

## МНОГОМЕРНАЯ ХАОТИЧЕСКАЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ПРИТОКА РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ В АНОМАЛЬНО ЖАРКИЕ ГОДЫ

© 2015 С.Э. Болотов<sup>1</sup>, О.В. Мухортова<sup>2</sup>, В.В. Козлова<sup>3</sup>, В.М. Еськов<sup>3</sup>, А.В. Крылов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославская область

<sup>2</sup> Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

<sup>3</sup> Сургутский государственный университет ХМАО-Югры, г. Сургут

Статья поступила в редакцию 26.03.2015

Проанализирована многомерная хаотическая динамика зоопланктона устьевой области малого притока равнинного водохранилища в условиях аномально жарких лет. Показано, что в устьевой области притока, по сравнению со смежными участками реки и водохранилища, происходит значительное увеличение параметров хаотических аттракторов сообществ. Под влиянием погодных термических аномалий жарких лет нарушается видовая структура зоопланктона гидроэкологических зон устьевой области, снижается их биоценологическая специфика и активизируется буферная система экотона, которая определяет ослабленную реакцию зоопланктона фронтальной зоны устьевой области притока на аномально высокие температуры воды. В условиях термического эвтрофирования параметры хаотических аттракторов сообществ сигнализируют о серьезных функциональных нарушениях в зоопланктоне и переходе его в состояние патологии.

*Ключевые слова:* зоопланктон, река, водохранилище, устьевая область, температура воды, аномальные климатические условия, хаос, квазиаттрактор.

### ВВЕДЕНИЕ

В последние годы в отечественной и зарубежной литературе возникло и активно развивается представление о планктонных сообществах как о сложных хаотически организованных биологических динамических системах [3, 7, 9, 10, 12]. Результаты экспериментального изучения и математического моделирования однозначно свидетельствуют о выраженной хаотической динамике сообществ пресноводного зоопланктона, проявляющейся в непредсказуемой вариабельности его жизненных показателей [3, 6, 11].

Исследование хаотической динамики сообществ малых и средних притоков равнинных водохранилищ может выступать эффективным вспомогательным инструментом диагностики экологических последствий влияния природных (погодно-климатическая изменчивость) и антропогенных (гидроэкологическая зональность речной системы, обусловленная выклиниванием подпора и его уровенным режимом) факторов. Системный анализ и синтез экологической ди-

*Болотов Сергей Эдуардович, младший научный сотрудник.  
E-mail: alhimikhmi@yandex.ru*

*Мухортова Оксана Владимировна, кандидат биологических наук, научный сотрудник. E-mail: muhortova-o@mail.ru*

*Козлова Виктория Викторовна, доктор биологических наук, доцент. E-mail: kvv@bf.surgu.ru*

*Еськов Валерий Матвеевич, доктор биологических наук, доктор физико-математических наук, профессор.  
E-mail: kafedra\_bin@mail.ru*

*Крылов Александр Витальевич, доктор биологических наук, профессор. E-mail: krylovamik@gmail.com*

намики зоопланктона устьевой области притока на основе методов многомерной статистики и теории хаоса и самоорганизации позволяет комплексно охарактеризовать поведение вектора состояния зоопланктоценозов и прогнозировать развитие патогенетических состояний, связанных с нарушениями в системе гомеостаза сообществ в изменяющихся условиях среды, в том числе климатических аномалий жарких лет.

Цель работы – анализ многомерной хаотической динамики зоопланктона устьевой области малого притока равнинного Рыбинского водохранилища и оценка реакции хаотической системы сообществ в условиях погодно-климатических аномалий жарких лет.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы положены материалы зоопланктонных съемок, выполненных с мая по октябрь 2009–2011 гг. в зоне свободного течения реки Ильдь (I), гидроэкологических зонах ее устьевой области (IIa – переходная притока, IIб – фронтальная, IIв – переходная приемника) и глубоководном участке приемника – Волжском плесе Рыбинского водохранилища (III). 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.

Расчеты ансамбля 23-х экологически значимых параметров развития сообществ зоопланктона выполнены с применением компьютерной программы «FW-Zooplankton», разработанной одним из авторов в Лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН.

В рамках системного анализа и синтеза при исследовании сообществ зоопланктона малого притока водохранилища нами использованы подходы на основе теории хаоса-самоорганизации. Вариабельность жизненных параметров зоопланктона устьевой области притока может быть описана хаотическим квазиаттрактором – областью многомерного фазового пространства, в границах которой по каждой из 23 координат, соответствующих конкретным исследованным синэкологическим параметрам, задается облако состояний сообщества.

Расчеты параметров хаотических квазиаттракторов поведения вектора состояния зоопланктоценозов выполнены с использованием авторского запатентованного компьютерного модуля «Программа идентификации параметров хаотических квазиаттракторов сообществ пресноводного зоопланктона» [2], реализующей идентификацию параметров аттрактора поведения вектора состояния биосистем в  $m$ -мерном фазовом пространстве, предназначенной для исследования систем с хаотической организацией. Производили расчет координат граней, соответствующих конкретным синэкологическим параметрам сообществ, их длины ( $D$ ) и объема 23-х мерного параллелепипеда ( $vX$ ), ограничивающего квазиаттрактор, внутри которого двигался (варьировал) вектор состояния зоопланктоценоза, а также показателя асимметрии между стохастическим и хаотическим центром квазиаттрактора ( $rX$ ) [8].

Матрицы межаттракторных расстояний рассчитывали на основании экологических показателей развития зоопланктона, которые образовывали компартменты диагностических признаков в пределах одной фазовой координаты  $x_{ic}$  – из набора всех координат  $m$ -мерного фазового пространства. 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.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

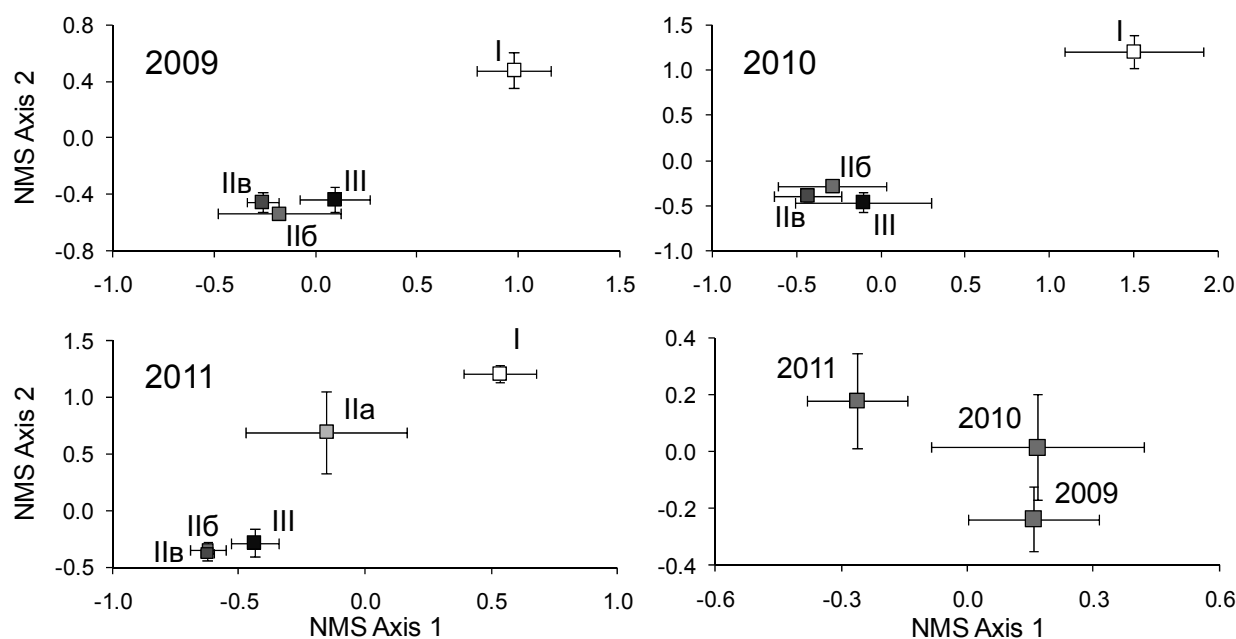
Зоопланктон исследованной акватории сложен весьма разнообразным составом, включающим в себя >250 видов и внутривидовых форм. Минимальное количество видов отмечается в водохранилище (97 видов) и проточном участке реки (137). Наибольшее видовое богатство зоопланктона неизменно формируется в устьевой области реки: в 2009 и 2010 гг. во фронтальной (соответственно 90 и 125 видов), а в 2011 г. – переходной зоне приемника (100 видов). Максимальная численность и биомасса планктонных животных в целом за вегетационный период и в каждую дату наблюдений устойчиво отмечается в устьевой области реки. Экстремумы обилия (0.6–1.5 млн.экз/м<sup>3</sup> – по численности, и 4.5–9.3 г/м<sup>3</sup> – по биомассе) формируются, как правило, во фронтальной зоне, иногда регистрируются в переходной зоне притока или приемника. При этом обилие зоопланктона устьевой области притока в жарком 2011 году в 1.5-2 раза превышает фоновый 2009 и аномально жаркий 2010 год. Основными факторами, определяющими эти различия, выступают гидроэкологическая специфика районированных зон ( $ANOVA: N - F_{(5;176)} = 49.05, p < 0.001$ ;  $B - F_{(5;176)} = 40.37, p < 0.001$ ) и межгодовая погоднo-климатическая изменчивость ( $ANOVA: N - F_{(2;176)} = 4.14, p = 0.018$ ).

Оценка межгрупповых различий, выполненная в рамках апостериорного (post-hoc) LSD-теста множественных сравнений средних на основе критерия Снедекора-Фишера, показывает, что зоопланктон устьевой области притока статистически значимо отличается от граничных систем реки и водохранилища более высокими величинами удельного видового богатства, численности, биомассы и продукции. Значимые отличия проявляются также внутри устьевой области – между сообществами фронтальной и переходной зоны приемника. Однако в условиях сильного прогрева воды в аномально жарком 2010 году эти различия выравниваются и оказываются статистически не значимыми.

Результаты многомерного неметрического шкалирования сообществ по видовой структуре показывают, что зоопланктоценозы выделенных зон устьевой области значимо различаются как между собой, так и в сравнении с граничными водными системами реки и водохранилища (рис. 1).

В результате сильного прогрева воды в жаркие годы стираются биоценотические различия зоопланктона внутри устьевой области притока, а именно между фронтальной и переходной зоной приемника. При этом зоопланктон 2011 года характеризуется своеобразной видовой структурой, значимо отличной от предшествующих лет.

Основные параметры квазиаттракторов, а именно величина асимметрии между геометри-



**Рис. 1.** Многомерное неметрическое шкалирование сообществ зоопланктона гидросистемы малого притока равнинного водохранилища по видовой структуре

ческим 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. 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 [1,4]. 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 аномально жаркие годы – 2010-2011 гг., когда наблюдали продолжительный (> 1.5 месяца) аномальный прогрев всей водной толщи до 29-33°C, глубокий дефицит растворенного кислорода (< 4 мг/л), гиперцветение синезеленых водорос-

лей и катастрофическое ухудшение качества воды [5], 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. 1). Такая реакция хаотических квазиаттракторов свидетельствует о неудовлетворительной адаптации сообществ зоопланктона к термическому эвтрофированию и сигнализирует об их переходе в область патологии.

Интересно, 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 ( $vX = 7.7 \times 10^{54}$  у.е.). Это может свидетельствовать об активизации буферной системы экотона фронтальной зоны в ответ на аномальный прогрев воды.

Анализ фазовых портретов сезонной динамики зоопланктона свидетельствует о более выраженной хаотической динамике экотонного сообщества фронтальной зоны, отличающегося

**Таблица 1.** Объемы хаотических квазиаттракторов (у.е.) сообществ зоопланктона водной системы малого притока в вегетационные периоды климатической нормы (2009 г.) и аномальной жары (2010-11 гг.)

Год	I	IIa	IIб	IIв	III
2009	$2.8 \times 10^{56}$				
	$4.1 \times 10^{25}$	-	$7.7 \times 10^{54}$	$9.4 \times 10^{50}$	$8.2 \times 10^{56}$
2010	$1.0 \times 10^{58}$				
	$4.8 \times 10^{21}$	-	$7.7 \times 10^{54}$	$6.6 \times 10^{51}$	$1.8 \times 10^{45}$
2011	$1.1 \times 10^{62}$				
	$3.3 \times 10^{26}$	$1.4 \times 10^{56}$	$5.3 \times 10^{58}$	$3.9 \times 10^{53}$	$1.6 \times 10^{44}$

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.

Относительно фоновой периодичности в аномально 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 фоновой и жаркого года регистрируются в устьевой области притока (0.402 и 0.436 у.е для фронтальной и переходной зоны приемника соответственно).

Идентификация межаттракторных расстояний стохастических 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 экологическую специфичность зоопланктона устьевой области, и особенно ее фронтальной зоны, обособляющейся отдельным кластером и отличающейся более выраженной 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 референс-

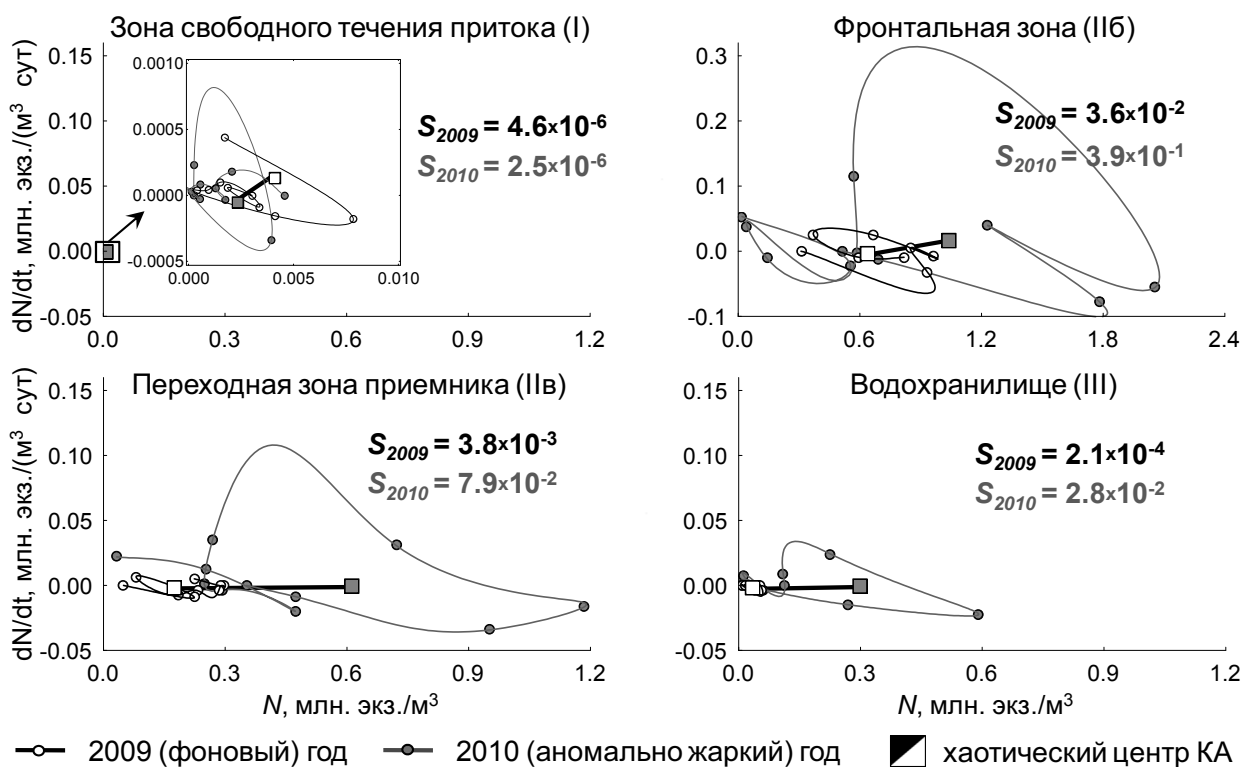


Рис. 2. Фазовые портреты сезонной динамики обилия зоопланктона гидроэкологических зон в фоновом и аномально жарком годах

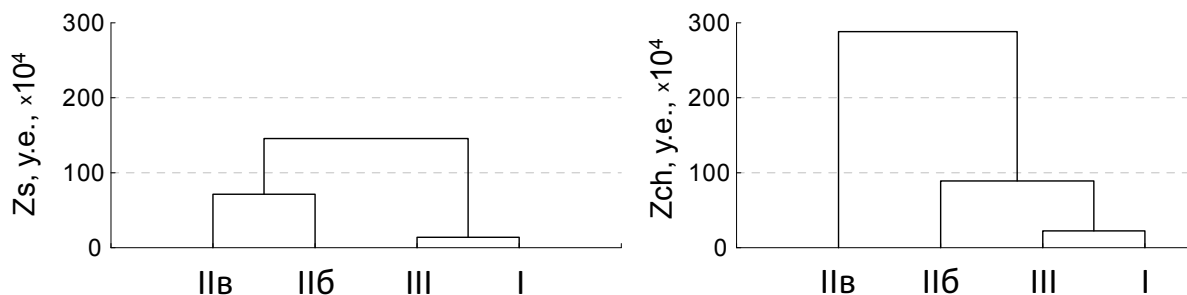


Рис. 3. Межаттракторные расстояния, рассчитанные между стохастическими ( $Z_s$ ) и хаотическими ( $Z_{ch}$ ) центрами квазиаттракторов сообществ зоопланктона водной системы притока водохранилища

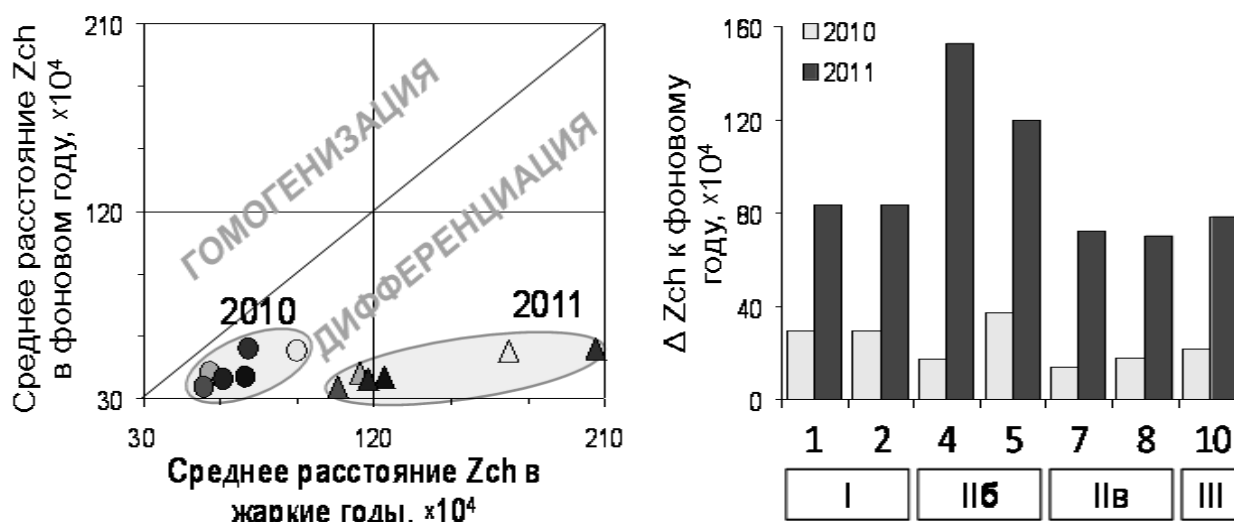


Рис. 4. Изменение межаттракторных расстояний хаотических квазиаттракторов сообществ зоопланктона изученных станций и гидроэкологических зон в жаркие годы относительно фонового периода

Таблица 2. Экологические корреляции Пирсона параметров квазиаттракторов с элементами структуры зоопланктона и приоритетными факторами среды

Показатели экологической структуры сообществ и факторы среды	Параметры квазиаттракторов	
	rX	vX
Таксономическое разнообразие ( $\Delta^+$ )	0.59**	0.60**
Вариабельность таксономической структуры ( $\Lambda^+$ )	-0.94***	-0.88**
Биоценотическая структура сообществ (PCAaxis1)	0.80**	0.46 <sup>NS</sup>
Глубина	0.40 <sup>NS</sup>	0.40 <sup>NS</sup>
Число Фруда	-0.89***	-0.97***
Электропроводность	-0.17 <sup>NS</sup>	-0.19 <sup>NS</sup>
Температура воды	0.63*	0.72**
Растворенный кислород	-0.90**	-0.87**
БПК <sub>5</sub>	0.88**	0.93***

Условные обозначения: \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $p < 0.01$ ; \*\*\* –  $p < 0.001$ ; NS – межгрупповые различия не значимы

ных 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.

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 погодно-климатической 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 (табл. 2), а именно таксономическим разнообразием и вариабельностью таксономической структуры, биоценотической структурой, числом Фруда, температурой воды, содержанием растворенного кислорода и величиной БПК<sub>5</sub>.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, хаотические аттракторы показательны при описании структурно-функциональной организации сообществ зоопланктона малого притока равнинного водохранилища. Параметры квазиаттрактора достигают максимальных значений в устьевой области притока, и особенно ее фронтальной зоне, зоопланктон которой отличается ярко выраженным хаотическим режимом функционирования и которую по совокупности признаков, а именно повышенному видовому богатству и развитию краевого эффекта, мы определяем как экотон. Благодаря буферным свойствам экотона во фронтальной зоне устьевой области притока наблюдалась ослабленная реакция хаотической системы сообщества зоопланктона на аномально высокие температуры воды. Это удовлетворительно согласуется со стабильностью основных количественных показателей развития (численности, биомассы и продукции)

зоопланктоценоза фронтальной зоны в период аномальной жары 2010 года [1].

Параметры хаотических аттракторов сообществ обусловлены особенностями режима гидроэкологических зон и межгодовой погодно-климатической изменчивостью, и в условиях погодно-климатических аномалий жарких лет сигнализируют о серьезных функциональных нарушениях комплексного характера, срыве адаптации зоопланктоценозов и переходе сообществ в область патологии.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Болотов С.Э. Изменения структуры и параметров хаотических аттракторов сообществ зоопланктона устьевой области малого притока равнинного водохранилища в условиях погодно-климатических аномалий // Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность: Матер. Междунар. науч. конф. М.: ИВП РАН. 2014. С. 108-111.
2. Болотов С.Э. Программа идентификации параметров хаотических квазиаттракторов сообществ пресноводного зоопланктона // Свидетельство об официальной регистрации программы для ЭВМ Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам (Роспатент) №2014613776 от 07.04.2014 г. Оpubл. 2014 г., Эл. бюл. РОСПАТЕНТа №5. 1 с.
3. Болотов С.Э., Крылов А.В., Еськов В.М., Козлова В.В., Мухортובה О.В. Сравнительный анализ экологической структуры и параметров хаотической организации зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т.16, №1. С.223-226.
4. 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.
5. 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.
6. Медвинский А.Б., Петровский С.В., Тихонова И.А., Тихонов Д.А., Ли Б.Л., Вентурино Э., Мальхё Х., Ивануцкий 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.
7. 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.
8. 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. pp. 1096-1101.
9. 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.
10. 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.
11. 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.
12. 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.

### THE MULTIDIMENSIONAL CHAOTIC DYNAMICS OF ZOOPLANKTON IN MOUTH AREA OF SMALL TRIBUTARY OF FLATLAND RESERVOIR AND ITS CHANGE ABNORMALLY HOT YEARS

© 2015 S.E. Bolotov<sup>1</sup>, O.V. Mukhortova<sup>2</sup>, V.V. Kozlova<sup>3</sup>, V.M. Eskov<sup>3</sup>, A.V. Krylov<sup>1</sup>

<sup>1</sup> I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl Region

<sup>2</sup> Institute of Ecology of Volga Basin RAS, Togliatti

<sup>3</sup> Surgut States University of KHMAO-Yugra, Surgut

The multidimensional chaotic dynamics of zooplankton in mouth area of small tributary of flatland reservoir in condition of weather and climate anomalies have been analyzed. It is shown, that in backwater zone, in comparison with adjoining river and reservoir areas, significant increasing the parameters of chaotic attractors communities is observed. Weather thermal anomalies lead to violation similarity of structure of zooplankton of hydroecological zones of mouth area of small tributary, decrease their biocenotic specifics and activates ecotone buffer system, which is determines weakened response of zooplankton of frontal zone of tributary mouth area to the anomalously high water temperatures. In conditions of thermal eutrophication the parameters of chaotic attractors communities signal a serious functional impairment in zooplankton and its transition to a state pathology.

*Key words:* zooplankton, river, water reservoir, mouth, water temperature, abnormal climatic conditions, chaos, quasi-attractor.

Sergey Bolotov, Associate Research Fellow.

E-mail: alhimikhmu@yandex.ru

Oksana Mukhortova, Candidate of Biology, Research Fellow.

E-mail: muhortova-o@mail.ru

Viktoria Kozlova, Doctor of Biology, Associate Professor.

E-mail: kvv@bf.surgu.ru

Valery Eskov, Doctor of Biology, Doctor of Mathematics, Professor. E-mail: kafedra\_bin@mail.ru

Alexandr Krylov, Doctor of Biology, Professor.

E-mail: krylovamik@gmail.com