дисперсійний аналіз впливу факторів сезону та парцелярної структури біогеоценозу

Види	Сума квадратів ефекту	Ступені волі ефекту	Середнє значення ефекту	Сума квадратів в помилки	Ступені волі помилки	Середня помилка	F-відношення	p-рівень
<i>Bufo bufo</i>	17,99	8	2,25	561,32	228	2,46	0,91	0,51
<i>Bombina</i>	242,04	8	30,25	1582,01	228	6,94	4,36	0,00
<i>Rana arvalis</i>	433,78	8	54,22	1453,84	228	6,38	8,50	0,00
<i>Pelobates</i>	609,96	8	76,24	1731,04	228	7,59	10,0	0,00

Таким чином, за чисельністю амфібій *Bufo bufo* не спостерігається відмінностей у парцелях дослідженого біогеоценозу, тоді як аналіз характеру розподілу свідчить про те, що мертвопокривна парцела є більш екстремальним біотопом порівняно з іншими типами парцел.

Парцели з рослинним покривом відрізняються від парцели з відсутністю рослинного покриву що дозволяє зробити припущення про причини екстремального характеру мертвопокривної парцели. Ще раз наголосимо, що відмінностей між парцелями за чисельністю *Bufo bufo* не встановлено. Очевидно, що міграційна здатність цього виду амфібій на фоні обумовленого пертинентного впливу лісової рослинності стабільності мікрокліматичного режиму лісового біогеоценозу сприяє вирівнюванню щільності населення амфібій. Мертвопокривна парцела є ділянкою лісу без трав'янистого покриву, що може підвищувати ефективність хижаків, які полюють на амфібій. Можливий і дещо більш жорсткий мікрокліматичний режим порівняно з ділянками лісу з трав'янистим покривом.

РОЛЬ БІОГЕОЦЕНОТИЧНОГО ОТОЧЕННЯ В РІЗНОМАНІТТІ УГРУПОВАНЬ АМФІБІЙ ЦЕНТРАЛЬНОЇ ЗАПЛАВИ Р. САМАРА

Нами проведений множинний аналіз різноманіття метаугруповання амфібій з метою визначити компоненти, які формують його різноманіття. У

якості моделей досліджений вплив парцелярної структури біогеоценозу, сезону та року (табл. 5).

Таблиця 5

Множина модель різноманіття (MDM) метаугруповання амфібій

Модель	Ентропія	Диференціальна ентропія	% від загального відхилення ентропії	Різнноманіття	Відносне різноманіття
Константа	1,32	—	—	3,76	—
Парцели	1,32	0,001	1,06	3,76	1,001
Сезон	1,32	0,004	5,49	3,74	1,004
Рік	1,32	0,002	2,53	3,74	1,002
Сайти	1,26	0,059	90,92	3,52	1,060

Залежність показників різноманіття від порядку ентропії q формує профіль різноманіття (рис. 7).

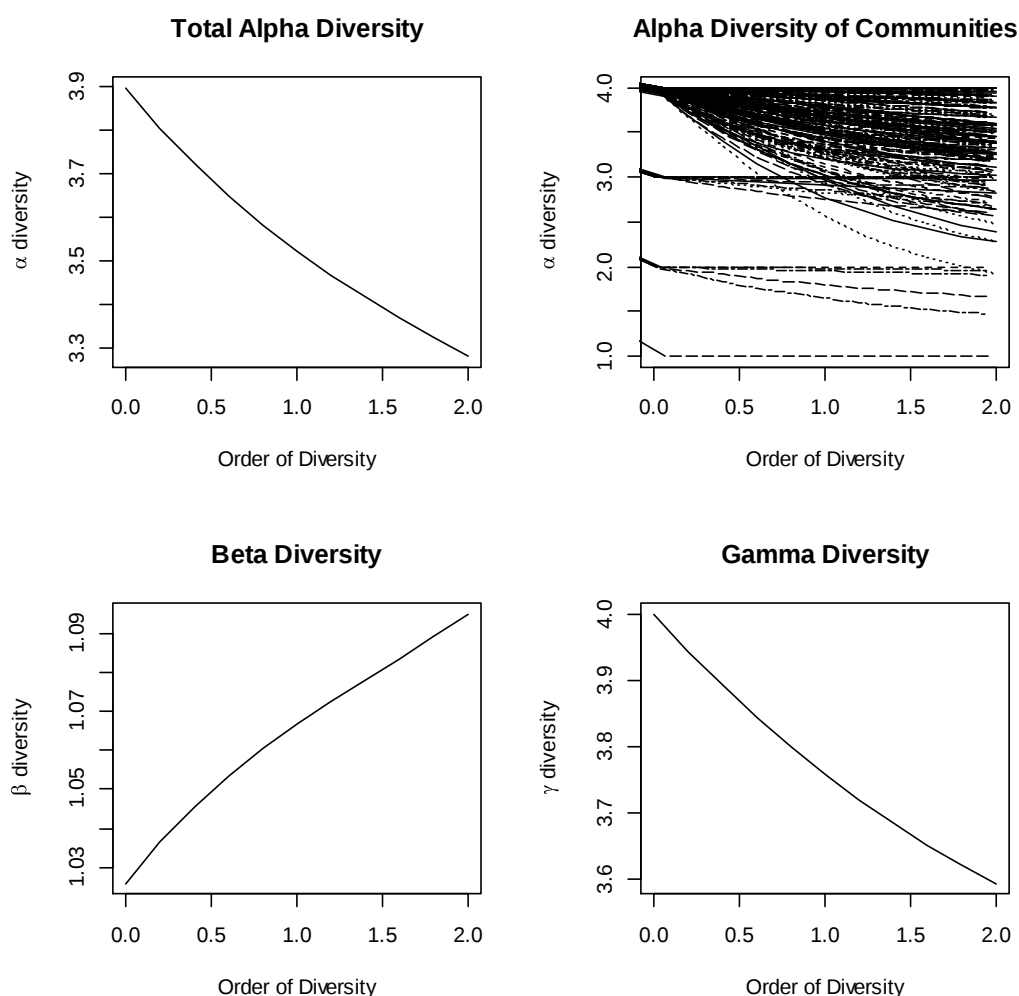


Рис. 7. Профіль різноманіття метаугруповання амфібій

Загальне різноманіття метаугруповання (гамма-різнноманіття) становить 3,76. Різнноманіття на рівні сайтів (альфа-різнноманіття) становить 3,52 (медіана – 3,64, діапазон – 1–4, 1-й квантіль – 3,40, 3-й квантіль – 3,86), відповідно бета-різнноманіття дорівнює 1,07. Парцели, сезон та рік

визначають разом тільки 9,08 % від загального відхилення ентропії. Серед вказаних факторів найбільше значення у формуванні різноманіття відіграє фактор сезонності, який описує 5,49 % від загального відхилення ентропії. Загальний висновок, який випливає з одержаних результатів – це стабільність структури метаугруповання амфібій, яке відображено за допомогою індексів різноманіття.

За своєю природою, показники α - та μ -різноманіття зменшуються зі збільшенням порядку q , що ми спостерігаємо за власними результатами. Порядок ентропії змінює акцент у ролі видів з різною чисельністю: при збільшенні порядку урахується більшою мірою значення більш чисельних видів у формуванні різноманіття. Одержані данні свідчать про те, що у формуванні β -різноманіття суттєву роль відіграють більш чисельні види. Загальний низький рівень видового багатства угруповання амфібій у досліджуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Таким чином, варіабельність різноманіття між сайтами обумовлена динамікою численності більш чисельних видів.

ВИДОВЕ РІЗНОМАНІТТЯ ТА ДИНАМІКА УГРУПОВАННЯ БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ АРЕНИ ДОЛИНИ Р. САМАРА

Дослідження угруповань амфібій у суборі, яка розташована на арені р. Самара, дозволило встановити, що у наземних екосистемах цього комплексу мешкає чотири види земноводних: *Pelobates fuscus* (Laurenti 1768), *Rana arvalis* Nilsson 1842, *Bufo bufo* (Linnaeus 1758), *Bombina bombina* (Linnaeus 1758) (табл. 6).

Таблиця 6

Динамічна чисельність амфібій на арені р. Самара по сезонах року (2002–2004 рр., в екз./10 діб $\pm$ ст. помилка)

Рік	Сезон	<i>Bombina bombina</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Rana arvalis</i>
2002	Весна	—	—	—	—
	Літо	0,80 $\pm$ 0,20	2,20 $\pm$ 0,47	2,50 $\pm$ 0,45	2,10 $\pm$ 0,43
	Осінь	0,90 $\pm$ 0,28	1,10 $\pm$ 0,18	2,00 $\pm$ 0,33	1,50 $\pm$ 0,27
2003	Весна	1,22 $\pm$ 0,32	2,00 $\pm$ 0,58	3,56 $\pm$ 0,69	3,22 $\pm$ 0,62
	Літо	1,50 $\pm$ 0,22	2,00 $\pm$ 0,39	2,20 $\pm$ 0,36	1,80 $\pm$ 0,39
	Осінь	1,20 $\pm$ 0,29	0,90 $\pm$ 0,18	1,80 $\pm$ 0,29	1,30 $\pm$ 0,33
2004	Весна	1,10 $\pm$ 0,28	1,20 $\pm$ 0,29	3,20 $\pm$ 0,49	1,80 $\pm$ 0,29
	Літо	1,20 $\pm$ 0,13	1,30 $\pm$ 0,26	1,60 $\pm$ 0,34	2,70 $\pm$ 0,40
	Осінь	1,40 $\pm$ 0,34	1,30 $\pm$ 0,21	1,80 $\pm$ 0,20	1,80 $\pm$ 0,25
Всього		1,16 $\pm$ 0,09	1,49 $\pm$ 0,13	2,32 $\pm$ 0,16	2,01 $\pm$ 0,14

Встановлено, що домінантом в угрупованні земноводних є *Pelobates fuscus*. Чисельність цього виду становить у середньому за період досліджень 2,32 $\pm$ 0,16 екз./10 діб. Цьому виду за численністю дещо поступається вид *Rana*

arvalis (відмінності чисельності статистично не вірогідні тест Вілкоксона $Z = 1,39$, $p = 0,16$), чисельність якого становить $2,01 \pm 0,14$ екз./10 діб. Підлегле положення в угрупованні займають *Bufo bufo* та *Bombina bombina* з чисельністю $1,49 \pm 0,13$ та $1,16 \pm 0,09$ екз./10 діб відповідно.

Статистичні розподіли чисельності для всіх популяцій амфібій асиметричні зі зсувом у лівий бік. Спостережувані розподіли були апроксимовані законом Пуассона або біноміальним (рис. 8).

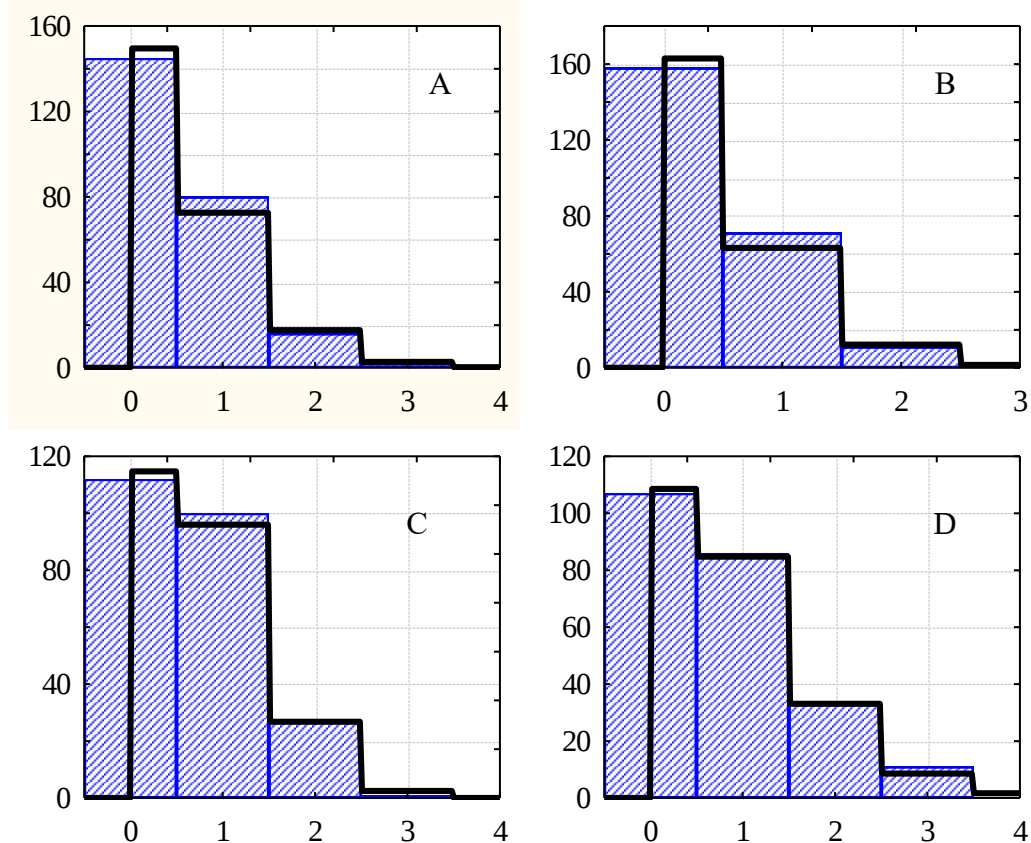


Рис. 8. Статистичний розподіл чисельності амфібій

Умовні позначки: лінія вказує теоретичний розподіл; А – *Bufo bufo* (тести відповідності розподілу Пуассона: $\Lambda = 0,49$, Коломогорова–Смірнова $d = 0,02$, $\chi^2 = 1,28$, $df = 1$, $p = 0,25$); В – *Bombina bombina* (тести відповідності розподілу Пуассона: $\Lambda = 4,94$, $d = 0,08$, $p < 0,10$, $\chi^2 = 48,28$, $df = 8$, $p = 0,00$); С – *Rana arvalis* (тести відповідності біноміальному розподілу: $p = 0,22$, $d = 0,48$, $\chi^2 = 0,29$, $df = 1$, $p = 0,59$); D – *Pelobates fuscus* (тести відповідності розподілу Пуассона: $\Lambda = 0,78$, $d = 0,48$, $\chi^2 = 0,06$, $df = 2$, $p = 0,97$)

Розподіл Пуассона застосовується для моделювання випадкового потоку (Puzachenko, 2004; Shebanin, 2008). Відхилення від цього розподілу свідчить про не випадковий характер динаміки чисельності популяції. Для *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo* та *Bombina bombina* розподіл підкоряється закону Пуассона. Слід відзначити, що дисперсія закону Пуассона дорівнює середньому. Тому результати, одержані для чисельностей вказаних видів можна спроектувати також на їх варіабельність.

Для *Rana arvalis* найкращою моделлю є біноміальний закон. Візуально, відхилення від закону Пуассона обумовлене підвищеною кількістю випадків з виловом одного екземпляру тварин цього виду.

У чисельності амфібій відбувалися зміни протягом років спостереження (рис. 9).

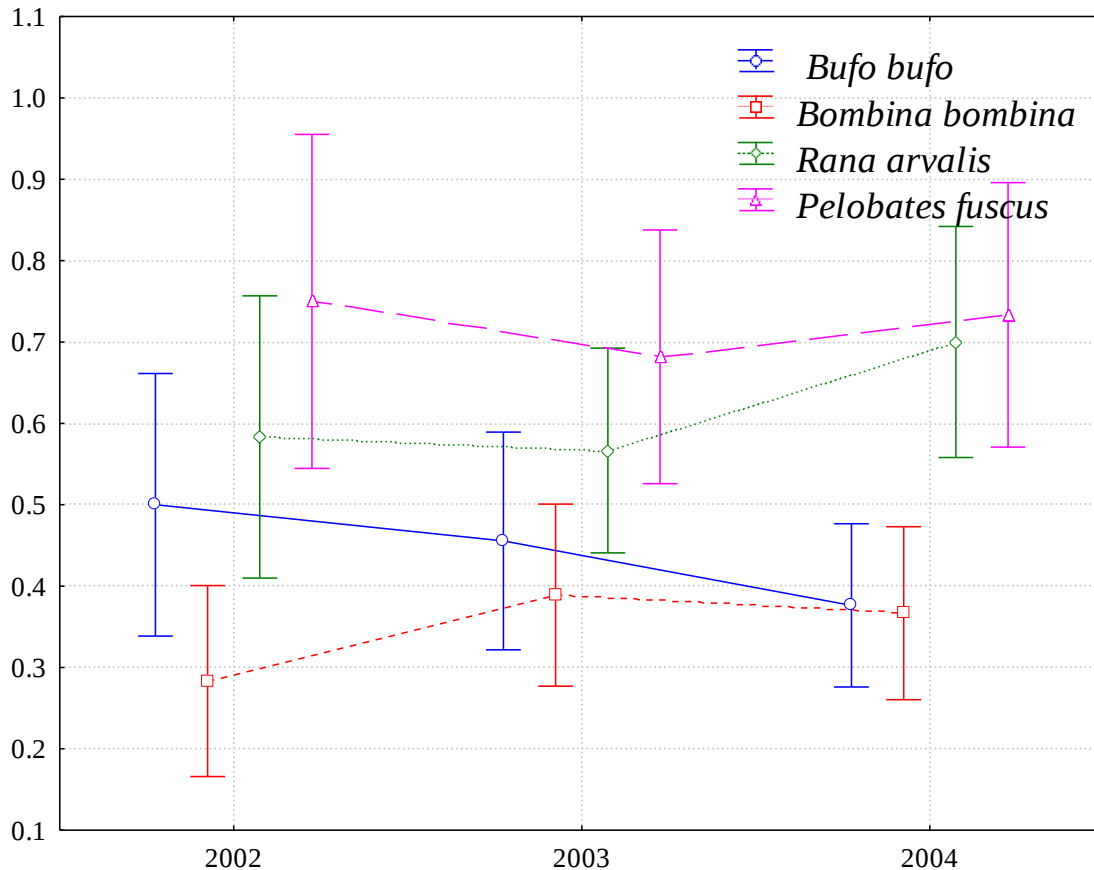


Рис. 9. Динаміка чисельності амфібій по роках у судіброві на арені р. Самара. Наведені середні значення та 95 % довірчий інтервал

Факторний аналіз свідчить про те, що розбіжності по чисельності по роках серед досліджених видів не є статистично вірогідними (табл. 7).

Таблиця 7

Дисперсійний аналіз впливу фактору року на чисельність амфібій
(ступені волі ефекту – 2, помилки – 234)

Види	Сума квадратів ефекту	Середнє значення ефекту	Сума квадратів помилки	Середня помилка	F-відношення	p-рівень
<i>Bufo bufo</i>	0,61	0,31	81,15	0,34	0,90	0,41
<i>Bombina bombina</i>	0,42	0,21	60,47	0,26	0,83	0,44
<i>Rana arvalis</i>	0,91	0,46	99,58	0,42	1,09	0,34
<i>Pelobates fuscus</i>	0,20	0,10	137,94	0,59	0,17	0,85

Характерною особливістю динаміки амфібій є інваріантне співвідношення компонентів угруповання: порядок домінування популяцій завжди залишається постійним. Результати аналізу сезонної компоненти динаміки наведені на рисунку 10.

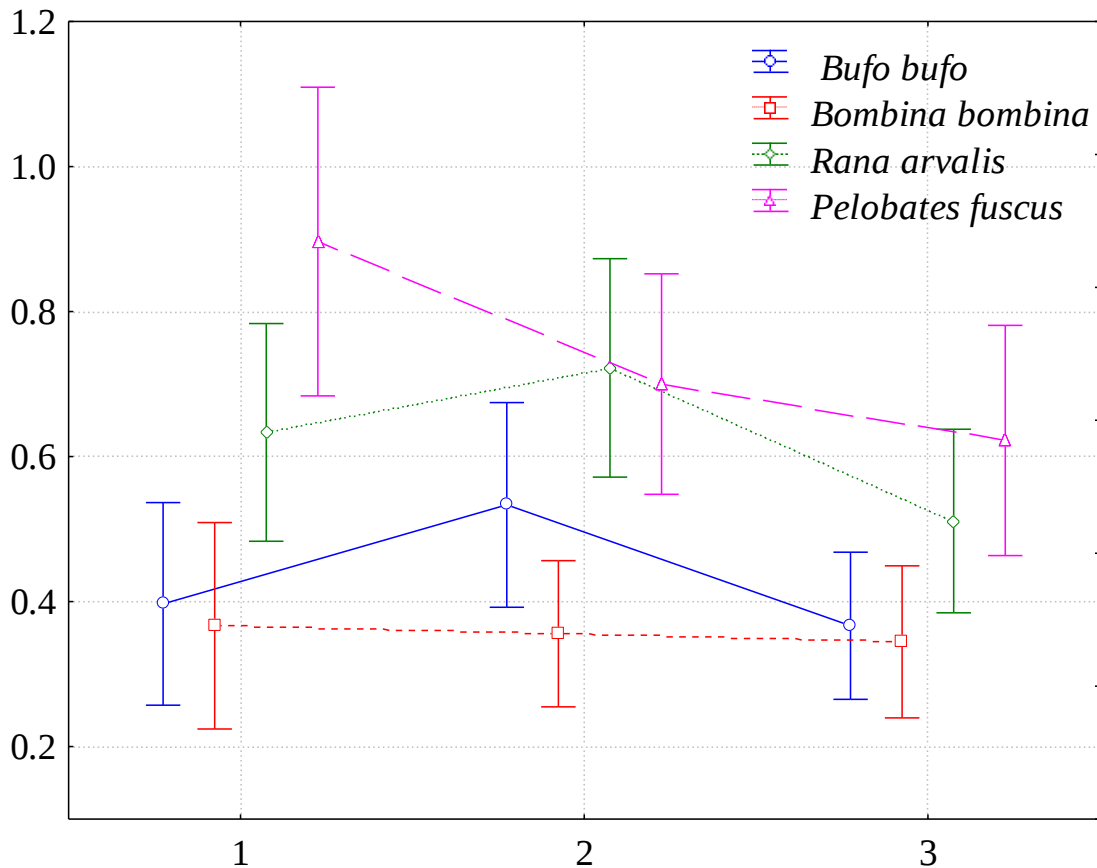


Рис. 10. Динаміка чисельності амфібій по сезонах у судіброві на арені р. Самара. Наведені середні значення та 95 % довірчий інтервал
Умовні позначки: 1 – весна; 2 – літо; 3 – осінь.

Для *Rana arvalis* та *Pelobates fuscus* спостерігаються закономірні тренди сезонної мінливості чисельності популяцій (табл. 8).

Таблиця 8

Дисперсійний аналіз впливу фактору сезону на чисельність амфібій
 (ступені волі ефекту – 2, помилки – 234)

Види	Сума квадратів ефекту	Середнє значення ефекту	Сума квадратів помилки	Середня помилка	F-відношення	p-рівень
<i>Bufo bufo</i>	1,38	0,69	80,38	0,33	2,06	0,13
<i>Bombina bombina</i>	0,02	0,01	60,88	0,26	0,04	0,97
<i>Rana arvalis</i>	3,39	1,70	118,27	0,50	3,40	0,04
<i>Pelobates fuscus</i>	8,86	4,43	145,43	0,62	7,15	0,00

Для *Rana arvalis* максимум чисельності популяцій спостерігається влітку, а мінімум – восени. Для *Pelobates fuscus* максимум чисельності спостерігається навесні, після чого відбувається монотонне зниження чисельності (а скоріше, рухової активності) влітку та восени.

Для двох інших видів (*Bufo bufo* та *Bombina bombina*) статистично вірогідних відмінностей між чисельностями популяцій у різні сезони року не встановлено. Для *Bufo bufo* як чітко виражену тенденцію можна констатувати

максимум чисельності влітку. Для *Bombina bombina* ніяких сезонних тенденцій виявити не вдалося. Слід відзначити, що чіткість сезонних тенденцій мінливості чисельності популяцій залежить від загального рівня чисельності виду: зі зменшенням чисельності сезони відмінності згасають. Так, для домінуючих видів *Rana arvalis* та *Pelobates fuscus* сезонна компонента мінливості складає суттєву частину від загального рівня варіювання (рис. 11). Для *Rana arvalis* фактор сезону описує 26,78 % від загального рівня варіабельності чисельності популяції цього виду за період досліджень. Для *Pelobates fuscus* взаємодія факторів «Сезон» та «Рік» пояснює 19,72 % варіабельності чисельності. Це свідчить про специфіку сезонної динаміки, яка відбувається у різні роки.

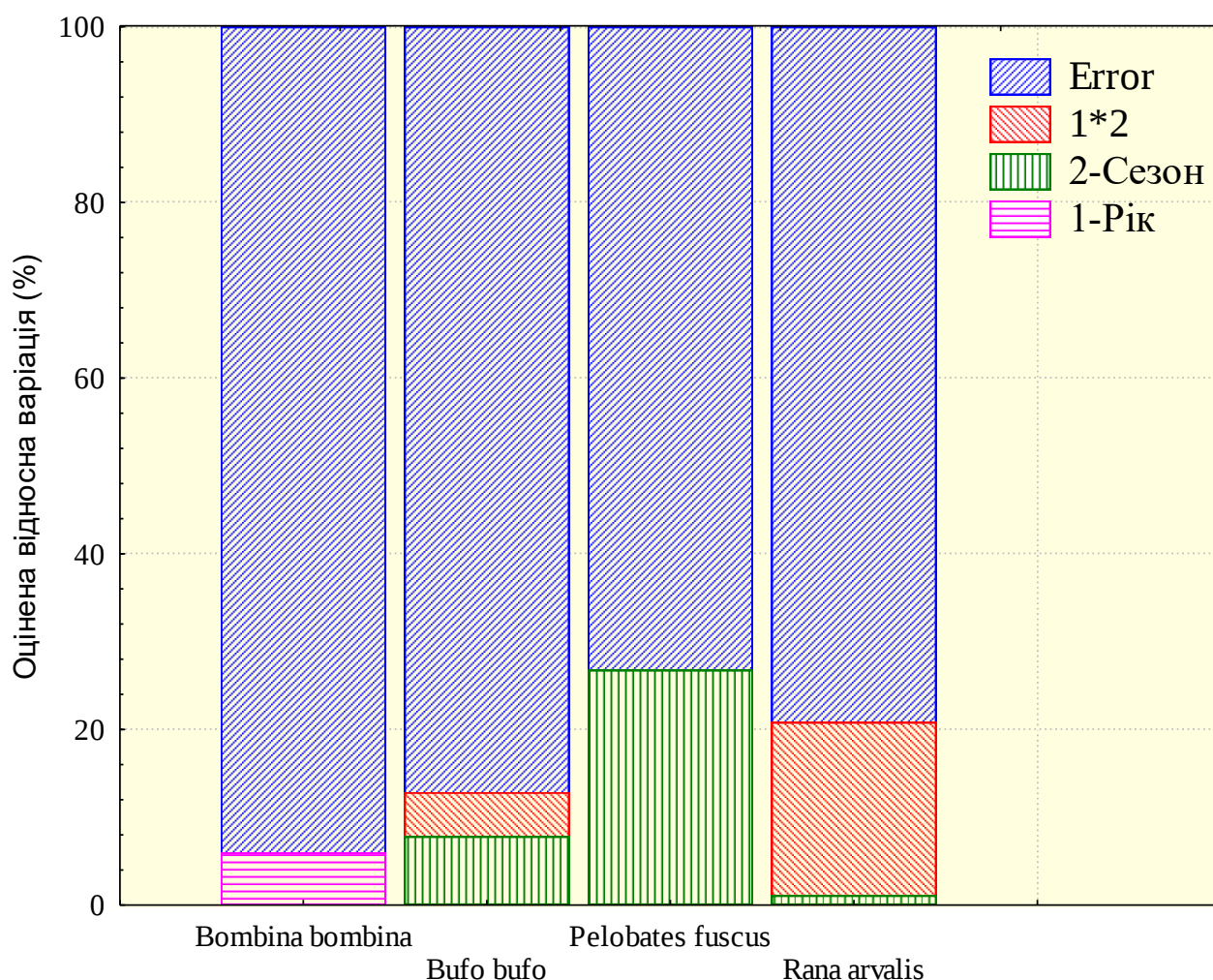


Рис. 11. Компоненти варіабельності чисельності популяцій амфібій субору на арені р. Самара

Для *Bufo bufo* фактори «Сезон» та взаємодія «Сезон» та «Рік» пояснюють лише 12,86 % варіабельності чисельності. Для *Bombina bombina* тільки фактор року пояснює 5,95 % варіабельності, а все інше належить до інших факторів, які не увійшли до нашого плану експерименту, або до випадкових причин.

РОЛЬ БІОГЕОЦЕНОТИЧНОГО ОТОЧЕННЯ В РІЗНОМАНІТТІ УГРУПОВАНЬ АМФІБІЙ АРЕНИ ЗАПЛАВИ Р. САМАРА

Кількісно структура угруповання тварин може бути відображена в термінах показників різноманіття – кількість видів, індекси Шеннона та Сімпсона. Нами проведений множинний аналіз різноманіття метаугруповання амфібій MDM (De'ath, 2012) з метою визначити компоненти, які формують його різноманіття. У якості моделей досліджений вплив сезону та року (табл. 9).

Таблиця 9

Множина модель різноманіття (MDM) метаугруповання амфібій

Модель	Ентропія	Диференціаль на ентропія	% від загального відхилення ентропії	Різнноманіття	Відносне різнноманіття
Константа	1,35	–	–	3,85	–
Сезон	1,34	0,005	2,83	3,83	1,01
Рік	1,34	0,002	0,88	3,82	1,00
Сезон* Рік	1,33	0,012	6,16	3,78	1,01
Сайти	1,15	0,175	90,13	3,17	1,19

Загальне різноманіття метаугруповання (гамма-різнноманіття) становить 3,85. Різнноманіття на рівні сайтів (альфа-різнноманіття) становить 3,17 (медіана – 3,57, діапазон – 1,82–4,00, 1-й квантіль – 2,83, 3-й квантіль – 3,79), відповідно бета-різнноманіття дорівнює 1,21. Сезон та рік, а також їх взаємодія, визначають разом тільки 9,87 % від загального відхилення ентропії. Серед вказаних факторів найбільше значення у формуванні різноманіття відіграє фактор взаємодії сезонності та року, який описує 6,16 % від загального відхилення ентропії. Загальний висновок, який випливає з одержаних результатів – це стабільність структури метаугруповання амфібій, яке відображено за допомогою індексів різноманіття.

Залежність показників різноманіття від порядку ентропії q формує профіль різноманіття (рис. 12). За своєю природою, показники α - та μ -різнноманіття зменшуються зі збільшенням порядку q , що ми спостерігаємо за власними результатами. Порядок ентропії змінює акцент у внесок видів з різною чисельністю у загальне різноманіття: при збільшенні порядку ураховується більшою мірою значення більш чисельних видів у формуванні різноманіття.

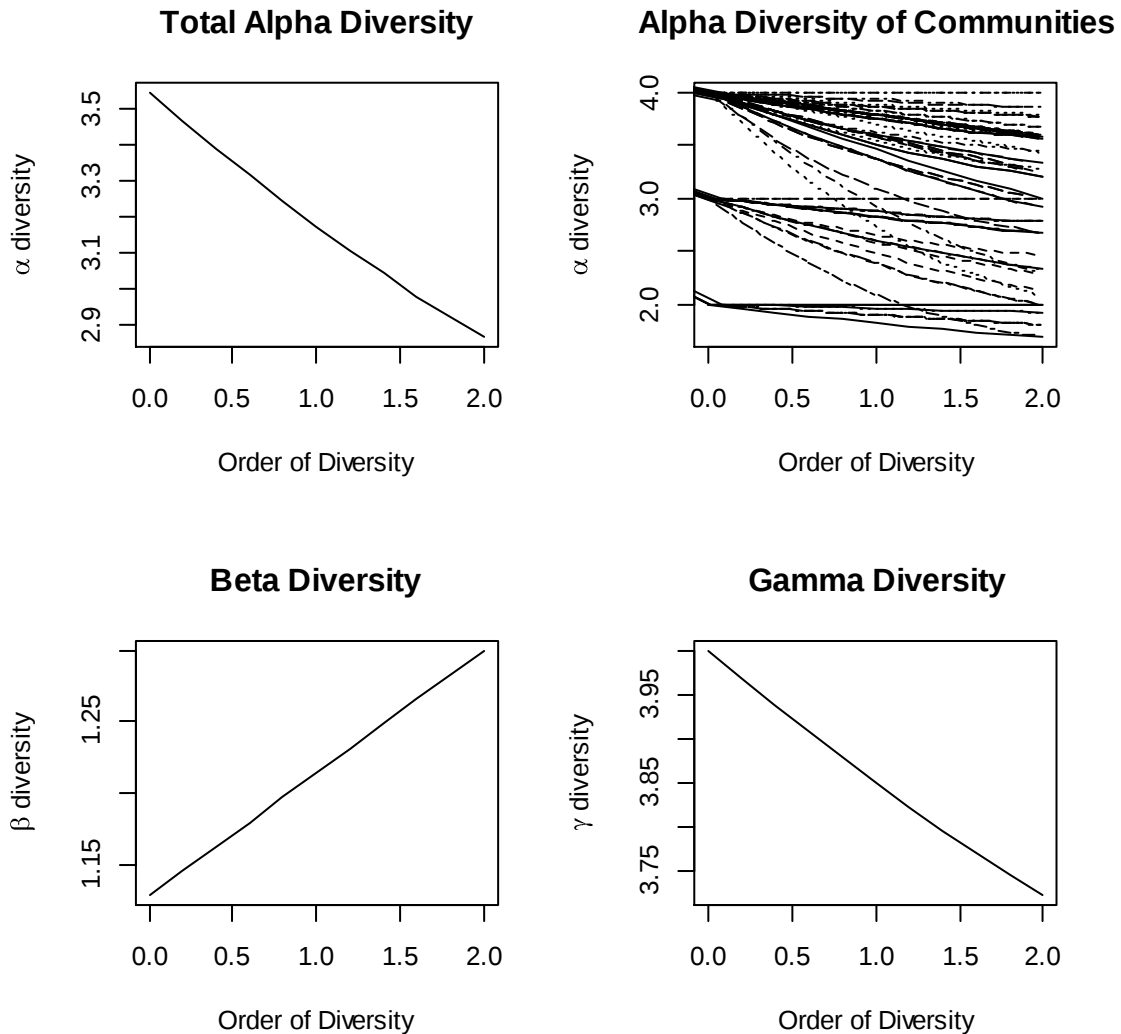


Рис. 12. Профіль різноманіття метаугруповання амфібій
Умовні позначки: вісь абсцис – порядок різноманіття q .

Одержані данні свідчать про те, що у формуванні β -різноманіття суттєву роль відіграють більш чисельні види. Загальний низький рівень видового багатства угруповання амфібій у досліджуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Таким чином, варіабельність різноманіття між сайтами обумовлена динамікою численності більш чисельних видів.

1. У центральній заплаві р. Самара угруповання безхвостих земноводних представлено чотирма видами, серед яких домінантом є *Pelobates fuscus*.

2. Характерною особливістю динаміки угруповання амфібій є інваріантне співвідношення компонентів угруповання: порядок домінування популяцій завжди залишається постійним.

3. У результаті проведеної роботи встановлено, що серед досліджених факторів найбільше значення у формуванні різноманіття відіграє фактор сезонності. Загальним чинником, що впливає на чисельність

тварин, є стабільність структури метаугруповання амфібій, що відображено за допомогою індексів різноманіття.

4. Фактор року майже не впливає на стан популяцій амфібій, що проявляється в стабільному розподілу популяцій по парцелах біогеоценозу та інваріантному стосовно років співвідношенню чисельностей популяцій, які складають угруповання.

5. Стабільний рівень видового багатства угруповання амфібій у досліджуваному біогеоценозі робить головною причиною варіабельності різноманіття зміну чисельності видів. Встановлено, що варіабельність різноманіття між сайтами обумовлена динамікою чисельності саме багаточисельних видів.

СТІЙКІСТЬ УГРУПОВАННЯ В ЦЕНТРАЛЬНІЙ ЗАПЛАВІ Р. САМАРА ЗА МЕЙЕМ

У результаті обліку встановлено, що угруповання амфібій центральної заплави р. Самара представлено наступними видами: *P. fuscus*, *R. arvalis*, *B. bufo*, *B. bombina*. Кореляційні матриці як за коефіцієнтами Спірмена, так і та Пірсона, дають подібні результати (табл. 10).

Таблиця 10

Кореляційна матриця чисельності амфібій
(верхня напівматриця – коефіцієнти кореляції Пірсона для
трансформованих даних, нижня напівматриця – коефіцієнти кореляції
Спірмена для даних без трансформації)
(наведені тільки вірогідні коефіцієнти кореляції для $p < 0,05$)

	<i>B. bufo</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>P. fuscus</i>
<i>B. bufo</i>	1,00	0,27	–	–
<i>B. bombina</i>	0,23	1,00	0,76	0,59
<i>R. arvalis</i>	–	0,75	1,00	0,79
<i>P. fuscus</i>	–	0,59	0,79	1,00

При проведенні кореляційного аналізу виявлено статистично вірогідну взаємозалежність між чисельностями популяцій часникової жаби та гостромордої ропухи. Слід відзначити позитивну кореляцію чисельностей популяцій кумки червоночеревної та ропухи гостромордої та між представниками кумки червоночеревної та часникової жаби. Відносно невелика залежність характерна для жаби звичайної та кумки червоночеревної. Не відмічено статистично вірогідної кореляції між чисельністю жаби звичайної та ропухи гостромордої та часниковою жабою.

На рисунку 13 наведені попарні діаграми розсіювання чисельності амфібій, які дозволяють встановити характер зв'язків між динамічними особливостями досліджених популяцій.

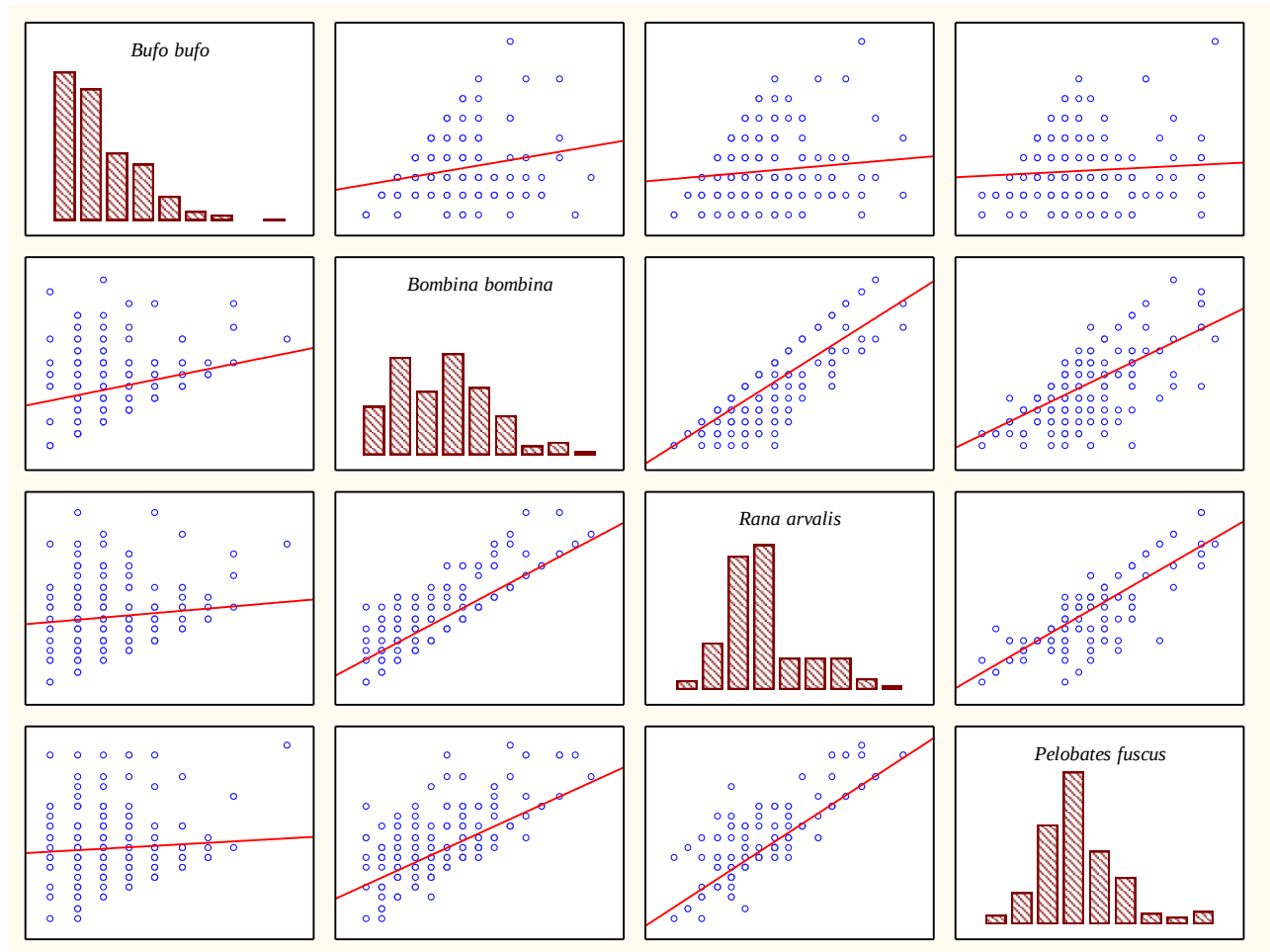


Рис. 13. Гістограми розподілу чисельності амфібій та діаграми розсіювання

Дані, наведені на рисунку 13, певною мірою доповнюють результати кореляційного аналізу (табл. 10), але слід відзначити, що коефіцієнти кореляції Пірсона, обчислені при кореляційному аналізі, здатні відобразити тільки лінійну компоненту зв'язку. Як ми бачимо на рисунку, лінійна компонента є суттєвою для парних кореляцій *B. bombina*, *R. arvalis* та *P. fuscus*. Кореляції чисельності популяцій *B. bufo* з іншими амфібіями мають суттєву нелінійну компоненту, що у термінах лінійної моделі відображається як зниження вірогідності відповідних кореляційних коефіцієнтів. Також очевидно, що коефіцієнт рангової кореляції Спірмена також не завжди чутливий до деяких форм екологічних взаємозв'язків.

Таким чином, статистично не вірогідні лінійні коефіцієнти кореляції ще не є свідченням відсутності зв'язку як такого. У нашому випадку зв'язок має більш складний характер, ніж такий, що може бути відображений у рамках лінійного підходу.

На основі коефіцієнтів рангової кореляції Спірмена було обчислено показники стійкості угруповання амфібій за Мейем (табл. 11).

Установлено, що угруповання амфібій як цілісна система у межах дослідженого просторового та часового діапазонів характеризується стійкістю. У часовому аспекті стан стійкості встановлений тільки для 2002 р.,

тоді як динаміка угруповання у 2003 та 2004 рр. стійкою не була. Хоча спостережуване відхилення від стійкого стану більшою мірою можна визнати

Таблиця 11

Оцінка стійкості угруповання амфібій за Р. Мейем

Аспект угруповання	R	C	$R(SC)^{1/2}$	Оцінка стійкості угруповання
По роках				
2002	0,48	0,61	0,79	Стійке
2003	0,79	0,71	1,11	Не стійке
2004	0,55	0,54	1,02	Не стійке
По сезонах				
Весна	0,31	0,71	0,44	Стійке
Літо	0,61	0,61	1,00	Нейтральне
Осінь	0,51	0,55	0,93	Стійке
По парцелях				
Мокрицева	0,55	0,61	0,90	Стійке
Мертвопокровна	0,61	0,61	1,00	Нейтральне
Яглицева	0,6	0,61	0,98	Стійке
За весь період по усіх парцелях				
Усього	0,59	0,61	0,97	Стійке

як прояв нейтральної стійкості. У сезонному аспекті стійкістю характеризується динаміка весною та осінню, а влітку динаміка є нейтральною. В біогеоценотичному аспекті стійкою є динаміка в мокрицевій та яглицевій парцелях, тоді як нейтральною є динаміка угруповання в мертвопокровній парцелі. Таким чином, обрахування кореляційної матриці чисельності угруповання амфібій дозволило встановити емпіричні метрики стійкості за Мейем. Найважливішим результатом є тотальна стійкість угруповання, тоді як у окремих аспектах поряд з переважанням стійких станів можуть спостерігатися нейтральні або нестійкі стани угруповання.

ДИНАМІКА УГРУПОВАННЯ В ЦЕНТРАЛЬНІЙ ЗАПЛАВІ Р.САМАРА

Слід відзначити, що парні кореляційні залежності чисельностей популяцій відображають статичний аспект організації угруповання, який проявляє себе вже як певний результат взаємодій між популяціями та результат впливу зовнішніх факторів. Динамічна компонента може бути відображена за допомогою визначення швидкостей зміни чисельностей популяцій у часі.

Аналіз залежностей швидкостей змін чисельностей популяцій досліджених популяцій амфібій від чисельності *B. bufo* дозволив встановити закономірні патерни динаміки чисельності земноводних (рис. 14).

Швидкість зміни чисельності *B. bufo* від'ємно залежить від чисельності самого виду, що свідчить про наявність механізмів негативного зворотного зв'язку, які стабілізують популяцію. Більш цікавими є інші

залежності. Так, швидкість зміни чисельності *B. bombina* максимальна при чисельності *B. bufo* 3–4 екз./пастко добу. Збільшення або зменшення чисельності *B. bufo* призводить до зменшення швидкості росту чисельності популяції *B. bombina*. Аналогічна форма залежностей встановлена також для динаміки чисельності *R. arvalis* та *P. fuscus* від чисельності *B. bufo*. Парабола досить добре може описати відповідні залежності геометрично, а поліном другого ступеню – аналітично. Другий ступінь в аналітичних залежностях вказує на взаємозв'язок, який виникає при здійсненні впливу. Це можна інтерпретувати як взаємозв'язок між особинами в популяції *B. bufo*, який виникає при впливі на інші популяції угруповання амфібій.

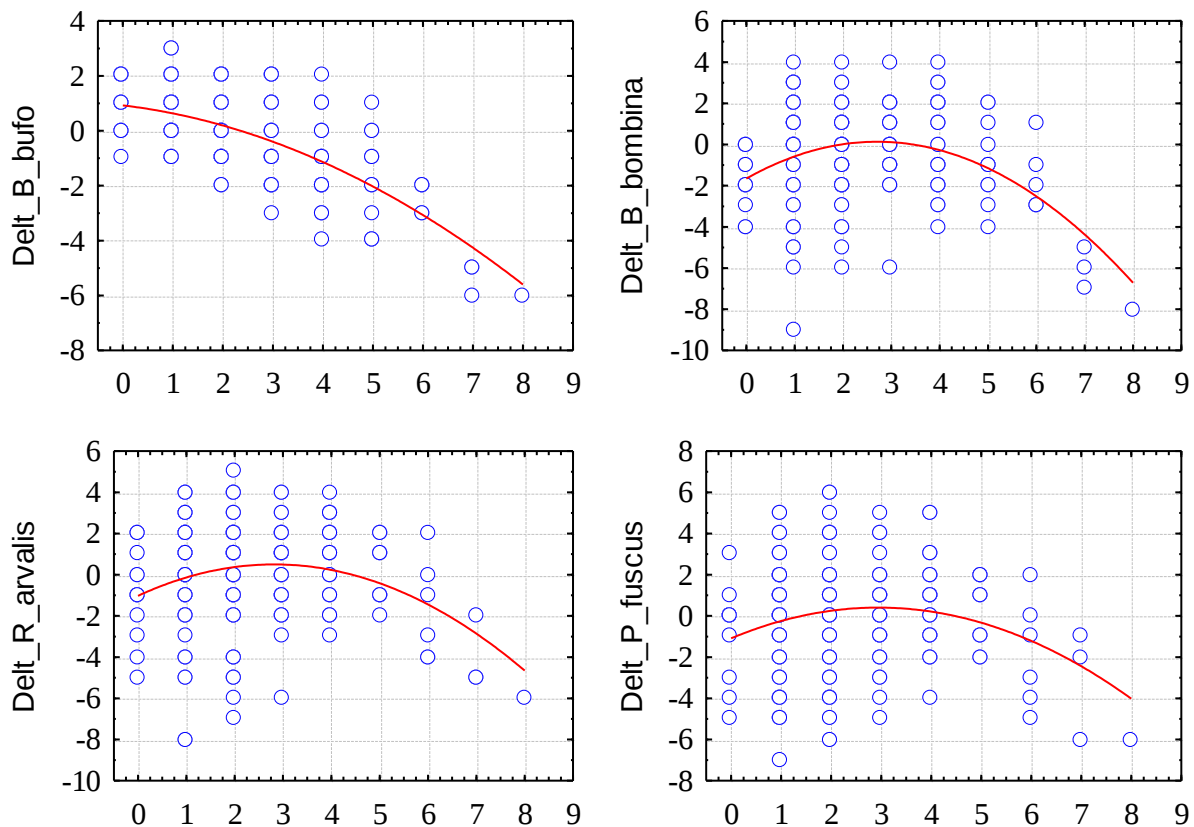


Рис. 14. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *B. bufo* (вісь абсцис)

Гіперболічний характер має залежність швидкості динаміки *B. bombina* від щільності популяції цього виду (рис. 15). Подібний характер впливу чисельності *B. bombina* також на *R. arvalis* та *P. fuscus*. Гіпербола залежності швидкості зміни чисельності *B. bufo* від щільності *B. bombina* характеризується наявністю зони мінімуму. Це свідчить про те, що занадто низька або занадто висока чисельність *B. bombina* сприяє зростанню чисельності *B. bufo*. Загальний гіперболічний вигляд залежностей динаміки чисельності популяцій амфібій від чисельності *B. bombina* вказують на складні процеси регуляції, які виникають в угрупованні амфібій.

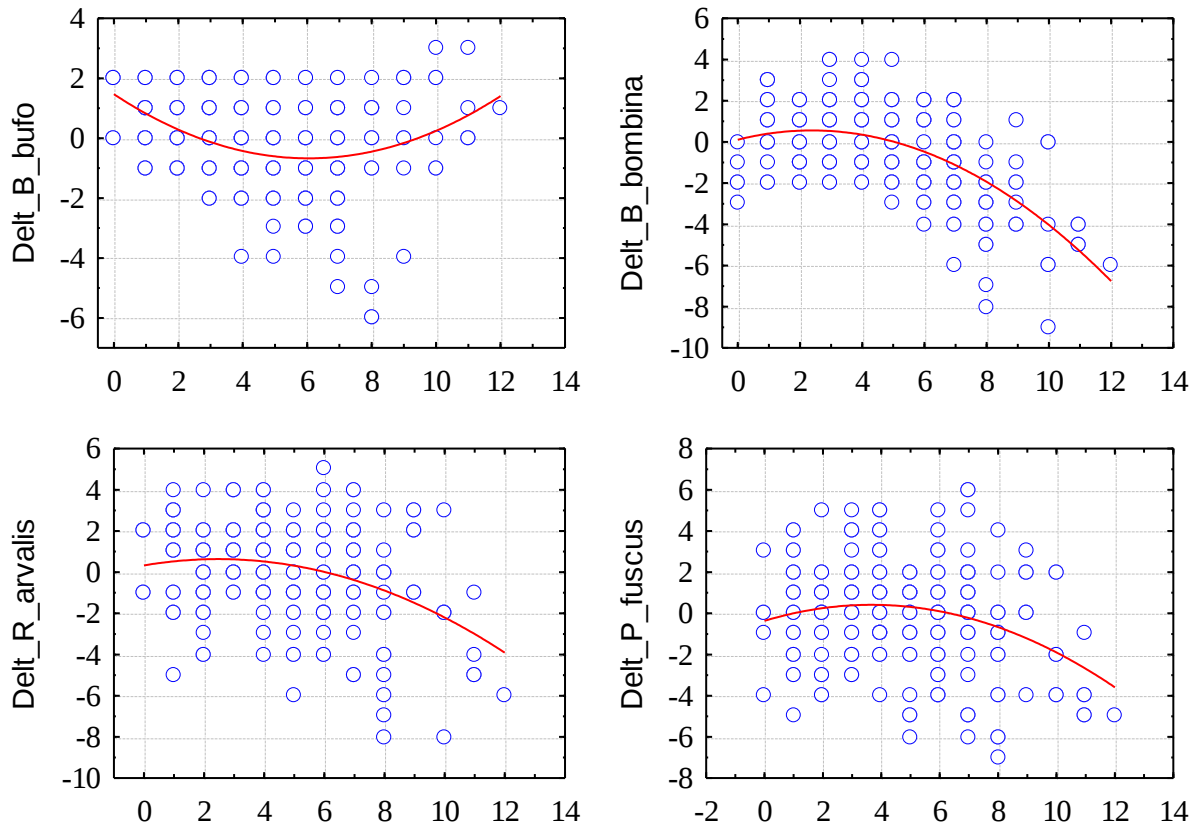


Рис. 15. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *B. bombina* (ось абсцис)

Ключовою особливістю є взаємодія між особинами в межах популяції *B. bombina*, наслідки якої безпосередньо визначають особливості динаміки цього виду та інших видів в угрупованні. Констатація взаємодії має феноменологічний характер, так як конкретні механізми взаємодії потребують дещо іншого методичного інструментарію для свого дослідження.

Важливо відзначити, що характер впливу чисельності популяції *R. arvalis* на динаміку популяцій в угрупованні характеризується високим рівнем подібності з тими закономірностями, що були встановлені для впливу популяції *B. bombina* (рис. 16). В обох випадках гіперболічні метафори досить добре відображають взаємовідносини в угрупованні. Вплив популяції *P. fuscus* на динаміку чисельностей амфібій при загальній подібності до попередніх двох видів має більш лінійний характер.

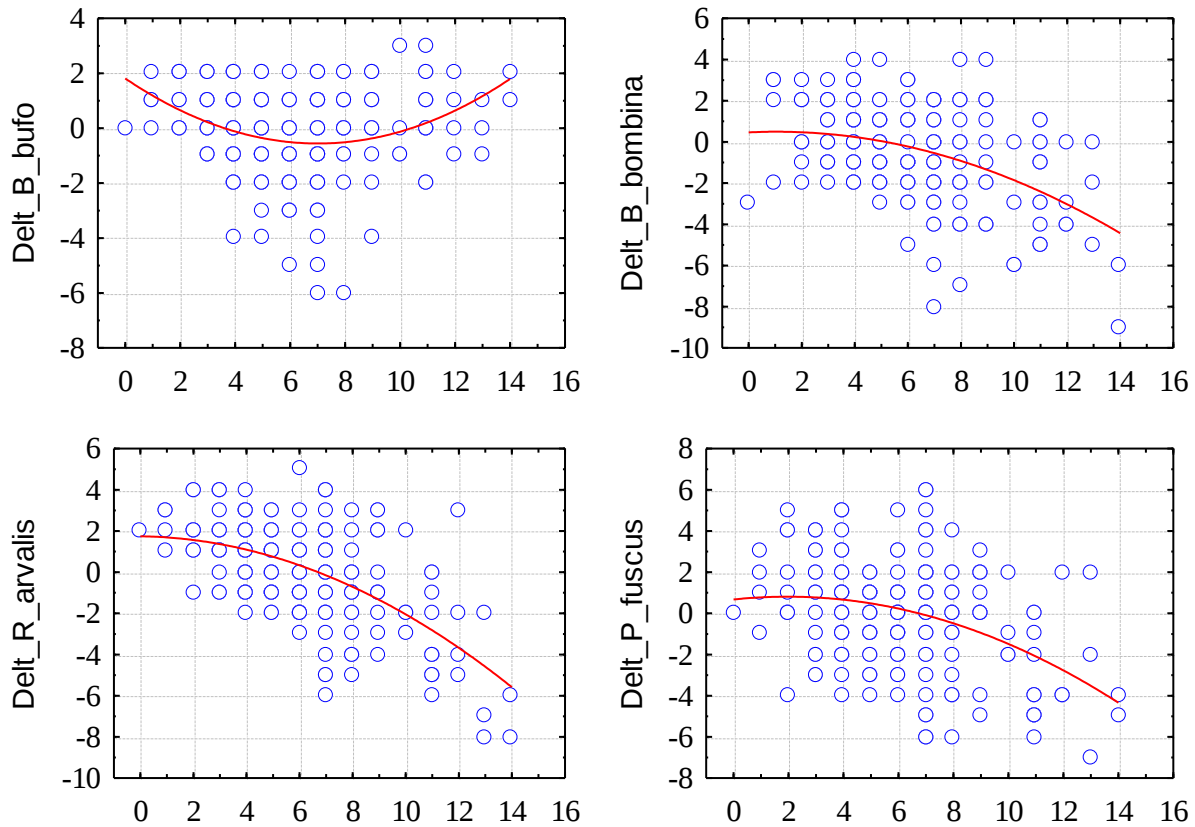


Рис. 16. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *R. arvalis* (вісь абсцис)

Слід відзначити, що динамічні діаграми ураховують залежність зміни чисельності даної популяції тварин від чисельності всіх видів в угрупованні у даний момент часу. Зміна чисельності є різниця між показниками багатства у наступний період часу та у даний період часу. Регулярний характер динамічних діаграм свідчить про не випадкові механізми зміни чисельності тварин. Точніше можна сказати, що при наявності певного рівня випадкової компоненти у динаміці чисельності тварин має місце регулярна компонента, яка може бути пояснена за допомогою чисельності всіх видів в угрупованні.

Кореляційна матриця відображає досить одно напрямлений характер зв'язків між видами в угрупованні. Такий підхід можна охарактеризувати як статичний – кожна точка на кореляційній діаграмі є зрізом угруповання у конкретний відрізок часу без явного урахування наявності зв'язків у часі, а саме пам'яті угруповання.

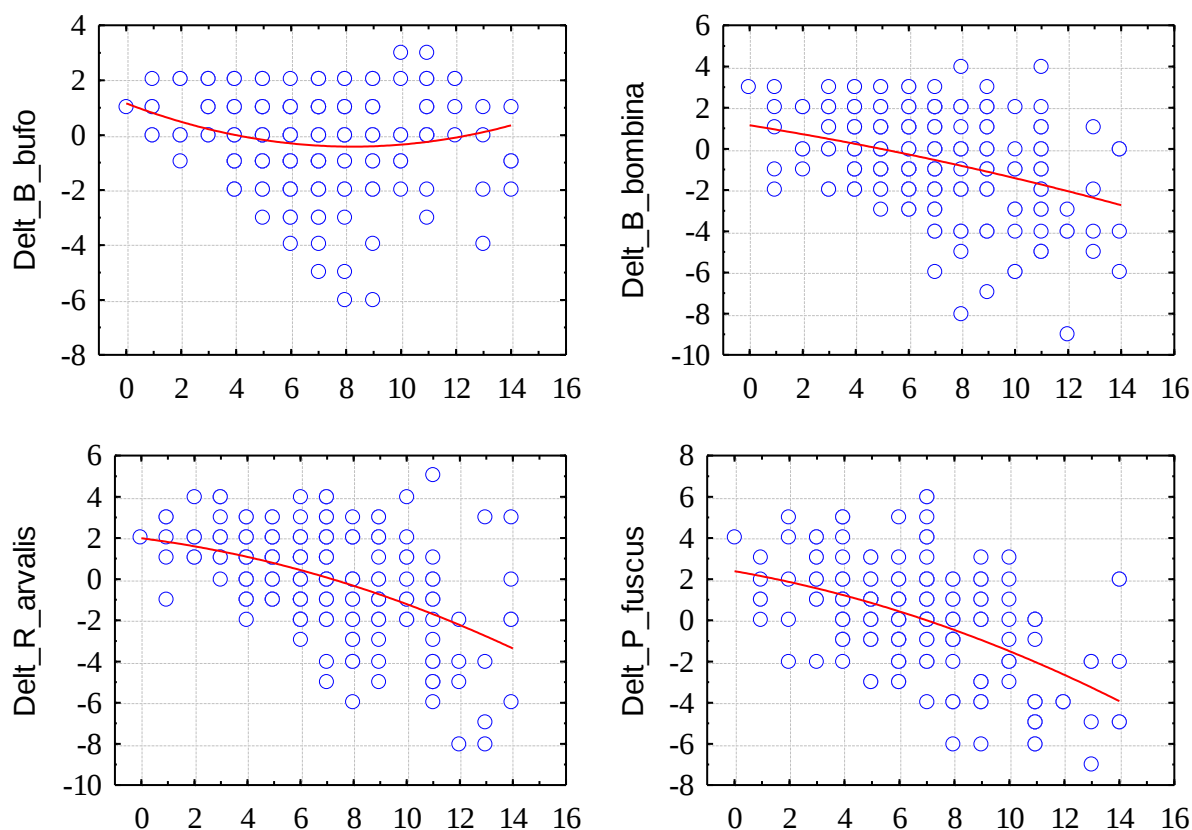


Рис. 17. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *P. fuscus* (вісь абсцис)

Залучення для аналізу зв'язків у часі надає можливості одержати більш складні, а з іншого боку – більш тонкі, патерни зв'язку між видами в угрупованні. На противагу статичному підходу, динамічний підхід відкриває деталі динамічних залежностей в угрупованні.

СТІЙКІСТЬ УГРУПОВАННЯ В ЦЕНТРАЛЬНІЙ ЗАПЛАВІ Р. САМАРА ЗА ЛЯПУНОВИМ

Регресійний аналіз дозволяє перейти від попарних порівнянь показників динаміки чисельності певного виду з чисельністю видів в угрупованні до більш складної моделі, яка враховує також взаємодії між видами (табл. 12).

Компоненти поліному першого ступеню вказують на вплив популяцій на динаміку досліджуваної популяції, а компоненти другого ступеню – вплив взаємодії популяцій. Регресійні моделі дозволяють пояснити 55–64 % дисперсії швидкості змін чисельності досліджених популяцій амфібій.

Одержані регресійні рівняння складають систему рівнянь другого ступеню, яка має два рішення:

Перший стаціонарний стан:

$$\text{vec}(x_1, x_2, x_3, x_4) = \begin{pmatrix} 4.663 \\ 2.74 \\ 4.033 \\ 4.161 \end{pmatrix}$$

Другий стаціонарний стан:

$$\text{vec}(x_1, x_2, x_3, x_4) = \begin{pmatrix} 1.704 \\ 5.203 \\ 7.982 \\ 8.184 \end{pmatrix}$$

Таблиця 12

Динамічні рівняння чисельності амфібій

Змінні	<i>B. bufo</i> $R^2 = 0,64$		<i>B. bombina</i> $R^2 = 0,57$		<i>R. arvalis</i> $R^2 = 0,55$		<i>P. fuscus</i> $R^2 = 0,55$	
	Ср.±ст. помилка, <i>p</i> -рівень		Ср.±ст. помилка, <i>p</i> -рівень		Ср.±ст. помилка, <i>p</i> -рівень		Ср.±ст. помилка, <i>p</i> -рівень	
<i>r</i>	1,32±0,30	0,00	0,39±0,25	0,11	0,73±0,19	0,00	0,90±0,22	0,00
<i>x</i> ₁	-0,28±0,10	0,00	0,08±0,07	0,23	-0,02±0,06	0,72	-0,06±0,06	0,36
<i>x</i> ₂	0,05±0,09	0,55	-0,08±0,07	0,28	0,05±0,04	0,28	0,09±0,05	0,04
<i>x</i> ₃	-0,57±0,13	0,00	0,13±0,12	0,27	0,02±0,08	0,81	0,05±0,06	0,46
<i>x</i> ₄	0,29±0,09	0,00	-0,15±0,09	0,09	-0,15±0,06	0,01	-0,25±0,05	0,00
<i>x</i> ₁ ²	0,04±0,01	0,00	-0,03±0,01	0,00	-0,03±0,01	0,00	-0,02±0,01	0,00
<i>x</i> ₂ ²	0,03±0,02	0,08	0,02±0,01	0,15	-0,02±0,01	0,00	-0,01±0,01	0,32
<i>x</i> ₃ ²	0,06±0,02	0,00	0,00±0,02	0,87	-0,01±0,01	0,28	0,00±0,01	0,68
<i>x</i> ₄ ²	-0,02±0,01	0,01	0,02±0,01	0,01	0,01±0,01	0,02	0,01±0,00	0,01
<i>x</i> ₁ · <i>x</i> ₂	-0,05±0,01	0,00	0,00±0,01	0,90	0,00±0,01	0,63	0,01±0,01	0,38
<i>x</i> ₁ · <i>x</i> ₃	0,03±0,02	0,12	0,02±0,02	0,34	0,00±0,01	0,88	0,01±0,01	0,44
<i>x</i> ₃ · <i>x</i> ₄	-0,01±0,02	0,61	0,00±0,01	0,89	0,02±0,01	0,13	0,01±0,01	0,36
<i>x</i> ₂ · <i>x</i> ₃	-0,03±0,03	0,24	-0,01±0,02	0,60	0,03±0,02	0,05	0,01±0,01	0,62
<i>x</i> ₂ · <i>x</i> ₄	0,00±0,02	0,84	-0,01±0,01	0,44	0,00±0,01	0,70	-0,01±0,01	0,38
<i>x</i> ₃ · <i>x</i> ₄	-0,01±0,01	0,41	-0,01±0,02	0,35	-0,01±0,01	0,25	0,00±0,01	0,64

Умовні позначки: *r* – константа; *x*₁ – чисельність *B. bufo*; *x*₂ – чисельність *B. bombina*; *x*₃ – чисельність *R. arvalis*; *x*₄ – чисельність *P. fuscus*.

Ці рішення відповідають стаціонарним станам динаміки популяцій, тобто таких, при яких швидкість зміни чисельності всіх популяцій дорівнює нулю. Для першого стаціонарного стану характерно переважання чисельності *B. bufo* в угрупованні амфібій, що є нетиповою ситуацією під час досліджень. Другий стаціонарний стан більшою мірою відповідає типовому розподілу чисельності.

Для проведення аналізу стійкості стаціонарних станів поліноміальна функція другого порядку повинна бути ліанерізована за допомогою розкладення у ряд Тейлора в околиці стаціонарних точок. Ліанерізація дала наступні динамічні матриці, які описують поведінку угруповання в околицях відповідних стаціонарних станів:

Перший стаціонарний стан:

$$S = \begin{pmatrix} 0.057 & -0.176 & -0.09 & 0.047 \\ -0.17 & -0.095 & 0.124 & -0.067 \\ -0.188 & 0.066 & -0.03 & -0.029 \\ -0.174 & 0.09 & 0.053 & -0.141 \end{pmatrix}$$

Другий стаціонарний стан:

$$S = \begin{pmatrix} -0.231 & -0.004 & 0.144 & -0.117 \\ 0.093 & -0.108 & 0.01 & 0.002 \\ 0.049 & 0.071 & -0.099 & -0.03 \\ 0.03 & 0.04 & -0 & -0.095 \end{pmatrix}$$

Найбільше власне число динамічної матриці, яка описує поведінку угруповання в околиці першого стаціонарного стану є позитивним, з чого випливає асимптотична нестабільність цього стаціонарного стану. Тобто, при виведенні системи з цього стану внаслідок зовнішньої пертурбації вона не має механізмів повернутися зворотно. Перебування в цьому стаціонарному стані можливе тільки як наслідок випадкового блукання траєкторії угруповання.

Другий стаціонарний стан є асимптотично стабільним, так як найбільше власне число відповідної динамічної матриці є негативним ($-0,06+0,021i$). Слід відмітити, що число є комплексним, це свідчить про те, що система повертається у стаціонарний стан за допомогою хвилеподібної динаміки. Динаміка повернення системи у стаціонарний стан не є реактивною, так як всі власні числа матриці $(S+S^T)/2$ є негативними:

$$\text{eigenvals} \left(\frac{S + S^T}{2} \right) = \begin{pmatrix} -0.008 \\ -0.078 \\ -0.155 \\ -0.291 \end{pmatrix}.$$

Слід відзначити, що найбільше власне число дуже наближене до нуля, тому враховуючи стохастичну природу взаємодій між популяціями угруповання, можна припустити за певних умов реактивний характер динаміки угруповання. Це означає, що після пертурбації система, перед тим, як повернутися в стаціонарний стан, може значно відхилитися у протилежному напрямку, що супроводжується варіабельністю показників чисельності. У реактивній системі варіабельність показників чисельності не є показником стабільності або нестабільності. Збільшення варіабельності чисельності угруповання може бути необхідним етапом його стабілізації.

Наведений алгоритм було застосовано не тільки для даних по динаміці угруповання за весь період досліджень, але й окремим його аспектам. Системи регресійних рівнянь та динамічні матриці в стаціонарних станах не наведені з міркувань економії місця.

На тлі тотальної стійкості угруповання, що встановлено для всього дослідженого часового та біогеоценотичного діапазонів, стійкість встановлена тільки для одного стаціонарного стану в 2003 р. (табл. 13). Цей стійкий стан є реактивним, а повернення до нього після виведення системи з рівноваги відбувається по коливальній траєкторії, при що свідчить наявності мнимі компоненти у власному числі. За інші роки відповідні стаціонарні стани не є стійкими.

У сезонному аспекті всі стаціонарні стани не є стійкими. Це свідчить про те, що закінчений річний цикл динаміки угруповання володіє властивостями стійкості, а сезонні етапи динаміки слугують тільки частинами траєкторії, у межах якої реалізується властивість стійкості.

У біогеоценотичному аспекті стійкістю характеризується одне зі стаціонарних станів угруповання у межах мертвопокривної та яглицевої парцел, тоді як у межах мокрицевої парцели угруповання не є стійким. У

мертвопокровній парцелі стійкий стан є реактивним, а в яглицевій – не реактивним.

У результаті проведеної роботи були встановлені показники стійкості угруповання амфібій ліпо-ясененевої діброви у центральній заплаві р. Самара за Мейем та Ляпуновим. Обидва підходи базуються на припущенні про вплив кількості та інтенсивності зв'язків в угрупованні на його стійкість. Критерій Мея впливає з результатів чисельного моделювання гіпотетичних

Таблиця 13

Показники стійкості угруповання амфібій по різних аспектах

Аспект угрупован ня	Чисельності у стаціонарних станах				Показники стійкості за Ляпуновим		
					Найбільше власне число динамічної матриці	Еластич ність	Реакт ив- ність
	Bufo bufo	Bombina bombina	Rana arvalis	Pelobates fuscus			
По роках							
2002	4,38	4,20	4,91	5,88	0,55	−1,82	0,94
	2,18	3,96	2,76	5,59	0,291+0,32i	−3,44	0,34
2003	4,30	6,36	9,07	8,52	−0,069+0,20i	14,49	0,15
	4,70	5,25	3,73	6,26	0,193+0,1i	−5,18	0,31
2004	5,46	4,87	6,83	10,20	0,56+0,11i	−1,79	0,61
	4,57	3,85	4,80	4,45	0,36	−2,78	0,38
По сезонах							
Весна	0,30	3,15	7,97	14,53	0,04+1,11i	−25,00	1,33
	6,26	5,77	8,37	7,54	0,24	−4,17	0,29
Літо	3,03	9,08	6,63	7,27	0,163+0,06i	−6,13	0,22
	10,81	5,05	−5,56	11,83	0,582+0,23i	−1,72	0,83
Осінь	5,94	4,94	4,68	7,65	0,379+0,13i	−2,64	0,51
	2,94	2,60	5,12	5,39	0,092+0,08i	−10,87	0,15
По парцелах							
Мокрицев а	2,26	3,55	5,34	7,61	0,028+0,27i	−35,71	1,13
	5,26	9,12	13,70	14,41	0,18	−5,56	0,33
Мертвопо- кривна	1,53	4,82	7,92	8,90	−0,086+0,09i	11,63	−0,03
	1,33	1,03	9,13	0,33	0,189+0,43i	−5,29	0,35
Яглицева	2,84	4,57	5,26	5,93	−0,075+0,06i	13,33	0,01
	6,65	4,41	6,47	9,53	0,371+0,11i	−2,70	0,71
За весь період по усіх парцелах							
Усього	4,66	2,74	4,03	4,16	0,221+0,03i	−4,52	0,27
	1,70	5,20	7,98	8,18	−0,06+0,02i	16,67	−0,01

угруповань (Мау, 1974). Його результативність підтверджена рядом польових досліджень, але ступінь відповідності експериментальних результатів теоретичним викладкам ґрунтується на експертних оцінках. Позитивною особливістю критерія Мея є порівняна простота його обчислення, так як він є безпосередньою похідною кореляційної матриці угруповання. Саме кореляційні матриці є базисом для різного роду ординаційних технік в екології угруповань (факторний аналіз, аналіз

відповідностей, кластерний аналіз, багатовимірне шкалювання та багато інших споріднених технік). Така методика дозволяє підійти до вирішення питання зв'язку стійкості та структури угруповання. Також критерій Мея дозволяє враховувати показник, який є функцією різноманіття угруповання, що пов'язує стійкість та різноманіття угруповання.

У свою чергу складна динаміка компонентів угруповання, яка більшою мірою може бути описана нелінійними або навіть немонотонними нелінійними моделями значно обмежують діапазон застосування процедури на основі індексів кореляції, як Пірсона, та і Спірмена. Вірогідно, як розширення критерія Мея може бути запропонована метрика, яка базується на інших більш гнучких показниках зв'язку між видами в угрупованні, але розвиток підходів до оцінки різноманіття мав дещо інший напрямок.

Альтернативним підходом до оцінювання стійкості угруповання є критерій Ляпунова, який запозичений з теорії механічної стійкості. У ньому також стійкість виводиться через зв'язки між елементами системи, але ці зв'язки мають компоненту пам'яті взаємодії у часі: функцією, яка відображає зв'язок є не чисельність виду, а швидкість зміни чисельності, тобто різниця між послідовною чисельністю у часі. Стійкість при такому підході формалізована як властивість повернення у стаціонарний стан системи після пертурбації, тобто відхилення системи від цього стану. У такому контексті мова йде не про стійкість системи як такої, а стійкість стаціонарного стану. Складність поведінки системи може віддзеркалюватися наявністю не одного, а декількох стаціонарних станів. Система може вважатися стійкою, якщо існує стійкий хоч би один стаціонарний стан. Складна динаміка системи може бути описана системою нелінійних рівнянь. У стаціонарних станах проводиться ліанерізація, тобто спрощення до лінійної моделі системи диференціальних рівнянь у околиці стаціонарного стану. Найбільше за модулем власне число відповідної динамічної системи характеризує стійкість стаціонарного стану.

Як критерій Мея, так і критерій Ляпунова, дозволили встановити властивість стійкості угруповання амфібій у діапазоні часу дослідження та діапазоні досліджених парцел біогеоценозу. Окремі часові та біогеоценотичні аспекти угруповання не часто є стійкими. Це явище може бути пояснене за допомогою виявлення властивості реактивності, яке значно розширяє уявлення про стійкість угруповання. Реактивність виникає тоді, коли після пертурбації система ще більше відхиляється від рівноважного стану, перед тим, як до нього повернутися. Локальні часові або біогеоценотичні зрізи віддзеркалюють саме ці періоди динаміки, коли система знаходиться у значній віддаленості від стаціонарного стану та у цьому сенсі не є стійкою.

Встановлені механізми стійкості угруповання амфібій мають значні природоохоронні висновки. Угруповання амфібій має біогеоценотичну та часову пам'ять. Екзогенні впливи навіть стійкої системи можуть у певному періоді часу підсилюватися, так як угруповання є реактивним. Тому варіабельність чисельності складових угруповання не є надійним маркером

стійкості угруповання: стійке угруповання може складатися зі значно варіабельних популяцій, а угруповання, яке втратило властивість стійкості, може тимчасово характеризуватися стабільною динамікою елементів.

Одержані результати підтверджують необхідність проведення довгострокових багаторічних моніторингових програм по оцінці стану угруповань тварин, так як обмежені у часі зрізи стану не можуть мати вирішального значення у висвітленні їх стійкості.

Також одержані результати підтверджують роль біогеоценотичного (а у більш широкому сенсі – ландшафтно–екологічного) різноманіття у формуванні властивості стійкості угруповань. Тому охорона біогеоценотичного різноманіття є основою підтримання стійкості угруповань амфібій.

СТІЙКІСТЬ УГРУПОВАННЯ НА АРЕНІ В ДОЛИНІ Р. САМАРА ЗА МЕЙЕМ

Кореляційні матриці чисельності видів амфібій в суборі на арені р. Самара за коефіцієнтами Спірмена та Пірсона мають подібний вигляд (табл. 14, рис. 18).

Таблиця 14

Кореляційна матриця чисельності амфібій (верхня напівматриця – коефіцієнти кореляції Пірсона для трансформованих даних, нижня напівматриця – коефіцієнти кореляції Спірмена для даних без трансформації)
(наведені тільки вірогідні коефіцієнти кореляції для $p < 0,05$)

	<i>B. bufo</i>	<i>B. bombina</i>	<i>R. arvalis</i>	<i>P. fuscus</i>
<i>B. bufo</i>	1,00	0,45	–	–
<i>B. bombina</i>	0,45	1,00	–	–
<i>R. arvalis</i>	–	–	1,00	–
<i>P. fuscus</i>	–	–	–	1,00

Кореляційний аналіз дозволив встановити наявність статистично вірогідного зв'язку тільки між чисельністю популяцій двох видів: *B. bombina* та *B. bufo*. Аналіз попарних діаграм розсіювання (рис. 1) вказує на те, що лінійна або монотонна моделі не можуть бути корисними для всебічного описання динамічних зв'язків, які формуються між видами у досліджуваному угрупованні. Неможна відкидати гіпотезу про наявність зв'язків між видами, які можуть бути описані за допомогою нелінійних моделей.

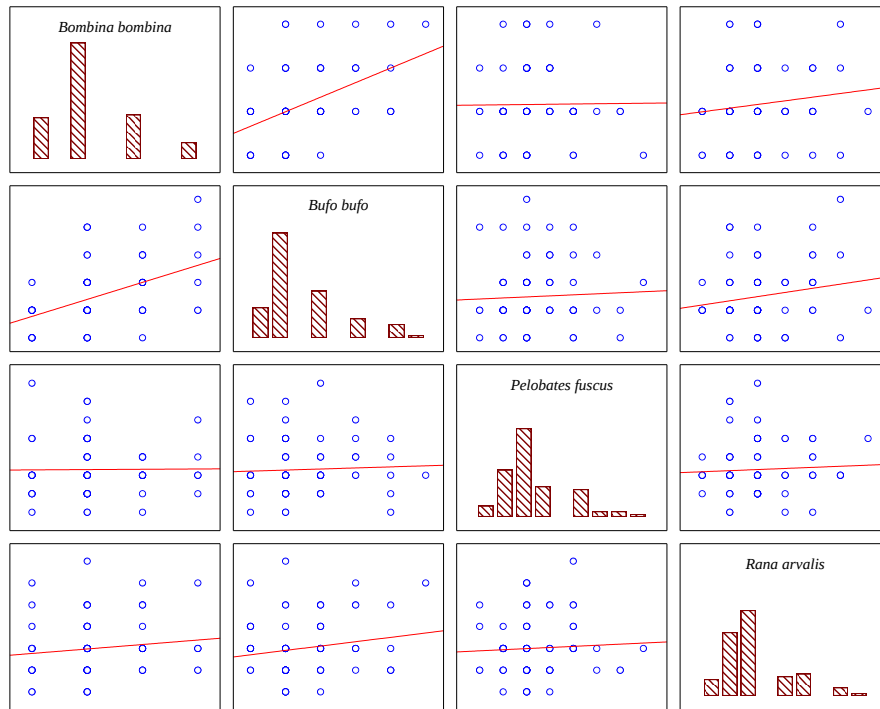


Рис. 18. Гістограми розподілу чисельності амфібій та діаграми розсіювання
На основі коефіцієнтів рангової кореляції Спірмена було обчислено показники стійкості угруповання амфібій за Мейєм (табл. 15).

Таблиця 15

Оцінка стійкості угруповання амфібій на арені за Р. Мейєм

Аспект угруповання	R	C	$R(SC)^{1/2}$	Оцінка стійкості угруповання
<i>По роках</i>				
2002	0,48	0,17	0,39	Стійке
2003	0,47	0,17	0,38	Стійке
2004	0,53	0,17	0,43	Стійке
<i>По сезонах</i>				
Весна	0,69	0,17	0,56	Стійке
Літо	0,40	0,17	0,33	Стійке
Осінь	0,35	0,17	0,29	Стійке
<i>Усього</i>				
Усього	0,45	0,17	0,37	Стійке

За критерієм Мейя угруповання амфібій у наземному біогеоценозі на арені р. Самара характеризується властивістю стійкості як загалом, так і в окремих аспектах: по роках або по сезонах. Очевидно, що низький рівень зв'язності популяцій в угрупованні призводить до розрахункової оцінки стійкості, яка не перевищує порогов рівень. Слід відзначити, що суттєво низьке значення критерію стійкості, порівняно з граничним рівнем, може свідчити не тільки про формальну стійкість угруповання, але й про те, що досліджувана сукупність видів може виступати тільки як частина більш об'ємного угруповання, між компонентами якого формуються екологічні зв'язки. Тривіальна відсутність зв'язків між видами не є свідченням стійкості угруповання, а може бути наслідком неповноти експериментального плану.

Тим не менш, практичні завдання управління та охорони певних компонентів тваринного населення визначають необхідність оцінки стійкості саме визначених підсистем цілісних екосистем. У рамках нашого дослідження такою підсистемою виступає угруповання безхвостих земноводних, яке безумовно у екологічному плані є певною мірою штучно вицленоване з угруповання тварин у цілому. Одержані результати свідчать про те, що підхід Мейя не дозволяє одержати обґрунтовану оцінку стійкості для підсистем цілісних екосистем.

ДИНАМІКА УГРУПОВАННЯ НА АРЕНІ В ДОЛИНІ Р. САМАРА

Саме наявність зв'язків між структурними компонентами є маркером цілісності сукупності. Цілісні системи володіють властивістю стійкості. Для виявлення динамічних зв'язків між видами в угрупованні нами дослідженні залежності швидкості зміни чисельності видів від їх чисельності.

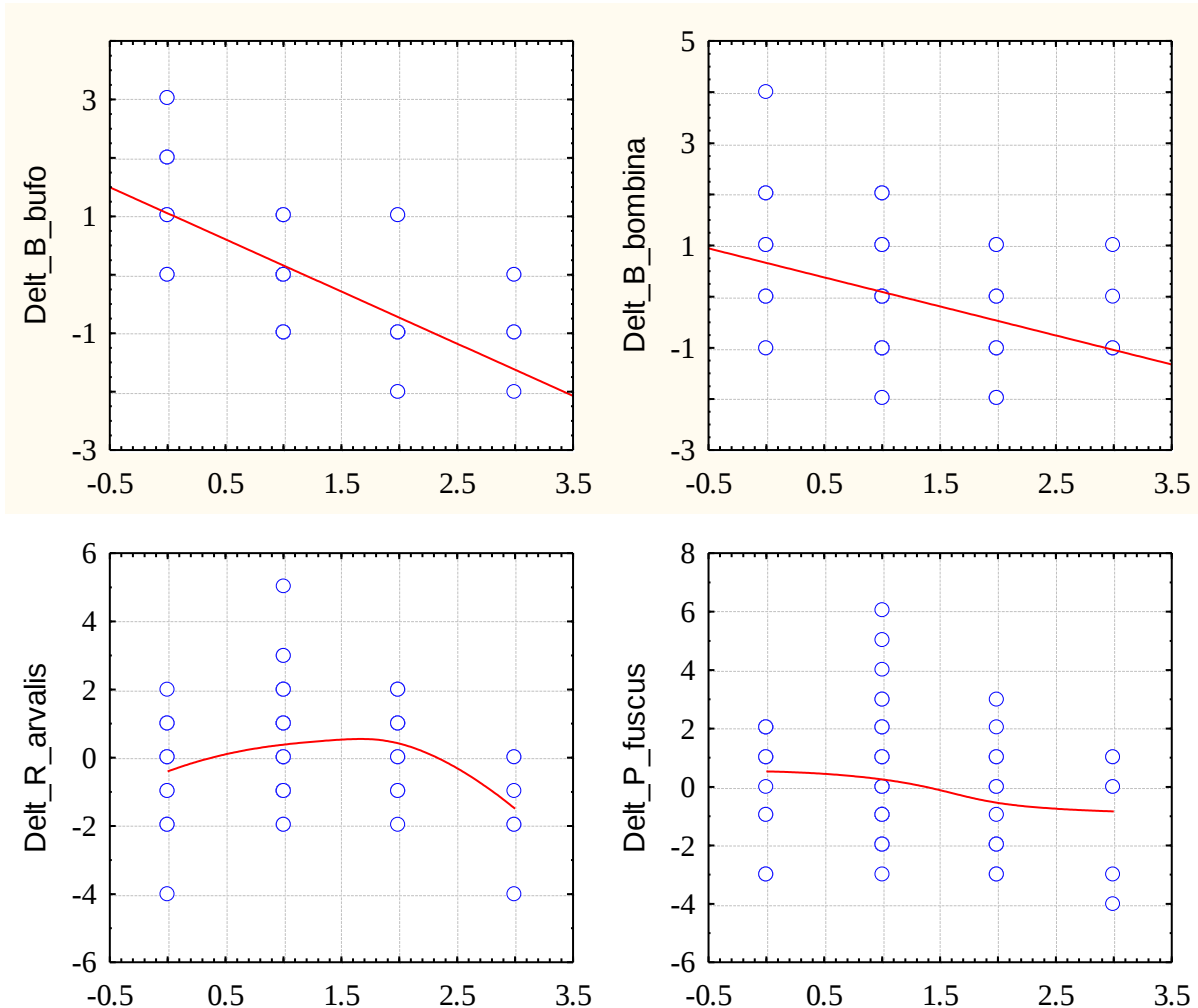


Рис. 19. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *Bombina bombina* (вісь абсцис)

Попарні зв'язки проаналізовано візуально, а у подальшому викладені матеріалу наведені множені регресійні моделі, які відображають зв'язки аналітично.

Чисельність *Bombina bombina* лінійно пов'язана зі швидкістю зміни цього виду та *Bufo bufo*. З іншими видами зв'язок має очевидно нелінійний характер. Слід відзначити, що зв'язок чисельності з чисельностями інших видів не є таким очевидним, як це спостерігається у випадку зв'язку чисельності та динаміки чисельності.

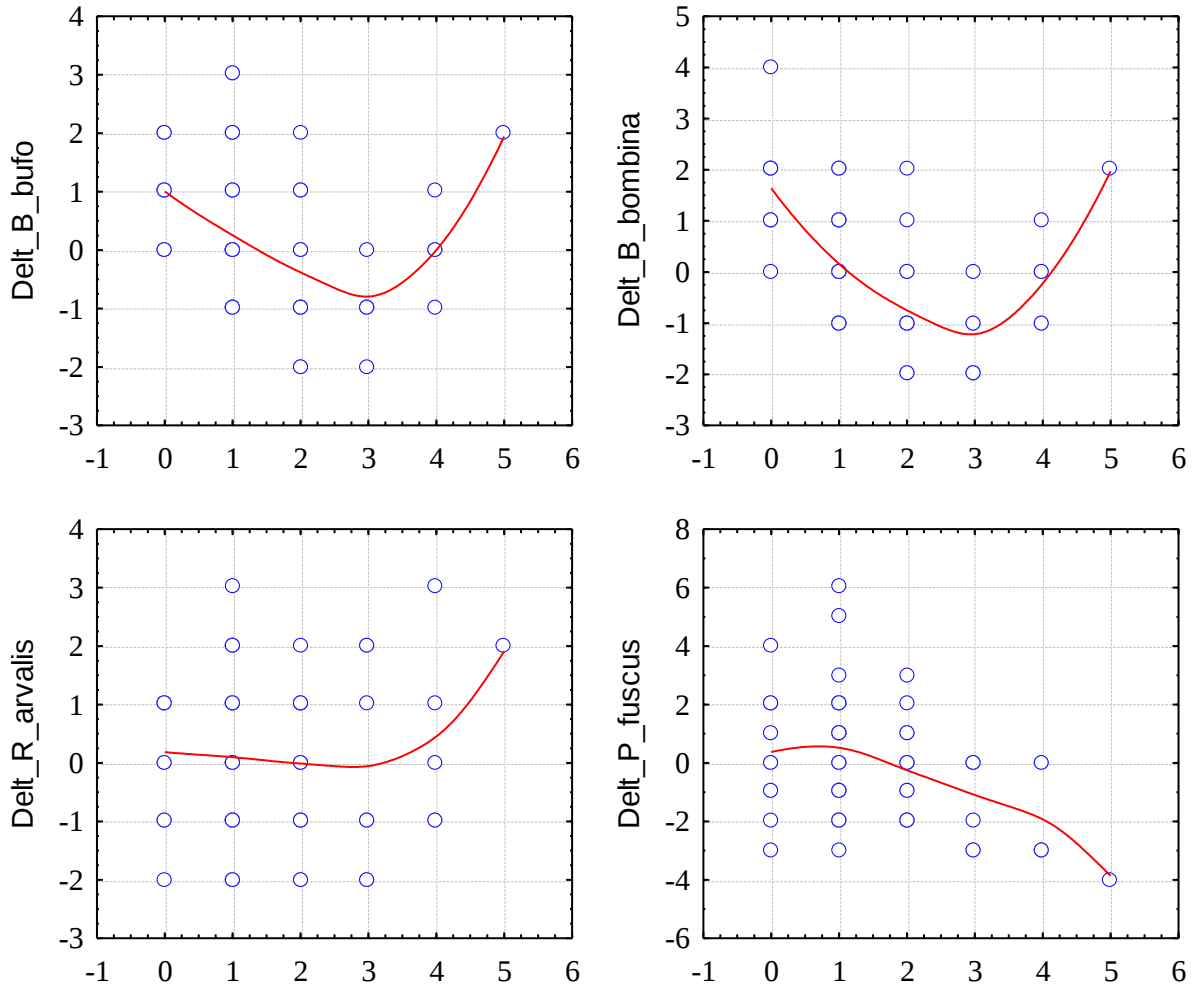


Рис. 20. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *Bufo bufo* (вісь абсцис)

Подібна ситуація характерна також і для зв'язку *Bufo bufo* з динамікою чисельності інших видів (рис. 19). Як з динамікою цього виду, так із динамікою інших видів, спостерігається досить чітко окреслена нелінійна залежність. Середній рівень чисельності *Bufo bufo* відповідає мінімальним значенням швидкості зростання чисельностей *Bufo bufo*, *Bombina bombina* та *Rana arvalis*. Для *Pelobates fuscus* рівень чисельності *Bufo bufo* трохи нижчий середнього відповідає стану найвищої швидкості збільшення чисельності популяції. Чисельність *Pelobates fuscus* складним чином пов'язана з динамікою чисельності видів амфібій угруповання в суборі. Для динаміки *Bufo bufo* характерна наявність локального мінімуму швидкості зростання за умови середніх рівнів чисельності *Pelobates fuscus*.

Для *Rana arvalis* мінімум швидкості зростання відповідає максимальним значенням чисельності *Pelobates fuscus*. Загалом, відображені особливості мають характер візуальних тенденцій, які повинні бути підтвердженні аналітично.

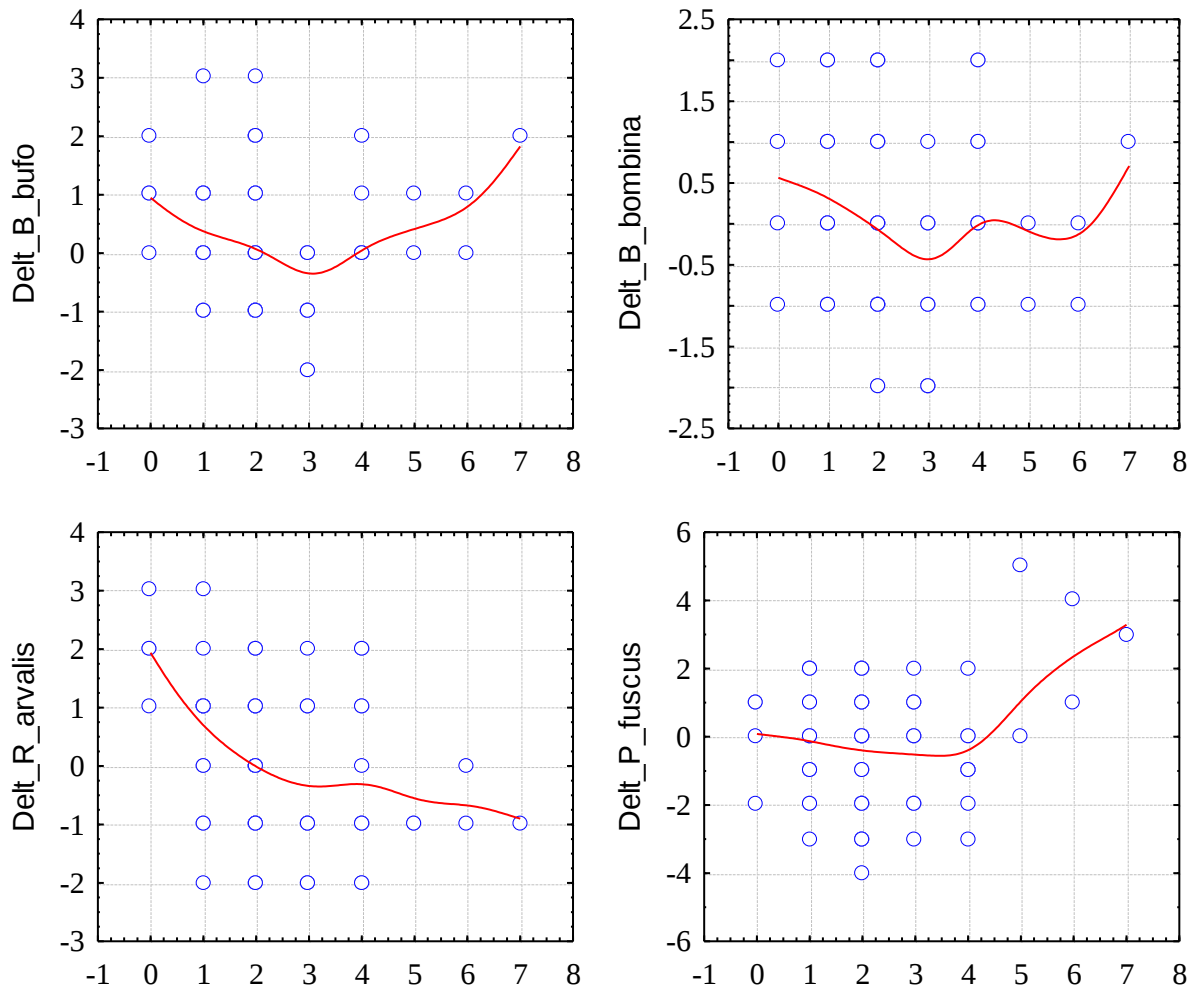


Рис. 21. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *Pelobates fuscus* (вісь абсцис)

Візуальний аналіз зв'язків має на меті більш чітке усвідомлення природи цілісності угруповання та вибір більш адекватної аналітичної моделі, у рамках якої буде підтверджено або спростовано наявність зв'язків між видами.

Графічний аналіз дозволив встановити щільний монотонний зв'язок швидкості зміни чисельності *Pelobates fuscus* та чисельності *Rana arvalis* (рис. 21). Вплив чисельності *Rana arvalis* на свою динаміку має очевидно нелінійний характер. Зв'язок з іншими видами не є досить очевидним.

СТІЙКІСТЬ УГРУПОВАННЯ НА АРЕНІ В ДОЛИНІ Р. САМАРА ЗА ЛЯПУНОВИМ

Графічний аналіз зв'язку чисельностей амфібій з їх динамікою дозволив припустити наявність зв'язків, які можна описати за допомогою нелінійних залежностей. Для опису кількісної динаміки структури угруповання амфібій застосовані каскадні моделі Лотки-Вольтерра (Chen, Cohen, 2001).

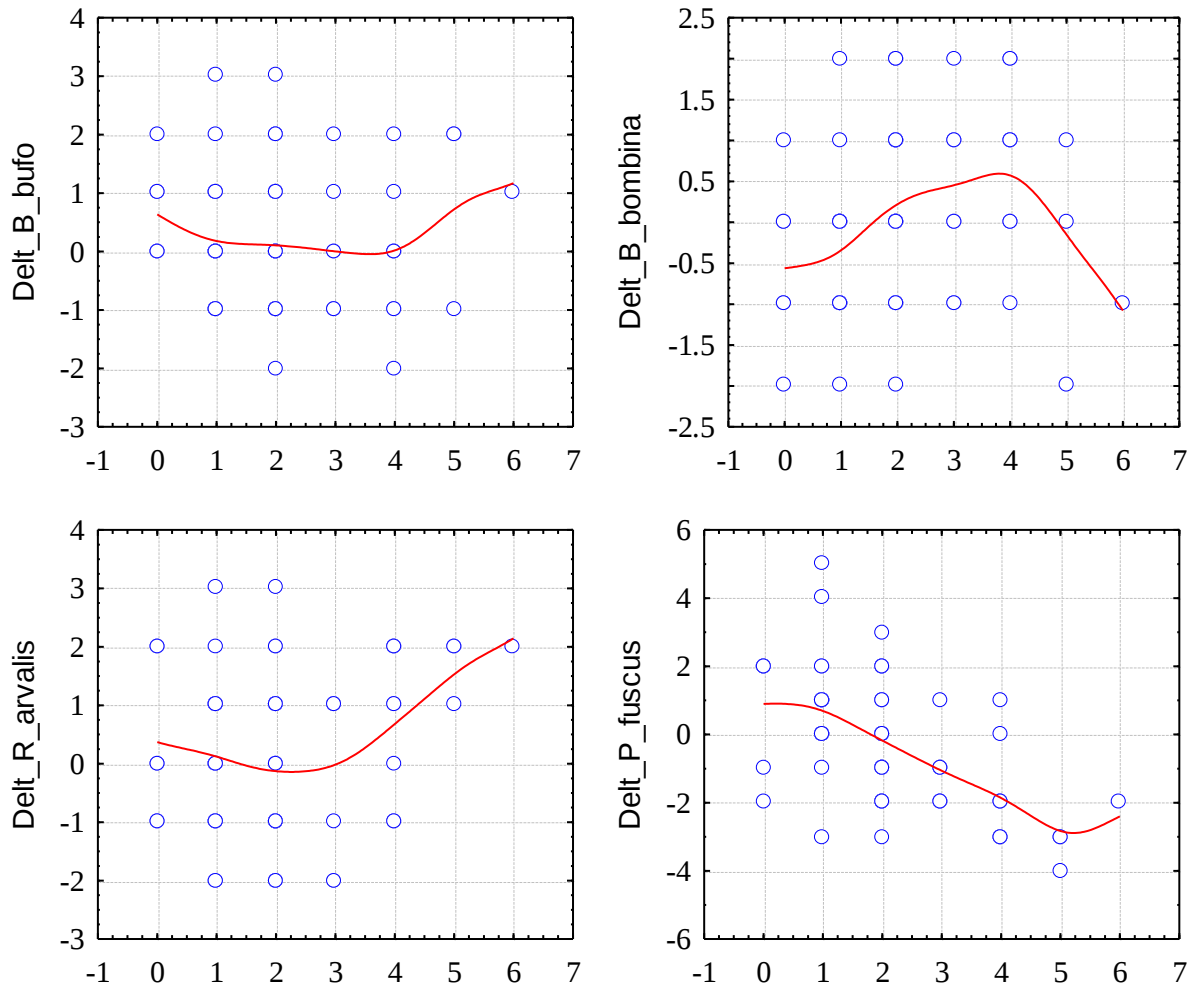


Рис. 22. Залежність швидкості зміни чисельності популяцій амфібій (вісь ординат, Delt) від чисельності *Rana arvalis* (вісь абсцис)

Нелінійна динамічна модель другого порядку складається з компонент, які можуть бути змістовно інтерпретовані. Компоненти першого порядку відображають лінійну компоненту впливу. У випадку, коли регресійні коефіцієнти біля нелінійних компонентів значимо не відрізняються від нуля, регресійна модель перетворюється на лінійну. Нелінійні компоненти відображають взаємозв'язок (у випадку возведення у другий ступінь) або попарну взаємодію (члени, одержані як добуток двох предикторів). Наявність значущих регресійних коефіцієнтів свідчить про суттєвий внесок відповідної взаємодії у динаміку досліджуваного виду.

Динамічні рівняння чисельностей амфібій наведені в таблиці 16.

Регресійні моделі дозволяють пояснити 65–73 % мінливості швидкості змін популяцій земноводних у межах суборі на арені р. Самари. Для всіх моделей певний перелік нелінійних предикторів характеризується статистично вірогідними регресійними коефіцієнтами, що підтверджує загальний нелінійний характер зв'язку між динамікою зміни чисельності досліджених видів та чисельністю видів в угрупованні.

Таблиця 16

Динамічні рівняння чисельності амфібій

Змінні	<i>B. bombina</i> $R^2 = 0,68$		<i>B. bufo</i> $R^2 = 0,65$		<i>P. fuscus</i> $R^2 = 0,75$		<i>R. arvalis</i> $R^2 = 0,73$	
	Ср.±ст. помилка, p -рівень		Ср.±ст. помилка, p -рівень		Ср.±ст. помилка, p -рівень		Ср.±ст. помилка, p -рівень	
r	2,63±0,77	0,00	0,77±0,65	0,24	2,39±1,86	0,00	2,38±0,63	0,00
x_1	−0,58±0,66	0,38	0,05±0,44	0,90	0,66±0,87	0,18	−0,66±0,49	0,19
x_2	−0,84±0,28	0,00	−1,12±0,37	0,00	−0,51±1,49	0,45	−0,26±0,28	0,36
x_3	−0,93±0,31	0,00	−0,37±0,29	0,21	−1,82±1,37	0,00	−0,52±0,27	0,06
x_4	−0,40±0,30	0,18	0,49±0,25	0,05	0,19±1,01	0,12	−0,87±0,27	0,00
x_1^2	0,13±0,14	0,38	−0,03±0,14	0,81	−0,19±0,14	0,00	0,09±0,13	0,49
x_2^2	0,14±0,05	0,01	0,22±0,07	0,00	0,16±0,39	0,57	−0,04±0,05	0,43
x_3^2	0,11±0,04	0,00	0,05±0,03	0,13	0,22±0,24	0,00	0,09±0,03	0,01
x_4^2	0,05±0,04	0,27	−0,05±0,04	0,26	0,01±0,17	0,04	0,09±0,04	0,03
$x_1 \cdot x_2$	−0,01±0,08	0,92	0,06±0,09	0,51	−0,09±0,40	0,01	−0,05±0,14	0,70
$x_1 \cdot x_3$	0,10±0,07	0,19	−0,12±0,05	0,03	0,05±0,26	0,80	0,13±0,08	0,13
$x_3 \cdot x_4$	−0,10±0,11	0,38	0,12±0,09	0,19	−0,15±0,24	0,99	0,04±0,11	0,74
$x_2 \cdot x_3$	0,01±0,05	0,88	0,07±0,06	0,25	0,20±0,61	0,80	0,01±0,06	0,88
$x_2 \cdot x_4$	0,08±0,06	0,25	−0,19±0,06	0,00	−0,14±0,36	0,98	0,11±0,07	0,13
$x_3 \cdot x_4$	0,06±0,07	0,38	0,10±0,06	0,10	0,04±0,29	0,26	−0,03±0,05	0,58

Умовні позначки: r – константа; x_1 – чисельність *B. bombina*; x_2 – чисельність *B. bufo*; x_3 – чисельність *P. fuscus*; x_4 – чисельність *R. arvalis*.

Динаміка чисельності *B. bombina* визначається чисельністю *B. bufo* та *P. fuscus*. Для цих видів статистично значимі коефіцієнти для предикторів першого та другого ступенів.

Динаміка *B. bufo* визначається чисельністю *B. bufo*, *R. arvalis* та взаємодією *B. bombina* та *P. fuscus* і *B. bufo* та *R. arvalis*. Динаміка *P. fuscus* визначається *P. fuscus*, *B. bombina*, *R. arvalis* та взаємодією *B. bombina* та *B. bufo*. Динаміка *R. arvalis* визначається *P. fuscus* та *R. arvalis*.

Таким чином, динамічний підхід, порівняно зі статичним, дозволив виявити тісні зв'язки між видами в угрупованні амфібій. Природа цих зв'язків може бути різною, а дослідження цього питання вимагає проведення додаткових експериментальних польових робіт, що не входило у завдання нашого дослідження. Для вирішення проблеми оцінки стійкості угруповання амфібій можна обмежитись тим об'ємом даних, які ми маємо. Слід відзначити, що зв'язок динаміки чисельності видів амфібій з чисельністю є свідченням того, що угруповання амфібій є цілісною системою, яка інтегрована в екосистеми більш високого порядку. Властивість цілісності дозволяє нам ставити питання про наявність в угруповання амфібій стійкості.

Одержані регресійні рівняння складають систему рівнянь другого ступеню, яка має два рішення (табл. 17). Ці рішення відповідають такому стану системи, коли швидкість зміни чисельностей всіх видів дорівнює нулю. Аналогічні стаціонарні стани можуть бути обраховані для окремих аспектів динаміки угруповання – по окремих роках або по окремих сезонах. Знак власного найбільшого числа динамічної матриці характеризує стійкість відповідного стаціонарного стану, тобто можливість повернутися в нього після пертурбації. У найближчий близькості до стаціонарної точки проводиться ліанеризація нелінійної системи. Саме для лінійної динамічної матриці як результату ліанеризації обраховуються власні числа.

Таблиця 17

Показники стійкості угруповання амфібій по різних аспектах

Аспект угруповання	Чисельності у стаціонарних станах				Показники стійкості за Ляпуновим		
	<i>Bombina bombina</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Rana arvalis</i>	Найбільше власне число динамічної матриці	Еластичність	Реактивність
<i>По роках</i>							
2002	1,21	3,64	3,83	3,43	5,505+0,50i	-0,18	-6,27
	1,01	4,27	2,67	0,95	4,256+0,51i	-0,24	-5,67
2003	0,42	1,20	1,50	2,32	-0,27+1,17i	3,70	0,32
	2,22	0,59	2,17	2,08	0,973+0,22i	-1,03	1,84
2004	0,99	0,79	4,62	1,53	1,695+0,18i	-0,59	2,11
	0,67	1,33	1,39	2,07	-0,539+0,65i	1,88	-0,22
<i>По сезонах</i>							
Весна	0,89	1,18	2,37	0,97	-0,155+1,86i	6,45	10,16
	1,04	1,78	2,30	0,69	33,527+0,99i	-0,03	46,60
Літо	0,51	4,83	0,93	0,89	0,688+0,65i	-1,45	0,85
	0,45	3,81	3,16	0,48	1,61	-0,63	1,85
Осінь	1,41	1,97	3,12	1,22	0,17	-5,88	0,23
	0,98	1,00	2,24	0,25	58,941+0,68i	-0,02	58,96
<i>За весь період по усіх парцелах</i>							
Усього	0,48	1,30	1,85	1,91	-0,362+0,42i	2,76	-0,16
	2,72	1,09	1,26	1,23	0,148+0,388i	-6,76	0,06

Одержані дані свідчать про те, що з двох стаціонарних станів для угруповання у цілому один стан є асимптотично стійким, а другий – ні. При чому стійкий стан є нереактивним, тобто система безпосередньо повертається у стаціонарний стан після виведення з нього. Це повернення відбувається по коливальній траєкторії, так як власне число є комплексним.

Оцінка стійкості угруповання амфібій окремо по роках свідчить про те, що стійки стани спостерігалися у 2003 та у 2004 рр. При чому у 2003 стійкий стан був нереактивним, а у 2004 – реактивним.

Серед сезонів року стійкістю володіє динаміка навесні, при чому ця динаміка є значно реактивною. Тобто повернення у стійкий стан після пертурбації відбувається після значного відхилення траєкторії системи у протилежний від стаціонарного стану бік.

Всі стаціонарні стани характеризуються комплексними власними числами, що відображає коливальну динаміку системи.

1. У результаті проведених досліджень встановлено, що в межах ліпо-ясеневої діброви в центральній заплаві та арени долини р. Самара угруповання амфібій характеризуються динамікою, яка може бути описана диференціально-різницевиими рівняннями другого ступеня. Така модель вказує на наявність двох стаціонарних станів надпопуляційної системи. Один з таких станів є асимптотично стабільним, що вказує на стабільність всієї системи.

2. Повернення угруповання амфібій як в центральній заплаві, та і арені, у стабільний стаціонарний стан після пертурбації буде відбуватися за допомогою коливальної динаміки. Динамічна система не є реактивною. Це свідчить про те, що після виведення з рівноважного стану система буде спрямована на безпосереднє повернення до нього.

3. Одержані результати підтверджують необхідність проведення довгострокових багаторічних моніторингових програм по оцінці стану угруповань тварин, так як обмежені у часі зрізи стану не можуть мати вирішального значення у висвітленні їх стійкості.

4. Одержані результати підтверджують роль біогеоценотичного (а у більш широкому сенсі – ландшафтно-екологічного) різноманіття у формуванні властивості стійкості угруповань. Тому охорона біогеоценотичного різноманіття є основою підтримання стійкості угруповань амфібій.

ПРАКТИЧНІ РЕЗУЛЬТАТИ ТА РЕКОМЕНДАЦІЇ ЗА РЕЗУЛЬТАТАМИ АНАЛІЗУ СТІЙКОСТІ

Природоохоронним установам, а також установам, які проводять біологічний моніторинг, рекомендується здійснювати моніторинг чисельності та біологічного різноманіття угруповань амфібій в наземних місцеперебуваннях з урахуванням наступних рекомендацій. Кількісні обліки угруповань амфібій здійснювати за допомогою траншейного методу. У національних парках та заповідниках, а також інших об'єктах природно-

заповідного фонду, після кількісного обліку тварини повинні повертатися у природу. Для проведення досліджень у галузі оцінки антропогенного впливу тварини, зібрані за допомогою траншейного методу поза межами об'єктів природно-заповідного фонду, можуть використовуватися для проведення морфо-фізіологічних та екотоксикологічних досліджень.

При інтерпретації результатів моніторингу чисельності угруповань амфібій слід враховувати, що варіабельність чисельності складових угруповання не є надійним маркером стійкості угруповання: стійке угруповання може складатися зі значно варіабельних популяцій, а угруповання, яке втратило властивість стійкості, може тимчасово характеризуватися стабільною динамікою елементів.

Для оцінки стійкості необхідно визнати практичну потребу проведення довгострокових багаторічних моніторингових програм по оцінці стану угруповань тварин, так як обмежені у часі зрізи стану не можуть мати вирішального значення у висвітленні їх стійкості.

Також одержані результати підтверджують роль біогеоценотичного (а у більш широкому сенсі – ландшафтно-екологічного) різноманіття у формуванні властивості стійкості угруповань. Тому охорона біогеоценотичного різноманіття є основою підтримання стійкості угруповань амфібій.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Баканов А.И.* О некоторых методологических вопросах применения системного подхода для изучения структур водных экосистем. // Биология внутренних вод. 2000. № 2. С. 5-19.
2. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяції і сообщества. В 2-х т. Т. 2: Пер. с англ. - М.: Мир, 1989. - 477 с.
3. *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983, 247 с.
4. *Дудник І. М.* Вступ до загальної теорії систем, Посібник, Полтава, 2010 – 129 с.
5. *Жуков О. В.* Екоморфічний аналіз консорцій ґрунтових тварин /О. В. Жуков // Д.: Вид-во «Свідлер А. Л.». – 2009. – 239 с.
6. *Кендалл М., Стюарт А.* Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. — 736 с.
7. *Клир Дж.* Системология. Автоматизация решения системных задач. М.: Радио и связь. – 1990. – 534 с.
8. *Левич А. П.* Структура экологических сообществ. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. - 181 с.
9. *Левич А. П.* Анализ ценозов в экологии сообществ с помощью ранговых распределений // Общая и прикладная ценология. - 2007. - № 5. - С. 14-19.
10. *Мазинг В.В.* Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 148-156.
11. *Николаев, В.И.* Системотехника: методы и приложения / В.И. Николаев, В.М. Брук. – Л.: Машиностроение, Ленингр. отд-ние, 1985. – 199 с.
12. *Петрушенко Л.А.* Самодвижение материи в свете кибернетики. М.: Наука. – 1971. - 290 с.
13. *Таран-Лала О.М.* Фундаментальні характеристики систем. – Науковий вісник Полтавського університету економіки і торгівлі - № 2 (58) – 2013.
14. *Федоров В. Д., Гильманов Т. Г.* Экология. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1980. - 464 с.
15. *Юн Г. М., Марінцева К. В.* Основи теорії систем і системний аналіз: конспект лекцій. - К.: НАУ, 2004. - 68 с.
16. *Armstrong J. Scott.* The value of formal planning for strategic decisions: review of empirical research // Strategic Management Journal 3:197-211. – 1982.
1. *Beddington J. R., Hassel M. P., Lawton J. H.* - The Components of Arthropod Predation: II. The Predator Rate of Increase // Journal of Animal Ecology 45(1):165. – 1976.
2. *Carpenter S.R., Kraft C. E., Wright R., He X., Sorrano P. A., Hodgson J. R.* Resilience and resistance of a lake phosphorus cycle before and after food

- web manipulation // US National Library of Medicine. 140(5):781-98. – 1992.
3. *Carpenter R. Stephen, Fisher G. Stuart, Grimm B. Nancy, Kitchell F. James.* Global Change and Freshwater Ecosystems // Annual Review of Ecology and Systematics 23(1):119-139. – 2003.
 4. *Cottingham L. Kathryn, Carpenter R. Stephen.* Predictive Indices of Ecosystem Resilience in Models of North Temperate Lakes // Journal Ecological Society of America, V.75, Issue 7. – 1994, p. 2127-2138.
 5. *DeAngelis D. L., Mulholland P. J., Palumbo A. V., Steinman A. D., Huston M. A., and Elwood J. W.* Nutrient Dynamics and Food-Web Stability // Annual Review of Ecology and Systematics, Vol. 20:71-95. - 1989.
 6. *DeAngelis D. L.* Energy Flow, Nutrient Cycling, and Ecosystem Resilience // Journal Ecological Society of America, V.61, Issue 4. – 1980.
 7. *Harwell Mark A., Cropper Wendell P., Ragsdale L. Harvey.* Nutrient Recycling and Stability: A Reevaluation // Journal Ecology 58(3):660. – 1977.
 8. *Harwell Mark A., Cropper Wendell P., Ragsdale L. Harvey.* Analyses of transient characteristics of a nutrient cycling model // Ecological Modelling. – Vol. 12, Issue 1-2. – 1981, p. 105-131.
 9. *Holling C. S.* Resilience and stability of ecological systems. - Annual Review of Ecology and Systematics - Vol. 4:1-23. – 1973.
 10. *Ives R. Anthony* Predicting the Response of Populations to Environmental Change// Journal Ecological Society of America, V.76, Issue 3. – 1995, p. 926-941.
 11. *Loreau Michel* Ground beetles in a changing environment: determinants of species diversity and community assembly // In book: Biodiversity, Temperate Ecosystems, and Global Change. – 1994.
 12. *Neubert Michael G. and Caswell Hal.* Alternatives to Resilience for Measuring the Responses of Ecological Systems to Perturbations // Ecology Vol. 78, No. 3 (Apr., 1997), pp. 653-665.
 13. *O'Neill R. V.* Ecosystem Persistence and Heterotrophic Regulation // Journal Ecological Society of America, V. 57, Issue 6. – 1976, p. 1244-1253.
 14. *Pimm Stuart L.* The structure of food webs // Theoretical Population Biology, V. 16, Issue 2. – 1979, p. 144-158.
 15. *Pimm Stuart L.* The Complexity and Stability of Ecosystems // Nature 307(5949):321-326. – 1984.
 16. *Pimm Stuart L., Lawton J. H.* Number of trophic levels in ecological communities// Nature, V. 268. – 1977, p. 329-331.
 17. *Selye, H.* [A Syndrome Produced by Diverse Nocuous Agents](#). Nature. vol. 138, July 4 (1936), p. 32.
 18. Михайловский Г. Е. Описание и оценка состояния планктонных сообществ / Г. Е. Михайловский. – М.: Наука, 1988. – 214 с.

19. Sumarokov, A. M., Zhukov, A. V. (2006). Ground of renewal of ecological potential of agrobiogeocenoses at diminishing of pesticidal loadings in Ukraine. *The Kharkov Entomological Society Gazette*, XIV, 1–2, 145–154.
20. Chen X., Cohen, J. (2001). Transient dynamic and food–web complexity in the Lotka – Volterra cascade model. *Proceedings of the Royal Society of London – B*. 268, 869–867. doi10.1098/rspb.2001.1596
21. Булахов В. Л. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Земноводні та плазуни (*Amphibia et Reptilia*) / В. Л. Булахов, В. Я. Гассо, О. Є. Пахомов. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2007. – 420 с.
22. De'ath, G. (2012). The multinomial diversity model: Linking shannon diversity to multiple predictors. *Ecology*, 323. 116–119. DOI: 10.1890/11-2155.1
23. May, R. M. (1974). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press, New Jersey, USA.

Кунах Ольга Миколаївна
Жуков Олександр Вікторович
Пахомов Олександр Євгенійович

Конспект лекцій з курсу
«Оцінка стану екосистем та їх компонентів»
(обрані теми)

навчально-методичний посібник



Підписано до друку з оригінал-макета
Формат
Папір друк. Ум. Друк. Арк 4,5. Облік.-видав. арк.3,9
Наклад 100 прим. Зам. №1113

Віддруковано на базі поліграфічно-видавничого центру «Арбуз»
49000, Дніпро, 18, а/с 1212
тел. (066)-55-312-55, (056)-798-22-47
E-mail: arbuz.in.ua@gmail.com
www.arbuz.in.ua

