КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
И МОДЕЛИРОВАНИЕ 2026 Т. 18 № 5 С. 1269–1286
DOI: 10.20537/2076-7633-2026-18-5-1269-1286

Ки&М

АНАЛИЗ И МОДЕЛИРОВАНИЕ СЛОЖНЫХ ЖИВЫХ СИСТЕМ

УДК: 591.526:51

Моделирование связанной динамики фитопланктона и кислорода

А. А. Громыко[a], Г. П. Неверова[b], О. Л. Жданова[c]

Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН,
Россия, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, д. 5

E-mail: [a] gromyko-04@bk.ru, [b] galina.nev@gmail.com, [c] axanka@iacp.dvo.ru

Получено 17.07.2026, после доработки — 09.09.2026.
Принято к публикации 26.09.2026.

В работе рассмотрена концептуальная модель связанной динамики концентрации растворенного кислорода и плотности фитопланктона в приближении хорошо перемешанного слоя океана без учета пространственных координат. Изменение этих двух переменных описывается системой разностных уравнений с суточным шагом. Продукция кислорода пропорциональна плотность фитопланктона и зависит от удельной скорости фотосинтеза, при этом влияние внешних факторов, таких как температура воды, учитывается параметрически. Перенос кислорода через клеточную мембрану описывается законом Фика, т. е. монотонно убывающей зависимостью скорости выделения кислорода от его внешней концентрации с насыщением. Элиминация кислорода из системы складывается из двух составляющих: постоянной скорости естественного биохимического распада и потребления кислорода морской флорой и фауной, которое описывается откликом типа Моно, отражающим ограниченность удельной скорости потребления. Рост фитопланктона представлен логистическим уравнением с максимальной удельной скоростью роста, достижимой при достаточном содержании кислорода, константой полунасыщения по кислороду и коэффициентом внутривидовой конкуренции. Гибель фитопланктона, включающая естественную смертность, выедание зоопланктоном и воздействие вирусной инфекции, принята линейной по плотности с постоянным коэффициентом смертности. Таким образом, несмотря на концептуальный характер, использованная параметризация позволила учесть основные биологические процессы продукции, дыхания, смертности и внутривидовой конкуренции в их упрощенном содержательном виде.

Целью работы является исследование динамики системы «кислород – фитопланктон» в зависимости от условий функционирования морской экосистемы и выявление закономерностей формирования гипоксических зон в океане.

Показано, что тривиальное равновесие не теряет устойчивости; в результате оказываются возможными два различных сценария функционирования системы: либо ее полное вырождение, либо возникновение ненулевого притягивающего равновесия, которое с ростом параметра, характеризующего влияние факторов окружающей среды на скорость продукции кислорода внутри клеток фитопланктона, эволюционирует по сценарию Фейгенбаума. Выявлена параметрическая область седлоузловой бифуркации, приводящей к появлению устойчивого и неустойчивого ненулевых решений. При превышении порогового значения возникает бистабильность, когда выбор сценария определяется начальными условиями. В окрестности бифуркации наблюдается длительный период квазистабильного развития, завершающийся резкой гибелью компонентов системы. Поскольку тривиальное решение устойчиво всегда, даже малая вариация состояния может перевести систему в режим вымирания. Полученные результаты позволяют выявлять границы смены сценариев развития системы и могут служить основой для прогнозирования критических состояний морских экосистем.

Ключевые слова: математическое моделирование, дискретное время, кислород, фитопланктон, бифуркация, бистабильность

Работа выполнена за счет гранта Российского научного фонда (проект № 25-21-00070, https://rscf.ru/project/25-21-00070/).

© 2026 Артём Артурович Громыко, Галина Петровна Неверова, Оксана Леонидовна Жданова
Статья доступна по лицензии Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Unported License.
Чтобы получить текст лицензии, посетите веб-сайт http://creativecommons.org/licenses/by-nd/3.0/
или отправьте письмо в Creative Commons, PO Box 1866, Mountain View, CA 94042, USA.

COMPUTER RESEARCH AND MODELING
2026 VOL. 18 NO. 5 P. 1269–1286
DOI: 10.20537/2076-7633-2026-18-5-1269-1286

Ки&М

ANALYSIS AND MODELING OF COMPLEX LIVING SYSTEMS

UDC: 591.526:51

Modeling of coupled dynamics of phytoplankton and oxygen

A. A. Gromyko[a], G. P. Neverova[b], O. L. Zhdanova[c]

Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of RAS,
5 Radio st., Vladivostok, 690041, Russia

E-mail: [a] gromyko-04@bk.ru, [b] galina.nev@gmail.com, [c] axanka@iacp.dvo.ru

Received 17.07.2026, after completion — 09.09.2026.
Accepted for publication 26.09.2026.

The paper considers a conceptual model of coupled dynamics of dissolved oxygen concentration and phytoplankton density in the approximation of a well-mixed ocean layer, without accounting for spatial coordinates. The evolution of these two variables is described by a system of difference equations with a daily time step. Oxygen production is proportional to phytoplankton density and depends on the specific photosynthetic rate, while the influence of external factors, such as water temperature, is accounted for parametrically. Oxygen transfer across the cell membrane is described by Fick's law, i. e., a monotonically decreasing dependence of the oxygen release rate on its external concentration with saturation. Oxygen elimination from the system consists of two components: a constant rate of natural biochemical decay and oxygen consumption by marine flora and fauna, which is described by a Monod-type response reflecting the limited specific consumption rate. Phytoplankton growth is represented by a logistic equation with a maximum specific growth rate achievable under sufficient oxygen supply, a half-saturation constant for oxygen, and an intraspecific competition coefficient. Phytoplankton mortality, including natural mortality, grazing by zooplankton, and viral infection, is assumed to be linear in density with a constant mortality rate. Thus, despite its conceptual nature, the employed parameterization allows the main biological processes of production, respiration, mortality, and intraspecific competition to be incorporated in a simplified but meaningful form.

The objective of this study is to investigate the dynamics of the oxygen–phytoplankton system under various conditions of marine ecosystem functioning and to elucidate the mechanisms underlying the formation of hypoxic zones in the ocean.

It is shown that the trivial equilibrium never loses stability; as a result, two different scenarios of system functioning are possible: either complete extinction of the system, or the emergence of a non-trivial attracting equilibrium, which, with an increase in the parameter characterizing the influence of environmental factors on the rate of oxygen production inside phytoplankton cells, evolves according to the Feigenbaum scenario. A parametric region of saddle-node bifurcation is identified, leading to the appearance of stable and unstable non-trivial solutions. When a threshold value is exceeded, bistability arises, where the choice of scenario is determined by initial conditions. In the vicinity of the bifurcation, a long period of quasi-stable development is observed, ending with a sharp collapse of the system components. Since the trivial solution is always stable, even a small variation in the current state can shift the system into an extinction regime. The obtained results make it possible to identify the boundaries of scenario shifts in system development and can serve as a basis for forecasting critical states of marine ecosystems.

Keywords: mathematical modeling, discrete time, oxygen, phytoplankton, bifurcation, bistability

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2026, vol. 18, no. 5, pp. 1269–1286 (Russian).

The work was financially supported by Russian Science Foundation (project No. 25-21-00070, https://rscf.ru/en/project/25-21-00070/).

© 2026 Artem A. Gromyko, Galina P. Neverova, Oksana L. Zhdanova
This work is licensed under the Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Unported License.
To view a copy of this license, visit http://creativecommons.org/licenses/by-nd/3.0/
or send a letter to Creative Commons, PO Box 1866, Mountain View, CA 94042, USA.

1. Введение

В океане на промежуточных глубинах присутствуют области, характеризующиеся пониженной концентрацией растворенного кислорода (зоны минимального содержания кислорода, гипоксические зоны), что оказывает существенное влияние на структуру и функционирование морских сообществ, биогеохимические циклы и устойчивость экосистем [Alhassan et al., 2024; Altieri, Diaz, 2019; Breitburg et al., 2018; Schmidtko et al., 2017; Gruber, 2011; Тищенко и др., 2021; Бубнова и др., 2024; Видничук, Коновалов, 2021; Полонский, Котолупова, 2019]. В частности, в работе [Poloczanska et al., 2013] отмечается наличие в морях областей, характеризующихся существенной потерей кислорода, в результате чего живые организмы там не выживают. Безусловно, эти изменения влекут за собой последствия, связанные как с реорганизацией пищевых цепей, так и с трансформацией всех компонентов экосистемы на данной территории [Asch et al., 2018; Ma et al., 2019].

Формирование таких зон, как правило, связывают с совокупностью гидрофизических процессов — стратификацией водной толщи, интенсивностью вертикального перемешивания и температурной зависимостью растворимости кислорода [Keeling et al., 2010; Stramma et al., 2008; Schmidtko et al., 2017; Бубнова и др., 2024; Сухинов и др., 2025]. Однако накопленные экспериментальные и теоретические данные свидетельствуют о том, что одних лишь гидрофизических факторов недостаточно для объяснения наблюдаемой пространственно-временной изменчивости концентрации кислорода; значительную роль играют биогеохимические процессы [Gruber, 2011; Alhassan et al., 2024; Breitburg et al., 2018; Engel et al., 2022; Тищенко, Тищенко, 2025]. В частности, в работе [Ma et al., 2026] обсуждается увеличение потребления кислорода как микроорганизмами вследствие снижения потребления пищи животными, так и анаэробными метаболическими продуктами. В связи с этим все больше внимания уделяется биологическим механизмам, влияющим на содержание кислорода, прежде всего фотосинтетической активности фитопланктона, который является одним из основных источников кислорода в океане [Richardson, Bendtsen, 2017; Девяткин и др., 2012; Нецветаева и др., 2018]. Взаимодействие процессов фотосинтетической продукции и потребления кислорода приводит к сложной нелинейной динамике системы «кислород – фитопланктон», которая в определенных условиях может приводить к формированию областей локального дефицита кислорода, включая зоны кислородного минимума [Sekerci, Petrovskii, 2015; Alhassan et al., 2024].

Математическое моделирование концентрации растворенного кислорода как продукта фотосинтеза предполагает учет дополнительных динамических переменных, характеризующих состояние экосистемы [Beler, Koçhan, 2026]. Например, в работе [Sekerci, Petrovskii, 2018a] показано, что повышение температуры снижает фотосинтетическую активность фитопланктона, вследствие чего уменьшается содержание растворенного кислорода в воде, что в свою очередь угрожает устойчивому функционированию морских экосистем. Отметим, что математическое моделирование газообменных процессов в водных экосистемах включает как классические дифференциальные модели типа «кислород – фитопланктон – зоопланктон» [Sekerci, Petrovskii, 2015; Sekerci, Petrovskii, 2018a], так и более сложные подходы, учитывающие пространственную структуру и нелинейные эффекты [Roy Chowdhury et al., 2024; Dhar, Baghel, 2016; Sekerci, Petrovskii, 2018b]. В качестве одного из таких исследований стоит отметить работу [Пак, Абакумов, 2025], в которой предпринята попытка охватить максимально широкий спектр биохимических процессов, сопряженных с газообменом фитопланктона. Помимо базовых переменных, таких как биомасса фитопланктона, растворенный кислород и углекислый газ, в моделях последовательно вводятся дополнительные компоненты, отражающие клеточную структуру: доля хлорофилла в биомассе и пул энергоемких веществ, выступающих хранилищем энергии для ферментативных реакций. В качестве ключевых процессов, определяющих газодинамику, рассматриваются фотосинтез и дыхание как взаимообратные явления. При этом обмен с атмосферой

в представленных моделях не учитывается, что позволяет сфокусироваться на внутриклеточных и внутриорганизменных взаимодействиях.

Приведенные выше работы реализуют классический подхода в моделировании, заключающийся в описании динамики основных компонент экосистемы с учетом параметров, имеющих конкретный физический смысл и характеризующих ключевые процессы взаимодействия и функционирования системы. Такой подход позволяет выявлять и анализировать фундаментальные закономерности развития экосистем. Помимо классического подхода, развиваются более сложные математические модели, учитывающие эффекты памяти и разномасштабность протекающих процессов. В частности, модели с дробными производными позволяют учитывать зависимость текущего состояния системы от ее предшествующей динамики [Ozarslan, Sekerci, 2020], а модели с несколькими временными масштабами — анализировать совместное влияние быстрых биологических и медленных климатических процессов на формирование зон кислородного минимума [Roy Chowdhury et al., 2024].

Особый интерес в рамках классического подхода представляют результаты, полученные авторским коллективом под руководством С. Петровского в цикле публикаций, посвященных моделированию динамики системы «кислород – фитопланктон» [Sekerci, Petrovskii, 2015; Sekerci, Petrovskii, 2018a; Alhassan et al., 2024]. Одной из ранних работ является исследование [Sekerci, Petrovskii, 2015], где изучается пространственно-временная динамика системы «фитопланктон – зоопланктон – кислород». Авторы показали, что кислородный дефицит может быть обусловлен не только изменением внешних параметров, но и внутренней нелинейной динамикой самой экосистемы.

Более поздние исследования данного авторского коллектива развивают эту идею применительно к проблеме формирования зон кислородного минимума. В частности, в статье [Alhassan et al., 2024] образование таких зон связывают с вертикальной стратификацией водной толщи и изменением интенсивности фотосинтетической продукции кислорода фитопланктоном. Указанные механизмы были учтены авторами при разработке модели, а ее анализ продемонстрировал, что пространственное перераспределение фитопланктона и кислорода способно приводить к устойчивому формированию областей с критически низким содержанием кислорода, что хорошо согласуется с наблюдаемыми океанографическими данными [Alhassan et al., 2024]. Пространственно распределенные модели типа «кислород – фитопланктон», в которых учитываются процессы диффузии, фотосинтетической продукции и нелинейного взаимодействия компонент [Sekerci, Petrovskii, 2018a], показывают, что такие системы способны демонстрировать формирование устойчивых пространственных структур и сложную динамику, обусловленную внутренними биогеохимическими механизмами.

Вместе с тем биогеохимические процессы в морских экосистемах имеют выраженную суточную цикличность. Фотосинтез фитопланктона происходит преимущественно в светлое время суток, тогда как в темный период доминируют процессы дыхания и потребления кислорода. Такое чередование фаз фактически задает естественную временную дискретность функционирования системы. Кроме того, наблюдения концентрации кислорода и биомассы фитопланктона, как правило, осуществляются с конечным временным шагом, что соответствует дискретной структуре эмпирических данных. Такое чередование фаз и дискретность наблюдений фактически задают естественную временную дискретность функционирования системы. Использование моделей на базе рекуррентных уравнений для описания подобных процессов имеет успешную историю: они активно применяются при моделировании эволюционной динамики популяций и сообществ [Фрисман и др., 2021; Жданова и др., 2022; Frisman et al., 2026], а также верификации результатов моделирования [Жданова, Фрисман, 2016; Ревуцкая и др., 2025; Кулаков и др., 2025].

На наш взгляд, предложенная в работе [Sekerci, Petrovskii, 2018a] модель служит удобной основой для исследований, направленных на изучение кислородного режима. При этом целе-

сообразно рассмотреть дискретный аналог этой модели, поскольку использование уравнений с дискретным временем позволяет учитывать суточную ритмику процессов и непосредственно сопоставлять результаты моделирования с наблюдениями. Таким образом, целью настоящей работы являются построение и исследование дискретного варианта модели «кислород – фитопланктон», предложенной в работе [Sekerci, Petrovskii, 2018a], а также анализ ее динамического поведения.

2. Уравнения связанной динамики фитопланктона и кислорода

Рассмотрим концептуальную модель связанной динамики фитопланктона и кислорода, представленную на рис. 1. Фитопланктон (P) продуцирует кислород (G) с удельной скоростью $\widetilde{A}f(G)$ во время дневного фотосинтеза. Функция $M(G, P)$ описывает суточное уменьшение кислорода в результате таких процессов, как его потребление фитопланктоном в ночное время, дыхание морской фауны, снижение концентрации кислорода вследствие биохимических реакций в воде (например, распад и реминерализация детрита) [Hull et al., 2008; De Vries et al., 1998; Keller et al., 2001; Kemp et al., 2005; Moloney et al., 1986; Voinov, Tonkikh, 1987] и т. д.

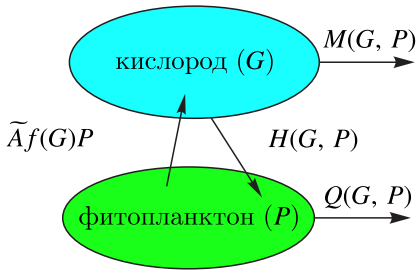


Рис. 1. Блок-схема потоков массы между компонентами системы

Известно, что скорость роста фитопланктона $H(G, P)$ определяется интенсивностью фотосинтеза [Franke et al., 1999], который является основным источником органического вещества. Хотя кислород является продуктом фотосинтеза, а не прямым лимитирующим субстратом, в условиях его дефицита (анаэробиоза) происходит ингибирование ключевых биохимических и биофизических процессов, что может приводить к снижению скорости роста и даже гибели клеток. Этот механизм будет учтен в модели таким образом, что лимитирующее влияние концентрации кислорода на скорость роста фитопланктона проявится лишь при снижении концентрации кислорода ниже порогового уровня.

Член $Q(G, P)$ представляет собой суточную смертность фитопланктона, которая включает естественную смертность, а также потребление зоопланктоном и планктоноядными рыбами. Отметим, что в общем случае она может зависеть от концентрации кислорода, например, из-за того, что эффективность питания зоопланктона может зависеть от доступности кислорода.

Соответствующую математическую модель, описывающую процессы и потоки массы, показанные на рис. 1, можно представить следующими уравнениями с дискретным временем:

$$\Delta G_n = G_{n+1} - G_n = \widetilde{A}f(G_n) \cdot P_n - M(G_n, P_n), \tag{1}$$

$$\Delta P_n = P_{n+1} - P_n = H(G_n, P_n) - Q(G_n, P_n), \tag{2}$$

где G — концентрация растворенного кислорода, P — плотность фитопланктона, а n — номер суток. Функция $f(G)$ описывает совместный эффект продукции кислорода внутри клеток фитопланктона и его транспорта из клеток в окружающую воду. Отметим, что, поскольку транспорт через клеточную мембрану зависит от концентрации кислорода вблизи клетки, f является

монотонно убывающей функцией G [Sekerci, Petrovskii, 2015]. Параметр $\widetilde{A}$ учитывает влияние факторов окружающей среды (таких как температура воды) на скорость продукции кислорода внутри клеток фитопланктона. Предполагается, что и планктон, и кислород распределены приблизительно равномерно в верхнем слое океана (так называемое приближение хорошо перемешанного слоя [Fasham et al., 1990; Huisman, Weissing, 1995]); следовательно, уравнения (1) и (2) не включают пространственные координаты.

Отметим, уравнения (1) и (2) представляют собой значительно более простую модель, чем «реалистичные» экологические или климатические модели [Behrenfeld, Falkowski, 1997; Shaffer et al., 2008]. Однако, как было показано для уравнений с непрерывным временем [Petrovskii et al., 2017], даже такая концептуальная модель (1)–(2) обеспечивает верхнюю границу для семейства реалистичных моделей морских экосистем, учитывающих влияние зоопланктона (который потребляет кислород и питается фитопланктоном), а также экологическую стохастичность. В частности, всякий раз, когда в концептуальной модели происходило истощение кислорода и вымирание планктона, подобные явления неизбежно наблюдались и в более реалистичной модели. Также при моделировании взаимодействий типа «хищник – жертва» [Petrovskii, Malchow, 1999; Petrovskii, Malchow, 2001] оказалось, что именно концептуальные модели с небольшим числом трофических звеньев продемонстрировали способность выявлять сложные пространственно-временные динамические эффекты, наблюдаемые в природных планктонных сообществах, и при этом иногда оказывались более полезными для понимания фундаментальных механизмов, чем детализированные многокомпонентные модели [Медвинский и др., 2002].

Далее используем стандартное предположение о том, что фитопланктон растет логистически [Тютюнов, Титова, 2018; Неверова и др., 2020; Неверова, Жданова, 2022], так что $H(G, P) = \frac{\alpha \cdot P \cdot G}{G + P_1} - \widetilde{\gamma} \cdot P^2$, где α — максимальная удельная скорость роста фитопланктона при достаточном содержании кислорода, P_1 — константа полунасыщения, $\widetilde{\gamma}$ — интенсивность внутривидовой конкуренции.

Для функции $f(G)$, в предположении, что транспорт через клеточную мембрану описывается законом Фика, можно использовать следующую параметризацию [Sekerci, Petrovskii, 2015]: $f(G) = \frac{\widetilde{G}_0}{G + \widetilde{G}_0}$, где $\widetilde{G}_0$ — это константа Михаэлиса – Ментен, характеризующая уровень концентрации кислорода снаружи, при котором клетка перестает «задыхаться» и выходит на рабочий режим в 50 % от максимальной эффективности.

Конкретная параметризация функций M и Q может различаться в зависимости от учитываемых биологических процессов. Соответственно, система (1)–(2) может приобретать несколько различные свойства, в частности в отношении существования и устойчивости ее стационарных состояний.

В данной модели мы будем считать постоянной скорость элиминации кислорода вследствие естественного расхода за счет биохимических реакций в воде (m), не связанных с жизнедеятельностью моделируемого сообщества; кроме того, учтем потребление кислорода морской флорой и фауной в виде достаточно реалистичного отклика типа Моно, который отражает общеизвестное наблюдение, что удельная скорость потребления кислорода ограничена:

$$G_{n+1} = \frac{\widetilde{A} \cdot \widetilde{G}_0 \cdot P_n}{G_n + \widetilde{G}_0} + G_n(1 - m) - \frac{\delta \cdot P_n \cdot G_n}{G_n + G_1}, \tag{3}$$

где G_1 — это константа полунасыщения по потреблению; она соответствует такому уровню концентрации кислорода G_n, при котором скорость его поглощения морскими обитателями составляет половину от максимально возможного.

Для фитопланктона скорость смертности, не зависящая от плотности (так что Q линейна по G), не только учитывает естественную возрастную смертность, но также может отражать

другие процессы, приводящие к потере фитопланктона, в частности воздействие терминальной (литической) вирусной инфекции [Beltrami, Carroll, 1994; Malchow et al., 2004], которая, как известно, является важным фактором, контролирующим численность фитопланктона [Fuhrman, 1999].

Уравнение (2) преобразуется в следующее:

$$P_{n+1} = \frac{\alpha \cdot P_n \cdot G_n}{G_n + P_1} + P_n(1 - \widetilde{\gamma} \cdot P_n) - \sigma \cdot P_n, \tag{4}$$

где параметр σ — это коэффициент смертности фитопланктона.

Итоговая математическая модель имеет вид

$$\begin{aligned} G_{n+1} &= \frac{\widetilde{A} \cdot \widetilde{G}_0 \cdot P_n}{G_n + \widetilde{G}_0} + G_n(1 - m) - \frac{\delta \cdot P_n \cdot G_n}{G_n + G_1}, \\ P_{n+1} &= \frac{\alpha \cdot P_n \cdot G_n}{G_n + P_1} + P_n(1 - \widetilde{\gamma} \cdot P_n) - \sigma \cdot P_n. \end{aligned} \tag{5}$$

Очевидно, что несложная замена переменных $\frac{G_n}{\widetilde{G}_0} \to g_n$, $\frac{\delta P_n}{\widetilde{G}_0} \to p_n$, $\frac{G_1}{\widetilde{G}_0} \to g_1$, $\frac{P_1}{\widetilde{G}_0} \to p_1$, $\widetilde{\gamma} \cdot \frac{\widetilde{G}_0}{\delta} \to \gamma$ и $\frac{\widetilde{A}}{\delta} \to A$ позволяет упростить уравнения (5), уменьшив число параметров:

$$\begin{aligned} g_{n+1} &= \frac{A \cdot p_n}{g_n + 1} + g_n(1 - m) - \frac{p_n \cdot g_n}{g_n + g_1}, \\ p_{n+1} &= \frac{\alpha \cdot p_n \cdot g_n}{g_n + p_1} + p_n(1 - \gamma \cdot p_n) - \sigma \cdot p_n. \end{aligned} \tag{6}$$

2.1. Область допустимых значений модели

Модель (6) имеет ряд ограничений на значения концентрации кислорода и плотности фитопланктона, поскольку могут возникать отрицательные числа. Поэтому на каждом итерационном шаге необходимо проверять, чтобы фазовые переменные p_n и g_n были неотрицательными.

С другой стороны, положив значение выражения $\gamma \cdot p$ равным единице, можно получить ограничения на область параметров (α, A), в которой сохраняется экологический смысл модели (6). Этим условиям соответствует следующая система, задающая кривую параметрически, где g — параметр:

$$AD\colon \begin{cases} \alpha = \dfrac{(1 + \sigma) \cdot (g + p_1)}{g}, \\ A = \dfrac{g(g + 1)(m\gamma \cdot (g + g_1) + 1)}{(g + g_1)}. \end{cases} \tag{7}$$

Кривая AD отделяет область недопустимых значений параметров от допустимых в области устойчивости на плоскости (α, A). Очевидно, что экологически содержательные модельные сценарии принадлежат полуплоскости, включающей начало координат. При этом, в случае потери устойчивости, для неподвижной точки условие $\gamma \cdot p < 1$ может нарушаться, однако возникающий аттрактор будет располагаться в области фазового пространства, где данное условие выполняется.

3. Эволюция системы «фитопланктон – кислород»

3.1. Неподвижные точки модели и их устойчивость

Модель (6) имеет тривиальную неподвижную точку, а также нетривиальную, которая является решением следующей системы уравнений:

$$\begin{cases} \overline{p} = \dfrac{(\alpha - \sigma)\cdot \overline{g} - p_1\sigma}{\gamma\cdot(\overline{g} + p_1)}, \\ \overline{g}m - \dfrac{(A\cdot(\overline{g}+g_1) - \overline{g}(\overline{g}+1))\cdot(\alpha\cdot\overline{g} - \sigma\cdot\overline{g} - p_1\sigma)}{\gamma\cdot(\overline{g}+p_1)\cdot(\overline{g}+g_1)\cdot(\overline{g}+1)} = 0. \end{cases} \tag{8}$$

Для анализа полученных решений на устойчивость необходимо найти матрицу Якоби системы (6):

$$J = \begin{pmatrix} f'_g & f'_p \\ q'_g & q'_p \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{A\cdot p}{(g+1)^2} + (1-m) + \frac{p}{(g+g_1)} + \frac{pg}{(g+g_1)^2} & \frac{A}{g+1} - \frac{g}{g+g_1} \\ \frac{\alpha\cdot p}{(g+p_1)} - \frac{\alpha\cdot p\cdot g}{(g+p_1)^2} & \frac{\alpha\cdot g}{g+p_1} + 1 - 2\gamma p - \sigma \end{pmatrix}, \tag{9}$$

где

$$f = \frac{A\cdot p}{g+1} + g(1-m) - \frac{p\cdot g}{g+g_1}, \quad q = \frac{\alpha\cdot p\cdot g}{g+p_1} + p - \gamma p^2 - \sigma\cdot p.$$

Отметим, что неподвижная точка устойчива, если все собственные числа матрицы Якоби (9) в этой точке по модулю меньше 1. Собственные числа находятся путем решения уравнения

$$F(\lambda,\, g,\, p) = \lambda^2 - \lambda\cdot \operatorname{tr} J + \det J = 0,$$

где J — матрица Якоби (9), λ — собственное число матрицы Якоби [Кузнецов, Седова, 2012].

Очевидно, что матрица J в тривиальной точке

$$(\overline{p} = 0,\, \overline{g} = 0)$$

принимает вид

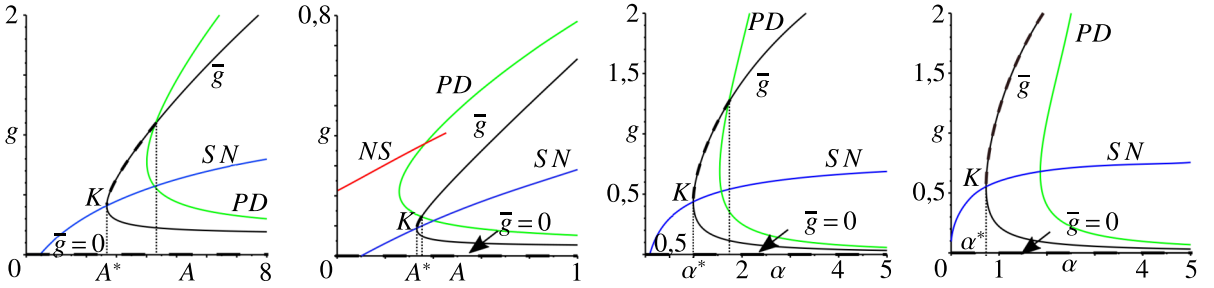
$$J = \begin{pmatrix} 1-m & A \\ 0 & 1-\sigma \end{pmatrix},$$

и ей соответствуют собственные числа $1 - m$, $1 - \sigma$, которые, в силу ограничений на значения параметров m и σ, меньше единицы и неотрицательны. Следовательно, тривиальное равновесие не теряет устойчивости.

Найти нетривиальную неподвижную точку в явном виде не удалось, так как система (8) нелинейная. При этом видно, что второе уравнение в системе (8) включает только переменную g:

$$g = \frac{(\sigma\cdot g + p_1\sigma - \alpha\cdot g)\cdot(Ag_1 + (A-1-g)\cdot g)}{m\cdot\gamma\cdot(g+p_1)\cdot(g+1)\cdot(g+g_1)}. \tag{10}$$

В связи с этим целесообразно рассмотреть поведение функции (10) в плоскости (A, g). Построение графика этой неявно заданной функции позволяет получить графическое решение уравнения (10), определяющее значение $\overline{g}$ (рис. 2). Затем из первой компоненты системы (8) при известном $\overline{g}$ можно найти значение $\overline{p}$. С учетом этих зависимостей бифуркационные границы области устойчивости ненулевой неподвижной точки $(\overline{g}, \overline{p})$ [Кузнецов, Седова, 2012] могут быть представлены в неявном виде. Построение графиков неявно заданных функций одной переменной не представляет особых трудностей и может быть выполнено с использованием стандартных



(а) $\alpha = 2,\ g_1 = 1,\ p_1 = 1{,}5,\ \sigma = 0{,}2,\ m = 0{,}9$ (б) $\alpha = 10,\ g_1 = 1,\ p_1 = 1{,}5,\ \sigma = 0{,}2,\ m = 0{,}9$ (в) $A = 5,\ g_1 = 1,\ p_1 = 1{,}5,\ \sigma = 0{,}1,\ m = 0{,}9$ (г) $A = 5,\ g_1 = 1,\ p_1 = 1{,}5,\ \sigma = 0{,}1,\ m = 0{,}5$

Рис. 2. Графическое решение уравнения (10) при $\gamma = 1$ с учетом бифуркационных линий (11)–(13). Пунктир соответствует координате $\overline{g}$ устойчивой неподвижной точки модели (6)

математических пакетов, таких как Maple, Mathematica или MATLAB, а также средствами Python с использованием специализированных библиотек для математических вычислений.

Линия транскритической/касательной бифуркации (T, SN):

$$F\left(\lambda = 1,\ g,\ p = \frac{(\alpha - \sigma)\cdot g - p_1\sigma}{\gamma\cdot(g + p_1)}\right) = 0; \tag{11}$$

линия удвоения периода (PD):

$$F\left(\lambda = -1,\ g,\ p = \frac{(\alpha - \sigma)\cdot g - p_1\sigma}{\gamma\cdot(g + p_1)}\right) = 0; \tag{12}$$

линия бифуркации Неймарка – Сакера (NS):

$$F\left(\lambda = 0,\ g,\ p = \frac{(\alpha - \sigma)\cdot g - p_1\sigma}{\gamma\cdot(g + p_1)}\right) = 1. \tag{13}$$

На рис. 2 приведено графическое решение уравнения (10), определяющее координату $\overline{g}$ ненулевой неподвижной точки модели (6). На тот же рисунок нанесены бифуркационные линии (11)–(13). Их пересечение с кривой (10) позволяет определить бифуркационные значения параметра, при которых происходит потеря устойчивости неподвижной точки, и установить тип возникающей бифуркации.

Для каждой точки кривой решения определялись мультипликаторы матрицы Якоби, по значениям которых устанавливалась устойчивость соответствующей неподвижной точки. Неподвижная точка является устойчивой, если модули всех мультипликаторов матрицы Якоби меньше единицы. На рис. 2 пунктирная линия соответствует устойчивой ветви ненулевой неподвижной точки модели (6). Как видно из рис. 2, ненулевая неподвижная точка может быть как устойчивой, так и неустойчивой (в зависимости от значений параметров). При этом тривиальная неподвижная точка остается устойчивой при всех рассматриваемых значениях параметров. На рис. 2 также выделены области значений параметров A и α, в которых ненулевая неподвижная точка устойчива. Эти области ограничены точками пересечения кривой решения с соответствующими бифуркационными границами.

Как видно на рис. 2, при малых значениях коэффициентов A и α существует только тривиальное решение. Затем с ростом значений параметров A (α) при некотором бифуркационном значении A^* (α^*) возникает седлоузловая бифуркация: на рис. 2 ей соответствует точка K, в которой пересекаются кривая $\overline{g}$ и линия SN. В результате рождается полуустойчивая точка, далее

распадающаяся на устойчивую и неустойчивую. Как видно, одна ветвь кривой $\overline{g}$ до пересечения с линией PD представляет собой совокупность устойчивых ненулевых неподвижных точек, а другая — неустойчивых.

Таким образом, при $A < A^*$ ($\alpha < \alpha^*$) ненулевых неподвижных точек не существует, и система имеет только тривиальное устойчивое решение. При $A > A^*$ ($\alpha > \alpha^*$) наряду с тривиальной неподвижной точкой существует устойчивая ненулевая неподвижная точка, которая с ростом A (α) теряет устойчивость и эволюционирует по сценарию Фейгенбаума. Пересечение кривой $\overline{g}$ с линией PD соответствует бифуркации удвоения периода, в результате которой нетривиальное равновесие теряет устойчивость и рождается притягивающий 2-цикл.

В целом при $A > A^*$ ($\alpha > \alpha^*$) наблюдается бистабильность, когда сосуществуют тривиальное и нетривиальное равновесия. Следовательно, начальное условие определяет сценарий развития системы, а значение A (α) — характер динамики.

Отметим, что потеря устойчивости через бифуркацию Неймарка – Сакера не наблюдается: кривая решений не пересекает линию NS (рис. 2, *б*). Более того, с ростом α (рис. 2, *б*) граница SN смещается вверх и располагается над линией PD, и, следовательно, потеря устойчивости возможна только через бифуркацию удвоения периода. Аналогичное поведение бифуркационных границ наблюдается при высоких значениях коэффициента смертности фитопланктона. При этом снижение скорости элиминации кислорода расширяет область устойчивости нетривиального решения, в то время как рост удельной скорости роста фитопланктона при достаточном содержании кислорода существенно сужает: соответствующие диапазоны значений параметров, при которых ненулевое решение устойчиво, расширяются (рис. 2). Кроме того, на рис. 2, *в*, *г* видно, что в случае довольно высокой скорости роста продукции кислорода внутри клеток фитопланктона (A) с небольшим ростом α, когда значения остальных параметров зафиксированы, наблюдается существенное и даже резкое увеличение концентрации кислорода ($\overline{g}$).

Для более детального анализа влияния параметров на динамику модели (6) были дополнительно построены области устойчивости ненулевого положительного равновесия (8) в различных параметрических плоскостях (рис. 3). В предыдущем анализе неподвижная точка определялась неявно, а получить ее явное представление через параметры модели не удалось. Соответственно, и бифуркационные границы были получены в неявном виде как функции одной переменной. Переход к параметрическому представлению этих границ также не позволил получить удобную форму, пригодную для построения двумерных областей устойчивости. Поэтому для дальнейшего исследования использован численный подход, реализованный в программном комплексе MATCONT [Govaerts et al., 2011], позволяющий непосредственно отслеживать неподвижные точки и соответствующие им бифуркационные границы при изменении параметров.

Соотношение результатов, представленных на рис. 2 и 3, рассмотрим на примере рис. 2, *в* и 3, *в*. Для этого на рис. 3, *в* дополнительно нанесена пунктирная линия, соответствующая фиксированному значению $\sigma = 0{,}1$. Пересечение этой линии с бифуркационными границами определяет два значения параметра α, задающие диапазон устойчивости ненулевой неподвижной точки. Полученный диапазон совпадает с диапазоном значений параметра α, определенным по рис. 2, *в*, что подтверждает согласованность результатов, полученных с использованием двух подходов. В целом полученные результаты согласуются с рис. 2: потеря устойчивости нетривиального положительного равновесия возможна только через бифуркацию удвоения периода (рис. 3). При этом видно, что с увеличением значений параметров, характеризующих скорости роста концентрации кислорода и плотности фитопланктона, сначала возникает седлоузловая бифуркация, ведущая к появлению ненулевого равновесия; именно соотношение этих параметров определяет возможность существования и развития системы. В области, предшествующей линии SN, система находится в тривиальном состоянии, что соответствует отсутствию биологической активности. Таким образом, граница SN определяет порог возникновения продуктивного режима функционирования системы.

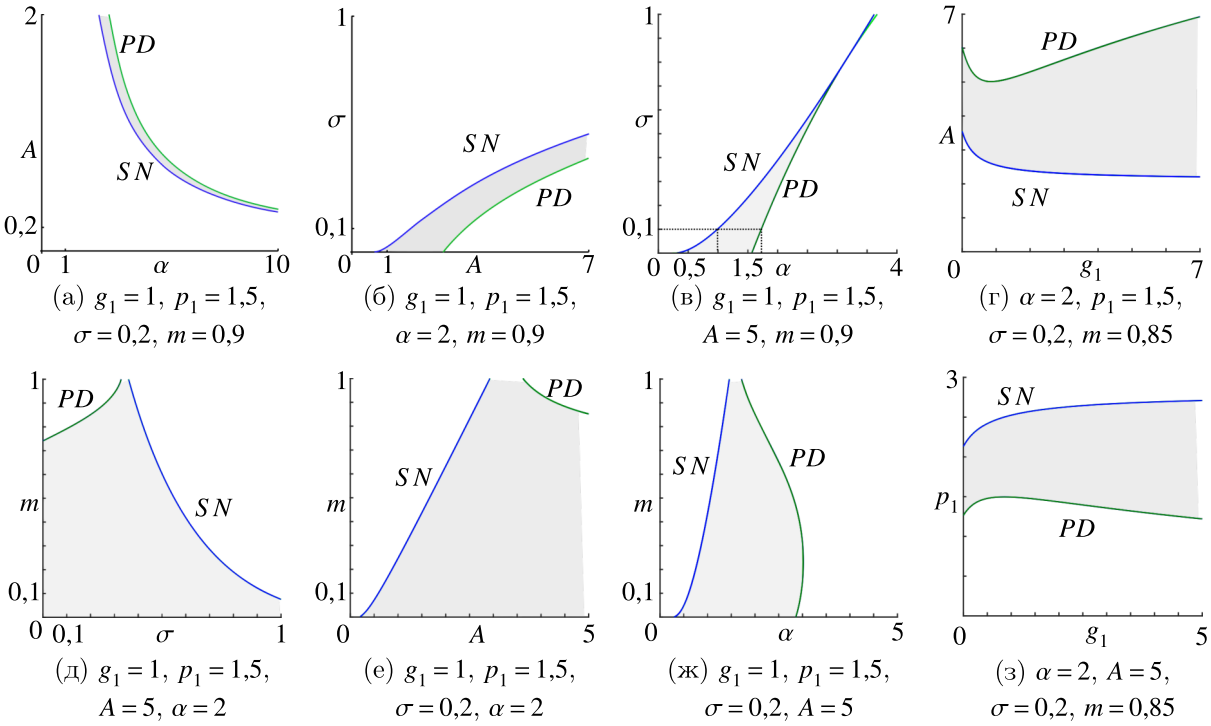
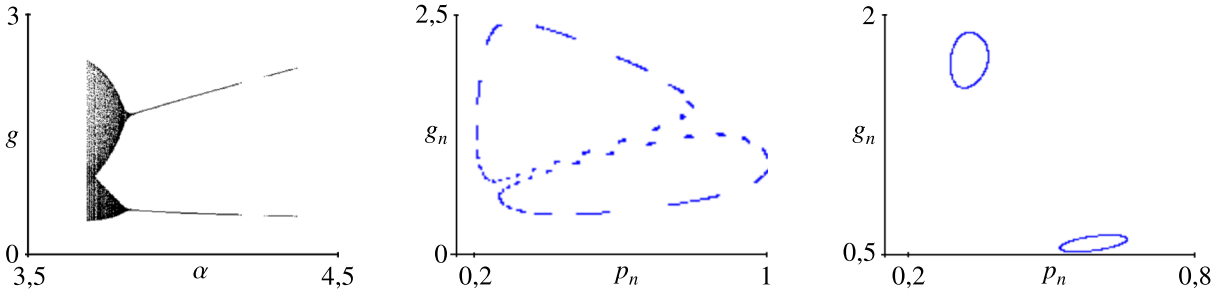


Рис. 3. Области устойчивости нетривиального равновесия модели (6), построенные в разных параметрических плоскостях при $\gamma = 1$. SN соответствует седлоузловой бифуркации. PD — линия бифуркации удвоения периода. Область устойчивости залита серым цветом

3.2. Сценарии развития системы «фитопланктон – кислород»

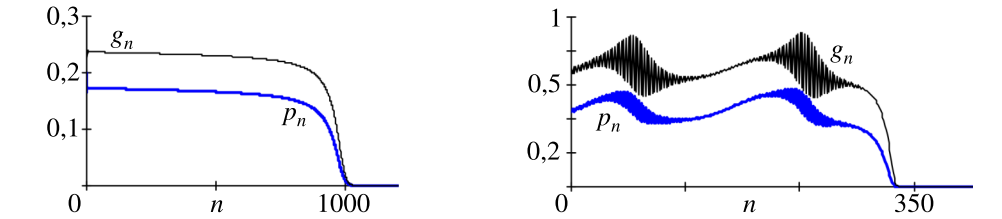
На параметрических портретах видно, что в большинстве случаев область устойчивости нетривиального равновесия имеет выраженную клиновидную структуру. При этом в точке пересечения кривых SN и PD возникает бифуркация типа fold–flip [Kuznetsov et al., 2004], как, например, на рис. 3, *в*. В окрестности данной бифуркации реализуется сценарий, при котором бифуркация удвоения периода носит субкритический характер и не приводит к немедленному появлению устойчивого 2-цикла. Более того, с ростом бифуркационного параметра в системе возникают две инвариантные кривые, имеющие разрывы (рис. 4, *б*), которые при дальнейшем изменении бифуркационного параметра отдаляются друг от друга, уменьшаясь в размере (рис. 4, *в*). В конечном итоге они схлопываются в точки, что сопровождается стабилизацией 2-цикла (рис. 4, *а*). При этом амплитуда 2-цикла возрастает с увеличением бифуркационного параметра (рис. 4, *а*). Кроме того, на рис. 4, *а* наблюдаются разрывы в области 2-цикла, обусловленные выбором начального условия. При некоторых значениях параметров численность принимает отрицательные значения, которые не имеют биологического смысла, поэтому соответствующие участки бифуркационной диаграммы не отображаются. В рамках рассматриваемой модели такую ситуацию можно интерпретировать как гибель системы.

Рисунки 3, *г* и 3, *з* демонстрируют, что рост коэффициента g_1 способен стабилизировать динамику системы, расширяя область устойчивости: при более высоких значениях A нетривиальное равновесие приобретает устойчивость, в то время как при меньших значениях A появляется возможность функционирования системы, а не ее деградации. Необходимо отметить, что в окрестности седлоузловой бифуркации, в зависимости от начальных условий, может наблюдаться длительный период стабильного развития, который затем сменяется резкой гибелью системы (рис. 5). В свою очередь, поскольку тривиальное равновесие остается устойчивым при



(а) $g_1 = 1,\ p_1 = 1{,}5,\ A = 5,\ \gamma = 1,$ $\sigma = 0{,}9,\ m = 0{,}9,\ g_0 = 1,\ p_0 = 0{,}2$ (б) $\alpha = 3{,}678,\ g_0 = 0{,}53,\ p_0 = 0{,}74$ (в) $\alpha = 3{,}8,\ g_0 = 1,\ p_0 = 0{,}2$

Рис. 4. а) Бифуркационная диаграмма переменной g по параметру α, дополненная фазовыми портретами при конкретных значениях α (б, в)



(а) $g_1 = 1,\ p_1 = 1{,}5,\ A = 1{,}593,\ \alpha = 2,\ \gamma = 1,$ $\sigma = 0{,}1,\ m = 0{,}8,\ g_0 = 0{,}1,\ p_0 = 0{,}2$ (б) $g_1 = 1,\ p_1 = 1{,}5,\ A = 3,\ \alpha = 3{,}69,\ \gamma = 1,$ $\sigma = 0{,}7,\ m = 0{,}9,\ g_0 = 0{,}7,\ p_0 = 0{,}44$

Рис. 5. Траектории модели, демонстрирующие длительный период стабильного развития с последующей гибелью системы

любых значениях параметров, вариация текущего состояния может перевести систему из области притяжения режима функционирования в область притяжения сценария вымирания.

4. Обсуждение и заключение

Актуальность исследований, связанных с математическим моделированием динамики растворенного кислорода и фитопланктона в морских экосистемах, обусловлена наблюдаемым в океане расширением гипоксических зон. Такие зоны представляют собой области с критически низким содержанием кислорода, и их существование, по мнению многих исследователей [Gruber, 2011; Alhassan et al., 2024; Breitburg et al., 2018; Engel et al., 2022; Тищенко, Тищенко, 2025], не может быть объяснено одними лишь гидрофизическими факторами, а существенно зависит от биогеохимических процессов, в частности фотосинтетической активности фитопланктона. Понимание механизмов, приводящих к возникновению и устойчивости таких зон, является важной задачей экологического мониторинга и прогнозирования состояния морских экосистем.

Учитывая выраженную суточную цикличность фотосинтеза и дыхания, а также дискретный характер натурных наблюдений, в работе построен и исследован дискретный аналог концептуальной модели с непрерывным временем, предложенной в работе [Sekerci, Petrovskii, 2018a]. Перечислим кратко основные предположения рассматриваемой модели связанной динамики концентрации растворенного кислорода и плотности фитопланктона в приближении хорошо перемешанного слоя океана (без учета пространственных координат). Изменение этих двух переменных описывается системой разностных уравнений с суточным шагом. Продукция кислорода пропорциональна плотности фитопланктона и зависит от удельной скорости фотосинтеза, при этом влияние внешних факторов, таких как температура воды, учитывается неявно в виде параметров

модели. Перенос кислорода через клеточную мембрану описывается законом Фика, т. е. монотонно убывающей зависимостью скорости выделения кислорода от его внешней концентрации с насыщением. Элиминация кислорода из системы складывается из двух составляющих: постоянной скорости естественного биохимического распада и потребления кислорода морской флорой и фауной, которое описывается откликом типа Моно, отражающим ограниченность удельной скорости потребления. Рост фитопланктона представлен логистическим уравнением с максимальной удельной скоростью роста, достижимой при достаточном содержании кислорода, константой полунасыщения по кислороду и коэффициентом внутривидовой конкуренции. Гибель фитопланктона, включающая естественную смертность, выедание зоопланктоном и воздействие вирусной инфекции, принята линейной по плотности с постоянным коэффициентом смертности. Таким образом, несмотря на концептуальный характер, использованная параметризация позволила учесть основные биологические процессы продукции, дыхания, смертности и внутривидовой конкуренции в их упрощенном содержательном виде. Отметим, что в работе [Sekerci, Petrovskii, 2018a] представлена серия моделей динамики планктона и кислорода: авторы последовательно усложняют исходную концептуальную модель, вводя влияние зоопланктона и экологической стохастичности. Однако исследование [Sekerci, Petrovskii, 2018a] не содержит детального анализа динамики предлагаемых моделей в полном параметрическом пространстве; явно оценивается только эффект изменения скорости продукции кислорода (A) при фиксированных значениях остальных параметров, поскольку возможность изменения именно этого параметра связывается с влиянием глобального потепления. Отметим, что вариация температуры может сопровождаться изменением различных характеристик среды, прямо или косвенно меняя другие параметры рассматриваемой системы, что важно учитывать. Проведенный нами детальный параметрический анализ дискретного аналога концептуальной модели [Sekerci, Petrovskii, 2018a] дает качественно близкие результаты, демонстрирующие возможность реализации сценария с длительным периодом квазистабильного развития системы, который завершается внезапной гибелью фитопланктона и истощением кислорода; при этом позволяет выявлять границы смены сценариев функционирования системы при различных значениях ее параметров.

Исследование рассматриваемой модели показало, что тривиальное решение не теряет устойчивости. Выявлена параметрическая область, в которой возникает седлоузловая бифуркация, сопровождающаяся появлением полуустойчивой неподвижной точки, распадающейся на устойчивую и неустойчивую. В зависимости от значений параметров возможны два сценария: вырождение системы либо выход на ненулевое притягивающее решение. При этом с ростом параметра (A), характеризующего влияние внешних факторов среды на продукцию кислорода, ненулевое решение эволюционирует по сценарию Фейгенбаума. При превышении некоторого порогового значения возникает бистабильность, то есть выбор сценария развития определяется начальными условиями. Особый интерес представляет эффект, наблюдаемый в окрестности бифуркации: длительный период квазистабильного развития системы, завершающийся резкой гибелью фитопланктона и истощением кислорода. При этом, поскольку тривиальное решение устойчиво всегда, даже малая вариация текущего состояния может перевести систему в режим вымирания.

Следует подчеркнуть, что предложенная модель является концептуальной и значительно проще более реалистичных многокомпонентных моделей [Behrenfeld, Falkowski, 1997; Shaffer et al., 2008; Пак, Абакумов, 2025]. Тем не менее в ряде работ показано [Petrovskii, Malchow, 1999; Petrovskii, Malchow, 2001; Petrovskii et al., 2017], что именно концептуальные модели с небольшим числом компонент оказываются наиболее полезными для выявления фундаментальных механизмов, тогда как многокомпонентные модели, обладая большей реалистичностью, часто затрудняют интерпретацию и идентификацию ключевых драйверов динамики [Медвинский и др., 2002], поскольку повышение размерности и общности моделей объективно затрудняет

проведение полного аналитического исследования их фазовых пространств и параметрическую идентификацию, что ограничивает возможность получения строгих прогнозов. Представленная в данной работе дискретная модель допускает исчерпывающий параметрический анализ, позволяющий при различных значениях параметров выявлять границы смены сценариев развития системы. Это дает возможность в некоторой мере прогнозировать изменение режима функционирования экосистемы при значительных вариациях внешних условий, что является важным шагом от качественного анализа к количественным оценкам.

Вместе с тем необходимо признать ограничения предложенного подхода. Модель является точечной и не учитывает пространственную гетерогенность и горизонтальный перенос, что ограничивает ее применение для описания реальных акваторий. Влияние внешних факторов (температура, освещенность, перемешивание) учитывается лишь неявно, через фиксированные параметры, тогда как в природных условиях они подвержены сезонной и межгодовой изменчивости. Дальнейшее развитие модели видится в следующих направлениях: увеличение размерности за счет включения других компонент сообщества (зоопланктон, биогены) явно, в виде дополнительных уравнений; переход к пространственно распределенной постановке для анализа роли горизонтального переноса в формировании гипоксических зон; параметрическая идентификация на основе реальных данных натурных наблюдений. Предложенная дискретная модель может служить удобным базовым блоком для таких обобщений.

Список литературы (References)

Бубнова Е. С., Ефимова К. А., Сивков В. В. Гипоксия и аноксия в Гданьской впадине Балтийского моря в 2021–2023 гг. // Океанологические исследования. — 2024. — Т. 52, № 2. — С. 58–71.
Bubnova E. S., Efimova K. A., Sivkov V. V. Gipoksiya i anoksiya v Gdanskoy vpadine Baltiyskogo morya v 2021–2023 gg. [Hypoxia and anoxia in the Gdansk Deep of the Baltic Sea in 2021–2023] // Okeanologicheskie issledovaniya. — 2024. — Vol. 52, No. 2. — P. 58–71 (in Russian).

Видничук А. В., Коновалов С. К. Изменение кислородного режима глубоководной части Черного моря за период 1980–2019 годы // Морской гидрофизический журнал. — 2021. — Т. 37, № 2 (218). — С. 195–206.
Vidnichuk A. V., Konovalov S. K. Izmenenie kislorodnogo rezhima glubokovodnoy chasti Chernogo morya za period 1980–2019 gody [Changes in the oxygen regime of the deep-sea part of the Black Sea for the period 1980–2019] // Morskoy gidrofizicheskiy zhurnal. — 2021. — Vol. 37, No. 2 (218). — P. 195–206 (in Russian).

Девяткин В. Г., Метелева Н. Ю., Вайновский П. А. О роли фитопланктона в формировании кислородного режима водоема в связи с климатическими вариациями // Вода: Химия и экология. — 2012. — № 12. — С. 68–74.
Devyatkin V. G., Meteleva N. Yu., Vainovskiy P. A. O roli fitoplanktona v formirovanii kislorodnogo rezhima vodoema v svyazi s klimaticheskimi variatsiyami [On the role of phytoplankton in the formation of the oxygen regime of a water body in connection with climatic variations] // Voda: Khimiya i ekologiya. — 2012. — No. 12. — P. 68–74 (in Russian).

Жданова О. Л., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. Эволюция хищника в модели взаимодействующих видов: к вопросу о существовании полиморфизма по размеру помета в естественных популяциях песцов // Генетика. — 2022. — Т. 58, № 1. — С. 99–115.
Zhdanova O. L., Neverova G. P., Frisman E. Ya. Predator evolution in a model of interacting species: to the question about maintaining polymorphism by litter size in natural populations of arctic fox // Russian Journal of Genetics. — 2022. — Vol. 58, No. 1. — P. 94–108 (Original Russian paper: *Zhdanova O. L., Neverova G. P., Frisman E. Ya.* Evolyutsiya khishchnika v modeli vzaimodeystvuyushchikh vidov: k voprosu o sushchestvovanii polimorfizma po razmeru pometa v estestvennykh populyatsiyakh pestsov // Genetika. — 2022. — Vol. 58, No. 1. — P. 99–115.)

Жданова О. Л., Фрисман Е. Я. Математическое моделирование механизма дифференциации репродуктивных стратегий в естественных популяциях (на примере песцов, Alopex lagopus) // Компьютерные исследования и моделирование. — 2016. — Т. 8, № 2. — С. 213–228.
Zhdanova O. L., Frisman E. Ya. Matematicheskoe modelirovanie mekhanizma differentsiatsii reproduktivnykh strategiy v estestvennykh populyatsiyakh (na primere pestsov, Alopex lagopus) [Mathematical modeling of the mechanism of a reproductive strategies differentiation in natural populations (on the example of arctic fox, Alopex lagopus)] // Computer Research and Modeling. — 2016. — Vol. 8, No. 2. — P. 213–228 (in Russian).

Кузнецов А. П., Седова Ю. В. Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: универсальные свойства // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. — 2012. — Т. 20, № 5. — С. 26–43.

Kuznetsov A. P., Sedova Yu. V. Bifurkatsii trekhmernykh i chetyrekhmernykh otobrazheniy: universal'nye svoystva [Bifurcations of three-dimensional and four-dimensional mappings: Universal properties] // Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Prikladnaya nelineynaya dinamika. — 2012. — Vol. 20, No. 5. — P. 26–43 (in Russian).

Кулаков М. П., Жданова О. Л., Фрисман Е. Я. Компьютерное моделирование пространственной динамики и первичной генетической дивергенции в системе популяций на кольцевом ареале // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2025. — Т. 29, № 7. — С. 1109–1121.

Kulakov M. P., Zhdanova O. L., Frisman E. Ya. Computer modeling of spatial dynamics and primary genetic divergence for a population system in a ring areal // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. — 2025. — Vol. 29, No. 7. — P. 1109–1121 (Original Russian paper: *Kulakov M. P., Zhdanova O. L., Frisman E. Ya.* Komp'yuternoe modelirovanie prostranstvennoy dinamiki i'pervichnoy geneticheskoy divergentsii v sisteme populyatsiy na kol'tsevom areale // Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii. — 2025. — Vol. 29, No. 7. — P. 1109–1121.)

Медвинский А. Б., Петровский С. В., Тихонова И. А., Тихонов Д. А., Ли Б. Л., Вентурино Э., Иваницкий Г. Р. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы // Успехи физических наук. — 2002. — Т. 172, № 1. — С. 31–66.

Medvinsky A. B., Petrovskii S. V., Tikhonova I. A., Tikhonov D. A., Li B. L., Venturino E., Ivanitskii G. R. Formirovanie prostranstvenno-vremennykh struktur, fraktaly i khaos v kontseptual'nykh ekologicheskikh modelyakh na primere dinamiki vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy planktona i ryby [Formation of spatio-temporal structures, fractals and chaos in conceptual ecological models using the example of the dynamics of interacting plankton and fish populations] // Uspekhi fizicheskikh nauk. — 2002. — Vol. 172, No. 1. — P. 31–66 (in Russian).

Неверова Г. П., Жданова О. Л. Сравнительный анализ динамики простых математических моделей планктонного сообщества с различными функциями отклика // Математическая биология и биоинформатика. — 2022. — Т. 17, № 2. — С. 465–480.

Neverova G. P., Zhdanova O. L. Sravnitel'nyy analiz dinamiki prostykh matematicheskikh modeley planktonnogo soobshchestva s razlichnymi funktsiyami otklika [Comparative analysis of the dynamics of simple mathematical models of a plankton community with different response functions] // Mathematical biology and bioinformatics. — 2022. — Vol. 17, No. 2. — P. 465–480 (in Russian).

Неверова Г. П., Жданова О. Л., Абакумов А. И. Дискретная модель сезонного цветения планктона // Математическая биология и биоинформатика. — 2020. — Т. 15, № 2. — С. 235–250.

Neverova G. P., Zhdanova O. L., Abakumov A. I. Diskretnaya model' sezonnogo tsveteniya planktona [Discrete model of seasonal plankton bloom] // Mathematical biology and bioinformatics. — 2020. — Vol. 15, No. 2. — P. 235–250 (in Russian).

Нецветаева О. П., Македонская И. Ю., Коробов В. Б., Змётная М. И. Зависимость кислородонасыщения от содержания хлорофилла А в поверхностном слое вод Белого моря // Арктика: экология и экономика. — 2018. — № 3. — С. 31.

Nevetaeva O. P., Makedonskaya I. Yu., Korobov V. B., Zmyotnaya M. I. Zavisimost' kislorodonasyshcheniya ot soderzhaniya khlorofilla A v poverkhnostnom sloe vod Belogo morya [Dependence of oxygen saturation on chlorophyll A content in the surface layer of the White Sea] // Arktika: ekologiya i ekonomika. — 2018. — No. 3. — P. 31 (in Russian).

Пак С. Я., Абакумов А. И. Модельное исследование процессов газообмена в фитопланктоне под влиянием фотосинтетических процессов и метаболизма // Компьютерные исследования и моделирование. — 2025. — Т. 17, № 5. — С. 963–985.

Pak S. Ya., Abakumov A. I. Model'noe issledovanie protsessov gazoobmena v fitoplanktone pod vliyaniem fotosinteticheskikh protsessov i metabolizma [Model study of gas exchange processes in phytoplankton under the influence of photosynthetic processes and metabolism] // Computer Research and Modeling. — 2025. — Vol. 17, No. 5. — P. 963–985 (in Russian).

Полонский А. Б., Котолупова А. А. Долгопериодная изменчивость растворенного кислорода и температуры верхнего слоя вод Черного моря // Океанология. — 2019. — Т. 59, № 1. — С. 22–32.

Polonsky A. B., Kotolupova A. A. Dolgoperiodnaya izmenchivost' rastvorennogo kisloroda i temperatury verkhnego sloya vod Chernogo morya [Long-period variability of dissolved oxygen and temperature of the upper layer of the Black Sea] // Okeanologiya. — 2019. — Vol. 59, No. 1. — P. 22–32 (in Russian).

Ревуцкая О. Л., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. Простейшая модель лимитированной популяции с половой структурой: результаты моделирования и апробация // Компьютерные исследования и моделирование. — 2025. — Т. 17, № 5. — С. 941–961.

Revutskaya O. L., Neverova G. P., Frisman E. Ya. Prosteyshaya model' limitirovannoy populyatsii s polovoy strukturoy: rezul'taty modelirovaniya i aprobatsiya [A simple model of a limited population with sexual structure: simulation results and approbation] // Computer Research and Modeling. — 2025. — Vol. 17, No. 5. — P. 941–961 (in Russian).

Сухинов А. И., Белова Ю. В., Кузнецова И. Ю., Атаян А. М., Чистяков А. Е. Математические модели и методы прогнозирования процессов биологической кинетики с учетом влияния кислородного режима // Вестник Южно-Уральского государственного университета. Сер. Математическое моделирование и программирование. — 2025. — Т. 18, № 2. — С. 52–65.
Sukhinov A. I., Belova Yu. V., Kuznetsova I. Yu., Atayan A. M., Chistyakov A. E. Matematicheskie modeli i metody prognozirovaniya protsessov biologicheskoy kinetiki s uchetom vliyaniya kislorodnogo rezhima [Mathematical models and methods for predicting biological kinetics processes taking into account the influence of oxygen regime] // Vestnik Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Matematicheskoe modelirovanie i programmirovanie. — 2025. — Vol. 18, No. 2. — P. 52–65 (in Russian).

Тищенко П. П., Звалинский В. И., Михайлик Т. А., Тищенко П. Я. Гипоксия залива Петра Великого // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). — 2021. — Т. 201, № 3. — С. 600–639.
Tishchenko P. P., Zvalinsky V. I., Mikhaylik T. A., Tishchenko P. Ya. Gipoksiya zaliva Petra Velikogo [Hypoxia of Peter the Great Bay] // Izvestiya TINRO (Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo rybokhozyaystvennogo tsentra). — 2021. — Vol. 201, No. 3. — P. 600–639 (in Russian).

Тищенко П. П., Тищенко П. Я. Кислород в придонном слое вод Амурского залива (Японское море) в холодный период года // Морской гидрофизический журнал. — 2025. — Т. 41, № 4 (244). — С. 453–466.
Tishchenko P. P., Tishchenko P. Ya. Kislorod v pridonnom sloe vod Amurskogo zaliva (Yaponskoe more) v kholodnyy period goda [Oxygen in the bottom layer of the Amur Bay (Sea of Japan) during the cold period of the year] // Morskoy gidrofizicheskiy zhurnal. — 2025. — Vol. 41, No. 4 (244). — P. 453–466 (in Russian).

Тютюнов Ю. В., Титова Л. И. От Лотки – Вольтерра к Ардити – Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // Журнал общей биологии. — 2018. — Т. 79, № 6. — С. 428–448.
Tyutyunov Yu. V., Titova L. I. Ot Lotki – Vol'terra k Arditi – Ginzburgu: 90 let evolyutsii troficheskikh funktsiy [From Lotka – Volterra to Arditi – Ginzburg: 90 years of evolution of trophic functions] // Zhurnal obshchey biologii. — 2018. — Vol. 79, No. 6. — P. 428–448 (in Russian).

Фрисман Е. Я., Жданова О. Л., Кулаков М. П., Неверова Г. П., Ревуцкая О. Л. Математическое моделирование популяционной динамики на основе рекуррентных уравнений: результаты и перспективы. Часть II // Известия РАН. Сер. биологическая. — 2021. — № 3. — С. 227–240.
Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Revutskaya O. L. Mathematical modeling of population dynamics based on recurrent equations: results and prospects. Part II // Biology Bulletin. — 2021. — Vol. 48, No. 3. — P. 239–250. (Original Russian paper: *Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Revutskaya O. L.* Matematicheskoe modelirovanie populyatsionnoy dinamiki na osnove rekurentnykh uravneniy: rezul'taty i perspektivy. Chast' II // Izvestiya RAN. Ser. biologicheskaya. — 2021. — No. 3. — P. 227–240.)

Alhassan Y., Siekmann I., Petrovskii S. Mathematical model of oxygen minimum zones in the vertical distribution of oxygen in the ocean // Scientific Reports. — 2024. — Vol. 14, No. 1. — P. 22248.

Altieri A. H., Diaz R. J. Dead zones: oxygen depletion in coastal ecosystems // World Seas: An Environmental Evaluation. — Academic Press, 2019. — P. 453–473.

Asch R. G., Cheung W. W. L., Reygondeau G. Future marine ecosystem drivers, biodiversity, and fisheries maximum catch potential in Pacific Island countries and territories under climate change // Marine Policy. — 2018. — Vol. 88. — P. 285–294.

Behrenfeld M. J., Falkowski P. G. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models // Limnology and Oceanography. — 1997. — Vol. 42. — P. 1479–1491.

Beler A., Koçhan N. Mathematical and computational approaches to marine ecosystem modeling: From classical frameworks to data-driven approaches // Piri Reis Journal of Marine Sciences and Technology. — 2026. — No. 1. — P. 30–37.

Beltrami E., Carroll T. Modelling the role of viral disease in recurrent phytoplankton blooms // Journal of Mathematical Biology. — 1994. — Vol. 32. — P. 857–863.

Breitburg D., Levin L. A., Oschlies A., Grégoire M., Chavez F. P., Conley D. J., Garçon V., Gilbert D., Gutiérrez D., Isensee K., Jacinto G. S., Limburg K. E., Montes I., Naqvi S. W. A., Pitcher G. C., Rabalais N. N., Roman M. R., Rose K. A., Seibel B. A., Telszewski M., Yasuhara M., Zhang J. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters // Science. — 2018. — Vol. 359, No. 6371. — P. eaam7240.

De Vries I. D., Duin R., Peeters J., Los F., Bokhorst M., Laane R. Patterns and trends in nutrients and phytoplankton in Dutch coastal waters: comparison of time-series analysis, ecological model simulation, and mesocosm experiments // ICES Journal of Marine Science. — 1998. — Vol. 55. — P. 620–634.

Dhar J., Baghel R. S. Role of dissolved oxygen on the plankton dynamics in spatio-temporal domain'// Modeling Earth Systems and Environment. — 2016. — Vol. 2, No. 1. — P. 6.

Engel A., Kiko R., Dengler M. Organic matter supply and utilization in oxygen minimum zones // Annual Review of Marine Science. — 2022. — Vol. 14. — P. 355–378.

Fasham M. J. R., Ducklow H. W., McKelvie S. M. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer // Journal of Marine Research. — 1990. — Vol. 48. — P. 591–639.

Franke U., Hutter K., Jöhnk K. A physical-biological coupled model for algal dynamics in lakes // Bulletin of Mathematical Biology. — 1999. — Vol. 61. — P. 239–272.

Frisman E., Zhdanova O., Neverova G. Eco-evolutionary dynamics in discrete-time population models: insights from theoretical and experimental studies // Chaos, Solitons & Fractals. — 2026. — Vol. 208, No. 4 (Part 4). — P. 118381.

Fuhrman J. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects // Nature. — 1999. — Vol. 399. — P. 541–548.

Govaerts W., Kuznetsov Yu. A., De Witte V., Dhooge A., Meijer H. G. E., Mestrom W., Riet A. M., Sautois B. MATCONT and CL_MATCONT: Continuation toolboxes in MATLAB. — Utrecht University, 2011.

Gruber N. Warming up, turning sour, losing breath: ocean biogeochemistry under global change // Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences. — 2011. — Vol. 369, No. 1943. — P. 1980–1996.

Huisman J., Weissing F. J. Competition for nutrients and light in a mixed water column: A theoretical analysis // The American Naturalist. — 1995. — Vol. 146. — P. 536–564.

Hull V., Parrella L., Falcucci M. Modelling dissolved oxygen dynamics in coastal lagoons // Ecological Modelling. — 2008. — Vol. 211. — P. 468–480.

Keeling R. F., Körtzinger A., Gruber N. Ocean deoxygenation in a warming world // Annual Review of Marine Science. — 2010. — Vol. 2. — P. 199–229.

Keller K., Slater R. D., Bender M., Key R. M. Possible biological or physical explanations for decadal scale trends in north pacific nutrient concentrations and oxygen utilization // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. — 2001. — Vol. 49. — P. 345–362.

Kemp W. M., Boynton W. R., Adolf J. E., Boesch D. F., Boicourt W. C., Brush G., Cornwell J. C., Fisher T. R., Glibert P. M., Hagy J. D., Harding L. W., Houde E. D., Kimmel D. G., Miller W. D., Newell R. I. E., Roman M. R., Smith E. M., Stevenson J. C. Eutrophication of Chesapeake Bay: historical trends and ecological interactions // Marine Ecology Progress Series. — 2005. — Vol. 303. — P. 1–29.

Kuznetsov Yu. A., Meijer H. G., van Veen L. The fold-flip bifurcation // International Journal of Bifurcation and Chaos. — 2004. — Vol. 14, No. 7. — P. 2253–2282.

Ma J., Song J., Li X., Yuan H., Duan L., Dai J., Wen L. Characteristics and driving factors of oceanic oxygen minimum zone (OMZ) in the context of global change // Science China Earth Sciences. — 2026. — P. 1–13.

Ma S., Liu Y., Li J., Fu C., Ye Z., Sun P., Tian Y. Climate-induced long-term variations in ecosystem structure and atmosphere – ocean – ecosystem processes in the Yellow Sea and East China Sea // Progress in Oceanography. — 2019. — Vol. 175. — P. 183–197.

Malchow H., Hilker F. M., Petrovskii S. V., Brauer K. Oscillations and waves in a virally infected plankton system, I. The lysogenic stage // Ecological Complexity. — 2004. — Vol. 1. — P. 211–223.

Moloney C. L., Bergh M. O., Field J. G., Newell R. C. The effect of sedimentation and microbial nitrogen regeneration in a plankton community: a simulation investigation // Journal of Plankton Research. — 1986. — Vol. 8. — P. 427–445.

Ozarslan R., Sekerci Y. Fractional order oxygen – plankton system under climate change // Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science. — 2020. — Vol. 30, No. 3. — P. 033131.

Petrovskii S. V., Malchow H. A minimal model of pattern formation in a prey – predator system // Mathematical and Computer Modelling. — 1999. — Vol. 29, No. 8. — P. 49–63.

Petrovskii S. V., Malchow H. Wave of chaos: new mechanism of pattern formation in spatio-temporal population dynamics // Theoretical Population Biology. — 2001. — Vol. 59, No. 2. — P. 157–174.

Petrovskii S. V., Sekerci Y., Venturino E. Regime shifts and ecological catastrophes in a model of plankton-oxygen dynamics under the climate change // Journal of Theoretical Biology. — 2017. — Vol. 424. — P. 91–109.

Poloczanska E. S., Brown C. J., Sydeman W. J., Kiessling W., Schoeman D. S., Moore P. J., Brander K., Bruno J. F., Buckley L. B., Burrows M. T., Duarte C. M., Halpern B. S., Holding J., Kappel C. V., O'Connor M. I., Pandolfi J. M., Parmesan C, Schwing F., Thompson S. A., Richardson A. J. Global imprint of climate change on marine life // Nature Climate Change. — 2013. — Vol. 3, No. 10. — P. 919–925.

Richardson K., Bendtsen J. Photosynthetic oxygen production in a warmer ocean: the Sargasso Sea as a case study // Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences. — 2017. — Vol. 375, No. 2102. — P. 20160329.

Roy Chowdhury P., Banerjee M., Petrovskii S. A two-timescale model of plankton – oxygen dynamics predicts formation of oxygen minimum zones and global anoxia // Journal of Mathematical Biology. — 2024. — Vol. 89, No. 1. — P. 8.

Schmidtko S., Stramma L., Visbeck M. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades // Nature. — 2017. — Vol. 542, No. 7641. — P. 335–339.

Sekerci Y., Petrovskii S. Mathematical modelling of plankton – oxygen dynamics under the climate change // Bulletin of Mathematical Biology. — 2015. — Vol. 77, No. 12. — P. 2325–2353.

Sekerci Y., Petrovskii S. Global warming can lead to depletion of oxygen by disrupting phytoplankton photosynthesis: a mathematical modelling approach // Geosciences. — 2018a. — Vol. 8, No. 6. — P. 201.

Sekerci Y., Petrovskii S. Pattern formation in a model oxygen-plankton system // Computation. — 2018b. — Vol. 6, No. 4. — P. 59.

Shaffer G., Olsen S. M., Pedersen J. O. P. Presentation, calibration and validation of the low-order, DCESS Earth System model // Geoscientific Model Development. — 2008. — Vol. 1. — P. 17–51.

Stramma L., Johnson G. C., Sprintall J., Mohrholz V. Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans // Science. — 2008. — Vol. 320, No. 5876. — P. 655–658.

Voinov A., Tonkikh A. Qualitative model of eutrophication in macrophyte lakes // Ecological Modelling. — 1987. — Vol. 35. — P. 211–226.