

DOI: 10.12737/article_58ef6d343d36b0.70211879

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И БИОФИЗИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ГОМЕОСТАЗА И КЛИМАТИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННЫЕ НАРУШЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОТОННЫХ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА МАЛОЙ РЕКИ

С.Э. БОЛОТОВ*, О.В. МУХОРТОВА**,***, Г.С. КОЗУПИЦА****, Ю.М. ПОПОВ*****

* БУ ВО «Сургутский государственный университет», ул. Ленина, 1, Сургут, 628400, Россия

** ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,

пос. Борок, Некоузский район, Ярославская область, 152742, Россия

*** ФГБУН Институт экологии Волжского бассейна РАН,

ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003, Россия

**** Самарский государственный университет путей сообщения,

ул. Свободы, 2 В, г. Самара 443099, Россия

***** Самарский государственный социально-педагогический университет, ул. М. Горького, 65/67, г. Самара, 443099, Россия

Аннотация. Работа представляет пример использования стохастических и новых хаотических методов анализа сложных биосистем. На примере экосистем (как *complexity*) рассматриваются вопросы динамики параметров экотонных сообществ. Представлены результаты статистического анализа данных и расчет параметров квазиаттракторов. Новый метод теории хаоса-самоорганизации дает наиболее устойчивую картину различий между различными исследованными экосистемами.

Ключевые слова: зоопланктон, малые реки, водохранилище, хаотическая динамика, гомеостаз, экотон.

HYDROBIOLOGICAL CHARACTERISTICS AND BIOPHYSICAL MODEL OF HOMEOSTASIS AND CLIMATE-CAUSED VIOLATION OF STABILITY ECOTONE ZOOPLANKTON OF THE SMALL RIVER

S.E. BOLOTOV*, O.V. MUKHORTOVA**,***, G.S. KOZUPITSA****, YU. V. POPOV*****

* BU VO "Surgut State University", st. Lenin, 1, Surgut, 628400, Russia

** FGBUN Institute of Biology of Inland Waters. I.D. Papanin RAS,

Pos. Borok, Nekouzsky District, Yaroslavl Region, 152742, Russia

*** FGBUN Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences,

st. Komzin, 10, Togliatti, 445003, Russia

**** Samara State University of Communications,

st. Freedom, 2 V, Samara 443099, Russia

***** Samara State Social Pedagogical University, ul. M. Gorky, 65/67, Samara, 443099, Russia

Abstract. The article presents some typical example of stochastics and methods of theory chaos-selforganization from for desecration of complex biological systems. The beuie example is an example from ecosystems dynamics (as complexity) The dynamics of ecotone ecosystems was investigated according to stochastic methods and new methods of theory chaos and self-organization. The last theory need calculation of quasiattractors parameters which are more carefully parameters the distinguishes of different ecosystems investigated.

Key words: zooplankton, small river, water reservoir, chaotic dynamics, homeostasis, ecotone.

Введение. Первые представления о пограничных структурах природных ком-

плексов принадлежат Б.Е. Ливингстону, который в ходе изучения закономерностей

распределения растительных сообществ в условиях внутриконтинентальных нагорий предложил термин «экотон» («*oikos*» — дом и «*tonus*» — напряжение, стресс). Он подчеркивал особое «напряжение» жизни, которое проявлялось в количественном развитии и повышенном видовом богатстве в переходных зонах между сообществами по сравнению с граничными участками. Позднее этот термин также употребил Ф. Клементс для обозначения переходных зон биоценозов как самостоятельного уровня организации живой материи. Им же был предложен ряд других понятий, обозначающих различные типы граничных структур или переходных зон между смежными биоценозами, которые стали основой для современного понимания проблем границ сообществ [3,5]. Важнейшим для определения экотонов как одного из типов границ считается критерий краевого эффекта, под которым следует понимать проявление синергизма в виде формирования уникальных местообитаний, специфичности энергопотоков и, как следствие, увеличение разнообразия, обилия и продуктивности видов [2,3].

В свете новых представлений об эколого-эволюционном развитии живых систем [1,6,7,11,16-19], представляет значительный интерес системный анализ и синтез природной и антропогенной динамики контурных сообществ экотонов малых рек – притоков равнинного Рыбинского водохранилища. Учитывая большие площади переходных зон в устьевых областях притоков водохранилища, их потенциально важную роль в увеличении биологического разнообразия, ресурсного потенциала и интенсификации процессов биологического самоочищения водоема-приемника, изучение биотических сообществ устьев притоков водохранилищ приобретает особую актуальность.

Зоопланктон быстро и чутко реагирует на изменения экологического состояния водоемов [4,11]. Это позволило нам выбрать его в качестве экотопической группировки, структурные и функциональные показатели которой выступают в роли индикатора пространственно-временных вариаций абиотических и биотических пара-

метров среды в границах зоны слияния речных и водохранилищных вод.

Цель работы – характеристика особенностей гидробиологического режима, биофизическое моделирование гомеостаза и идентификация климатически обусловленных нарушений устойчивости экотонных сообществ зоопланктона устьевой области равнинного Рыбинского водохранилища.

Объекты и методы исследования. Изучали контурные сообщества зоопланктона маргинальных структур переходных зон «речные – водохранилищные» воды в устьевой области реки Ильдь – малого притока Рыбинского водохранилища.

Сборы зоопланктона проводили 1-2 раза в месяц с мая по октябрь 2009-2011 гг. в зоне свободного течения р. Ильдь, ее устьевой области и Волжском плесе Рыбинского водохранилища (рис. 1). Зоопланктон собирали на медиали: на мелководных участках ведром, на глубоководных – планктобатором объемом 5 л в столбе воды от поверхности до дна. Через газ (размер ячеек – 64 мкм) процеживали 20-60 л воды, пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проб проводили по стандартной методике.

Оценку статистической значимости различий количественного развития сообществ зоопланктона давали на основе *однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA)*. Однородность дисперсий в дисперсионном комплексе оценивали с помощью теста Левене, проверку на нормальность распределения остатков проводили с применением критерия Колмогорова-Смирнова. В случае если распределение остатков отлично от нормального – данные трансформировали степенным преобразованием Бокса-Кокса. Апостериорные сравнения средних значений в ходе дисперсионного анализа проводили с использованием *LSD*-теста Снедекора-Фишера. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$.

Классификацию сообществ зоопланктона выполняли средствами иерархического кластерного анализа методом Варда, реализующим элементы дисперсионного

анализа. Надежность кластерных решений оценивали процедурой бутстрепа: кластеры признавали значимыми при уровне бутстреп-поддержки $\geq 70\%$. Статистическую оценку значимости выделенных таким образом кластеров проводили с использованием R -статистики в рамках процедуры анализа группового сходства *ANOSIM*.

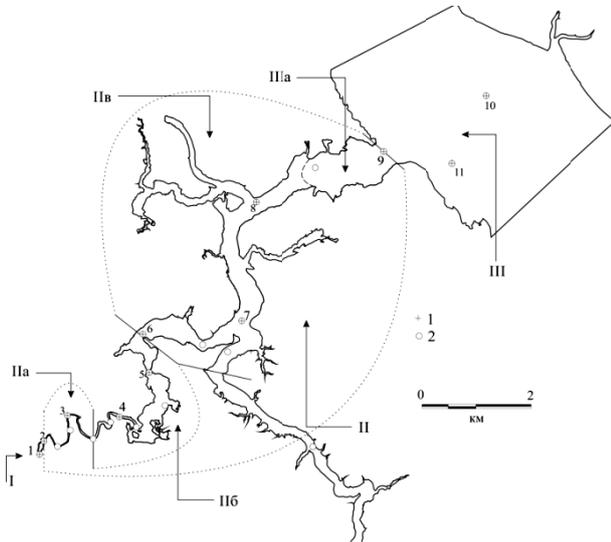


Рис. 1. Схема исследованной акватории и районирование устьевой области р. Ильдь. I – зона свободного течения притока; II – устьевая область: IIa – переходная зона притока; IIб – фронтальная зона; IIв – переходная зона приемника; III – водохранилище

Непрямую многомерную ординацию сообществ осуществляли методами *неметрического шкалирования (nMDS)*. Этот метод позволяет проецировать сообщества в некотором пространстве малой размерности (в нашем случае – двумерном), так, чтобы попарные расстояния между ними в этом пространстве как можно меньше отличались от реальных мер близости сообществ. Качество ординации характеризовали на основе нормализованной величины стресса, показывающей меру искажения при проецировании исходной матрицы дистанций между сообществами на плоскость. Адекватными считали результаты шкалирования с функцией стресса < 0.1 (10%). Считается, что этот метод дает наиболее адекватные результаты, особенно для больших биогеографических матриц с сильными шумами и не требует от исходных данных никаких априорных предполо-

жений о характере статистического распределения.

Экологическую приуроченность видов для фонового или аномально жаркого периода характеризовали на основе коэффициента индикаторных значений *IndVal*, учитывающего встречаемость и ценологическую роль вида, а их статистическую значимость оценивали пермутационным тестом Монте-Карло с 4999 перестановками.

Анализ экологической структуры сообществ в градиенте абиотических факторов среды проводили с помощью *канонического анализа соответствий (ССА)*. Метод ССА обеспечивает поиск линейной комбинации экологических параметров среды, дающей максимальные расстояния между видами или местообитаниями в ординационном пространстве. Силу связи видовой структуры сообществ с факторами среды оценивали с помощью перестановочного теста Монте-Карло для 999 пермутаций.

С позиций теории хаоса-самоорганизации, разработанной проф. В.М. Еськовым [4-9,17,19], вариабельность жизненных параметров зоопланктона притоков описывали хаотическим квазиаттрактором – областью Q фазового m -мерного пространства, в границах которой по каждой из координат ($m=23$), соответствующих конкретным исследованным синэкологическим параметрам, задается облако состояний (квазиаттрактор) сообщества. Расчет параметров квазиаттрактора основан на вычислении вариационных размахов Δx_i для каждой координаты вектора $x(t)$.

Производили расчет координат граней, соответствующих конкретным синэкологическим параметрам сообществ, их длины ($D_i = x_i(\max) - x_i(\min)$) и объема 23-х мерного параллелепипеда ($vX = \prod_{i=1}^m D_i$), ограничивающего квазиаттрактор, внутри которого хаотически двигался (варьировал) вектор состояния зоопланктоценоза. Простым способом определяли координаты стохастического (геометрического) и хаотического центра квазиаттрактора, а также оценивали асимметрию rX между этими центрами.

Результаты и их обсуждение. В устьевой области притоков водохранилища происходит смешение речных и водохра-

нилищных вод, по обеспеченности которыми нами выполнено районирование устьевой области реки Ильдь, в ходе которого выделены три основные гидроэкологические зоны: Па – переходная притока, Пб – фронтальная и Пв – переходная приемника (рис. 1).

Переходная зона притока отличалась максимальными в пределах устьевой области показателями электропроводности воды (в среднем 399.8 мкСм/см), но меньшими, чем в зоне свободного течения реки (в среднем 424.6 мкСм/см). Фронтальная зона характеризовалась меньшей, чем в переходной зоне притока, электропроводностью воды (в среднем 347.2 мкСм/см) и развитием значительного вертикального градиента с отчетливым расслоением более минерализованных речных и опресненных водохранилищных вод. Значимые отличия электропроводности воды (в среднем 229.2 мкСм/см) относительно данных, полученных во фронтальной зоне устьевой области с одной стороны, и в водохранилище (190.1 мкСм/см) – с другой, позволили определить эту зону как переходную приемника.

Исследование зоопланктона устьевой области притока в 2009 г. проходило в вегетационный период, который по метеорологическим условиям практически не отличался от среднесезонных значений, что позволило определить его как «фоновый». Часть исследований проходила в вегетационные периоды, выделяющиеся по ряду важнейших климатических и метеорологических условий. Наиболее специфичным и аномальным по многим показателям, например, продолжительной летней жары, атмосферной и почвенной засухе, оказался вегетационный период 2010 и 2011 гг. Повышенная температура воздуха в этот период способствовала увеличению температуры воды. Это сказалось на изменении некоторых гидрохимических характеристик воды в устьевой области притока Рыбинского водохранилища – повышались величины БПК₅ (в среднем с 1.8 до 4.6 мгО₂/л), взвешенных веществ (с 13.0 до 25.3 мг/дм³), ХПК (с 31.2 до 37.7 мгО/дм³) [3]. В соответствии с классификацией Росгидромета

вегетационный период 2010 г. характеризовался как «аномально жаркий», а 2011 – как «жаркий» [2,11].

Зоопланктон водной системы участка нижнего течения р. Ильдь, ее устьевой области и Волжского плеса Рыбинского водохранилища сложен достаточно разнообразным составом и включает 238 видов (с учетом внутривидовых форм – 258), из которых коловраток – 144 (60.5%), ветвистых – 65 (27.3%) и веслоногих ракообразных – 29 (12.2%) видов.

Минимальные значения таксономического богатства, систематического разнообразия и таксономической сложности фауны зоопланктона наблюдали в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (97 видов), несколько более высокие – в зоне свободного течения притока (137 видов). Относительно граничащих систем реки и водохранилища в устьевой области малых притоков, обладающей специфичным гидроэкологическим режимом и биотопической гетерогенностью, сосредоточено и поддерживается повышенное видовое богатство зоопланктона (до 156 видов во фронтальной зоне). Причём данное явление было характерно как для фоновых, так и аномальных по метеорологическим условиям периодов. Однако в аномальных метеорологических условиях изменялся видовой состав организмов. Так, в жарких 2010 и 2011 гг. зоопланктон исследованной водной системы характеризовался своеобразным видовым составом, резко отличным от вегетационного периода 2009 г. (рис. 2). Но и при этом устьевая область притока устойчиво обособляется отдельным фаунистическим кластером (*ANOSIM*: $R_{2010}=0.982$, $p=0.001$; $R_{2011}=0.854$, $p=0.002$), что позволяет рассматривать ее как рефугиум биоразнообразия сообществ планктонных беспозвоночных.

В условиях продолжительной термической аномалии жарких лет нарушается фоновая структура сходства сообществ внутри устьевой области, а их фаунистическое своеобразие стирается – происходит процесс биотической гомогенизации видового состава зоопланктона ($\Delta J_{2010}=+5.8\%$, $\Delta J_{2011}=+6.5\%$). Таким образом, по сравнению с периодом климатической нормы в условиях метеорологических аномалий

жарких лет происходит изменение видового состава зоопланктона водной системы малого притока водохранилища, нарушение фоновой структуры сходства сообществ гидроэкологических зон устьевой области, снижение их фаунистического своеобразия и усиление процесса биотической гомогенизации видового состава зоопланктона.

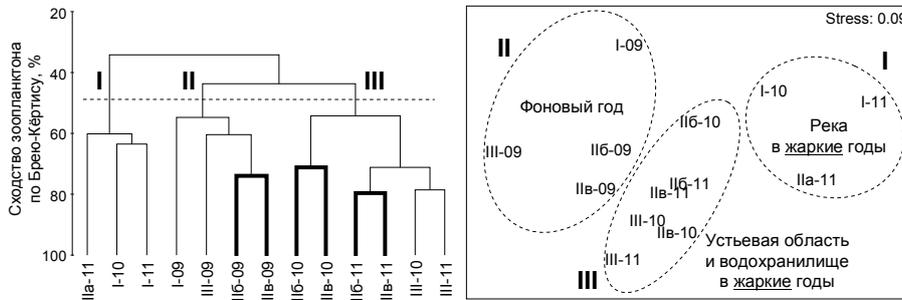


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава и *nMDS*-ординация сообществ зоопланктона гидроэкологических зон водной системы малого притока и приёмника

Минимальное число видов зоопланктона, обнаруженных в среднем за одну съёмку, устойчиво регистрировали в зоне свободного течения реки (в среднем 13.1 ± 1.2). Наибольшее удельное видовое богатство обнаруживалось, как правило, в устьевой области притока: в 2007-2010 гг. – во фронтальной зоне (в среднем от 8.7 ± 2.6 в 2007 г. до 22.6 ± 1.7 в 2010 г.), а в 2011 г. – в переходной зоне приёмника (25.4 ± 1.5). Это свидетельствует о формировании в устьевой области реки биотопов с благоприятными гидроэкологическими условиями (аккумуляция лабильного органического вещества, высокая изменчивость параметров среды и многообразие экологических ниш, термическая инерционность водной массы), выступающих в роли рефугиума биологического разнообразия планктонных животных. Основу видового богатства проб формировали коловратки. По сравнению с фоновым 2009 г. в жарких 2010-2011 гг. в устьевой области притока статистически значимо (*ANOVA*: $F_{[3;184]}=9.2$, $p<0.001$) в 1.4-1.6 раза повышалось удельное видовое богатство зоопланктона.

Наибольший уровень количественного развития сообществ планктонных животных устойчиво отмечался в устьевой области реки. Экстремумы численности (от

0.6 до 1.5 млн. экз./м³) формировались, как правило, во фронтальной зоне, иногда (весной) регистрировались в переходной зоне притока. В среднем за вегетационный период во фронтальной зоне численность зоопланктона была статистически значимо выше, чем в реке (в 70-825 раз) и в водохранилище (1.9-142 раза). При этом количество зоопланктона во фронтальной зоне было значимо больше (в 1.5-4 раза), чем в переходной зоне притока и приёмника.

Методом пошаговой регрессии на основе пермутационного теста Монте-Карло выполнена идентификация приоритетных факторов среды, определяющих видовую структуру и экологическую динамику сообществ зоопланктона устьевой области малого притока водохранилища. Показано, что структура и динамика сообществ зоопланктона устьевой области притока определяются, главным образом, уровнем гидрогеоморфологической нестабильности выделенных зон, выражаемой числом Фруда ($\lambda_A=0.16$, $F=2.24$, $p=0.002$), и температурой воды ($\lambda_A=0.15$, $F=2.01$, $p=0.001$); в меньшей степени связана с электропроводностью воды ($\lambda_A=0.11$, $F=1.61$, $p=0.020$) и уровнем сапробности ($\lambda_A=0.11$, $F=1.57$, $p=0.049$).

Таким образом, наибольшие значения удельного видового богатства и обилия зоопланктона, его продукции и своеобразия видовой структуры характерны для сообществ устьевой области притока, и преимущественно её фронтальной зоны, которую по совокупности признаков (повышенное видовое богатство и развитие краевого эффекта) мы определяем как экотон. Показатели количественного развития зоопланктона устьевой области и их сезонная динамика определяются влиянием, главным образом, зональности водной системы притока и особенностями экологического режима его устьевой области, в меньшей степени связаны с межгодовой погодно-климатической

экологическую динамику сообществ зоопланктона устьевой области малого притока водохранилища. Показано, что структура и динамика сообществ зоопланктона устьевой области притока определяются, главным образом, уровнем гидрогеоморфологической нестабильности выделенных зон, выражаемой числом Фруда ($\lambda_A=0.16$, $F=2.24$, $p=0.002$), и температурой воды ($\lambda_A=0.15$, $F=2.01$, $p=0.001$); в меньшей степени связана с электропроводностью воды ($\lambda_A=0.11$, $F=1.61$, $p=0.020$) и уровнем сапробности ($\lambda_A=0.11$, $F=1.57$, $p=0.049$).

изменчивостью. Под влиянием сильного прогрева воды в жаркие годы в устьевой области возрастают встречаемость и обилие собственных мезотрофным условиям видов, выравниваются различия видовой структуры сообществ зоопланктона устьевой области. Благодаря буферным свойствам экотона во фронтальной зоне устьевой области наблюдается ослабленная, по сравнению с переходной зоной приёмника и водохранилищем, реакция зоопланктона на термическое эвтрофирование.

Основные параметры хаотических квазиаттракторов, а именно величина асимметрии между геометрическим и хаотическим центром квазиаттрактора (rX) и его объем (vX) удовлетворительно согласуются с данными о качественном и количественном развитии локальных сообществ зоопланктона и хорошо отражают различия, обусловленные принадлежностью к районированным гидроэкологическим зонам (табл. 1). Максимальные значения величины асимметрии центров квазиаттракторов и его объем устойчиво регистрируются во фронтальной зоне устьевой области ($rX=14.0 \times 10^5$, $vX=5.2 \times 10^{61}$), которую по совокупности признаков (повышенному видовому богатству и развитию краевого эффекта) мы определяем как зону напряжения – экотон [2,3]. Минимальные значения параметров хаотических аттракторов наблюдали в зоне свободного течения притока ($rX=0.2 \times 10^5$, $vX=1.3 \times 10^{39}$) и водохранилище ($rX=1.1 \times 10^5$, $vX=1.1 \times 10^{49}$).

Относительно периода климатической нормы 2009 г. в anomalно жаркие годы – 2010-2011 гг., когда наблюдали продолжительный (>1.5 месяца) anomalный прогрев всей водной толщи до 29-33°C, глубокий дефицит растворенного кислорода (<4 мг/л), гиперцветение синезеленых водорослей и катастрофическое ухудшение качества воды [11], зоопланктон гидросистемы малого притока характеризовался необычно высоким уровнем количественного развития и сильнейшими перестройками видовой структуры. В этих условиях происходит увеличение объема квазиаттракторов сообществ, расширение их границ (табл. 2). Такая реакция хаотических квази-

аттракторов свидетельствует о неудовлетворительной адаптации сообществ зоопланктона к термическому эвтрофированию и сигнализирует об их переходе в область патологии.

Таблица 1

Значения асимметрии между центрами (rX) и объемы (vX) хаотических квазиаттракторов сообществ зоопланктона водной системы малого притока равнинного водохранилища

Параметры КА	Река	Устьевая область			Водохранилище
	I	IIa	IIб	IIв	III
rX , у.е.	15 522	267 857	1 400 658	335 507	105 185
vX , у.е.	1.3×10^{39}	1.4×10^{50}	5.2×10^{61}	2.0×10^{58}	1.1×10^{49}

Таблица 2

Значения объемов (vX , у.е.) хаотических квазиаттракторов сообществ зоопланктона устьевой области малого притока водохранилища в вегетационные периоды климатической нормы (2009 г.) и anomalной жары (2010-11 гг.)

Год	I	IIa	IIб	IIв	III
2009	2.8×10^{56}				
	4.1×10^{25}	-	7.7×10^{54}	9.4×10^{50}	8.2×10^{36}
2010	1.0×10^{58}				
	4.8×10^{21}	-	7.7×10^{54}	6.6×10^{51}	1.8×10^{43}
2011	1.1×10^{62}				
	3.3×10^{26}	1.4×10^{56}	5.3×10^{58}	3.9×10^{53}	1.6×10^{44}

Выводы. Хаотические аттракторы показательны при описании структурно-функциональной организации сообществ зоопланктона малого притока равнинного водохранилища. Параметры квазиаттракторов достигают максимальных значений в устьевой области притока, и особенно ее экотонной фронтальной зоне, зоопланктон которой отличается ярко выраженным хаотическим режимом функционирования. Параметры хаотических аттракторов сообществ обусловлены особенностями режима гидроэкологических зон и межгодовой погодноклиматической изменчивостью, обнаруживают тесную статистическую связь с элементами экологической структуры зоопланктона и приоритетными факторами среды.

В условиях погодных аномалий жарких лет увеличиваются межаттракторные расстояния, а квазиаттракторы сообществ «разбегаются» друг относительно друга в многомерном фазовом пространстве, что может свидетельствовать об экологической дифференциации сообществ по-разному реагирующих на аномальные условия. В жаркие годы параметры квазиаттракторов демонстрируют проявление буферных свойств экотона в зонах контакта вод, а при продолжительном термическом эвтрофировании – указывают на нарушения в системе гомеостаза и срыв адаптации зоопланктоценозов экотонной устьевой области притоков водохранилища.

Благодарности. Авторы выражают

сердечную признательность коллективу кафедры биофизики и нейрокибернетики Сургутского государственного университета, и особенно – проф. В.М. Еськову, проф. М.А. Филатову, доц. В.В. Козловой – за предложение исследования биофизических аспектов функционирования водных сообществ и многолетнее плодотворное сотрудничество в этом направлении. Выражаем также искреннюю благодарность научным сотрудникам Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН – проф. А.В. Крылову, н.с. А.И. Цветкову, м.н.с. М.И. Малину за многолетнюю всестороннюю помощь в проведении исследований и ценное обсуждение работы.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-34-50136) и Министерства образования и науки Самарской области (Губернские гранты (субсидии) в области науки – Областной конкурс «Молодой ученый – 2016»)

Литература

References

1. Бетелин В. Б., Еськов В. М., Галкин В. А., Гавриленко Т.В. Стохастическая неустойчивость в динамике поведения сложных гомеостатических систем // Доклады академии наук. 2017. Т. 472, № 6. С. 642–644.
 2. Болотов С.Э., Крылов А.В., Цветков А.И., Соколова Е.А., Поддубный С.А. Водные массы и зоопланктон зоны подпора притока Рыбинского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2012. № 2. С. 134–141.
 3. Болотов С.Э., Мухортова О.В., Козлова В.В., Еськов В.М., Крылов А.В. Многомерная хаотическая динамика зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища и ее изменения в аномально жаркие годы // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т.17, №4(4). С. 739–744.
 4. Еськов В.М., Хадартцев А.А., Филатова О.Е., Филатов М.А. Живые системы (complexity) с позиций теории хаоса – самоорганизации // Вестник новых медицинских технологий. 2015. Т. 22, № 3. С. 25–32.
 5. Еськов В.М., Филатова О.Е., Хадартцев
- Betelin VB, Es'kov VM, Galkin VA, Gavrilenko TV. Stokhasticheskaya neustoychivost' v dinamike povedeniya slozhnykh gomeostaticeskikh sistem [Stochastic instability in the dynamics of behavior of complex homeostatic systems]. Doklady akademii nauk. 2017;472(6):642-4. Russian.
- Bolotov SE, Krylov AV, Tsvetkov AI, Sokolova EA, Poddubnyy SA. Vodnye massy i zooplankton zony podpora pritoka Rybinskogo vodokhranilishcha [Water masses and zooplankton of the zone of the influx of the Rybinsk Reservoir]. Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. 2012;2:134-41. Russian.
- Bolotov SE, Mukhortova OV, Kozlova VV, Es'kov VM, Krylov AV. Mnogomernaya khaoticheskaya dinamika zooplanktona ust'evoy oblasti pritoka ravninnogo vodokhranilishcha i ee izmeneniya v anomal'no zharkie gody [Multidimensional chaotic dynamics of zooplankton in the estuary region of the influx of the plain reservoir and its changes in abnormally hot years]. Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN. 2015;17(4(4)):739-44. Russian.
- Es'kov VM, Khadartsev AA, Filatova OE, Filatov MA. Zhivye sistemy (complexity) s pozitsiy teorii khaosa – samoorganizatsii [Living systems (complexity) from the point of chaos and self-organization theory]. Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologiy. 2015;22(3):25-32. Russian.
- Es'kov VM, Filatova OE, Khadartseva KA,

- ва К.А., Еськов В.В. Универсальность понятия «гомеостаз» // Клиническая медицина и фармакология. 2015. № 4 (4). С. 29–33.
6. Еськов В.М., Зинченко Ю.П., Филатова О.Е., Веракса А.Н. Биофизические проблемы в организации движений с позиций теории хаоса – самоорганизации // Вестник новых медицинских технологий. 2016. Т. 23, №2. С. 182–188.
7. Еськов В.М., Хадарцев А.А., Еськов В.В., Филатов М.А. Хаотический подход в новой интерпретации гомеостаза // Клиническая медицина и фармакология. 2016. Т. 2, № 3. С. 47–51.
8. Еськов В.М., Гудков А.Б., Баженова А.Е., Козупица Г.С. Характеристика параметров тремора у женщин с различной физической нагрузкой в условиях севера России // Экология человека. 2017. № 1. С. 38–42.
9. Еськов В.М., Еськов В.В., Гавриленко Т.В., Вохмина Ю.В. Формализация эффекта «Повторение без повторения» Н.А. Бернштейна // Биофизика. 2017. Т. 62, № 1. С. 168–176.
10. Зилов В.Г., Еськов В.М., Хадарцев А.А., Еськов В.В. Экспериментальное подтверждение эффекта «Повторение без повторения» Н.А. Бернштейна // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2017. № 1. С. 4–9.
11. Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологический журнал. 2012. № 4. С. 394–407.
12. Медвинский А.Б., Петровский С.В., Тихонова И.А., Тихонов Д.А., Ли Б.Л., Вентурино Э., Мальхё Х., Иваницкий Г.Р. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях например динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы // Успехи физических наук. 2002. Т.172. С. 31–66.
13. Русак С.Н., Козупица Г.С., Филатова О.Е., Еськов В.В., Шевченко Н.Г. Динамика ста-
- Es'kov VV. Universal'nost' ponyatiya «gomeostaz» [The universality of the concept of "homeostasis"]. *Klinicheskaya meditsina i farmakologiya*. 2015;4(4):29-33. Russian.
- Es'kov VM, Zinchenko YuP, Filatova OE, Veraksa AN. Biofizicheskie problemy v organizatsii dvizheny s pozitsiy teorii khaosa – samoorganizatsii [Biophysical problems in the organization of dvizheny from the positions of the theory of chaos – of self-organizing]. *Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologiy*. 2016;23(2):182-8. Russian.
- Es'kov VM, Khadartsev AA, Es'kov VV, Filatov MA. Khaoticheskiy podkhod v novoy interpretatsii gomeostaza [Chaotic approach in the new interpretation of homeostasis]. *Klinicheskaya meditsina i farmakologiya*. 2016;2(3):47-51. Russian.
- Es'kov VM, Gudkov AB, Bazhenova AE, Kozupitsa GS. Kharakteristika parametrov tremora u zhenshchin s razlichnoy fizicheskoy nagruzkoy v usloviyakh severa Rossii [Characteristics of tremor parameters in women with different physical activity in the conditions of the north of Russia]. *Ekologiya cheloveka*. 2017;1:38-42. Russian.
- Es'kov VM, Es'kov VV, Gavpilenko TV, Voxmina YuV. Fopmalizatsiya effekta «Povtopenie bez povtopeniya» N.A. Bepnshteyna [Fopmalizatsiya of effect “Povtopenie without povtopeniya” OF N.A. Bepnshteyna]. *Biofizika*. 2017;62(1):168-76. Russian.
- Zilov VG, Es'kov VM, Khadartsev AA, Es'kov VV. Eksperimental'noe podtverzhdienie effekta «Povtorenie bez povtoreniya» N.A. Bernshteyna [Experimental confirmation of the effect of "repetition without repetition" NA. Bernstein]. *Byulleten' eksperimental'noy biologii i meditsiny*. 2017;1:4-9. Russian.
- Lazareva VI, Mineeva NM, Zhdanova SM. Prostranstvennoe raspredelenie planktona v vodokhranilishchakh Verkhney i Sredney Volgi v gody s razlichnymi termicheskimi usloviyami [Spatial distribution of plankton in reservoirs of the Upper and Middle Volga in years with different thermal conditions]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2012;4:394-407. Russian.
- Medvinskiy AB, Petrovskiy SV, Tikhonova IA, Tikhonov DA, Li BL, Venturino E, Mal'khe Kh, Ivanitskiy GR. Formirovanie prostranstvenno-vremennykh struktur, fraktaly i khaos v kontseptual'nykh ekologicheskikh modelyakh naprimere dinamiki vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy planktona i ryby [Formation of space-time structures, fractals and chaos in conceptual ecological models, for example, dynamics of interacting populations of plankton and fish]. *Uspekhi fizicheskikh nauk*. 2002;172:31-66. Russian.
- Rusak SN, Kozupitsa GS, Filatova OE, Es'kov VV, Shevchenko NG. Dinamika statusa vegetativnoy

- туса вегетативной нервной системы у учащихся младших классов в погодных условиях г. Сургута // Вестник новых медицинских технологий. 2013. Т. 20, № 4. С. 92–95.
14. Еськов В.М., Буданов В.Г., Стёпин В.С. Новые представления о гомеостазе и эволюции // Сложность. Разум. Постнеклассика. 2016. № 3. С. 52–58.
15. Хадарцев А.А., Филатова О.Е., Джумагалиева Л.Б., Гудкова С.А. Понятие трех глобальных парадигм в науке и социумах. // Сложность. Разум. Постнеклассика. 2013. №3. С. 35–45.
16. Хадарцев А.А., Еськов В.М., Филатова О.Е., Хадарцева К.А. Пять принципов функционирования сложных систем, систем третьего типа // Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание. 2015. №1. Публикация 1-2. URL: <http://www.medtsu.tula.ru/VNMT/Bulletin/E2015-1/5123.pdf> (дата обращения: 25.03.2015). DOI: 10.12737/10410
17. Eskov V.M., Gavrilenko T.V., Kozlova V.V., Filatov M.A. Measurement of the dynamic parameters of microchaos in the behavior of living biosystems // Measurement techniques. 2012. Vol. 55, Issue 9. P. 1096–1101.
18. Scheffer M., Rinaldi S., Huisman J., Weissing F.J. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox // Hydrobiologia. 2003. Vol. 491. P. 9–18.
19. Vokhmina Y.V., Eskov V.M., Gavrilenko T.V., Filatova O.E. Medical and biological measurements: measuring order parameters based on neural network technologies // Measurement Techniques. 2015. Т. 58, № 4. С. 65–68.
- nervnoy sistemy u uchashchikhsya mladshikh klassov v pogodnykh usloviyakh g. Surguta [Dynamics of status vegetative nervous system in the children in primary school in weather conditions in the surgut]. Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologiy. 2013;20(4):92-5. Russian.
- Es'kov VM, Budanov VG, Stepin VS. Novye predstavleniya o gomeostaze i evolyutsii [New concepts of homeostasis and evolution]. Slozhnost'. Razum. Postneklassika. 2016;3:52-8. Russian.
- Khadartsev AA, Filatova OE, Dzhumagalieva LB, Gudkova SA. Ponyatie trekh global'nykh paradigim v nauke i sotsiumakh. Slozhnost'. Razum. Postneklassika. 2013;3:35-45. Russian.
- Khadartsev AA, Es'kov VM, Filatova OE., Khadartseva KA. Pyat' printsipov funktsionirovaniya slozhnykh sistem, sistem tret'ego tipa [The five principles of the functioning of complex systems, systems of the third type]. Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologiy. Elektronnoe izdanie [internet]. 2015[cited 2015 Mar 25];1[about 6 r.]. Russian. Available from: <http://www.medtsu.tula.ru/VNMT/Bulletin/E2015-1/5123.pdf>. DOI: 10.12737/10410
- Eskov VM, Gavrilenko TV, Kozlova VV, Filatov MA. Measurement of the dynamic parameters of microchaos in the behavior of living biosystems. Measurement techniques. 2012;55(9):1096-101.
- Scheffer M, Rinaldi S, Huisman J, Weissing FJ. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. Hydrobiologia. 2003;491:9-18.
- Vokhmina YV, Eskov VM, Gavrilenko TV, Filatova OE. Medical and biological measurements: measuring order parameters based on neural network technologies. Measurement Techniques. 2015;58(4):65-8.