

УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: СООБЩЕСТВО

УДК 574+51–76

ИЕРАРХИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГОМЕОСТАЗОВ КАК ПРИНЦИП СИСТЕМОЛОГИИ

© 2023 г. Г. С. Розенберг*, @, Т. Д. Зинченко*, А. Г. Розенберг*

*Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003 Россия

@E-mail: genarozenberg@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Обсуждается расширительное понятие “гомеостаз” применительно не только к организму, но и к популяции, экосистеме и социо–эколого–экономическим системам (в контексте устойчивого развития). Устойчивость является важнейшим качеством систем. Обсуждаются математические формализации и примеры различных определений устойчивости: по Ляпунову (устойчивость), Лагранжу (стабильность), Пуассону (периодическая устойчивость), Свиричеву (иерархическая устойчивость), Холлингу (упругость), Флейшману (живучесть), Гнеденко (надежность).

Ключевые слова: устойчивость, стабильность, надежность, живучесть, упругость

DOI: 10.31857/S1026347023600231, EDN: VHNUP0

ВВЕДЕНИЕ

Термин “гомеостаз” (от греч. *homoios* – подобный и *stasis* – состояние) предложил американский физиолог У. Кеннон в конце 20-х гг. прошлого столетия (Cannon, 1932) для характеристики состояний и процессов, обеспечивающих устойчивость организма. Идея о существовании механизмов, направленных на поддержание постоянства внутренней среды, была высказана еще во второй половине XIX в. французским медиком К. Бернаром (Bernard, 1878; Карлик, 1964), который рассматривал стабильность физико-химических условий во внутренней среде как основу свободы и независимости живых организмов в непрерывно меняющейся внешней среде. Явление гомеостаза наблюдается на разных уровнях организации биологических систем. Кеннон подчеркивал, что слово *stasis* подразумевает не только устойчивое состояние, но и условие, ведущее к этому явлению, а слово *homoios* указывает на сходство и подобие явлений. “Гомеостаз, как способность к поддержанию структурно-функциональных параметров системы на необходимом уровне, является базовой характеристикой для обеспечения *устойчивости* любой биологической системы от биосферы и отдельных экосистем до сообществ, популяций и особей (*выделено нами – Авторы*). Определенные гомеостатические механизмы на более низких уровнях (молекулярном, клеточном), в конечном счете,

нацелены на обеспечение гомеостаза особи” (Захаров, Трофимов, 2014).

“Понятие “гомеостаз” широко используется в экологии для характеристики *устойчивости* различных систем (*выделено нами – Авторы*)” (Николайкин и др., 2003) и “представления о гомеостазе развития, берущие начало из области биологии развития, оказываются принципиально важными для понимания процессов, происходящих на всех уровнях, от организма до экосистемы” (Захаров и др., 2018). Эти две цитаты “перебрасывают мостик” между, казалось бы, весьма далекими разделами науки, которые занимаются гомеостазом развития и *устойчивым* развитием (Гилберт, 2004; Захаров и др., 2018). Иерархия объектов, обладающих гомеостатическими свойствами, фактически, совпадает с иерархической картиной мира¹ (Розенберг, 1986; Краснощеков, Розенберг, 1992; Розенберг и др., 1999; Розенберг, Зинченко, 2014; Якимов и др., 2014), и представлена в табл. 1.

Мы специально выделяем понятие “устойчивость”, так как гомеостаз можно рассматривать как преобладающее ее свойство. *Устойчивость* (вместе со *сложностью* и *целостностью*) представляет собой одну из важнейших характеристик любой сложной системы; она характеризует возможность системы противостоять возмущающим

¹ “Лишь иерархическая упорядоченность мира позволяет обозреть его многообразие” (Флейшман, 1982).

Таблица 1. Условия поддержания гомеостаза (по Саркисов, 1977; Кассиль, 1978; Николайкин и др., 2003)

Гомеостаз	Чем определяется и поддерживается
Клетка	Специфические физико-химическими условия, отличные от условий внешней среды
Многоклеточный организм, животное	Поддержание постоянства внутренней среды. в т.ч. объем, состав крови и других жидкостей организма
Популяция	Поддержание пространственной структуры, плотности и генетического разнообразия
Экосистема	Наиболее устойчивые формы взаимодействия между видами, что выражается в приспособленности к особенностям среды и поддержании циклов круговорота биогенов, способности экосистем сохранять стабильные системные свойства, несмотря на возмущения.
Биосфера	Взаимодействие разнообразных организмов поддерживает постоянство газового состава атмосферы, состав почв, состава и концентрации солей мирового океана и др. (Малиновский, 2011).
СЭЭС*	В последней главе книги (Cannon, 1932; “The general features of bodily stabilization – Общие черты стабилизации тела”) социальная структура, стремящаяся к устойчивому состоянию, сравнивается с человеческим организмом. С осторожностью можно утверждать, что СЭЭС является продолжением биологического гомеостаза для его лучшего достижения (надежного снабжения пищей, водой, убежищем и пр.).

*Примечание. СЭЭС – социо-эколого-экономическая система. Заметим, что в экономическом словаре (Райзберг и др., 1999) гомеостазис (гомеостаз) трактуется как “стремление и способность экономической системы сохранять равновесное состояние, характеризующее *устойчивость*, стабильность и в то же время консервативность системы”.

факторам среды для сохранения и поддержания своей структуры в более или менее стабильном состоянии на протяжении некоторого отрезка времени. Все это позволяет нам в данной статье в качестве механизмов поддержания гомеостаза рассматривать математические модели устойчивости объектов высших уровней иерархической организации сложных систем (Розенберг и др., 1999): популяция, экосистема, биосфера и социо-эколого-экономическим системам (далее – СЭЭС).

ГОМЕОСТАЗ КАК ХАРАКТЕРИСТИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ

Любая система обладает структурой (элементы системы и взаимосвязи между ними) и поведением (функционирование). В системологии (Флейшман, 1982; Розенберг и др., 1999; Розенберг, 2013), опираясь на *принципы усложняющегося поведения систем*, под “сложной системой” понимается системы, включающие в себя в качестве хотя бы одной подсистемы решающую систему (поведению которой присущ акт решения).

Гомеостаз является общей чертой сложных систем. Отрицательные обратные связи в этих сложных системах противодействуют влиянию возмущений, которые в противном случае вызвали бы их изменение. Если бы не было петли отрицатель-

ной обратной связи, одно воздействие оказало бы безудержный эффект на всю систему, и жизнь, как мы предполагаем, никогда бы не существовала. Все системы (в иерархии – от популяции и выше) имеют стадии развития, соответствующие стадии развития отдельного организма – рождение, ранний быстрый рост, за которым следует зрелость. Каждая стадия развития приближает такую систему к устойчивому состоянию, состоянию гомеостаза, при котором существует динамическое равновесное взаимодействие между системой и ее физической средой.

Концепция устойчивости сложных систем связана со *вторым началом термодинамики*, согласно которому любая естественная система (а популяция, экосистема, биосфера являются естественными системами, а СЭЭС – естественно-искусственной) с проходящим через нее потоком энергии развивается в сторону устойчивого состояния при помощи саморегулирующих механизмов (Р. Уиттекер называет их *буферными* (Whittaker, 1974)). В случае кратковременного дестабилизирующего воздействия факторов среды на систему буферные механизмы обеспечивают возврат к устойчивому состоянию.

Популяция. Классика “жанра” – моделирование динамики популяций системой “хищник – жертва”.

Устойчивость для популяций — отсутствие резких колебаний численности, способных привести популяцию к гибели.

Относительно стабильные популяции контролируются, в основном, буферными механизмами, зависящими от плотности пределами увеличения популяции сверх допустимой численности — на этом основан подход, который Г.А. Викторов (1965) назвал *регуляционизмом*. Кривые роста популяций двух видов (*Paramecium aurelii* и *P. caudatum*) в одновидовых и смешанных культурах (Gause, 1934; Свиричев, Логофет, 1978; Базыкин, 1985; Ризниченко, 2011; Колпак и др., 2016) широко известны и иллюстрируют именно такую ситуацию. Принципиально иной подход — *стохастизм*; он базируется на другой гипотезе, считающей, что “равновесный уровень численности” — это артефакт усреднения за длительный срок (Розенберг, 2013). Хороший пример подобной сопряженности колебаний численности с меняющимися год от года погодными условиями дан в ставшей уже классической работе (Davidson, Andrewartha, 1948); авторы на протяжении 14 лет в Южной Австралии ежедневно (за исключением воскресных и праздничных дней) вели подробнейшие наблюдения за динамикой численности трипсов (*Thrips imaginis*). В течение большей части года численность этих насекомых была низка, но в конце весны-начале лета она резко возрастала, достигая максимума, абсолютная величина которого сильно изменялась год от года. Таким образом, они показали, что изменения численности трипсов можно довольно точно предсказать на основе данных о численности популяции в прошлом и климатических условиях в настоящее время. Фактически, эти исследователи не смогли обнаружить данных, свидетельствующих о влиянии плотности популяции на ее динамику; это позволило прийти к выводу о том, что популяции трипсов контролируются в первую очередь не зависящими от плотности климатическими факторами.

Популяции, не являющиеся относительно стабильными, могут достигать устойчивого состояния лишь благодаря факторам, которые определяют нижние границы их флуктуаций. Более того, по мнению сторонников стохастизма, размещение популяций в пространстве и их динамика во времени ограничены одними и теми же факторами; сторонники регуляционизма считают, что размещение популяций обусловлено абиотическими факторами (не зависящими от плотности), а динамика — биотическими (как правило, зависящими от плотности) (Гиляров, 1990).

Экосистема. Устойчивость для экосистем — это сохранение числа видов (неизменность флористического и фаунистического составов), их

количественных соотношений в данном сообществе и взаимосвязей в течение некоторого интервала времени. Например, “под *устойчивостью водного объекта* к изменению параметров режимов понимается его *способность* сохранять свои свойства и параметры режимов в условиях, действующих на него внешних и внутренних нагрузок. Тогда *уязвимыми* к изменению параметров режимов будут объекты, *не способные* сохранять указанные свойства на определенном временном интервале функционирования (*выделено автором. — Авторы*)” (Примак, 2009).

В качестве примера, укажем на аналитическую модель сезонного развития сообщества фитопланктона — эффект “цветения воды” (Крестин, Розенберг, 1996, Rozenberg, Krestin, 1997). Модель вольтерровского типа предполагает конкурентные взаимоотношения “обычных” (x_1) и сине-зеленых водорослей (x_2), причем, последние находятся под воздействием зоопланктона (z). Предполагается, что:

- коэффициенты экспоненциального роста обычных и сине-зеленых водорослей прямо пропорциональны концентрации фосфора (P);
- количество погибшего зоопланктона, за исключением естественной смертности, прямо пропорционально концентрации зоопланктона и концентрации тяжелых металлов в воде (M);
- количество сбрасываемого в воду фосфора за единицу времени постоянно и равно ξ_P ;
- количество фосфора, потребляемого обоими видами водорослей прямо пропорционально их концентрациям и плотности фосфора;
- относительно тяжелых металлов делаются аналогичные допущения (количество сбрасываемых тяжелых металлов в единицу времени постоянно — ξ_M);
- коэффициент ε_2 зависит от температуры (T) следующим образом:

$$\varepsilon_2 = \begin{cases} 0, & \text{если } T < T_0, \\ \varepsilon_0, & \text{если } T \leq T_0; \end{cases}$$

- выполняется “гипотеза эквивалентов” (Вольтерра, 1976) — биомасса жертвы полностью перерабатывается в биомассу хищника.

Эти предположения позволяют записать следующую систему пяти дифференциальных уравнений для анализа феномена “цветения воды”:

$$\begin{aligned}
 dx_1/dt &= \varepsilon_1 x_1 P - r_{12} x_1 x_2, \\
 dx_2/dt &= \varepsilon_2 x_2 P - r_{21} x_1 x_2 - \gamma x_2 z, \\
 dz/dt &= \gamma x_2 z - \alpha_3 z - \sigma_1 z M, \\
 dP/dt &= \xi_P - \beta_1 x_1 P - \beta_2 x_2 P, \\
 dM/dt &= \xi_M - \sigma_2 z M.
 \end{aligned}
 \quad (1)$$

Для получения качественных оценок динамики той или иной реальной экосистемы весьма полезным оказывается разумное упрощение модели до, так называемой, *минимальной*. Для построения такой модели потока биогенных веществ в пресноводной (в частности, озерной) экосистеме, А.А. Войнов и Ю.М. Свиричев (1981) предложили заменить процесс прохождения биогенов по всей трофической и детритной цепи некоторым запаздыванием по времени. Тогда реализуется следующая схема: биогенные элементы (концентрация R), доступные для фитопланктона (концентрация x), \rightarrow фитопланктон \rightarrow задержка (прохождение по трофической цепи, чисто механический транспорт биогенов к фитопланктону и пр.) \rightarrow вновь биогенные элементы, доступные для фитопланктона. Эта схема описывается всего двумя балансовыми уравнениями:

$$\begin{aligned}
 \frac{dx}{dt} &= V(R, x)x - mx, \\
 \frac{dR}{dt} &= Q - V(R, x)x + kmx(t - \tau),
 \end{aligned}
 \quad (2)$$

где $V(R, x)$ – удельная скорость потребления биогенов фитопланктоном; m – обобщенный коэффициент смертности (естественная смертность и потребление другими звеньями трофической цепи); k – коэффициент неизбежных потерь биогенных элементов в цикле ($k < 1$); Q – скорость поступления биогенов извне (“эффект обогащения”); $Q > 0$, т. к. любая экосистема незамкнута по веществу), τ – характерное время запаздывания в замыкании цикла биогенных элементов.

Биосфера. Земля с ее ядром, находящимся под воздействием магнитного поля, конвекцией в мантии планеты (“ползучее” движение мантии Земли в виде конвекционных потоков, переносящих тепло из недр к ее поверхности), тектоникой континентов, океанами жидкой воды, динамичным климатом и изобилием жизни, возможно, является самой сложной системой из известных сегодня нам во Вселенной. Эта система продемонстрировала стабильность в том смысле, что, за рядом исключений, температура поверхности оставалась в пределах, необходимых для жидкой воды и, следовательно, для значительной части биосферы (Сорохтин, Ушаков, 2002). Объяснения этого варьируют от *антропных принципов* (Barrow, Tipler, 1986) до гомеостатической *концепции Геи*, в которой абиотические и биотические

компоненты системы Земли самоорганизуются в гомеостатические состояния, устойчивые к широкому спектру внешних возмущений (Lovelock, 2000). В последнем случае можно говорить о том, что в биосфере действуют определенные дифференцированные процессы или механизмы, способные противостоять возмущениям таким образом, чтобы уменьшить их воздействие.

В этом контексте было показано (Dyke, Weaver, 2013), что гомеостаз может возникнуть в системе, состоящей из разнообразных биологических компонентов и множества переменных среды в ходе последовательного отбора. Если предположить, что все экологические ниши могут быть потенциально заняты, то в системе реализуется по крайней мере одно гомеостатическое состояние. Гомеостаз в такой системе является следствием суммы сил, которые отдельные биотические компоненты оказывают на переменные среды. Эти силы возрастают, уменьшаются и могут менять знак. Когда биотическая сила меняется с положительной на отрицательную, создается гомеостатическое состояние, устойчивое к целому ряду возмущений. Такой подход подобен (Worden, 2010), где было показано, что последовательный отбор может объяснить возникновение и сохранение гомеостатических сложных систем.

Социо-эколого-экономическая система. “Термин “гомеостаз” сейчас используется как для биологических систем, так и для социально-политических. Особое значение он приобретает в философии, когда мы говорим об устойчивости тех или иных философских концепций... Новое понимание гомеостаза требует и нового понимания особых свойств всех сложных биосистем (а вместе с ними и социальных систем, биосферы Земли, Вселенной)” (Буданов и др., 2015).

Одним из “пионеров” построения имитационных глобальных эколого-экономических моделей биосферы² стал Д. Форрестер (Forrester, 1971), опубликовавший результаты моделирования изменений в биосфере и мировой экономике; модель была построена на основе разработанных им принципов системной динамики. Потом в рамках “Римского клуба” появилась работа-бестселлер Д.Х. Медоуз с соавторами (Meadows *et al.*, 1972). Как говорится, “процесс пошел...”. И сегодня, как и 50 лет назад, интерес к глобальным моделям развития биосферы сохраняется, – назовем лишь работу под руководством американского климатолога А. Робока (Robock *et al.*, 2007; Xia, Robock, 2013), в которых использованы более современные и точные модели климата, учтены предполагаемые

² Первой глобальной моделью была модель круговорота веществ В.А. Костицына (1984), предложенная им еще в 1935 г.

эффекты глобального потепления климата, а также подъем газов и пыли в верхние слои атмосферы. В результате, получилось, что похолодание после ядерной войны будет более “мягким” (появилось даже понятие “ядерная осень”), но может продлиться около шести лет и будет не менее катастрофическим.

В контексте нашей работы представляют интерес *детерминированные* модели управления устойчивостью эколого-экономических систем (Резник, Малышев, 2011; Посталюк, Розанова, 2013; Трещевский, Новиков, 2020), *стохастические* (Timchenko, 1984) и модели в рамках *теории хаоса и самоорганизации* (Еськов и др., 2016). Это позволяет сделать вывод о том, что устойчивое развитие требует глубокого понимания гомеостаза, а не простого внедрения “зеленых технологий”.

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ ФОРМАЛИЗАЦИИ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ УСТОЙЧИВОСТИ

Признак устойчивости экосистем был, пожалуй, единственным из сложных параметров сложных систем (Розенберг, 2013), который достаточно широко обсуждался в экологии. Например, в фитоценологии – это представления об экосистеме как о квазиорганизме, связываемые с именем американского эколога Ф. Клементса климаксная экосистема стабильна и находится в состоянии внутренней саморегуляции, когда механизмы обратной связи позволяют экосистеме вернуться к равновесию после любого стресса, связанного с изменением климата, энергии и питательных ресурсов (Clements, 1916); в агроэкологии – стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства А.А. Жученко (1988); в гидроэкологии – “одна из *важнейших задач* гидроэкологии – оценка устойчивости и уязвимости водной экосистемы (*выделено авторами. – Авторы*)” (Ковалева, Рассашко, 2012). С другой стороны, формальное определение “устойчивости” имеет большое значение в методологии математического моделирования (Свирижев, Логофет, 1978). Каждое из фрагментарных определений устойчивости можно соотнести со своей математической моделью, наиболее близко соответствующей экологическому содержанию, которое вкладывается исследователем в тот или иной “фрагмент”.

Устойчивость по Ляпунову (устойчивость). Это понимание наиболее близко соответствует экологическим представлениям об устойчивости как отсутствию резких колебаний численности. В этом случае устойчивость сообщества ассоциируется с устойчивостью некоторого положительно-го стационарного решения системы модельных

уравнений – точка равновесия или предельный цикл. Из устойчивости в таком понимании следует сохранение числа видов в сообществе (обратное, вообще говоря, не обязательно). Основы теории устойчивости (в этом контексте) были разработаны крупнейшим русским математиком А.М. Ляпуновым в 1892 г. и изложены в его книге “Общая задача об устойчивости движения” (1950). Различают устойчивость “в малом” (достаточно малое отклонение режима работы от исходного с течением времени уменьшается, и система возвращается в исходное состояние [независимо от того, какими причинами это изменение вызвано]) и устойчивость “в большом” (система, получив достаточно большое начальное отклонение, возвращается в исходное состояние после прекращения действия возмущения). В большинстве практических задач производят исследование устойчивости “в малом”. Исследование устойчивости “в большом” изучают путем анализа хода интегральных кривых на фазовой плоскости с помощью специальных функций Ляпунова (Пых, 2017); работ такого плана – великое множество и здесь назовем лишь одну, посвященную 90-летию модели Лотки–Вольтера (Тютюнов, Титова, 2018).

Система уравнений (1), описывающая феномен “цветения воды”, имеет два стационарных решения и зависит от соотношения ее коэффициентов:

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 x_1 P - r_{12} x_1 x_2 &= 0, \\ \varepsilon_2 x_2 P - r_{21} x_1 x_2 - \gamma x_2 z &= 0, \\ \gamma x_2 z - \alpha_3 z - \sigma_1 z M &= 0, \\ \xi_P - \beta_1 x_1 P - \beta_2 x_2 P &= 0, \\ \xi_M - \sigma_2 z M &= 0. \end{aligned}$$

Система уравнений (2) имеет одну нетривиальную точку равновесия, которая находится из соотношений:

$$V(R^*, x^*) = m, \quad x^* = \frac{Q}{(1-k)m}.$$

Была доказана устойчивость этого равновесия, показана ограниченность фазовых траекторий и с помощью машинных экспериментов получен ряд качественных содержательных выводов (например, было показано, что увеличение запаздывания τ в модели влечет за собой более медленное движение к точке равновесия, увеличение коэффициента k мало влияет на скорость движения, увеличение поступления биогенных элементов Q сдвигает точку равновесия, но практически не меняет фазовых траекторий). Все это позволило сделать вывод о том, что “проведенный анализ лишний раз свидетельствует о возможности достаточно адекватного качественного описания

сложных экологических систем при помощи простых минимальных моделей” (Войнов, Свиричев, 1981).

Устойчивость по Свиричеву (иерархическая) – сохранение структуры популяции за счет стабилизирующего действия всего сообщества или экосистемы. Суть представлений (Свиричев, 1974; Свиричев, Логофет, 1975) сводится к следующему. Любая экосистема состоит из “блоков”, каждый из которых на своем отрезке времени, может быть либо устойчивым, либо нет. Однако, неустойчивость отдельного блока стабилизируется другим блоком, расположенным иерархически выше. Так, например, “блок” фитопланктона в гидроэкосистеме существенно зависит от абиотической составляющей (“абиотического блока”: температуры, освещенности, наличия биогенных элементов и пр.); в свою очередь, “блок фитопланктона” в существенной степени определяет устойчивость “блока зоопланктона”, тот – “блока ихтиофауны” и прочее. Примером могут служить достаточно распространенные консорции макрозообентоса с детерминантным центром *Dreissena* + *Unionidae* и консортивной совокупностью гидробионтов в водоемах разного типа (Харченко, Протасов, 1981; Морозовская и др., 2012).

Устойчивость по Пуассону (периодическая устойчивость) предполагает, что соответствующая фазовая траектория (результат описания дифференциальными уравнениями динамики некоторой экосистемы) сколь угодно долго не покидает ограниченной области фазового пространства (Афанасьев, Дзюба, 2007). Иными словами, находясь в этой области бесконечно долго, она неизбежно будет возвращаться в сколь угодно малую окрестность начальной точки. Времена возврата могут быть периодическими, квазипериодическими или представлять собой случайную последовательность (последнее, если решение отвечает режиму динамического хаоса для странного аттрактора³). Именно для последней ситуации можно предложить следующую иллюстрацию.

Рассмотрим динамику трехвидового сообщества (Розенберг, 2013), где $x(t)$, $y(t)$ и $z(t)$ – численности видов в момент времени t . Будем различать виды по типу их эколого-ценотических стратегий

³ *Аттрактор* (англ. *attract* – привлекать, притягивать) – множество точек в фазовом пространстве динамической системы, к которым стремятся траектории системы. Если траектория прошла достаточно близко к аттрактору, то со временем она уже не покинет окрестность аттрактора и даже будет подходить к нему все ближе и ближе, то есть будет наблюдаться эффект притяжения к аттрактору. *Странный аттрактор* – это аттрактор, не являющийся регулярным.

(Миркин, 1983): виды x и y – это С-стратеги (конкуренты), z – R-стратег (рудерал); первые характеризуются мощным конкурентным подавлением соперников и способностью доминировать в сообществе, второй – не отличается устойчивостью к стрессовым ситуациям, обладает низкой конкурентной мощностью, но способен при отсутствии конкуренции быстро захватывать пространство (высокая скорость размножения). Эти представления позволяют записать следующую модель динамики такого сообщества:

$$\begin{aligned} dx/dt &= a_1x - b_1y \ln z, \\ dy/dt &= a_2y - b_2x \ln z, \\ dz/dt &= a_3z - b_3xyz, \end{aligned}$$

где a_i – коэффициенты естественного прироста видов, b_i – коэффициенты межвидовых взаимоотношений, ограничивающих рост. Выбор логарифмической зависимости при описании взаимодействия видов-конкурентов с видом-рудералом продиктован значительно меньшей конкурентной мощностью последнего, кроме того, подобный прием уже использовался в одной из модификаций модели конкуренции (Gomatam, 1974). Отсутствие ограничивающих воздействий самих видов на свой рост (внутривидовой конкуренции) связан с тем, что моделируется ранняя стадия сукцессии, когда эти взаимодействия слабы и ими можно пренебречь. Легко показать, что эта модель имеет неустойчивую точку равновесия:

$$x_0 = \left(\frac{b_1 a_2 a_3^2}{a_1 b_2 b_3^2} \right)^{1/4}, \quad y_0 = \left(\frac{a_1 b_2 a_3^2}{b_1 a_2 b_3^2} \right)^{1/4}, \quad \ln z_0 = \left(\frac{a_1 a_2}{b_1 b_2} \right)^{1/2}$$

и путем простого преобразования ($\ln z = a_3 w$) с точностью до коэффициентов сводится к модели со странным аттрактором (Монин, 1978). Таким образом, строго детерминированная модель будет иметь “стохастическое” поведение, что позволяет объяснить случайный характер доминирования того или иного вида на разных стадиях сукцессии, а точка $\{x_0, y_0, z_0\}$ будет устойчивой по Пуассону.

Можно констатировать, что существование странных аттракторов в фазовом пространстве феноменологических моделей экосистем заставляет по-иному взглянуть и на саму природу стохастичности изменения характеристик экосистем во времени. При этом возникает интересная задача нахождения статистики поведения системы по известной структуре странного аттрактора (своего рода, аналог закона распределения для случайной величины).

Устойчивость по Лагранжу (стабильность). Если сообщество сохраняет все свои виды, но не имеет равновесных состояний (т.е. решения модельных уравнений типа системы (2) ограничены

Таблица 2. Параметры конкордности, сложности и организованности экосистем рек

Река	Показатели		
	конкордность (ϕ)	сложность системы (σ)	организованность системы (R)
р. Байтуган	$\phi = 0.969$	$\sigma = 0.055$	$R = 0.053$
р. Сок (верховья)	$\phi = 0.933$	$\sigma = 0.040$	$R = 0.037$
р. Сок (устье)	$\phi = 0.994$	$\sigma = 0.056$	$R = 0.056$

сверху и снизу некоторыми положительными константами), то говорят об относительной стабильности системы и оценивают устойчивость по Лагранжу. Именно такой тип устойчивости (стабильности) предлагает А.Ф. Алимов (2000): “Под устойчивостью сообщества или экосистемы предлагается понимать отклонение их характеристик от некоего среднего уровня, свойственного конкретной системе как исторически сложившейся при определенных условиях”. Очевидно, что требование стабильности является более “слабым”, чем устойчивость по Ляпунову.

Всем условиям стабильности удовлетворяет экосистема со структурой сообщества, демонстрирующей перенос энергии, заключенный в пищу, от одного вида к другому (трофическая цепь), когда скорость поступления ресурса (или его суммарная величина) ограничены. Уравнения вольтеревского типа для незамкнутой трофической цепи длины n имеет вид:

$$\frac{dN_0}{dt} = Q - \alpha_0 N_0 N_1,$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i (-m_i + k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \quad i = \overline{1, n},$$

где N_0 – количество ресурса (Q – его начальное значение), N_i – численность вида i в трофической цепи, m_i, k_i, α_i – коэффициенты в уравнении конкуренции. В незамкнутой трофической цепи в качестве ресурса Q можно рассматривать, например, энергию солнечного света или некий биоген, “протекающий” через всю гидроэкосистему; функцию автотрофов “несет” фитопланктон, консументы первого порядка – зоопланктон, второго порядка – рыбы-планктонофаги, третьего порядка – хищные рыбы и т.д. Математический анализ устойчивости по Лагранжу такой системы задает ограничения на начальную величину ресурса (Свирижев, Логофет, 1978):

$$Q^*(q) < Q < Q^*(q + 1),$$

где q – число видов в трофической цепи, Q^* – ограничительная функция, зависящая от вида трофических функций взаимодействующих видов, КПД использования ресурса, коэффициентов естественной смертности видов и прочее.

Устойчивость по Холлингу (упругость). В экосистеме, особенно находящейся под антропогенным воздействием, может происходить исчезновение (вымирание) одного или нескольких видов и, соответственно, сокращение трофических связей. К. Холлинг (Holling, 1973) замечает, что “исчезновение вида не есть чисто случайное событие, а является результатом взаимодействия случайных событий с теми детерминированными силами, которые определяют форму, размеры и характеристики области устойчивости”. Поэтому он предложил наряду с устойчивостью сообщества рассматривать еще и “упругость” – способность системы сохранять свои внутренние взаимосвязи при возмущении ее состояния.

Взаимосвязи гидроэкосистемы формализуются корреляционной матрицей, которая, в свою очередь, сводится к обыкновенному знаковому графу; анализ последнего как целостного объекта может предоставить исследователю интересную информацию об упругости изучаемой системы. Так, например, Г.Е. Михайловский (1983) предлагает рассматривать следующие показатели:

- конкордность системы (ϕ) – средняя сила достоверных корреляционных связей, измеряемая как средний модуль достоверных коэффициентов связи;
- организованность системы (R) – нормированная суммарная сила корреляционных связей;
- сложность системы (σ) – коэффициент, связывающий конкордность с организованностью:

$$R = \sigma \phi, \quad \sigma = R/\phi = \frac{2N}{n^2},$$

где N – наблюдаемое число достоверных связей, n – общее число видов в гидроэкосистеме (к сожалению, для этих показателей не определена величина ошибки, что, естественно, затрудняет процедуру сравнения). Конкордность системы (ϕ) интерпретируется Г.Е. Михайловским как упругость в понятии Холлинга.

В качестве примера рассмотрим данные гидробиологической съемки, представленные численностями особей отдельных таксонов макрозообентоса, обнаруженных в пробах из различных биотопов речной системы Байтуган (правый при-

ток р. Сок, которая в свою очередь является лево-бережным притоком Саратовского водохранилища р. Волги (Шитиков и др., 2011). Матрицы парных коэффициентов корреляции Пирсона были рассчитаны между 85 видами бентоса на 13 станциях наблюдений и объединены в три группы (р. Байтуган, верховья и нижнее течение р. Сок). Были получены оценки, приведенные в табл. 2.

Можно сказать (с известной долей осторожности, так как материал не собирался для оценки упругости гидроэкосистем), что упругость по Холлингу для “чистой” р. Байтуган и “загрязненного” нижнего течения р. Сок, при существенном различии видового состава, примерно одинакова (гидроэкосистемы достигли климаксового состояния); упругость верхнего и среднего течения р. Сок ниже, что свидетельствует о том, что экосистемы этих участков реки находятся под постоянным гидролого-гидрофизическим многофакторным воздействием, в условиях “циклического распределения питательных веществ”, динамики речной сети (Зинченко, Шитиков, 2011), что не позволяет им стабилизироваться (“вечная сукцессия” — идет перестройка видовой структуры; организованность системы R заметно ниже) и повысить свою упругость.

Устойчивость по Флейшману (живучесть). Живучесть — это сохранение структуры и функционирования системы с помощью активного подавления “вредных” факторов (Флейшман, 1966; Крапивин, 1978). Н.Ф. Реймерс (1990) различает “живучесть” и “устойчивость” по способности популяции и экосистемы реагировать на воздействия факторов среды, соответственно, резко или пропорционально силе воздействия. Самым тривиальным примером живучести может служить образование рыбных стай, что позволяет активно противостоять хищникам и осуществлять поиск контактно-распределенной в водной толще пищи (в последнем случае, возникает специфическая задача оптимизации размера рыбной стаи).

В качестве примеров живучести можно привести гидробионтов разных таксономических групп. В условиях вселения чужеродных рыб, например, ротана (*Perccottus glenii*, Dybowski, 1877), некоторые виды лягушек продолжают нереститься в водоемах, колонизированных ротаном. Более того, жабы *Bufo bufo* L. успешно размножаются в водоемах, заселенных ротаном, и в массе достигают стадии метаморфоза. Возможно, что условия развития личинок этого вида даже улучшаются после заселения вселенцем ротаном малых водоемов в окрестностях оз. Глубокого (Решетников, 2001). Среди одноклеточных в соленых водоемах, аборигенные галофильные гетеротрофные жгутиконосцы *Macropharyngomonas aff halophila* и галофильные

инфузории *Diophrys* sp. поедают чужеродных *Escherichia coli*, увеличивая свою численность за счет снижения плотности кишечной палочки *E. coli* и дальнейшего ее “выдавливания” из системы (Селиванова, Немцева, 2012).

Устойчивость по Гнеденко (надежность). Одним из фрагментарных определений устойчивости можно считать “надежность” (англ. *reliability, dependability*; чаще используется применительно к техническим системам) — “свойство системы сохранять во времени в установленных пределах значения всех параметров, характеризующих способность выполнять требуемые функции в заданных режимах и условиях применения, технического обслуживания, хранения и транспортирования” (ГОСТ 27.002–89). Это — сохранение системы, несмотря на гибель отдельных ее элементов, с помощью их замены, дублирования и т.д.; скорость подобного восстановления называют “авторегенеративностью системы”. Интуитивно, надежность систем связывают с недопустимостью отказов в работе (безотказность, долговечность и сохраняемость). Это подтверждает вывод Б.С. Флейшмана (1982) о том, что “надежность является более пассивной формой структурной устойчивости, чем живучесть”. Одним из первых математическую теорию надежности стал развивать В.Б. Гнеденко (Гнеденко и др., 1965).

Надежность экосистем достигается за счет разнообразия видового состава при обратимых (суточных, сезонных и годовых) изменениях. При этом, “надежная система может быть сложена из ненадежных элементов или подсистем, не способных к самостоятельному существованию. По отношению к экосистемам это правило может быть уточнено следующим образом: устойчивая экологическая система может состоять из менее устойчивых компонентов или подсистем; или — устойчивость экологической системы, как единого целого, всегда выше устойчивости каждого отдельного ее компонента или подсистемы. Классическим примером тому могут служить лишайники, коралловые рифы, сообщества “социально организованных” насекомых” (Логонова, Лопух, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пожалуй, самый большой класс методов оценки и измерения устойчивости экосистем — *статистические приемы*. Так, почти 70 лет тому назад, исходя из предположения о прямой зависимости устойчивости и биоразнообразия экосистем, для оценки устойчивости был предложен *индекс Шеннона*, который до сих пор активно используется в экологии, несмотря на его вполне объективную критику (Свирижев, Логофет, 1978; Розенберг,

2010). Мы не будем задерживаться на этих приемах оценки устойчивости гидроэкосистем и приводить примеры, так как число таких индексов и примеров их вычисления и интерпретации огромно.

Завершая этот обзор, заметим, что математические модели (теории) полезны в науке только в том случае, если они способны обеспечить последовательную интерпретацию закономерностей (информации), наблюдаемых в данных. Любые модели, как некоторые абстрактные и упрощенные отражения моделируемых объектов, характеризуются реалистичностью, точностью и общностью. Все это заставляет “более тонко” анализировать иерархию гомеостатических состояний сложных экологических систем. И здесь следует согласиться с коллегами (Захаров, Трофимов, 2014) в том, что “принципиально важным оказывается исследование гомеостатических механизмов обеспечения устойчивости при оценке последствий выявляемых изменений на разных уровнях – от изменения состояния организма до изменения популяционных параметров и структуры сообществ и их динамики”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Афанасьев А.П., Дзюба С.М.* Устойчивость по Пуассону в динамических и непрерывных периодических системах. М.: Изд-во ЛКИ, 2007. 240 с.
- Базыкин А.Д.* Биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 181 с.
- Буданов В.Г., Хадарцев А.А., Филатова О.Е., Попов Ю.М.* Эволюция понятия гомеостаза в рамках трех парадигм: от организма человека к социумам и биосфере Земли // Сложность. Разум. Постнеклассика. 2015. № 2. С. 55–64.
- Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. 286 с. (*Volterra V. Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris, Gauthier-Villars, 1931. 222 p.*)
- Викторов Г.А.* Колебания численности насекомых как регулируемый процесс // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. Вып. 1. С. 43–55.
- Гилберт С.Ф.* Экологическая биология развития – биология развития в реальном мире // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 6. С. 425–438.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Гнеденко Б.В., Беляев Ю.К., Соловьев А.Д.* Математические методы в теории надежности. М.: Наука, 1965. 524 с.
- ГОСТ 27.002–89. Надежность в технике. Основные понятия. Термины и определения. М.: Госстандарт СССР, 1989 (утратил силу в РФ).
- Еськов В.М., Буданов В.Г., Степин В.С.* Новые представления о гомеостазе и эволюции // Сложность. Разум. Постнеклассика. 2016. № 3. С. 52–58.
- Жученко А.А.* Адаптивный потенциал культурных растений: Эколого-генетические основы. Кишинев: Штиинца, 1988. 766 с.
- Захаров В.М., Минин А.А., Трофимов И.Е.* Исследование гомеостаза развития: от популяционной биологии развития и концепции здоровья среды до концепции устойчивого развития // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 1. С. 3–14.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е.* Гомеостатические механизмы биологических систем: гомеостаз развития // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 138–150.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К.* Сукцессии в реках (обзор) // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / Под ред. Г.С. Розенберга, Т.Д. Зинченко. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 236–249.
- Карлик Л.Н.* Клод Бернар. М.: Наука, 1964. 272 с. (Научно-биографическая серия).
- Кассиль Г.Н.* Внутренняя среда организма. М.: Наука, 1978. 224 с.
- Ковалева О.В., Рассашко И.Ф.* Гидроэкология: учебно-методический комплекс. Гомель: Гомел. гос. ун-т им. Ф. Скорины, 2012. 293 с.
- Колпак Е.П., Горыня Е.В., Селицкая Е.А.* О моделях А.Д. Базыкина “хищник – жертва” // Молодой ученый. 2016. № 2(106). С. 12–20.
- Костицын В.А.* Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М.: Наука, 1984. 96 с.
- Крапивин В.Ф.* О теории живучести сложных систем. М.: Наука, 1978. 248 с.
- Краснощечков Г.П., Розенберг Г.С.* Принципы усложнения механизмов устойчивости экологических систем // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1992. С. 40–51.
- Логинова Е.В., Лопух П.С.* Гидроэкология: курс лекций. Минск: БГУ, 2011. 300 с.
- Ляпунов А.М.* Общая задача об устойчивости движения. М.–Л.: ГИТТЛ, 1950. 472 с.
- Малиновский В.М.* К познанию механизма гомеостаза биосферы // Вестн. РУДН, сер. Инженерные исследования. 2011. № 1. С. 15–27.
- Миркин Б.М.* О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 5. С. 603–613.
- Монин А.С.* О природе турбулентности // Успехи физ. наук. 1978. Т. 125. № 1. С. 97–122.
- Морозовская И.А., Протасов А.А., Протасова А.А.* О структуре консорции донных двустворчатых моллюсков // Наук. зап. Тернопільського нац. пед. університету ім. Володимира Гнатюка. Сер. біологія. 2012. № 2(51). С. 193–197.
- Николайкин Н.И., Николайкина Н.Е., Мелихова О.П.* Экология: Учеб. для вузов / 2-е изд. М.: Дрофа, 2003. 624 с.
- Посталюк М.П., Розанова Л.Н.* Территориальные социо-эколого-экономические системы: проблема

- устойчивости // Проблемы современной экономики. 2013. № 3(47). С. 426–432.
- Примак Е.А.* Интегральная оценка устойчивости и экологического благополучия водных объектов: Автореф. дис. ... канд. географ. наук. СПб., 2009. 24 с.
- Пых Ю.А.* Обобщенные системы Лотки–Вольтерра: теория и приложения. СПб.: СПбГИПСР, 2017. 229 с.
- Райзберг Б.А., Лозовский Л.Ш., Стародубцева Е.Б.* Современный экономический словарь. 2-е изд. М.: ИНФРА-М, 1999. 479 с.
- Резник Г.А., Малышев А.А.* Модель управления устойчивостью эколого-экономической системы // Изв. Пенз. ГПУ. 2011. № 24. С. 403–407.
- Реймерс Н.Ф.* Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.
- Решетников А.Н.* Влияние интродуцированной рыбы ротана *Percottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмоскovie // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 4. С. 352–361.
- Ризниченко Г.Ю.* Лекции по математическим моделям в биологии / Изд. 2-е. Изд-во РХД, 2011. 560 с.
- Розенберг Г.С.* Устойчивость экосистем и ее математическое описание // Экологические проблемы гомеостаза в биогеоценозе. Уфа: БФАН СССР, 1986. С. 120–130.
- Розенберг Г.С.* Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. 2010. Т. 19. № 2. С. 4–25.
- Розенберг Г.С.* Введение в теоретическую экологию / В 2-х т.; Изд. 2-е. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.
- Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Устойчивость гидроэкосистем: обзор проблемы // Аридные экосистемы. 2014. Т. 4. № 4(61). С. 12–25.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). Самара: Самар. НЦ РАН, 1999. 396 с.
- Саркисов Д.С.* Очерки по структурным основам гомеостаза. М.: Медицина, 1977. 351 с.
- Свиричев Ю.М.* Об иерархической устойчивости биологических сообществ // Математические модели морских экологических систем. Киев: Наукова думка, 1974. С. 44–46.
- Свиричев Ю.М., Логофет Д.О.* Об устойчивости моделей биологических сообществ // Имитационное моделирование и экология. М.: Наука, 1975. С. 65–72.
- Свиричев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Селиванова Е.А., Немцева Н.В.* Персистентные свойства микроорганизмов, обитающих в высокоминерализованных водоемах // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 2012. № 4. С. 62–66.
- Сорохтин О.Г., Ушаков С.А.* Развитие Земли. М.: Изд-во МГУ, 2002. 506 с.
- Трещевский Ю.И., Новиков В.А.* Оценка устойчивости эколого-экономических систем — методологические подходы к исследованию // Современная экономика: проблемы и решения. 2020. № 4(124). С. 128–140.
- Тютюнов Ю.В., Титова Л.И.* От Лотки – Вольтерра к Ардиту – Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // Журн. общ. биол. 2018. Т. 79. № 6. С. 428–448.
- Флейшман Б.С.* О живучести сложных систем // Изв. АН СССР. Техн. киберн. 1966. № 5. С. 14–23.
- Флейшман Б.С.* Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
- Харченко А.А., Протасов А.А.* О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 4. С. 15–20.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С.* Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Якимов В.Н., Солнцев Л.А., Розенберг Г.С., Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б.* Масштабная инвариантность биосистем: от эмбриона до сообщества // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 207–216.
- Barrow J.D., Tipler F.J.* The Anthropic Cosmological Principle. Oxford; N.Y.: Univ. Press, 1986. 736 p.
- Bernard C.* Lecons sur les phenomenes de la vie communs aux animaux et aux vegetaux: avec une planche coloriee et 45 figures intercalees dans le texte. Paris: Librairie J.-B. Bailliere et Fils, 1878. 404 p. (Cours de physiologie generale du Museum d'histoire naturelle).
- Cannon W.B.* The Wisdom of the Body. N.Y.: W.W. Norton & Co. Inc., 1932. 294 p.
- Clements F.E.* Plant Succession. Washington (DC): Carnegie Inst., 1916. 512 p.
- Davidson J., Andrewartha N.G.* Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera) // J. Animal Ecol. 1948. V. 7. № 2. P. 193–199.
- Dyke J.G., Weaver I.S.* The emergence of environmental homeostasis in complex ecosystems // PLoS Comput. Biol. 2013. V. 9. № 5. e1003050.
- Forrester J.W.* World Dynamics. Waltham (MA): Pegasus Communications, 1971. 144 p. (рус. перевод: Форрестер Дж. Мировая динамика. М.: Наука, 1978. 168 с.).
- Gause G.F.* The Struggle for Existence. Baltimore: Williams & Wilkins Co., 1934. 163 p.
- Gomatam J.* A new model for interacting populations two species systems // Bull. Math. Biol. 1974. V. 36. P. 347–353.
- Holling C.S.* Resilience and stability of ecological systems // Annual Review Ecology & Systems. 1973. V. 4. P. 1–23.
- Lovelock J.* Gaia: A New Look at Life on Earth / 3rd ed. Oxford; N.Y.: Univ. Press, 2000. 176 p.
- Meadows D.H., Meadows D.L., Randers J., Behrens III W.W.* The Limits to Growth: A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind. N.Y.: Universe Books, 1972. 205 p. (рус. перевод: Медоуз Д.Х. и др. Пределы роста. Доклад по проекту Римского клуба "Сложное положение человечества". М.: МГУ, 1991. 206 с.).
- Robock A., Oman L., Stenchikov G.L., Toon O.B., Bardeen C., R. Turco P.* Climatic consequences of regional nuclear

- conflicts // *Atmos. Chem. Phys.* 2007 V. 7. P. 2003–2012.
- Timchenko I.E.* Stochastic Modeling of Ocean Dynamics. N.Y.: Harwood Acad. Publ., 1984. 311 p. (Тимченко И.Е. Динамико-стохастические модели состояния океана. Киев: Наук. думка, 1981. 191 с.).
- Whittaker R.H.* Climax concept and recognition // *Handbook of Vegetation Science*. Part 8. Vegetation Dynamics. Hague (Netherlands): Dr. W. Junk B.V. Publ., 1974. P. 137–154.
- Worden L.* Notes from the greenhouse world: A study in co-evolution, planetary sustainability, and community structure // *Ecol. Economics*. 2010. V. 69. P. 762–769.
- Xia L., Robock A.* Impacts of a nuclear war in South Asia on rice production in mainland China // *Climatic Change*. 2013. V. 116. P. 357–372.

Hierarchy of Ecological Homeostasis as A Principle of Systemology

G. S. Rozenberg^{1, #}, T. D. Zinchenko¹, and A. G. Rozenberg¹

¹ *Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Komzina str., 10, Togliatti, 445003 Russia*

[#] *e-mail: genarozenberg@yandex.ru*

The broad concept of “homeostasis” in relation not only to the organism, but also to the population, ecosystem and socio–ecological and economic systems (in the context of sustainable development) is discussed. Sustainability is a major quality of systems. Discusses the mathematical formalization and examples of various definitions of sustainability: the sustainability of Lyapunov, Lagrange (steadiness), Poisson (periodic stability), Svirezhev (hierarchical), Holling (elasticity), Fleishman (vitality), Gnedenko (reliability).

Keywords: stability, steadiness, reliability, vitality, elasticity