

I. БИОМЕДИЦИНСКИЕ НАУКИ И СИНЕРГЕТИКА

DOI: 10.12737/article_594cefc5c93345.38675227

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

БОЛОТОВ С.Э.¹, МУХОРТОВА О.В.^{2,3}, КОЗУПИЦА Г.С.⁴

¹БУ ВО Ханты-Мансийского автономного округа – Югры «Сургутский государственный университет», ул. Ленина, 1, Сургут, 628400, Россия

²ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузский район, Ярославская область, 152742, Россия

³ФГБУН Институт экологии Волжского бассейна РАН, ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003, Россия

⁴Самарский государственный университет путей сообщения, ул. Свободы, 2 В, г. Самара Россия, 443099

Приведена гидробиологическая характеристика экотонных сообществ зоопланктона устьевой области малого притока равнинного водохранилища. С позиции теории хаоса–самоорганизации обсуждается синэкологическая динамика, нарушение гомеостаза, активация буферной системы экотона и срыв адаптации контурных сообществ зоопланктона маргинальных структур переходных зон системы «речные–водохранилищные воды» притока Рыбинского водохранилища в условиях изменений средовых факторов.

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

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

BOLOTOV S.E.¹, MUKHORTOVA O.V.^{2,3}, KOZUPITSA G.S.⁴

¹ Surgut State University, Lenin pr., 1, Surgut, 628400, Russia

² Institute for Biology of Inland Waters RAS

³ Institute of Ecology of Volga Basin RAS

⁴ Samara state transport University

Is shown hydrobiological characteristics of ecotone zooplankton outfall of a tributary of a flatland water reservoir. From a position of the theory of chaos – self-organization discussed synecological dynamics, disturbance of homeostasis, activation buffer ecotone system and the failure to adapt the contour of the zooplankton community structure of marginal transition zones "river- reservoirs waters" of the system of tributary of the Rybinsk Reservoir in conditions of environmental factors change.

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

Введение. Среди всего многообразия переходных участков особого внимания заслуживают экотоны в водных экосистемах, исследование которых считается одним из перспективных направлений современной экологии и гидробиологии. В качестве удобной модели изучения особенностей структуры, экологической динамики и самоорганиза-

ции контурных сообществ гидробионтов пограничных (переходных, маргинальных) участков между двумя водными экосистемами может выступать устьевая область притока равнинного водохранилища, где происходит смешение разнотипных вод притока и приемника. Однако результаты изучения гидробиологического режима таких маргиналь-

ных систем нельзя признать исчерпывающими.

Особенно это касается процессов синергизма и самоорганизации сообществ гидробионтов. Результаты натуральных экспериментов [5, 8-11, 22] и данные математического моделирования [4, 8-11, 16-17] однозначно свидетельствуют, что гидробиоценозы внутренних вод, в том числе сообщества зоопланктона экотонов малых и средних рек бассейнов крупных равнинных водохранилищ Волги [5-6] относятся к сложным биологическим динамическим системам с выраженной хаотической организацией, проявляющейся в непредсказуемой вариабельности жизненных показателей биоценозов и прогностической неустойчивости их экологической динамики. Биофизическое моделирование реальных сообществ зоопланктона притоков равнинных водохранилищ может выступать эффективным вспомогательным инструментом диагностики экологических последствий влияния природных (погодноклиматическая изменчивость) и антропогенных (гидроэкологическая зональность речной системы, обусловленная выклиниванием подпора и его уровенным режимом) факторов, а также позволяет комплексно охарактеризовать поведение вектора состояния зоопланктоценозов, идентифицировать нарушения гомеостаза и прогнозировать развитие патогенетических состояний, вызванных срывами в системе адаптации сообществ в изменяющихся условиях среды.

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. Зоопланктон собирали на медиа-

ли: 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.

Сходство экологической структуры и характеристику адаптивной реакции экотонных сообществ устьевой области относительно граничащих водных систем давали на основе матриц межаттракторных расстояний, рассчитанных с использованием экологических показателей развития зоопланктона, которые образовывали компартменты диагностических признаков в пределах одной фазовой координаты x_{ic} – из набора всех координат m -мерного фазового пространства [1-4, 9]. Иначе, каждая проба, характеризующая зоопланктонное сообщество, имеет свои компоненты вектора состояния и задается точкой в m -мерном фазовом пространстве состояний,

а группа проб образует некоторый квазиаттрактор (облако состояний) зоопланктоценоза с геометрическим (статистическими математическими ожиданиями) и хаотическим центром. Полученные расстояния между геометрическими или хаотическими центрами k -го и f -го квазиаттрактора количественно представляют степень близости (или, наоборот, удаленности) этих сравниваемых квазиаттракторов в фазовом пространстве и являются интегративной мерой оценки изменения состояния сообществ зоопланктона в отклоняющихся от референсных значений гидроэкологических или погоднo-климатических условиях среды.

Все расчеты выполнены с использованием пакетов статистических программ Statistica v. 6.0, Darwin, Canoco v. 4.5, а также авторских запатентованных компьютерных программ «Identity» (кафедра биофизики и нейрокибернетики СурГУ, проф. В.М. Еськов) и «Программы идентификации параметров хаотических квазиаттракторов сообществ пресноводного зоопланктона» (лаборатория экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН, Болотов С.Э.), реализующих идентификацию параметров аттрактора поведения вектора состояния зоопланктоценоза в m -мерном фазовом пространстве, и предназначенных для исследования экологических систем с хаотической организацией.

Результаты и их обсуждение.

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.

Наибольшая биомасса зоопланктона также чаще наблюдалась во фронтальной зоне устьевой области, реже – в переходной зоне приёмника, единожды – в переходной зоне притока с максимальными средними

значениями 4.5–9.3 г/м³. Это превышало биомассу зоопланктона в зоне свободного течения реки в 155–1150 раз, и водохранилища – в 1.1–137 раз. В целом, биомасса сообщества во фронтальной зоне была выше, чем в переходной зоне притока (в 7.6–440 раз) и приёмника (1.5–5 раз).

Ключевыми факторами, определяющими различия основных показателей количественного развития зоопланктона исследованной водной системы, выступают гидроэкологическая специфика районированных зон (ANOVA: N – $F_{(3;176)} = 49.1$, $p < 0.0001$; B – $F_{(3;176)} = 40.4$, $p < 0.0001$; S – $F_{(3;176)} = 13.9$, $p < 0.0001$; P – $F_{(3;176)} = 28.9$, $p < 0.0001$) и межгодовая погоднo-климатическая изменчивость (ANOVA: N – $F_{(2;176)} = 4.14$, $p = 0.018$; S – $F_{(3;176)} = 5.5$, $p = 0.005$; P – $F_{(3;176)} = 7.7$, $p = 0.005$).

Анализ видовой структуры сообществ зоопланктона, выполненный методом многомерного неметрического шкалирования на основе биомассы, показывает, что зоопланктоценозы гидроэкологических зон устьевой области значимо различаются как между собой, так и в сравнении с граничащими системами реки и водохранилища. Однако под влиянием сильного прогрева воды в жаркие годы стираются биоценотические различия зоопланктона устьевой области, а именно между фронтальной и переходной зоной приёмника. При этом зоопланктон жаркого 2011 г. характеризовался своеобразной видовой структурой, значимо отличной от предшествующих лет.

На основе показателя индикаторной значимости *IndVal*, учитывающего встречаемость и ценотическую роль вида, нами выполнена статистическая оценка экологической приуроченности видов планктонных беспозвоночных к районированным зонам. Так, к видам характерным для переходной зоны притока относятся коловратки *Lecane luna* ($IndVal = 74.7$, $p < 0.05$), *Testudinella patina* (64.2), *Vdelloida* (62.2) и ветвистоусый рачок *Pleuroxus truncatus* (40). Среди видов, тяготеющих к фронтальной зоне устьевой области, выделяются коловратки *Polyarthra euryptera* ($IndVal = 68.5$, $p < 0.05$), *Brachionus diversicornis* (61.9), ракообразные *Leptodora kindtii* (55.8), *Acanthocyclops americanus* (50.4) и *Diaphanosoma orghidani* (46.8). К видам зо-

опланктона, свойственным переходной зоне приёмника, относятся *Daphnia galeata* ($IndVal = 55.4$, $p < 0.05$), *Bosmina coregoni* (47.1), *Trichocerca (D.) tenuior* (45.4), *Daphnia cucullata* (43.9).

Для зоопланктона устьевой области притока в фоновый по погодноклиматическим условиям период были свойственны *Synchaeta pectinata* ($IndVal = 52.0$, $p < 0.05$), *Conochilus unicornis* (50.9), *Bosmina longispina* (48.2), *Polyarthra vulgaris* (47.1), *Alona affinis* (40.9). К видам, характерным для жарких лет, относятся преимущественно теплолюбивые формы – индикаторы мезо- и эвтрофных вод, а именно: *Chydorus sphaericus* ($IndVal = 68.8$, $p < 0.05$), *Bdelloida* (65.8), *Polyarthra luminosa* (61.1), *P. longiremis* (58.3), *Brachionus diversicornis* (58.3), *Thermocyclops crassus* (57.8), *Ceriodaphnia pulchella* (56.0) и *Brachionus angularis* (49.1).

В устьевой области притока экстремально высокий прогрев воды во второй половине лета аномально жаркого 2010 г. оказывал наиболее сильное влияние на зоопланктон переходной зоны приёмника, где отмечалось увеличение его видового разнообразия и выравненности, повышение обилия коловраток, увеличение встречаемости и обилия мезо- и эвтрофных видов, а плотность и биомасса сообществ возрастала в 2–3 раза, продукция зоопланктона – в 4–5 раз.

Аналогичные структурные изменения наблюдались во фронтальной зоне устьевой области, однако интегральные количественные характеристики сообщества – плотность, биомасса и продукция – по сравнению с фоновым годом практически не изменялись [5]. Это может свидетельствовать о сильной “забуференности” фронтальной зоны, в результате чего здесь, по сравнению с водохранилищем и переходной зоной приёмника, регистрировалась ослабленная реакция зоопланктона на термическое эвтрофирование.

Оценка влияния экологических параметров среды, определяющих развитие зоо-

планктона устьевой области притока, выполненная средствами канонического анализа соответствий (ССА), свидетельствует об отсутствии выраженного монолимитирования сообществ зоопланктона устьевой области и многофакторном воздействии, обуславливающем его видовую структуру и экологическую динамику.

В пределах устьевой области наибольшей изменчивостью структуры сообществ отличается переходная зона притока, которая весной и в первой половине лета близка по обилию, составу и видовой структуре зоопланктона к устьевой области, а во второй половине лета и осенью – к проточному участку реки (рис. 1). Существенно меньшей вариабельностью, по сравнению с переходной зоной притока, отличается зоопланктон фронтальной и, особенно, переходной зоны приёмника.

Экологическая структура и динамика зоопланктона переходной зоны притока устьевой области преимущественно связана с параметром гидрогеоморфологической неустойчивости Фруда, прозрачностью воды и биопродуктивностью, а фронтальной зоны – с повышенной температурой воды и высоким содержанием лабильного органического вещества. Основными факторами, описывающими видовую структуру зоопланктона переходной зоны приёмника, выступают содержание растворённого кислорода и величина БПК₅.

Существенно, что интегративный параметр хаотического квазиаттрактора зоопланктоценоза фронтальной зоны, а именно его суммарный объем, в аномально жарком 2010 году по сравнению фоновым 2009 годом практически не изменяется ($vX = 7.7 \times 1054$ у.е.). Это может свидетельствовать об активизации буферной системы экотона фронтальной зоны в ответ на аномальный прогрев воды.

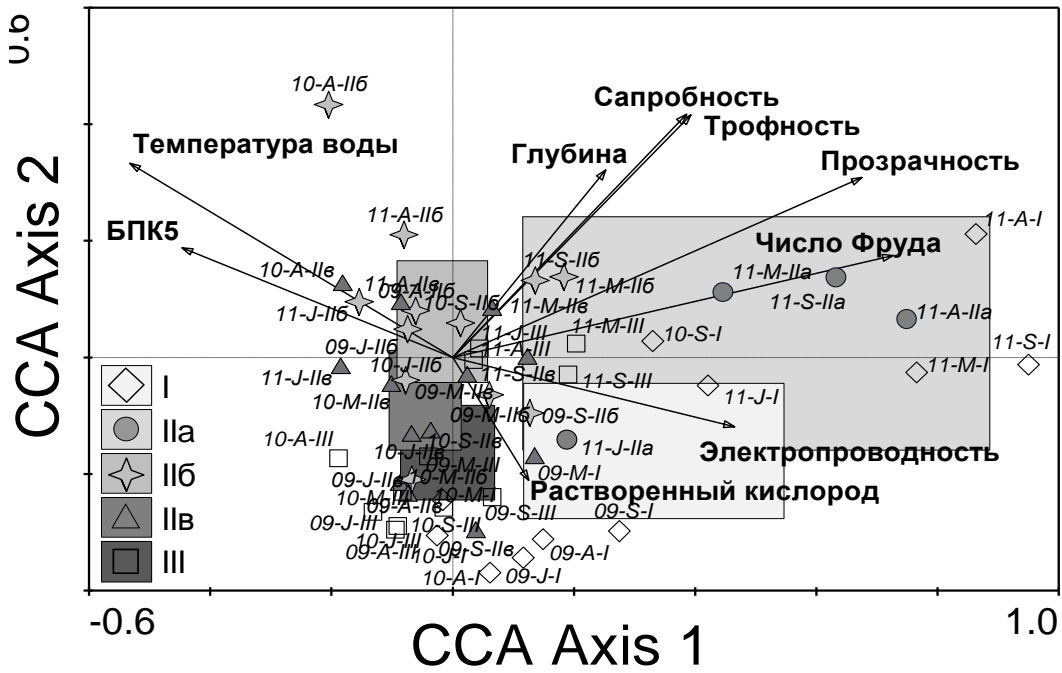


Рис.1. Ординация сообществ зоопланктона гидроэкологических зон в пространстве основных факторов среды. Прямоугольниками выделены области 95%-го доверительного интервала для каждой гидроэкологической зоны изученной водной системы.

Анализ фазовых портретов сезонной динамики зоопланктона свидетельствует о более выраженной хаотической динамике экотонного сообщества фронтальной зоны, отличающегося максимальной площадью хаотического квазиаттрактора (рис. 2). Меньший

уровень хаотичности наблюдается в сообществе переходной зоны приемника и водохранилища, а минимальный – в зоопланктоценозе проточного участка реки, жестко стабилизированном высокой скоростью течения.

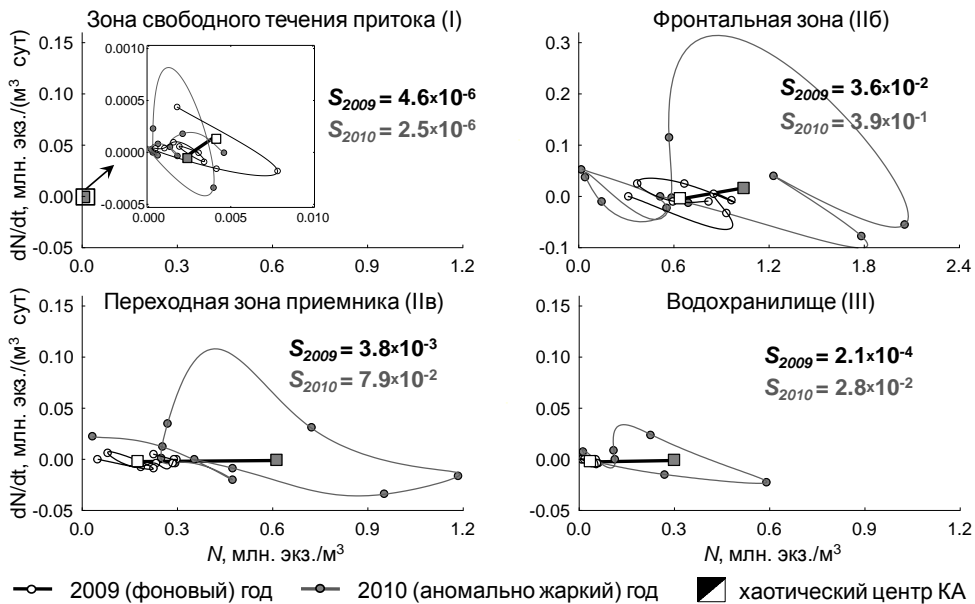


Рис.2. Фазовые портреты сезонной динамики обилия зоопланктона гидроэкологических зон в фоновом и anomalно жарком годах

Относительно фонового периода в anomalно жаркий год повышается вариабельность поведения вектора состояния сообществ, увеличивается площадь их хаотических аттракторов. Наиболее значительные

экологические модификации сообществ зоопланктона, выражаемые отклонением хаотических центров аттракторов для фонового и жаркого года регистрируются в устьевой области притока (0.402 и 0.436 у.е для фронтальной зоны).

тальной и переходной зоны приемника соответственно).

Идентификация межаттракторных расстояний геометрических центров квазиаттракторов, характеризующих различия статистических параметров развития сообществ, свидетельствует о существенных отличиях в показателях количественного развития зоопланктона устьевой области притока по сравнению с граничными водными системами реки и водохранилища, что удовлетворительно согласуется с данными многомерной статистики (рис. 3). Однако оценка межаттракторных расстояний хаотических центров аттракторов демонстрирует выраженную экологическую специфичность зоопланктона устьевой области, и особенно ее экотонной фронтальной зоны, обособляющейся отдельным кластером и отличающейся более выраженной

ной хаотической динамикой.

По сравнению с фоновым периодом в жаркие годы 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 (рис. 4). При этом наиболее сильно от референсных состояний удаляются аттракторы сообществ фронтальной зоны. Таким образом, несмотря на ослабленную реакцию зоопланктона на аномальный прогрев воды в жаркие годы, исследование его хаотической динамики позволяет выявить нарушения в системе гомеостаза сообществ гидробионтов фронтальной зоны в изменяющихся условиях среды.

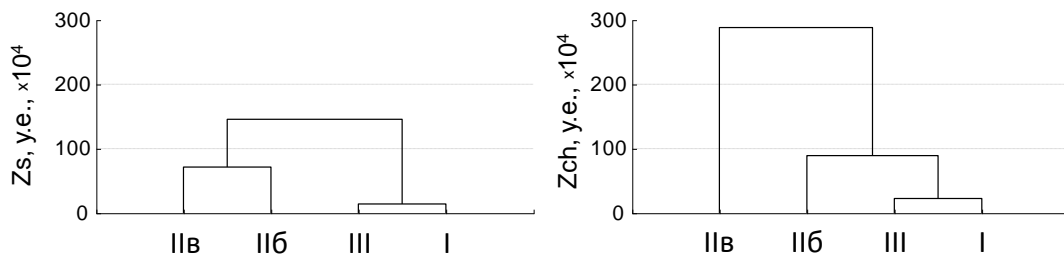


Рис.3. Межаттракторные расстояния, рассчитанные между стохастическими (Z_s) и хаотическими (Z_{ch}) центрами квазиаттракторов сообществ зоопланктона водной системы притока водохранилища

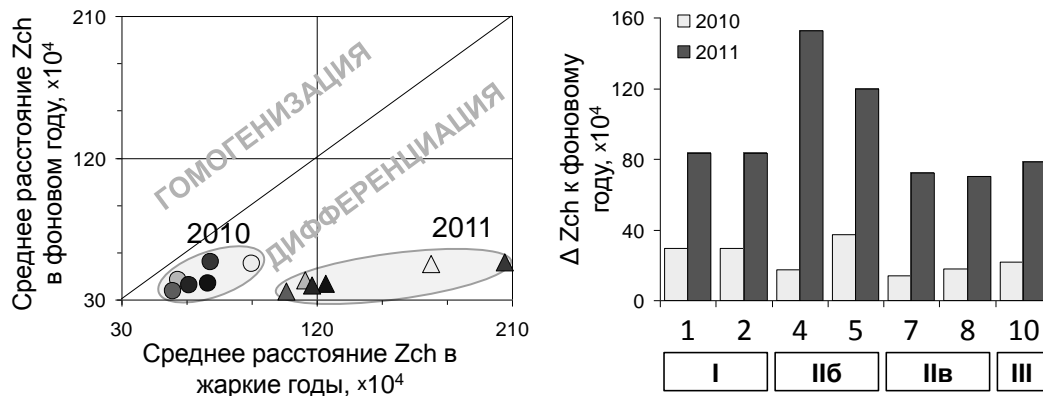


Рис.4. Изменение межаттракторных расстояний хаотических квазиаттракторов сообществ зоопланктона изученных станций и гидроэкологических зон в жаркие годы относительно фонового периода

Параметры аттракторов сообществ обусловлены особенностями режима гидроэкологических зон ($rX - F_{[3;9]} = 119.1, p < 0.001$; $vX - F_{[3;9]} = 402.1, p < 0.001$) и межгодовой погодноклиматической изменчивостью ($rX - F_{[2;9]} = 10.4, p < 0.01$; $vX - F_{[2;9]} = 8.7, p < 0.01$), обнаруживают тесную статистическую связь

с элементами экологической структуры зоопланктона и приоритетными факторами среды, а именно таксономическим разнообразием и вариабельностью таксономической структуры, биоценотической структурой, числом Фруда, температурой воды, содержанием растворенного кислорода и легкоокис-

ляемой органики (БПК₅).

Заключение. По сравнению с сообществами граничащих водных объектов – рекой и водохранилищем – зоопланктон устьевых областей малых притоков водохранилища характеризуется выраженным фаунистическим своеобразием и специфической биоценотической структурой, наибольшим видовым богатством, удельным числом видов, численностью, биомассой и продукцией, что определяет устья рек-притоков водохранилища как экотопы. В пределах устьевой области притоков наиболее высокими количественными характеристиками и специфическими структурно-функциональными показателями развития зоопланктона отличается фронтальная зона. Погодные термические аномалии приводят к нарушению фоновой структуры сходства видового состава зоопланктона гидроэкологических зон устьевой области, снижению их фаунистического и биоценотического своеобразия.

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

1. Баженова А.Е., Шерстюк Е.С., Мирюгин А.А., Потетюрина Е.С. Метод многомерных фазовых пространств в оценке хаотической динамики тремора в условиях статических нагрузок // Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание. – 2016. – Т. 10, – № 1, – С. 43-47.
2. Башкатова Ю.В., Карпин В.А., Пахомов А.А., Умаров Б.К. Хаотическая оценка динамики тремора в условиях физической нагрузки // Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание. 2015. Т. 9. № 3. С. 5.
3. Башкатова Ю.В., Карпин В.А., Тен Р.Б., Шакирова Л.С. Матрицы парных сравнений выборки в оценке влияния дозированных физических нагрузок на организм // Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание. 2016. Т. 10. № 1. С. 201-205.
4. Бетелин В.Б., Еськов В.М., Галкин В.А., Гавриленко Т.В. Стохастическая неустойчивость в динамике поведения сложных гомеостатических систем // Доклады Академии Наук. Математическая физика. 2017. Т. 472, № 6. С. 1–3.
5. 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.
6. 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.
7. Ермохин М.В. Проблемы и перспективы исследования краевых структур биоценозов рек и водоемов речных долин // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Н. Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 101–129.
8. Еськов В.М., Баженова А.Е., Буров И.В., Джалилов М.А. Соотношение между теоремой Бернулли и параметрами квазиаттракторов биосистем // Вестник новых медицинских технологий. – 2011. – Т. 18, № 3. – С. 332. Еськов В.М., Зинченко Ю.П., Хадарцев А.А., Филатова О.Е. Основы физического (биофизического) понимания жизни // Сложность. Разум.

- Постнеклассика. 2016. № 2. С. 58–65.
9. Еськов В.М., Хадарцев 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.
 10. 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.
 11. 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.
 12. Benincà E., Huisman J., Heerkloss R., Jöhnk K.D., Branco P., Van Nes E.H., Scheffer M., Ellner S.P. Chaos in a long-term experiment with a plankton community // Nature. 2006. Vol. 451. pp. 822-825.
 13. Clements F.E. Nature and structure of the climax // J. Ecol. 1936. Vol. 25. P. 253–284.
 14. Clements F.E. Plant succession: analysis of the development of vegetation. Washington: Publ. Carnegie Inst., 1916. 512 p.
 15. Clements F.E. Research methods in ecology. Lincoln, Nebraska: University Publishing Company, 1905. 199 p.
 16. Eskov V.M., Eskov V.V., Gavrilenko T.V., Vochmina J.V. Biosystem kinematics as evolution: stationary modes and movement speed of complex systems: complexity // Moscow University Physics Bulletin. 2015. Vol. 70. № 2. pp. 140-152.
 17. Eskov V.M., Eskov V.V., Vochmina J.V., Gavrilenko T.V. The evolution of the chaotic dynamics of collective modes as a method for the behavioral description of living systems // Moscow University Physics Bulletin. 2016. Т. 71, № 2. С. 143–154.
 18. Gao M., Shi H., Li Z. Chaos in a seasonally and periodically forced phytoplankton–zooplankton system // Nonlinear Analysis: Real World Applications. 2009. Vol. 10, Issue 3. pp. 1643–1650.
 19. Livingston B.E. The distribution of the upland societies of Kent Country, Michigan // Bot. Gas. 1903. V. 35. P. 36–55.
 20. Mandal S, Ray S., Roy S., Jørgensen S.E. Order to chaos and vice versa in an aquatic ecosystem // Ecological Modelling. 2006. Vol. 197. pp. 498-504.
 21. Popova E., Fasham M.J.R., Osipov A., Ryabchenko V. Chaotic behaviour of an ocean ecosystem model under seasonal external forcing // Journal of Plankton Research. 1997. Vol.19, №10. pp. 1495 – 1515.
 22. Scheffer M., Rinaldi S., Huisman J., Weissing F.J. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox // Hydrobiologia. 2003. Vol. 491. pp. 9–18.