

УДК: 51-76+574.34+574.5

Планктонное сообщество: влияние зоопланктона на динамику фитопланктона

Г. П. Неверова^а, О. Л. Жданова^б, Е. А. Колбина^с, А. И. Абакумов^д

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

E-mail: ^а galina.nev@gmail.com, ^б axanka@iacp.dvo.ru, ^с pavlova@iacp.dvo.ru, ^д abakumov@iacp.dvo.ru

Получено 17.05.2019, после доработки — 14.06.2019.

Принято к публикации 02.07.2019.

Методами математического моделирования оценивается спектр влияния зоопланктона на динамику обилия фитопланктона. Предложена трехкомпонентная модель сообщества «фитопланктон–зоопланктон» с дискретным временем, рассматривающая неоднородность зоопланктона по стадии развития и типу питания, учтено наличие каннибализма в сообществе зоопланктона, в процессе которого зрелые особи некоторых его видов поедают ювенильных. Процессы взаимодействия зоо- и фитопланктона в явном виде учтены в выживаемостях на ранних стадиях жизненного цикла зоопланктона; а также явно рассматривается убыль фитопланктона в результате выедания его биомассы зоопланктоном; используется трофическая функция Холлинга II типа для описания насыщения при потреблении биомассы. Динамика фитопланктонного сообщества представлена уравнением Рикера, что позволяет неявно учитывать ограничение роста биомассы фитопланктона доступностью внешних ресурсов (минерального питания, кислорода, освещенности и т. п.).

Проанализированы сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численности фито- и зоопланктона при различных значениях внутривидовых параметров, определяющих характер динамики каждого из составляющих сообщество видов, и параметров их взаимодействия. Основное внимание уделено изучению огромного разнообразия сложной динамики сообщества. В рамках используемой в работе модели, описывающей динамику фитопланктона в отсутствие межвидового взаимодействия, происходит усложнение его динамики через серию бифуркаций удвоения периода. При этом с появлением зоопланктона каскад бифуркаций удвоения периода у фитопланктона и сообщества в целом реализуется раньше (при более низких скоростях воспроизводства клеток фитопланктона), чем в случае, когда фитопланктон развивается изолированно. При этом вариация уровня каннибализма зоопланктона способна значительно изменить как существующий в сообществе режим динамики, так и его бифуркацию; при определенной структуре пищевых отношений зоопланктона возможна реализация сценария Неймарка–Сакера в сообществе. Учитывая, что уровень каннибализма зоопланктона может меняться из-за естественных процессов созревания особей отдельных видов и достижения ими плотоядной стадии, можно ожидать выраженные изменения динамического режима в сообществе: резкие переходы от регулярной к квазипериодической динамике (по сценарию Неймарка–Сакера) и далее к точным циклам с небольшим периодом (обратная реализация каскада удвоения периода).

Ключевые слова: динамика сообщества, бифуркация, модель Рикера, фитопланктон, зоопланктон, взаимодействие по принципу «хищник–жертва», каннибализм

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 18-01-00213).

UDC: 51-76+574.34+574.5

A plankton community: a zooplankton effect in phytoplankton dynamics

G. P. Neverova^a, O. L. Zhdanova^b, E. A. Kolbina^c, A. I. Abakumov^d

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

E-mail: ^a galina.nev@gmail.com, ^b axanka@iacp.dvo.ru, ^c pavlova@iacp.dvo.ru, ^d abakumov@iacp.dvo.ru

Received 17.05.2019, after completion — 14.06.2019.

Accepted for publication 02.07.2019.

The paper uses methods of mathematical modeling to estimate a zooplankton influence on the dynamics of phytoplankton abundance. We propose a three-component model of the “phytoplankton–zooplankton” community with discrete time, considering a heterogeneity of zooplankton according to the developmental stage and type of feeding; the model takes into account cannibalism in zooplankton community, during which mature individuals of some of its species consume juvenile ones. Survival rates at the early stages of zooplankton life cycle depend explicitly on the interaction between zooplankton and phytoplankton. Loss of phytoplankton biomass because of zooplankton consumption is explicitly considered. We use the Holling functional response of type II to describe saturation during biomass consumption. The dynamics of the phytoplankton community is represented by the Ricker model, which allows to take into account the restriction of phytoplankton biomass growth by the availability of external resources (mineral nutrition, oxygen, light, etc.) implicitly.

The study analyzed scenarios of the transition from stationary dynamics to fluctuations in the size of phyto- and zooplankton for various values of intrapopulation parameters determining the nature of the dynamics of the species constituting the community, and the parameters of their interaction. The focus is on exploring the complex modes of community dynamics. In the framework of the model used for describing dynamics of phytoplankton in the absence of interspecific interaction, phytoplankton dynamics undergoes a series of period-doubling bifurcations. At the same time, with zooplankton appearance, the cascade of period-doubling bifurcations in phytoplankton and the community as a whole is realized earlier (at lower reproduction rates of phytoplankton cells) than in the case when phytoplankton develops in isolation. Furthermore, the variation in the cannibalism level in zooplankton can significantly change both the existing dynamics in the community and its bifurcation; e.g., with a certain structure of zooplankton food relationships the realization of Neimark–Sacker bifurcation scenario in the community is possible. Considering the cannibalism level in zooplankton can change due to the natural maturation processes and achievement of the carnivorous stage by some individuals, one can expect pronounced changes in the dynamic mode of the community, i.e. abrupt transitions from regular to quasi-periodic dynamics (according to Neimark–Sacker scenario) and further cycles with a short period (the implementation of period halving bifurcation).

Keywords: community dynamics, bifurcation, Ricker model, phytoplankton, zooplankton, “prey-predator” interaction, cannibalism

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2019, vol. 11, no. 4, pp. 751–768 (Russian).

The work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (project No. 18-01-00213).

Введение

Важнейшей подсистемой водных экосистем является пелагиаль, в которой функционируют специфические сообщества, не имеющие аналогов в наземных экосистемах [Винберг, 1967]. Основными из таких сообществ (кроме бактерий) являются фито- и зоопланктон. Наше исследование направлено на изучение функционирования фитопланктона при взаимодействии с зоопланктоном. Фитопланктон является основой жизни в водоеме. В нашем случае речь идет о морских экосистемах. Фитопланктон — нижний уровень трофической цепи, его первичная продукция составляет основу (более 95 %) продуктивности всей водной экосистемы. По его состоянию и функционированию можно оценить особенности жизнедеятельности морской экосистемы в целом [Williams, 2007]. А это, в свою очередь, ведет к оценке экологического состояния экосистемы и ее роли в экономике региона.

Фитопланктон в водоеме представляет собой многовидовое сообщество. Число замеченных видов может достигать нескольких сотен. Эти виды объединены в систематические группы (отряды, отделы), среди них распространенными в Северном полушарии являются диатомовые, динофитовые, синезеленые, зеленые и другие группы водорослей.

Морские экосистемы подвержены изменчивости, которая носит как сезонный, так и межгодовой характер. Для фитопланктона важно оценить не просто абсолютные значения растительной биомассы, но и показатели скоростей роста, параметры влияния факторов внешней среды, в первую очередь температуры, освещенности, регулярности притока биогенов, изменение темпов воспроизводства в зависимости от вариаций климата, в условиях избытка/дефицита минерального питания [Tomas, 1997; Абакумов, Израильский, 2012].

Существенное воздействие на динамику обилия фитопланктона оказывает зоопланктон, который, в свою очередь, является кормовой базой для многих видов рыб и «протягивает» влияние фитопланктона к верхним трофическим уровням. Зоопланктон, как и фитопланктон, является многовидовым сообществом, в котором, как правило, выделяют следующие группы беспозвоночных: коловратки (Rotatoria), ветвистоусые раки (Cladocera), веслоногие раки (Copepoda) [Фефилова, 1999].

Данная работа посвящена изучению влияния зоопланктона на динамику обилия фитопланктона средствами математического моделирования. Основное влияние уделяется воздействию зоопланктона, без учета остальных компонентов, оказывающих влияние на развитие планктонного сообщества. Конечно, воздействие зоопланктона происходит в совокупности со всеми остальными факторами, и наше допущение является модельной редукцией реальной ситуации. В иных работах мы исследуем проблемы воздействия на фитопланктон состава минерального питания, освещенности, температуры воды и эффектов пространственной неоднородности [Abakumov et al., 2015; Pak, Abakumov, 2019]. Для оценки характеристик фитопланктона используется и спутниковая информация [Абакумов, Израильский, 2013]. В этой работе все факторы воздействия на фитопланктон, кроме зоопланктона, предполагаются не изменяющимися. В частности, подобные условия создаются в лабораторных экспериментах при создании сообществ с заданными характеристиками, например для получения продукции с нужными свойствами, для длительных космических полетов и т. п. [Degermendzhi, Tikhomirov, 2014]. Предлагается дискретная модель сообщества «фитопланктон–зоопланктон», что позволяет учитывать стадийное развитие зоопланктона.

Биологические особенности планктонных сообществ

Планктонные сообщества представляют собой сложные многовидовые системы с множеством связей между слагающими их популяционными гидробионтами, однако многие экологические параметры большинства планктонов изучены не полностью. С этой точки зрения целесообразно подразделять сообщество на экологические группы, объединенные теми или иными признаками и характеристиками.

Фитопланктон — часть планктона, участвующая в процессе фотосинтеза, в его состав входят одноклеточные водоросли и фотосинтезирующие бактерии. Микроскопические водоросли способны очень быстро расти и размножаться. В частности, некоторые виды способны удваивать свою биомассу за сутки. Существенное влияние на развитие фитопланктона оказывает зоопланктон, для которого фитопланктон является пищей. С другой стороны, рост биомассы фитопланктона определяется рядом иных факторов абиотической природы, в частности внутривидовой конкуренцией за ресурсы [Silkin et al., 2016]. Некоторые примеры зависимости скорости роста фитопланктона от обилия ресурсов и освещенности представлены в монографии [Митчел, 1976]. Более того, в результате жизнедеятельности фитопланктонного сообщества происходит высвобождение токсичных веществ, высокая концентрация которых может приводить к гибели особей [Chattopadhyay et al., 2002; Жданова, Абакумов, 2015], что также позволяет говорить о наличии процессов саморегуляции внутри сообщества. В целом же обилие фитопланктона в течение суток регулируется ритмикой их размножения [Елизарова, 1982] и ритмикой питания зоопланктона [Крючкова, 1989].

Зоопланктон составляют обычно три систематические группы: коловратки (Rotatoria, класс), веслоногие раки (Copepoda, отряд), ветвистоусые раки (Cladocera, отряд) [Фефилова, 1999].

Жизненный цикл коловраток представляет собой чередование партеногенетического (в результате деления) и полового размножения. У партеногенетических яиц, не имеющих периода покоя, развитие длится 3–4 дня. В случае полового размножения оплодотворенные самки откладывают покоящиеся яйца, при этом состояние покоя может длиться от нескольких дней до года и более. В ходе развития особей выделяются ювенильный и репродуктивный периоды. Ювенильный период длится с момента выклева из яйца до откладки первого собственного яйца. Через 0.5–1.5 суток начинается основной репродуктивный период, который продолжается с момента откладки первого до откладки последнего яйца [Муханов, 1993].

Важной частью планктонного сообщества являются копеподы (веслоногие раки) [Киселев, 1969; Виноградов, Шушкина, 1981; Раймонт, 1988; Mauchline, 1998]. Большинство копепод питаются фитопланктоном. Однако существуют виды — хищники, — которые поедают другие виды ракообразных (молодь копепод и кладоцер), коловраток. Большинство видов откладывает яйца прямо в воду, из яйца выходит личинка науплиус, которая многократно линяет и постепенно приближается по своим признакам к взрослому рачку. Как и для коловраток, здесь представляется возможным выделить две стадии развития: ювенильную и половозрелую. Ветвистоусые ракообразные питаются преимущественно мелким фитопланктоном, однако отмечаются и хищные формы. Отметим, что по источникам питания все ракообразные делятся на мирных (питающихся фитопланктоном и бактериями) и хищных (в их спектр питания добавляется мирный зоопланктон) [Дулепова, 2002]. К мирным относятся молодь всех популяций и половозрелые особи кладоцер. Группу хищных составляют половозрелые особи копепод и коловраток.

Следовательно, ключевые особенности развития сообщества фито- и зоопланктона с учетом внутри- и межвидового взаимодействия можно описать при помощи схемы (рис. 1).

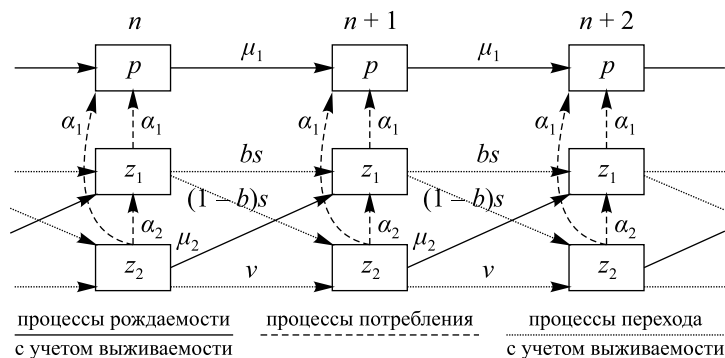


Рис. 1. Ключевые особенности развития сообщества фито- и зоопланктона с учетом внутри- и межвидового взаимодействия

На рис. 1 n соответствует номеру суток, p — плотность фитопланктона, z_1 — плотность ювенильной (неполовозрелой) группы зоопланктона, z_2 — плотность половозрелой группы зоопланктона; μ_i и α_i — удельная скорость роста и интенсивность потребления i -го вида сообщества соответственно (1 — фитопланктон, 2 — зоопланктон); b — коэффициент, характеризующий долю ювенильного зоопланктона, который, повзрослев, остается в этой же группе; s — выживаемость ювенильной группы зоопланктона в зависимости от обилия питания, v — коэффициент выживаемости зрелого зоопланктона.

Модель планктонного сообщества

С учетом процессов рождаемости, смертности и саморегуляции, а также особенностей взаимодействия фито- и зоопланктона, представленных на рис. 1, динамика сообщества может быть формализована следующим образом:

$$\begin{cases} p(n+1) = \mu_1 \exp(-p(n)) \cdot p(n) - \alpha_1(p(n), z_1(n)), \\ z_1(n+1) = \mu_2 z_2(n) + b \cdot s(p(n)) \cdot z_1(n) - \alpha_2(z_1(n), z_2(n)), \\ z_2(n+1) = (1-b) \cdot s(p(n)) \cdot z_1(n) + v z_2(n). \end{cases} \quad (1)$$

При построении модели динамики планктонного сообщества мы учитываем следующие обстоятельства. Несмотря на видовую разнородность фитопланктона и изменчивость этой разнородности, мы описываем фитопланктонное сообщество одной скалярной переменной. Это связано с тем, что изменение биомассы/численности фитопланктона происходит за счет деления клеток или их выбывания из сообщества по разным причинам. Эти изменения не сильно различаются для разных видов. Мы предполагаем, что изменение плотности фитопланктонного сообщества можно описать моделью Рикера, позволяющей учитывать процессы саморегуляции [Митчел, 1976; Silkin et al., 2016; Chattopadhyay et al., 2002; Жданова, Абакумов, 2015]. Также явно учитывается убыль фитопланктона в результате выедания зоопланктоном.

Для описания зоопланктонного сообщества мы используем две скалярные переменные, так как зоопланктон принципиально разнороден, но не по видовому признаку, а по признаку воспроизводства и питания. Следовательно, зоопланктонные организмы можно разделить на две стадии развития: ювенильную и половозрелую. По характеру питания мы делим зоопланктон на два класса: нехищный и хищный [Дулепова, 2002]. К нехищному относится молодь всех популяций зоопланктона. В свою очередь, зрелая группа зоопланктона включает нехищных половозрелых особей кладоцер, питающихся водорослями, и хищных особей — копепоид и коловраток. Плотностная регуляция зоопланктона осуществляется неявно на ювенильной стадии в результате конкуренции за питание, которое реализуется в ходе взаимодействия видов. В модели (1) процессы взаимодействия зоо- и фитопланктона в явном виде учтены в выживаемостях на ранних стадиях жизненного цикла зоопланктона.

Для описания взаимодействия видов, а именно изменения численностей популяций и их частей, составляющих сообщество, в результате поедания, предлагается использовать трофическую функцию Холлинга II типа [Базыкин, 1985; Фрисман и др., 2019], учитывающую насыщение хищника.

Следовательно, процесс выживаемости ювенильных особей зоопланктона может быть описан следующей функцией: $s(p(n)) = \frac{s \cdot p(n)}{p^* + p(n)}$, где s — максимально возможная выживаемость ювенильных особей зоопланктона в условиях неограниченных пищевых ресурсов.

Процесс суммарного потребления фитопланктона зоопланктоном всех рассматриваемых групп предполагается описывать функцией вида $\alpha_1(p(n), z_i(n)) = \frac{\alpha_1(z_1(n) + z_2(n))p(n)}{p^* + p(n)}$.

Каннибализм внутри зоопланктона, в процессе которого зрелые особи некоторых видов зоопланктона поедают ювенильных, предлагается формализовать следующим образом:

$$\alpha_2(z_1(n), z_2(n)) = \frac{\alpha_2 z_1(n) z_2(n)}{z_1^* + z_1(n)}.$$

В рамках выбранных обозначений p^* — константа полунасыщения зоопланктона, α_1 — средняя плотность биомассы фитопланктона, потребляемая единицей плотности зоопланктона, z_1^* — константа полунасыщения зрелого зоопланктона ювенильным, α_2 — средняя плотность биомассы ювенильной группы зоопланктона, потребляемая единицей плотности зрелой части зоопланктона.

С учетом вышеизложенных предположений модель (1) принимает вид

$$\begin{aligned} p(n+1) &= \mu_1 \exp(-p(n)) \cdot p(n) - \frac{\alpha_1(z_1(n) + z_2(n))p(n)}{p^* + p(n)}, \\ z_1(n+1) &= \mu_2 z_2(n) + b \cdot \frac{s \cdot p(n)}{p^* + p(n)} \cdot z_1(n) - \frac{\alpha_2 z_1(n) z_2(n)}{z_1^* + z_1(n)}, \\ z_2(n+1) &= (1-b) \cdot \frac{s \cdot p(n)}{p^* + p(n)} \cdot z_1(n) + v z_2(n). \end{aligned} \quad (2)$$

Динамика изолированного фитопланктона

Для описания динамики изолированного фитопланктона предлагается использовать модель Рикера [Рикер, 1979], которая позволяет учесть влияние процессов саморегуляции на скорость роста популяции. Данная модель подробно изучена и широко используется при моделировании динамики популяций [Ашихмина и др., 1982, 2004; Ashikhmina et al., 1985; Ласт и др., 2001; Фрисман и др., 2010; Pisarchik, Feudel, 2014; Жданова, Фрисман, 2016; Шлюфман и др., 2016, 2017; Neverova et al., 2016, 2018].

$$P(n+1) = \mu_1 \exp(-\beta \cdot P(n)) \cdot P(n),$$

где P — плотность фитопланктона, μ_1 — его удельная скорость роста, β — коэффициент самолимитирования.

Замена переменных $p \rightarrow \beta P$ позволяет перейти к модели вида

$$p(n+1) = \mu_1 \exp(-p(n)) \cdot p(n).$$

Эволюция динамических режимов уравнения Рикера, связанная с изменением скорости роста популяции, представлена во многих работах [Скалецкая и др., 1979; Шлюфман и др., 2012; Zhdanova, Frisman, 2017]. В целом же отметим, что в этой модели переход к хаосу реализуется через каскад бифуркаций удвоения периода.

Стационарные точки

Помимо тривиальной, модель имеет одну стационарную точку $p = \ln(\mu_1)$, которая существует при $\mu_1 > 1$. Ей соответствует собственное число: $\lambda = 1 - p = 1 - \ln(\mu_1)$. Переход через -1 происходит при значениях μ_1 больше $\exp(2)$ и сопровождается флуктуациями численности, которые усложняются по сценарию Фейгенбаума.

Динамика зоопланктона

$$\begin{aligned} z_1(n+1) &= \mu_2 z_2(n) + b \cdot s \cdot z_1(n) - \frac{\alpha_2 z_1(n) z_2(n)}{z_1^* + z_1(n)}, \\ z_2(n+1) &= (1-b) \cdot s \cdot z_1(n) + v z_2(n). \end{aligned} \quad (3)$$

Здесь s — максимально возможная выживаемость вида в условиях неограниченных пищевых ресурсов.

Стационарные точки

Помимо тривиальной, модель имеет одну стационарную точку:

$$\begin{cases} z_1 = m z_1^* / (\rho \alpha_2 - m), \\ z_2 = \rho z_1, \end{cases} \quad \text{где } \rho = (1-b)s / (1-v) \text{ и } m = \mu_2 \rho + bs - 1.$$

Учитывая естественные ограничения на параметры модели: $0 \leq b < 1$, $0 \leq s < 1$, $0 \leq v < 1$, $\mu_2 > 0$, $\alpha_2 > 0$, выпишем условия существования нетривиальной стационарной точки: $\rho > 0$ — выполняется всегда, $m z_1^* / (\rho \alpha_2 - m) > 0$.

Важно разрешить систему относительно s , так как это параметр, на который влияет межвидовое взаимодействие.

Вернемся к исходным параметрам, но из того, что $z_2 = \rho z_1$, следует, что достаточно следить за неотрицательностью z_1 .

$$z_1 = \frac{z_1^* (v + s \mu_2 + bs(1-v-\mu_2) - 1)}{1-v + s \alpha_2 - s \mu_2 - bs(1-v-\mu_2 + \alpha_2)} > 0, \text{ если } \begin{cases} z_1^* (v + s \mu_2 + bs(1-v-\mu_2) - 1) > 0, \\ 1-v + s \alpha_2 - s \mu_2 - bs(1-v-\mu_2 + \alpha_2) > 0, \\ \begin{cases} s > (1-v) / (\mu_2(1-b) + b(1-v)), \\ s(\alpha_2 - \mu_2 - b(1-v-\mu_2 + \alpha_2)) > v-1. \end{cases} \end{cases}$$

Рассмотрим отдельно второе неравенство. Знаменатель обращается в ноль при $s(\alpha_2 - \mu_2 - b(1-v-\mu_2 + \alpha_2)) = v-1$, в этом случае плотность зоопланктона неограниченно растет.

$$\begin{cases} s > (v-1) / (\alpha_2 - \mu_2 - b(1-v-\mu_2 + \alpha_2)) < 0 & \text{при } \alpha_2 > \mu_2 + b(1-v) / (1-b), \\ s < (1-v) / (\mu_2(1-b) + b(1-v) - \alpha_2(1-b)) & \text{при } \alpha_2 < \mu_2 + b(1-v) / (1-b). \end{cases}$$

Таким образом, при небольших значениях α_2 на значение s появляется ограничение не только снизу, но и сверху для успешного самолимитирования, т. е. для регуляции численности.

Условия устойчивости находятся на основе якобиана системы (3):

$$J = \begin{vmatrix} Z_{1 z_1}' - \lambda & Z_{1 z_2}' \\ Z_{2 z_1}' & Z_{2 z_2}' - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

$$\text{где } Z_{1 z_1}' = b \cdot s - \frac{\alpha_2 z_1^* \cdot z_2}{(z_1^* + z_1)^2}, \quad Z_{1 z_2}' = \mu_2 - \frac{\alpha_2 z_1}{z_1^* + z_1}, \quad Z_{2 z_1}' = (1-b)s, \quad Z_{2 z_2}' = v.$$

Нетрудно показать, что транскритическая бифуркация возникает при $\alpha_2 = \mu_2 + \frac{(1-v)(1-bs)}{s(1-b)}$

(рис. 2, синяя линия (левая и нижняя границы области, закрашенной серым)). Здесь происходит обмен устойчивостью между тривиальным и нетривиальным решениями [Кузнецов, 2001].

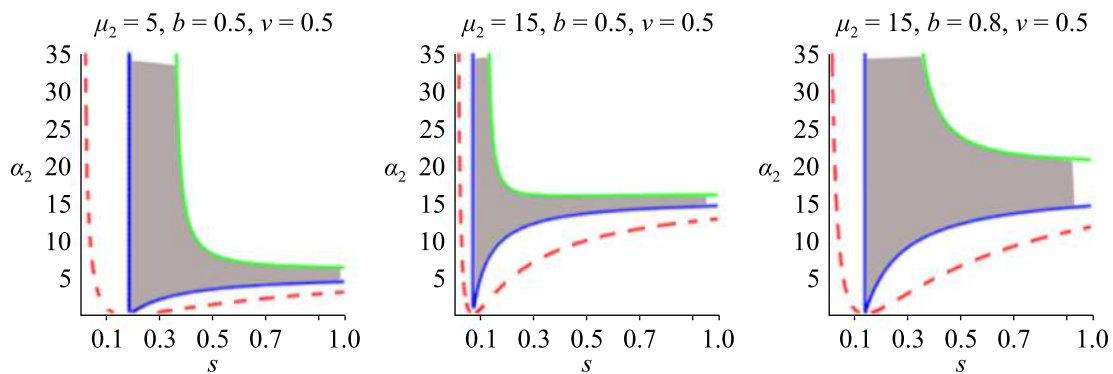


Рис. 2. Область устойчивости системы (3)

Бифуркация удвоения периода (зеленая линия (ограничивает закрашенную область справа и сверху)) реализуется при переходе через кривую

$$\alpha_2 = \frac{(1+v)(bs(\mu_2 + v - 1) + 1 - \mu_2 s - v)^2}{s(b-1)(\mu_2 s(1-v)(b-1) + bs(1-v)^2 - 3v^2 + 2v + 1)}.$$

Здесь потеря устойчивости может произойти только при переходе одного из собственных чисел через -1 и сопровождается рождением предельного 2-цикла, и дальнейшее усложнение динамики вплоть до хаоса реализуется через каскад бифуркаций удвоения периода [Скалецкая и др., 1979].

Линия бифуркации Неймарка–Сакера не ограничивает область устойчивости (красная пунктирная линия). Следовательно, появление предельных инвариантных кривых, которые при дальнейшем изменении значений параметров разрушаются с образованием весьма сложных предельных структур, в данном случае невозможно.

При этом не трудно показать, что если $s < (v-1)(b(\mu_2 + v - 1) - \mu_2)$, то популяция вымирает. Действительно, по левую сторону от синей линии на рис. 2, проходящей параллельно оси ординат и как раз соответствующей данному условию, располагается область устойчивости тривиального равновесия.

Интересен момент, что предложенная модель описывает либо вымирание популяции, либо ее устойчивое развитие, при этом колебательные режимы (двухгодичный цикл) возможны в непосредственной близости от границы Фейгенбаума и при высоких значениях репродуктивного потенциала; за пределами границ возникают отрицательные численности, и модель теряет смысл. Характерный вид области устойчивости модели (3) представлен на рис. 2. При этом динамическое поведение системы не зависит от значений параметра z_1^* .

Как видно, рост коэффициента рождаемости ведет к сужению области устойчивости, заключенной между синей и зеленой линиями (область закрашена серым), в то время как замедление скорости развития особей до стадии зрелости, наоборот, расширяет ее. В диапазоне между синей линией и осью абсцисс (ниже закрашенной области) наблюдается неограниченный рост численности. В целом приведенные параметрические портреты позволяют заключить, что чем выше выживаемость на ювенильной стадии развития, тем уже диапазон значений параметра α_2 , при которых популяция будет развиваться стабильно.

Исследование модели (2), описывающей динамику планктонного сообщества

Изучение динамических режимов модели и их изменения в результате вариации параметров проведено при помощи метода карт динамических режимов, когда начальное условие является фиксированной величиной. Карты получены следующим образом: в каждой точке (соот-

ветствующей одному пикселю) плоскости параметров выполнялось 5000 итераций отображения (2), по результатам последних 500 шагов определялся период предельного цикла и эта точка окрашивалась в заданный цвет в соответствии с полученным периодом.

Как упоминалось ранее, предлагаемая в работе модель для описания динамики фитопланктона в отсутствие межвидового взаимодействия демонстрирует усложнение динамики через серию бифуркаций удвоения периода: нетривиальное равновесие теряет устойчивость, и в результате бифуркации удвоения периода рождается 2-цикл, который с ростом значений параметра также бифурцирует по сценарию Фейгенбаума. В итоге наблюдается следующая цепочка изменений динамических режимов: $2 \rightarrow 4 \rightarrow 8 \rightarrow 16 \rightarrow 32 \rightarrow \dots \rightarrow \text{хаос}$, при этом в области хаоса возникают окна периодичности (в частности, 3-цикл), которые также бифурцируют по сценарию удвоения периода [Скалецкая и др., 1979].

Рассмотрим более подробно воздействие зоопланктона на динамику фитопланктона. Карта динамических режимов в пространстве параметров (α_1, μ_1) позволяет проследить изменения, вызванные ростом значения параметра, характеризующего среднюю плотность биомассы фитопланктона, потребляемой единицей плотности зоопланктона (рис. 3, а). Как видно, чем выше интенсивность потребления фитопланктона зоопланктоном, тем при более низких значениях репродуктивного потенциала возникают колебательные режимы динамики, т. е. каскад бифуркаций удвоения периода у фитопланктона и сообщества в целом реализуется раньше, чем в случае, когда фитопланктон развивается изолированно. На рис. 4 приведен пример того, как происходит ускорение бифуркаций фитопланктона (синим цветом изображена бифуркационная диаграмма свободно развивающегося фитопланктона, черным — в сообществе «фитопланктон–зоопланктон») с ростом бифуркационного параметра μ_1 (удельной скорости роста фитопланктона) и при фиксированных значениях других параметров. Также приведена бифуркационная диаграмма половозрелого зоопланктона, из которой видно, что слишком высокий темп воспроизводства фитопланктона, вызывающий резкие колебания его плотности, приводит к гибели зоопланктона и «возвращению» фитопланктона к ее исходной динамике, соответствующей значениям бифуркационного параметра.

В свою очередь, уменьшение средней выживаемости зоопланктона на ювенильной стадии развития приводит к тому, что в сообществе колебания возникают при более высоких значениях скорости роста фитопланктона (рис. 3, б, рис. 4). Более того, лишь в ограниченной области значений параметра s сообщество способно устойчиво развиваться; за ее пределами зоопланктон вымирает и динамика фитопланктона определяется процессами саморегуляции. Отметим, что чем больше времени требуется зоопланктону для достижения стадии зрелости, тем выше вероятность его гибели как части сообщества.

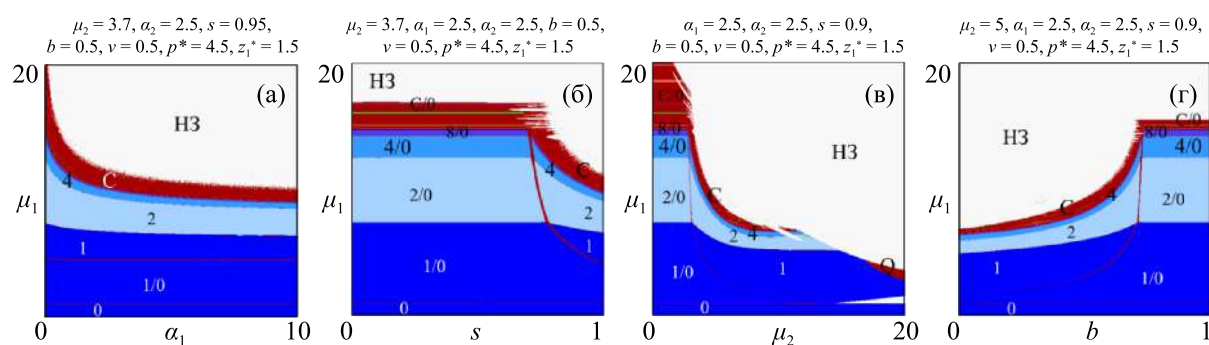


Рис. 3. Карты динамических режимов при фиксированном начальном условии $p(0) = 0.5, z_1(0) = z_2(0) = 0.1$. Числа соответствуют длинам наблюдаемых циклов, С — хаотическая динамика, Q — квазипериодическая динамика, 0 — область устойчивости тривиального равновесия (сообщество гибнет), 1/0 — полутривиальное равновесие (фитопланктон развивается в отсутствие зоопланктона). H3 — модель теряет содержательный смысл: возникают отрицательные численности

На рис. 3, в представлены карты возникающих динамических режимов в плоскости параметров, характеризующих скорости роста фитопланктона и зоопланктона. Следует отметить, что существуют достаточно обширные области значений параметров, в которых модель теряет содержательный смысл. Как видно, потеря устойчивости полутривиального решения, соответствующего развитию фитопланктона в отсутствие воздействия зоопланктона, происходит через каскад бифуркаций удвоения периода. При этом чем выше выживаемость зрелого зоопланктона, тем уже область устойчивости полутривиального равновесия (рис. 5). Более того, с ростом значений коэффициента ν существенно уменьшается область параметрического пространства, в которой сообщество демонстрирует колебания с периодом двое суток.

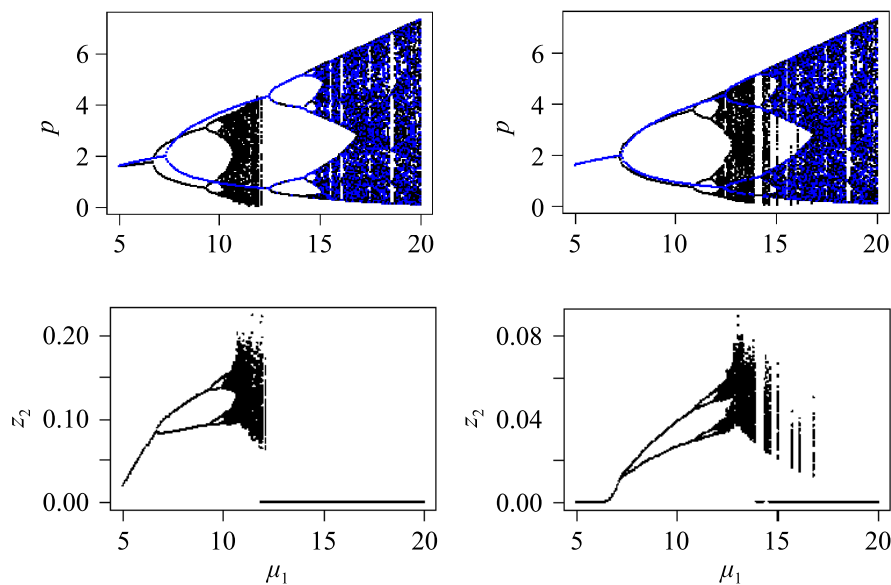


Рис. 4. Бифуркационная диаграмма плотности фитопланктона (p) и половозрелого зоопланктона (z_2) при изменении бифуркационного параметра μ_1 (удельной скорости роста фитопланктона). Значения других параметров и начальное условие фиксированы и совпадают с рис. 3, а, $\alpha_1 = 2.5$ (слева); совпадают с рис. 3, б, $s = 0.8$ (справа). Синим цветом изображена бифуркационная диаграмма свободно развивающегося фитопланктона, черным — в сообществе «фитопланктон–зоопланктон»

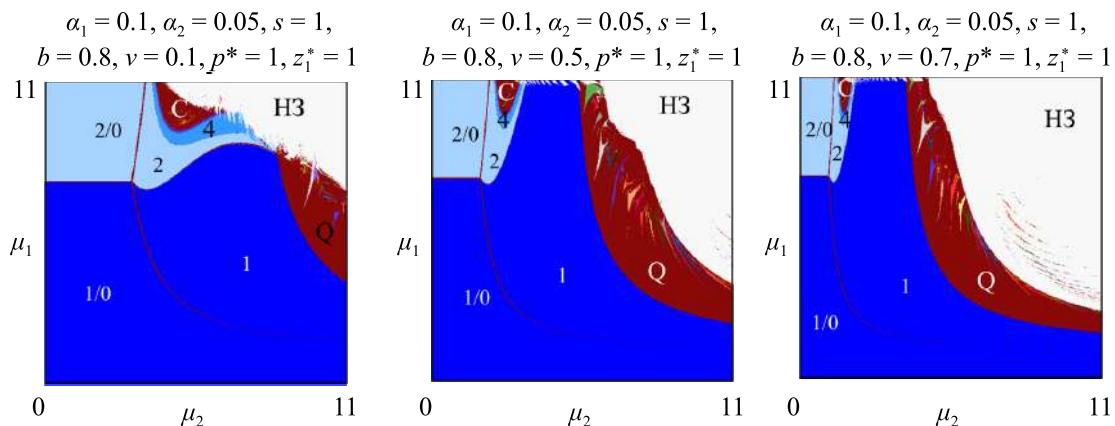


Рис. 5. Карты динамических режимов при фиксированном начальном условии $p(0) = z_1(0) = z_2(0) = 0.01$. Числа соответствуют длинам наблюдаемых циклов, С — хаотическая динамика, Q — квазипериодическая динамика, 1/0 — полутривиальное равновесие (фитопланктон развивается в отсутствие зоопланктона). НЗ — модель теряет содержательный смысл: возникают отрицательные численности

В свою очередь, область устойчивости нетривиальной неподвижной точки ограничивается линиями, переход через которые сопровождается потерей устойчивости по сценариям Фейгенбаума и Неймарка–Сакера (рис. 6). Как результат, последовательное увеличение скорости роста зоопланктона может стабилизировать двухсуточные колебания в сообществе и в итоге привести к квазипериодическим режимам динамики. Также анализ карт позволяет заключить, что чем выше выживаемость зрелого зоопланктона, тем при более низкой скорости его роста наблюдаются нерегулярные колебания в сообществе.

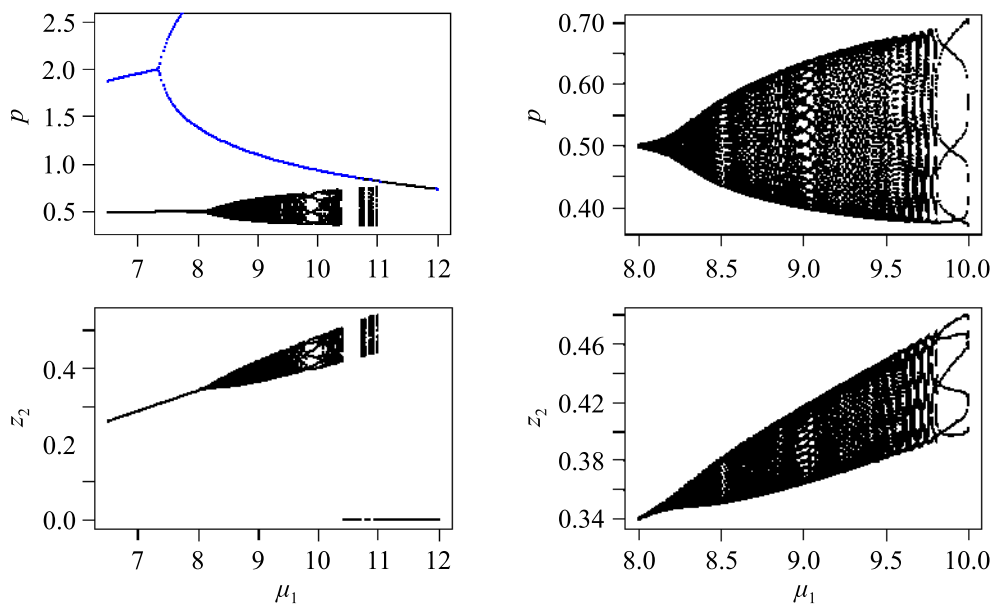


Рис. 6. Реализация сценария Неймарка–Сакера. Бифуркационная диаграмма плотностей фитопланктона (p) и половозрелого зоопланктона (z_2) при изменении бифуркационного параметра μ_1 (удельной скорости роста фитопланктона). Значения других параметров и начальное условие фиксированы: $\mu_2 = 5.7$, $\nu = 0.5$, $b = 0.8$; $s = 1$, $z_1^* = 1$, $p_1^* = 1$, $\alpha_1 = 2$, $\alpha_2 = 0.25$, $p(0) = z_1(0) = z_2(0) = 0.01$; синим цветом изображена бифуркационная диаграмма свободно развивающегося фитопланктона, черным — в сообществе «фитопланктон–зоопланктон». Справа — увеличенный фрагмент бифуркационной диаграммы

В области существования нетривиального решения рост константы полунасыщения зоопланктона p^* может стабилизировать динамику системы (переход от квазипериодических колебаний к равновесию), затем раскачать двухсуточные колебания и опять прийти к равновесию в сообществе, которое с дальнейшим увеличением значений параметра p^* сопровождается гибелью зоопланктона как части сообщества. При этом рост среднего значения плотности биомассы фитопланктона, потребляемой единицей плотности зоопланктона, не меняет картину динамического поведения системы, в то время как интенсивность каннибализма внутри зоопланктона расширяет области параметрического пространства, где сообщество развивается устойчиво и демонстрирует периодические колебания (рис. 7, верхний ряд).

Отметим, что при вариации скорости роста фитопланктона уровень каннибализма внутри зоопланктона (параметр α_2) оказывает влияние на развитие сообщества при небольших значениях константы полунасыщения зрелого зоопланктона ювенильным. При этом чем больше α_2 , тем менее вероятна эволюция динамического режима, вызванная увеличением значений этой величины. Рост значений коэффициента α_2 в плоскости параметров (z_1^* , μ_2) не меняет характер возникающих динамических режимов в сообществе, однако расширяет область устойчивости системы (рис. 7, нижний ряд).

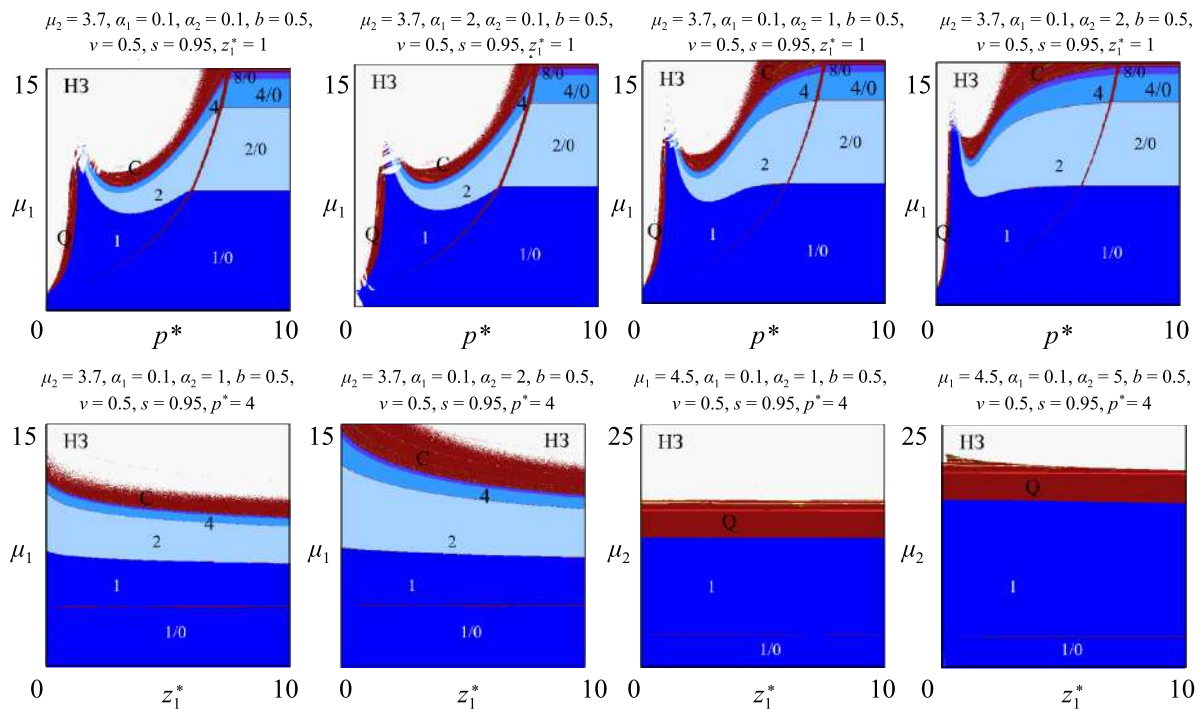


Рис. 7. Карты динамических режимов при фиксированном начальном условии $p(0) = 0.5$, $z_1(0) = z_2(0) = 0.1$. Числа соответствуют длинам наблюдаемых циклов, С — хаотическая динамика, Q — квазипериодическая динамика; 1/0 — полутривиальное равновесие (фитопланктон развивается в отсутствие зоопланктона). НЗ — модель теряет содержательный смысл: возникают отрицательные численности

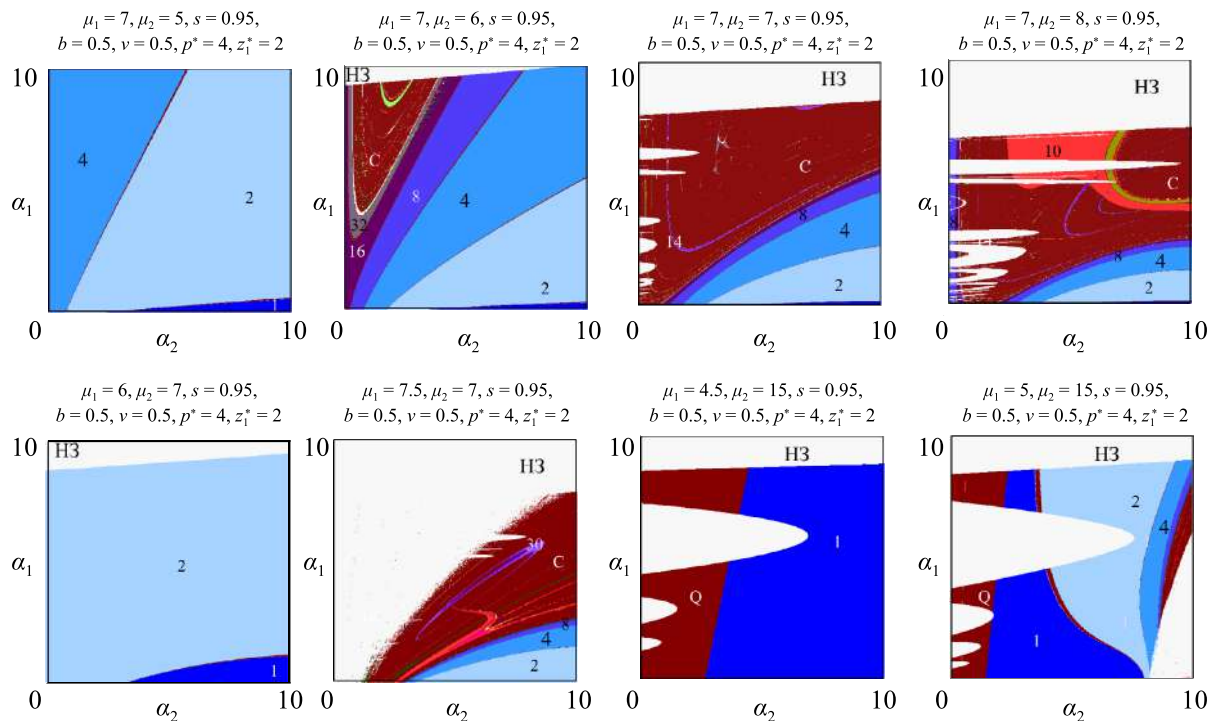


Рис. 8. Карты динамических режимов при фиксированном начальном условии $p(0) = 0.5$, $z_1(0) = z_2(0) = 0.1$. Числа соответствуют длинам наблюдаемых циклов, С — хаотическая динамика, Q — квазипериодическая динамика, НЗ — модель теряет содержательный смысл: возникают отрицательные численности

Некоторое представление о влиянии коэффициентов взаимодействия на динамику сообщества позволяют получить карты, представленные на рис. 8. Так, начало координат соответствует динамическому режиму в сообществе в отсутствие внутривидового и межвидового взаимодействия. Как результат, можно проследить эволюцию данного режима в связи с ростом значений коэффициентов α_i . В целом видно, что увеличение уровня каннибализма зоопланктона способно стабилизировать динамику сообщества. Более того, возможна ситуация, когда квазипериодические колебания затухают и переходят в равновесие, которое с дальнейшим ростом средней плотности биомассы ювенильной группы зоопланктона, потребляемой зрелой частью зоопланктона, бифурцирует через каскад бифуркаций удвоения периода (рис. 8).

На рис. 9 приведен пример эволюции динамики сообщества, которая могла бы произойти вследствие изменения состава зоопланктона с ростом бифуркационного параметра α_2 , характеризующего уровень каннибализма зоопланктона. При заданных параметрах воспроизводства и выживаемости в сообществе ($\mu_1 = 8.5$, $\mu_2 = 5$, $\nu = 0.5$, $b = 0.5$, $s = 0.95$, $z_1^* = 2$, $p_1^* = 4$, $\alpha_1 = 1.5$) низкий уровень каннибализма ($\alpha_2 < 1.8$) не позволяет зоопланктону выжить, в результате у свободно развивающегося фитопланктона наблюдается 2-цикл. Эта ситуация может резко измениться при появлении в данном ареале обитания зоопланктона с большим количеством плотоядных особей (что соответствует большим значениям параметра α_2); при уровне каннибализма α_2 примерно между 1.8 и 3 наблюдается сложная нерегулярная динамика плотности фитопланктона и зоопланктона. Дальнейшее увеличение α_2 (связанное, например, со взрослением части зоопланктона и переходом его в плотоядную группу) может приводить к обратному развитию каскада бифуркаций удвоения периода с появлением регулярной динамики и в конце концов восстановлением цикла длины 2, соответствующего режиму динамики свободно развивающегося фитопланктона, однако существующего уже в полном сообществе «фитопланктон–зоопланктон».

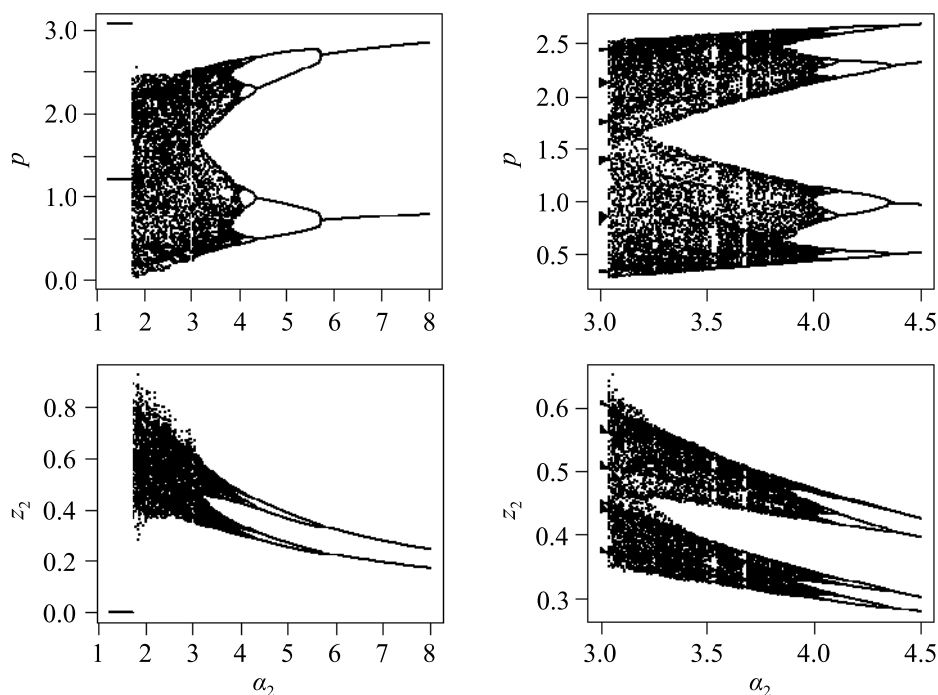


Рис. 9. Бифуркационная диаграмма плотностей фитопланктона (p) и половозрелого зоопланктона (z_2) при изменении бифуркационного параметра α_2 , характеризующего уровень каннибализма зоопланктона. Значения других параметров и начальное условие фиксированы: $\mu_1 = 8.5$, $\mu_2 = 5$, $\nu = 0.5$, $b = 0.5$; $s = 0.95$, $z_1^* = 2$, $p_1^* = 4$, $\alpha_1 = 1.5$, $p(0) = z_1(0) = z_2(0) = 0.01$. Справа — увеличенный фрагмент бифуркационной диаграммы

Заключение

С помощью методов математического моделирования в данной работе проведена оценка спектра возможного влияния зоопланктона на динамику обилия фитопланктона. Еще раз подчеркнем, что окружающая среда предполагается постоянной. Такие условия реализуются, например, в лабораторных экспериментах. Наша задача состояла в модельном исследовании возможной динамики фитопланктона в результате воздействия только зоопланктона.

Предложена модель сообщества «фитопланктон–зоопланктон», рассматривающая неоднородность зоопланктона по стадии развития и типу питания, при этом учтено наличие каннибализма в сообществе зоопланктона, в процессе которого зрелые особи некоторых его видов поедают ювенильных. Процессы взаимодействия зоо- и фитопланктона в явном виде учтены в выживаемостях на ранних стадиях жизненного цикла зоопланктона; кроме того, явно рассматривается убыль фитопланктона в результате выедания его биомассы зоопланктоном; насыщение при питании зоопланктона фитопланктоном, а также хищных видов зоопланктона травоядными позволяет учесть использование трофической функции Холлинга II типа. Видовая разнородность фитопланктона в данной модели не учитывается, поскольку изменение его биомассы происходит за счет деления клеток или их выбывания из сообщества по причинам, мало отличающимся для разных видов. Это позволяет описывать динамику фитопланктонного сообщества одним уравнением с самолимитированием (в данной работе использовано уравнение Рикера), при этом неявно учитывается ограничение роста биомассы фитопланктона доступностью внешних ресурсов (минерального питания, кислорода, освещенности и т. п.). Соответственно, модель содержит три компонента и дискретна во времени.

Проанализированы сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численности фито- и зоопланктона при различных значениях внутривидовых параметров, определяющих характер динамики каждого из составляющих сообщество видов, и параметров их взаимодействия. Хотя возможно и устойчивое существование сообщества со стационарной динамикой обоих видов, когда их скорости роста невелики, основное внимание уделено изучению сложной динамики сообщества. Высокая скорость роста фитопланктона позволяет ему достаточно быстро менять свою биомассу (на порядок в течение суток). В рамках используемой в работе модели, описывающей динамику фитопланктона в отсутствие межвидового взаимодействия, происходит усложнение его динамики через серию бифуркаций удвоения периода. При этом с появлением зоопланктона каскад бифуркаций удвоения периода у фитопланктона и сообщества в целом реализуется раньше (при более низких скоростях воспроизводства клеток фитопланктона), чем в случае, когда фитопланктон развивается изолированно. Чем выше значения таких параметров, как интенсивность потребления фитопланктона зоопланктоном (α_1), средняя выживаемость зоопланктона на ювенильной и половозрелой стадиях (s, v), тем при более низкой скорости роста фитопланктона (μ_1) возникают колебательные режимы динамики. При этом вариация уровня каннибализма зоопланктона способна значительно изменить как существующий в сообществе режим динамики, так и его бифуркацию; при определенной структуре пищевых отношений зоопланктона возможна реализация сценария Неймарка–Сакера (рис. 6) в сообществе. Учитывая, что уровень каннибализма зоопланктона (α_2) может меняться из-за естественных процессов созревания особей отдельных видов и достижения ими плотоядной стадии, можно ожидать выраженные изменения динамического режима в сообществе: резкие переходы от регулярной к квазипериодической динамике (по сценарию Неймарка–Сакера) и далее к точным циклам с небольшим периодом (обратная реализация каскада удвоения периода, рис. 9).

Таким образом, выявлено большое разнообразие динамических режимов фитопланктона, возникающих в результате влияния зоопланктона. В лабораторных экспериментах качественное разнообразие динамики фитопланктона действительно наблюдается [Degermendzhi, Abakumov, 2018], в природных фитосообществах известны явления «цветения» — качественного изменения типа динамики биомасс, причины которого не вполне изучены [Spilling, Markager, 2008].

Список литературы (References)

- Абакумов А. И., Израильский Ю. Г. Влияние условий среды на распределение фитопланктона в водоеме // Математическая биология и биоинформатика. — 2012. — Т. 7, № 1. — С. 274–283.
Abakumov A. I., Izrailytsky Yu. G. Vliyaniye usloviy sredy na raspredeleniye fitoplanktona v vodoyeme [The influence of environmental conditions on the distribution of phytoplankton in the reservoir] // *Mathematical Biology and Bioinformatics*. — 2012. — Vol. 7, No. 1. — P. 274–283 (in Russian).
- Абакумов А. И., Израильский Ю. Г. Модельный способ оценки содержания хлорофилла в море на основании спутниковой информации // Компьютерные исследования и моделирование. — 2013. — Т. 5, № 3. — С. 473–482.
Abakumov A. I., Izrailytsky Yu. G. Modelnyi sposob otsenky sodержaniya hlorofilla na osnovanii sputnikovoi informatsii [Model way of assessment of a chlorophyll content in the sea on the basis of satellite data] // *Computer Research and Modeling*. — 2013. — Vol. 5, No. 3. — P. 473–482 (in Russian).
- Ашихмина Е. В., Израильский Ю. Г., Фрисман Е. Я. Динамическое поведение модели Риккера при циклическом изменении одного из параметров // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. — 2004. — № 5. — С. 19–28.
Ashikhmina E. V., Izrailytsky Y. G., Frisman E. Ya. Dinamicheskoye povedeniye modeli Rikkera pri tsiklicheskom izmenenii odnogo iz parametrov [Dynamic behavior of the Ricker model when one of the parameters changes cyclically] // *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk*. — 2004. — No. 5 — P. 19–28 (in Russian).
- Ашихмина Е. В., Куликов А. Н., Скалецкая Е. И., Фрисман Е. Я. Математическое моделирование динамики величины заготовок локальной популяции маньчжурской белки (*Sciurus vulgaris mantchuricus*) // Журнал общей биологии. — 1982. — Т. 43, № 5. — С. 705–711.
Ashikhmina E. V., Kulikov A. N., Skaletskaya E. I., Frisman E. Ya. Matematicheskoye modelirovaniye dinamiki velichiny zagotovok lokal'noy populyatsii man'chzhurskoy belki (Sciurus vulgaris mantchuricus) [Mathematical modeling of the dynamics of the size of the local population of the Manchurian squirrel (*Sciurus vulgaris mantchuricus*)] // *Zhurnal obshchei biologii*. — 1982. — Vol. 43, No. 5. — P. 705–711 (in Russian).
- Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. — М.: Наука, 1985.
Bazykin A. D. Matematicheskaya biofizika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy [Mathematical biophysics of interacting populations]. — Moscow: Nauka, 1985 (in Russian).
- Винбер Г. Г. Особенности водных экологических систем // Журнал общей биологии. — 1967. — Т. 28, № 5. — С. 538–545.
Vinber G. G. Osobennosti vodnykh ekologicheskikh system [Features of aquatic ecological systems] // *Zhurnal obshchei biologii*. — 1967. — Vol. 28, No. 5. — P. 538–545 (in Russian).
- Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. — М.: Наука, 1987.
Vinogradov M. E., Shushkina E. A. Funktsionirovaniye planktonnykh soobshchestv epipelagiali okeana [Functioning of planktonic communities of the ocean epipelagic zone]. — Moscow: Nauka, 1987 (in Russian).
- Дулепова Е. П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2002.
Dulepova E. P. Sravnitel'naya bioproduktivnost' makroekosistem dal'nevostochnykh morey [Comparative bioproductivity of macro-ecosystems of the Far Eastern seas]. — Vladivostok: TINRO-center, 2002 (in Russian).
- Елизарова В. А. Некоторые данные о скорости размножения планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища // Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. — Л.: Наука, 1982. — С. 57–68.
Elizarova V. A. Nekotoryye dannyye o skorosti razmnozheniya planktonnykh vodorosley v pribrezh'ye Rybinskogo vodokhranilishcha [Some data on the rate of reproduction of planktonic algae in the coastal area of the Rybinsk reservoir] // *Gidrobiologicheskiye kharakteristiki vodokhranilishch volzhskogo basseyna*. — Leningrad: Nauka, 1982. — P. 57–68 (in Russian).
- Жданова О. Л., Абакумов А. И. Моделирование динамики фитопланктона с учетом механизмов эктокринного регулирования // Математическая биология и биоинформатика. — 2015. — Т. 10, № 1. — С. 178–192. DOI: 10.17537/2015.10.178
Zhdanova O. L., Abakumov A. I. Modelirovaniye dinamiki fitoplanktona s uchetom mekhanizmov ektokrinnogo regulirovaniya [Modeling Of the Phytoplankton Dynamics Considering the Mechanisms of Ectocrine Regulation] // *Mathematical Biology and Bioinformatics*. — 2015. — Vol. 10, No. 1. — P. 178–192 (in Russian).

- Жданова О. Л., Фрисман Е. Я. Проявление мультирежимности в простейшей эколого-генетической модели эволюции популяций // Генетика. — 2016. — Т. 52, № 8. — С. 975–984.
Zhdanova O. L., Frisman E. Ya. Manifestation of Multimodality in a Simple Ecological-Genetic Model of Population Evolution // Russian Journal of Genetics. — 2016. — Vol. 52, No. 8. — P. 868–876. (Original Russian paper: *Zhdanova O. L., Frisman E. Ya.* Proyavleniye mul'tirezhimnosti v prosteyshyey ekologo-geneticheskoy modeli evolyutsii populyatsiy [Manifestation of Multimodality in a Simple Ecological-Genetic Model of Population Evolution] // Genetika. — 2016. — Vol. 52, No. 8. — P. 975–984.)
- Киселёв И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. I. Вводные и общие вопросы планктологии. — Л.: Наука, 1969.
Kiselev I. A. Plankton morey i kontinental'nykh vodoyemov. T. I. Vvodnyye i obshchiye voprosy planktologii [Plankton of the seas and continental waters. T. I. Introduction and General Issues of Planctology]. — Leningrad: Nauka, 1969 (in Russian).
- Крючкова Н. М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. — М.: Наука, 1989.
Kryuchkova N. M. Troficheskiye vzaimootnosheniya zoo- i fitoplanktona [Trophic Relationships of Zoo and Phytoplankton]. — Moscow: Nauka, 1989 (in Russian).
- Кузнецов С. П. Динамический хаос. — М.: Физматлит, 2001.
Kuznetsov S. P. Dinamicheskii khaos [Dynamic chaos]. — Moscow: Fizmatlit, 2001 (in Russian).
- Ласт Е. В., Луппов С. П., Фрисман Е. Я. Динамическая неустойчивость в математической модели динамики численности популяций лососевых видов рыб // Дальневосточный математический журнал. — 2001. — Т. 2, № 1. — С. 114–125.
Last E. V., Lupпов S. P., Frisman E. Ya. Dinamicheskaya neustojchivost' v matematicheskoy modeli dinamiki chislenosti populyatsiy lososevykh vidov ryb [Dynamic instability in the mathematical model of population dynamics of salmon species] // Far Eastern Mathematical Journal. — 2001. — Vol. 2, No. 1. — P. 114–125 (in Russian).
- Митчел Р. Микробиология загрязненных вод. — М.: Медицина, 1976.
Mitchel R. Mikrobiologiya zagryaznennykh vod [Microbiology of polluted waters]. — Moscow: Meditsina, 1976 (in Russian).
- Муханов С. Биология и культивирование коловраток // Аквариумист: альманах. — 1993. — № 5. — URL: <http://aquaria.ru/node/11004> (дата обращения: 07.05.2019).
Mukhanov S. Biologiya i kul'tivirovaniye kolovratok [Biology and cultivation of rotifers] // Akvariumist: al'manakh. — 1993. — No. 5 (in Russian). — Available at: <http://aquaria.ru/node/11004> (accessed 07.05.2018).
- Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана: в 2-х т. — М.: Наука, 1988.
Raymont J. Plankton i produktivnost' okeana [Plankton and ocean productivity]. — Moscow: Nauka, 1988 (in Russian).
- Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. — М.: Пищ. пром-ть, 1979.
Ricker W. E. Metody otsenki i interpretatsii biologicheskikh pokazateley populyatsiy ryb [Methods for assessing and interpreting the biological parameters of fish populations]. — Moscow: Pishch. prom-t', 1979 (in Russian).
- Скалецкая Е. И., Фрисман Е. Я., Шапиро А. П. Дискретные модели динамики численности и оптимизация промысла. — М.: Наука, 1979.
Skaletskaya E. I., Frisman E. Ya., Shapiro A. P. Diskretnyye modeli dinamiki chislenosti i optimizatsiya promysla [Discrete models of population dynamics and harvest optimization]. — Moscow: Nauka, 1979 (in Russian).
- Фефилова Е. Б. Изученность и видовое разнообразие зоопланктона водоемов северо-востока европейской части России // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. — 1999. — № 24. — URL: <http://ib.komisc.ru/add/old/t/ru/ir/vt/99-24/09.html> (дата обращения: 07.05.2019).
Fefilova E. B. Izuchennost' i vidovoye raznoobrazie zooplanktona vodoyemov severo-vostoka yevropeyskoy chasti Rossii [Knowledge and species diversity of zooplankton in water bodies of the northeast of the European part of Russia] // Vestnik Instituta biologii Komi NTS UrO RAN. — 1999. — No. 24 (in Russian). — Available at: <http://ib.komisc.ru/add/old/t/ru/ir/vt/99-24/09.html> (accessed: 07.05.2018).
- Фрисман Е. Я., Жданова О. Л., Колбина Е. А. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // Генетика. — 2010. — Т. 46, № 2. — С. 272–281.
Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kolbina E. A. Effect of Harvesting on the Genetic Diversity and Dynamic Behavior of a Limited Mendelian Population // Russian Journal of Genetics. — 2010. — Vol. 46, No. 2. — P. 239–248. (Original Russian paper: *Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kolbina E. A.* Vliyaniye promysla na geneticheskoye raznoobrazie i kharakter dinamicheskogo povedeniya mendelevskoy limitirovannoy populyatsii [Effect of Harvesting on the Genetic Diversity and Dynamic Behavior of a Limited Mendelian Population] // Genetika. — 2010. — Vol. 46, No. 2. — P. 272–281.)

- Фрисман Е. Я., Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л., Жданова О. Л., Неверова Г. П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций // Компьютерные исследования и моделирование. — 2019. — Т. 11, № 1. — С. 119–151. — DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151
- Frisman E. Ya., Kulakov M. P., Revutskaya O. L., Zhdanova O. L., Neverova G. P. Osnovnyye napravleniya i obzor sovremennogo sostoyaniya issledovaniy dinamiki strukturirovannykh i vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy* [The key approaches and review of current researches on dynamics of structured and interacting populations] // Computer Research and Modeling. — 2019. — Vol. 11, No. 1. — P. 119–151 (in Russian).
- Шлюфман К. В., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. 2-циклы уравнения Рикера с периодически изменяющимся мальтузианским параметром: устойчивость и мультистабильность // Нелинейная динамика. — 2016. — Т. 12, № 4. — С. 553–565.
- Shlyufman K. V., Neverova G. P., Frisman E. Ya. 2-tsikly uravneniya Rikera s periodicheski izmenyayushchimsya mal'tuzianskim parametrom: ustoychivost' i mul'tistabil'nost'* [2-cycles of the Ricker equation with a periodically changing Malthusian parameter: stability and multistability] // Nelineynaya dinamika. — 2016. — Vol. 12, No. 4. — P. 553–565 (in Russian).
- Шлюфман К. В., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. Динамические режимы модели Рикера с периодически изменяющимся мальтузианским параметром // Нелинейная динамика. — 2017. — Т. 13, № 3. — С. 363–380.
- Shlyufman K. V., Neverova G. P., Frisman E. Ya. Dinamicheskiye rezhimy modeli Rikera s periodicheski izmenyayushchimsya mal'tuzianskim parametrom* [Dynamic modes of the Ricker model with periodic Malthusian parameter] // Nelineynaya dinamika. — 2017. — Vol. 13, No. 3. — P. 363–380 (in Russian).
- Шлюфман К. В., Фишман Б. Е., Фрисман Е. Я. Особенности динамических режимов одномерной модели Рикера // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. — 2012. — Т. 20, № 2. — С. 12–28.
- Shlyufman K. V., Fishman B. E., Frisman E. Ya. Osobennosti dinamicheskikh rezhimov odnomernoy modeli Rikera* [Features of the dynamic modes of the one-dimensional model of Ricker] // Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Prikladnaya nelineynaya dinamika. — 2012. — Vol. 20, No. 2. — P. 12–28 (in Russian).
- Abakumov A., Izrail'sky Yu., Park S. Functioning of the phytoplankton in seas and estimates of primary production for aquatic ecosystems // Developments in Environmental Modelling. — 2015. — Vol. 27. — P. 339–349. — DOI: 10.1016/B978-0-444-63536-5.00015-6
- Ashikhmina E. V., Frisman E. Ya., Skalet'skaya E., Kulikov A. N. Mathematical model for dynamics of the number of pelt products from the local population of manchurian squirrels // Ecological Modelling. — 1985. — Vol. 30. — P. 145–156.
- Chattopadhyay J., Sarkar R. R., El Abdllaoui A. A delay differential equation model on harmful algal blooms in the presence of toxic substances // Mathematical Medicine and Biology: A Journal of the IMA. — 2002. — Vol. 19, No. 2. — P. 137–161.
- Degermendzhi A. G., Abakumov A. I. The Principle of Competitive Exception in a Two-Species Community with One Metabolic Regulation Factor // Doklady Biochemistry and Biophysics. — 2018. — Vol. 480, Issue 1. — P. 149–151. — DOI: 10.1134/S1607672918030055
- Degermendzhi A. G., Tikhomirov A. A. Designing artificial closed land- and space-based ecosystems // Herald of the Russian Academy of Sciences. — 2014. — Vol. 84, No. 2. — P. 124–130.
- Mauchline J. Biology of Calanoid Copepods. Advances in Marine Biology. — UK: The Scottish association for Marine Science, 1998.
- Neverova G. P., Abakumov A. I., Yarovenko I. P., Frisman E. Ya. Mode change in the dynamics of exploited limited population with age structure // Nonlinear Dynamics. — 2018. — Vol. 94, Issue 2. — P. 827–844. — DOI: 10.1007/s11071-018-4396-6
- Neverova G. P., Yarovenko I. P., Frisman E. Y. Dynamics of populations with delayed density dependent birth rate regulation // Ecological Modelling. — 2016. — Vol. 340. — P. 64–73.
- Pak S. Y., Abakumov A. I. Mapping of Model Estimates of Phytoplankton Biomass from Remote Sensing Data // Proceedings of the International Conference “Information Technologies in the Research of Biodiversity”. Springer Proceedings in Earth and Environmental Sciences. Springer, Cham. — 2019. — P. 73–79. — DOI: 10.1007/978-3-030-11720-7_11

- Pisarchik A. N., Feudel U.* Control of multistability // *Physics Reports*. — 2014. — Vol. 540. — P. 167–218.
- Silkin V. A., Abakumov A. I., Pautova L. A., Pakhomova S. V., Lifanchuk A. V.* Mechanisms of regulation of invasive processes in phytoplankton on the example of the north-eastern part of the Black Sea // *Aquatic Ecology*. — 2016. — Vol. 50, Issue 2. — P. 221–234. — DOI: 10.1007/s10452-016-9570-7
- Silkin V. A., Pautova L. A., Pakhomova S. V., Lifanchuk A. V., Yakushev E. V., Chasovnikov V. K.* Environmental control on phytoplankton community structure in the NE Black Sea // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. — 2014. — Vol. 461. — P. 267–274.
- Spilling K., Markager S.* Ecophysiological growth characteristics and modeling of the onset of the spring bloom in the Baltic Sea // *Journal of Marine Systems*. — 2008. — Vol. 73. — P. 323–337.
- Tomas C. R.* Identifying marine phytoplankton. — San-Diego: Academic Press, 1997.
- Williams P. J. B.* Phytoplankton productivity. — New York: Wiley and Sons, 2007.
- Zhdanova O. L., Frisman E. Ya.* Alternative attractors in an ecological-genetic model of populations with non-overlapping generations // *Ecological Complexity*. — 2017. — Vol. 31. — P. 135–143. — DOI: 10.1016/j.ecocom.2017.06.009