

УДК: 51-76, 574.34, 574.5

## Моделирование динамики планктонного сообщества с учетом токсичности фитопланктона

О. Л. Жданова<sup>а</sup>, В. С. Жданов<sup>б</sup>, Г. П. Неверова<sup>с</sup>

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

E-mail: <sup>а</sup> axanka@iacp.dvo.ru, <sup>б</sup> vzhdanov@iacp.dvo.ru, <sup>с</sup> galina.nev@gmail.com

*Получено 18.07.2022, после доработки — 20.09.2022.*

*Принято к публикации 03.10.2022.*

Предложена трехкомпонентная модель планктонного сообщества с дискретным временем. Сообщество представлено зоопланктоном и двумя конкурирующими за ресурсы видами фитопланктона: токсичным и нетоксичным. Модель двух связанных уравнений Рикера, ориентированная на описание динамики конкурентного сообщества, используется для описания взаимодействия двух видов фитопланктона и позволяет неявно учитывать ограничение роста биомассы каждого из видов-конкурентов доступностью внешних ресурсов. Изъятие фитопланктона за счет питания зоопланктоном описывается трофической функцией Холлинга II типа с учетом насыщения хищника. Способность фитопланктона защищаться от хищничества и избирательность питания хищника учтены в виде ограничения потребления: зоопланктон питается только нетоксичным фитопланктоном.

Анализ сценариев перехода от стационарной динамики к колебаниям численности сообщества показал, что потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующего сосуществованию двух видов фитопланктона и зоопланктона, может происходить через каскад бифуркаций удвоения периода, также возникает бифуркация Неймарка–Сакера, ведущая к возникновению квазипериодических колебаний. Вариация внутривидовых параметров фито- или зоопланктона может приводить к выраженным изменениям динамического режима в сообществе: резким переходам от регулярной к квазипериодической динамике и далее к точным циклам с небольшим периодом или даже стационарной динамике. В областях мультистабильности возможна кардинальная смена как динамического режима, так и состава сообщества за счет изменения начальных условий или же текущего состава сообщества. Предложенная в данной работе трехкомпонентная модель динамики сообщества с дискретным временем, являясь достаточно простой, позволяет получить адекватную динамику взаимодействующих видов: возникают динамические режимы, отражающие основные свойства экспериментальной динамики. Так, наблюдается динамика характерная для модели «хищник–жертва» без учета эволюции — с отставанием динамики хищника от жертвы примерно на четверть периода. Рассмотрение генетической неоднородности фитопланктона, даже в случае выделения всего двух генетически различных форм: токсичного и нетоксичного, позволяет наблюдать в модели как длиннопериодические противофазные циклы хищника и жертвы, так и скрытые циклы, при которых плотность численности жертв остается практически постоянной, а плотность численности хищников колеблется, демонстрируя влияние быстрой эволюции, маскирующей трофическое взаимодействие видов.

**Ключевые слова:** динамика сообщества, бифуркация, динамические режимы, мультистабильность, модель Рикера, конкуренция, взаимодействие «хищник–жертва», скрытые циклы

Работа выполнена за счет гранта Российского научного фонда № 22-21-00243, <https://rscf.ru/project/22-21-00243/>

UDC: 51-76, 574.34, 574.5

## Modeling the dynamics of plankton community considering phytoplankton toxicity

O. L. Zhdanova<sup>a</sup>, V. S. Zhdanov<sup>b</sup>, G. P. Neverova<sup>c</sup>

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

E-mail: <sup>a</sup> axanka@iacp.dvo.ru, <sup>b</sup> vzhdanov@iacp.dvo.ru, <sup>c</sup> galina.nev@gmail.com

*Received 18.07.2022, after completion — 20.09.2022.  
Accepted for publication 03.10.2022.*

We propose a three-component discrete-time model of the phytoplankton-zooplankton community, in which toxic and non-toxic species of phytoplankton compete for resources. The use of the Holling functional response of type II allows us to describe an interaction between zooplankton and phytoplankton. With the Ricker competition model, we describe the restriction of phytoplankton biomass growth by the availability of external resources (mineral nutrition, oxygen, light, etc.). Many phytoplankton species, including diatom algae, are known not to release toxins if they are not damaged. Zooplankton pressure on phytoplankton decreases in the presence of toxic substances. For example, Copepods are selective in their food choices and avoid consuming toxin-producing phytoplankton. Therefore, in our model, zooplankton (predator) consumes only non-toxic phytoplankton species being prey, and toxic species phytoplankton only competes with non-toxic for resources.

We study analytically and numerically the proposed model. Dynamic mode maps allow us to investigate stability domains of fixed points, bifurcations, and the evolution of the community. Stability loss of fixed points is shown to occur only through a cascade of period-doubling bifurcations. The Neimark–Sacker scenario leading to the appearance of quasi-periodic oscillations is found to realize as well. Changes in intrapopulation parameters of phytoplankton or zooplankton can lead to abrupt transitions from regular to quasi-periodic dynamics (according to the Neimark–Sacker scenario) and further to cycles with a short period or even stationary dynamics. In the multistability areas, an initial condition variation with the unchanged values of all model parameters can shift the current dynamic mode or/and community composition.

The proposed discrete-time model of community is quite simple and reveals dynamics of interacting species that coincide with features of experimental dynamics. In particular, the system shows behavior like in prey-predator models without evolution: the predator fluctuations lag behind those of prey by about a quarter of the period. Considering the phytoplankton genetic heterogeneity, in the simplest case of two genetically different forms: toxic and non-toxic ones, allows the model to demonstrate both long-period antiphase oscillations of predator and prey and cryptic cycles. During the cryptic cycle, the prey density remains almost constant with fluctuating predators, which corresponds to the influence of rapid evolution masking the trophic interaction.

**Keywords:** community dynamics, bifurcations, dynamic modes, multistability, Ricker model, competition, prey–predator interaction, cryptic cycles

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2022, vol. 14, no. 6, pp. 1301–1323 (Russian).

The work was financially supported by Russian Science Foundation, project no. 22-21-00243, <https://rscf.ru/en/project/22-21-00243/>

## Введение

Планктон составляет основу морской пищевой цепи, поддерживая жизнь от беспозвоночных и ракообразных до рыб и крупных морских млекопитающих; при этом фитопланктон обеспечивает более половины потребностей мира в кислороде и поглощает половину углекислого газа, потенциально сглаживая одну из причин глобального потепления [Chakraborty, Feudel, 2014]. Понимание динамики планктонных сообществ крайне важно для прогноза рыбного промысла [Medvinsky et al., 2015; Русаков и др., 2016], а также предсказания последствий глобальных изменений климата [Simo, 2001; Paerl, Huismann, 2008]. Прямые оценки биомассы фитопланктона, а также десятков тысяч видов травоядного зоопланктона, составляющих планктонное сообщество, традиционно сложны и материально затратны (см., например, [Flynn, 2005]). В последнее время в рамках данного направления все большую популярность приобретают расчеты оценок биомассы фитопланктона по данным спутниковых наблюдений [Абакумов и др., 2019; Pak, Abakumov, 2020; Pak, Abakumov, Morozov, 2021; Бердников и др., 2022]. Отметим, что идентификация и интерпретация части спектра, излучаемой планктоном, на базе данных спутникового мониторинга остаются чрезвычайно сложной задачей (см., например, [Ивашенко и др., 2010; Картушинский, 2012; Шамбарова, Стёпочкин, Захарков, 2019; Абакумов, Израильский, 2021]). В этом контексте теоретическое моделирование динамики обилия планктона не теряет своей актуальности, поскольку позволяет получить представления о ключевых механизмах и физических процессах, влияющих на его динамику и последствия ее изменения для океанов и атмосферы.

Наиболее популярны в моделировании планктонной экосистемы трехкомпонентные модели (так называемые NPZ-модели), рассматривающие взаимосвязанную динамику фитопланктона ( $P$ ), зоопланктона ( $Z$ ) и основного питательного вещества ( $N$ ). При этом полагается, что рост фитопланктона по аналогии с растениями происходит в процессе фотосинтеза и лимитируется доступностью основного питательного вещества, а зоопланктон рассматривается как травоядный вид, питающийся фитопланктоном (см., например, обзоры [Franks, 2002; Бердников и др., 2022]). Не менее популярны модели динамики фито- и зоопланктона без явного рассмотрения питательного вещества (так называемые модели Розенцвейга – Макартура) [Montagnes, Fenton, 2012]. Зоопланктон, в свою очередь, представлен как травоядными, так и хищными видами, что может учитываться при моделировании явно или неявно в виде самолимитирования [Edwards, Batchelder, Powell, 2000; Неверова и др., 2019; Гиричева, 2019].

Значительное внимание исследователей направлено на моделирование «цветения» фитопланктона, выражающегося в резком увеличении его биомассы, при этом токсичное цветение негативно влияет на аквакультуру, прибрежный туризм и здоровье человека [Anderson, Kaoru, White, 2000; Walsh et al., 2001]. Токсичное действие фитопланктона может отличаться: одни виды продуцируют токсины, которые отравляют организмы, подавляя их рост или приводя к гибели; другие виды резко наращивают биомассу, что приводит к кислородному голоданию и гибели морских обитателей [Chattopadhyay, Sarkar, Mandal, 2002]. Нередко для описания эффекта цветения применяются уравнения с запаздыванием (см., например, [Saha, Bandyopadhyay, 2009; Gakkhar, Singa, 2012]). Аппарат рекуррентных уравнений, широко используемый при моделировании популяций и сообществ (см., например, обзоры [Фрисман и др., 2019; Фрисман и др., 2021]) и позволяющий описывать эффекты запаздывания естественным образом, в данной предметной области практически не применяются.

Динамику фитопланктона часто описывают одним или двумя уравнениями (в зависимости от того, рассматривают ли его явное разделение на токсичный и нетоксичный виды). При моделировании сообщества, состоящего из двух видов (хищника и жертвы), то есть без явного разделения фитопланктона на токсичный и нетоксичный вид, токсические свойства фитопланктона часто описывают как вклад в функцию смертности зоопланктона [Saha, Bandyopadhyay, 2009;

Gakkhar, Singa, 2012; Rehim, Wu, Muhammadhaji, 2015; Rehim, Zhang, Muhammadhaji, 2016]. Считается, что зоопланктон, потребляя биомассу фитопланктона, помимо питательных веществ для своего роста, получает и токсины, которые могут привести к его гибели. При этом вклад потребления токсичного фитопланктона в процессы роста и смертности зоопланктона моделируется с помощью различных функций; нередко разница между вкладом в рождаемость и смертностью выражается только в коэффициентах. Введение дополнительного уравнения в модель для разделения фитопланктона на токсичный и нетоксичный позволяет учесть, что некоторые виды фитопланктона не выделяют токсины, если они не повреждены [Pohnert, 2005]. При этом зоопланктон может снижать уровень хищничества, реагируя на источаемые фитопланктоном токсины, тем самым избегая неблагоприятного воздействия этих химических веществ на собственную популяцию. Например, веслоногие ракообразные *Copepoda* проявляют избирательность при выборе пищи и избегают употреблять фитопланктон, продуцирующий токсины [DeMott, Moxter, 1991].

В рамках активно набирающего популярность в последнее время эколого-эволюционного направления моделирования [Fussmann et al., 2005; Yamamichi, 2020] токсичные свойства фитопланктона рассматриваются как его адаптивный признак «защиты от хищника». Считается, что фитопланктон может быстро эволюционировать в ответ на хищничество зоопланктона. Сопоставление экспериментальных данных развития сообщества «коловратка *Brachionus calyciflorus* – одноклеточная зеленая водоросль *Chlorella vulgaris*» в хемостате и модельных траекторий подтвердило способность водоросли быстро эволюционировать, повышая уровень «защиты» от хищника и уменьшая, в качестве компенсации, скорость собственного воспроизводства [Shertzer et al., 2002]. Наличие компромисса между способностью водоросли защищаться от хищника (или защитой) и уменьшением ее темпов воспроизводства, как правило, оказывалось важным фактором; в частности, генетический анализ показал присутствие различных генотипов водоросли в хемостатах, экспериментально подтвердив связь между размером водорослей, плотностью численности и ее питательной ценностью; хотя не во всех случаях защита сопровождалась снижением скорости воспроизводства. В данном контексте от понятия токсичности естественным образом переходят к понятию пищевой ценности (algae food value), поскольку пищевая ценность водорослей с максимальной защитой от хищничества для коловратки оказывается нулевой. Это связано с отказом зоопланктона потреблять токсичный фитопланктон. Другой интересный пример защиты от хищничества демонстрируют одноклеточные водоросли вида *Chlamydomonas reinhardtii*: защищенные генотипы этой водоросли в присутствии коловраток образуют пальмеллоидные скопления клеток, которые слишком велики для того, чтобы коловратка могла их поглотить [Becks et al., 2010; Becks et al., 2012]. Пищевая ценность для зоопланктона защищенного генотипа фитопланктона и в этом случае оказывается нулевой. Токсичное воздействие такого вида фитопланктона на сообщество оказывается неявным, поскольку он, конкурируя за ресурсы с нетоксичным фитопланктоном, «регулирует» обилие пищи зоопланктона.

Отметим, что в процессе моделирования эволюции водорослей наиболее адекватными показали себя модели отбора клонов [Fussmann et al., 2005], естественным образом описывающие бесполое размножение водорослей (в том числе *C. vulgaris*); кроме того, генетический анализ показал наличие множественных клонов в лабораторных популяциях [Yoshida, Hairston, Ellner, 2004]. В эколого-эволюционных моделях клонального отбора количество уравнений, необходимых для описания динамики фитопланктона, увеличивается до  $n$  (по количеству генотипов водоросли). Не прибегая к детальному исследованию эколого-эволюционной NPZ-модели с клональным отбором жертвы и непрерывным временем, Ж. Ф. Фуссман и др. [Fussmann et al., 2005] показали ее способность улавливать основные свойства экспериментальной динамики: 1) возникновение длиннопериодических противофазных циклов хищника и жертвы на фоне эволюции жертвы в хемостатах с множеством различных генотипов водоросли; и 2) возникновение

обычной динамики для модели «хищник–жертва» без учета эволюции [Yoshida, Hairston, Ellner, 2004] — с отставанием динамики хищника от жертвы на четверть периода в хемостатах с генетически однородными водорослями. Помимо противофазных циклов, были обнаружены так называемые скрытые циклы (cryptic cycles) [Yoshida et al., 2007], при которых плотность жертв остается практически постоянной, а плотность хищников колеблется. Если рассматривать только динамику временных рядов, то создается впечатление, что между коловратками и водорослями нет межвидового взаимодействия. Однако оказывается, что быстро меняющийся генетический состав видов-жертв может поддерживать подобные скрытые циклы в случае, когда защита не сопровождается резким снижением скорости роста водорослей. Таким образом проявляется маскирующий эффект быстрой эволюции — она способна скрывать трофическое взаимодействие видов. Аналогичная динамика ранее была обнаружена экспериментально в бактериофаговых сообществах [Bohannan, Lenski, 1999], что может указывать на присутствие скрытых циклов в различных природных системах с возможностью быстрой эволюции.

В данной работе, используя классическую для области моделирования планктонных сообществ идеологию [Chatterjee et al., 2009; Rehim, Wu, Muhammadhaji, 2015; Rehim, Zhang, Muhammadhaji, 2016], мы предлагаем модель с минимальным количеством уравнений с дискретным временем, способную улавливать основные свойства эволюционной динамики планктонного сообщества. Исключив из рассмотрения генотипы, находящиеся на промежутке кривой компромисса между защитой и плодовитостью фитопланктона, будем рассматривать только крайние значения признака, считая, что фитопланктон представлен двумя генотипами: с нулевой пищевой ценностью (токсичный) и единичной (нетоксичный). Таким образом, в настоящем исследовании предлагается дискретная во времени трехкомпонентная модель сообщества фито-, зоопланктона, в которой зоопланктон питается нетоксичным фитопланктоном, при этом оба вида фитопланктона конкурируют между собой за ресурсы. Соответственно, в рассматриваемом сообществе реализуются отношения «хищник–жертва» между зоопланктоном и нетоксичным фитопланктоном и конкуренция между двумя видами фитопланктона.

## Модель планктонного сообщества

Для описания динамики токсичного и нетоксичного видов фитопланктона будем использовать модель двух связанных уравнений Рикера, ориентированную на описание динамики конкурентного сообщества, которая учитывает не только межвидовую конкуренцию взаимодействующих видов, но и внутривидовую конкуренцию в виде самолимитирования [Шапиро, 1974; Мау, 1974; Шапиро, Луппов, 1983], при этом учтем потребление фитопланктона зоопланктоном:

$$\begin{cases} x_{n+1} = Ax_n \exp(-ax_n - by_n \cdot (1 - u)), \\ y_{n+1} = B \cdot (1 - u) \cdot y_n \exp(-gx_n - dy_n \cdot (1 - u)), \end{cases} \quad (1)$$

где  $x$  и  $y$  — численность токсичного и нетоксичного фитопланктона;  $n$  — номер сезона размножения;  $A$  и  $B$  — скорости роста вида  $x$  и  $y$  соответственно;  $a$  и  $d$  — коэффициенты самолимитирования;  $b$  и  $g$  — параметры, характеризующие интенсивность конкурентных взаимоотношений между видами  $x$  и  $y$ . Параметры  $a$ ,  $d$ ,  $b$  и  $g$  неотрицательны; в случае их равенства нулю в сообществе отсутствуют самолимитирование и/или конкуренция между видами за ресурс; при этом чем меньше ресурсов, тем выше значения параметров, характеризующих самолимитирование и конкуренцию.  $u$  — доля численности нетоксичного фитопланктона, изъятого зоопланктоном, которая зависит от численности жертвы и хищника и будет формализована позже ( $0 \leq u \leq 1$ ).

Для описания динамики численности зоопланктона также будем использовать модель Рикера:

$$z_{n+1} = Wz_n \exp(-\omega \cdot z_n), \quad (2)$$

где  $z$  — численность зоопланктона,  $\omega$  — коэффициент его самолимитирования,  $W = w \cdot \alpha(y_n)$  — скорость роста хищника, а  $w$  — его максимально возможное значение. Для описания процесса питания зоопланктона  $\alpha(y_n)$  будем использовать функцию, учитывающую насыщение хищника, — трофическую функцию Холлинга второго типа:  $\alpha(y_n) = \frac{y_n}{Y^* + y_n}$ , где  $Y^*$  — численность фитопланктона, при которой репродуктивный потенциал хищника будет равен половине от максимально возможного.

В результате питания хищника меняется численность жертвы:

$$y_n \rightarrow y_n - \alpha_0 \cdot z_n \cdot \alpha(y_n) = y_n \left( 1 - \frac{\alpha_0 \cdot z_n \cdot \alpha(y_n)}{y_n} \right) = y_n(1 - u),$$

где  $u = \frac{\alpha_0 \cdot z_n \cdot \alpha(y_n)}{y_n} = \frac{\alpha_0 \cdot z_n}{Y^* + y_n}$  — доля численности нетоксичного фитопланктона, потребляемая зоопланктоном, а  $\alpha_0$  — коэффициент преобразования биомассы ( $\alpha_0 \gg 1$ ). Таким образом, происходит влияние хищника на размножение, конкуренцию и выживание жертвы. В результате модель сообщества принимает вид

$$\begin{cases} x_{n+1} = Ax_n \exp\left(-ax_n - by_n \cdot \left(1 - \frac{\alpha_0 \cdot z_n}{Y^* + y_n}\right)\right), \\ y_{n+1} = B \cdot \left(1 - \frac{\alpha_0 \cdot z_n}{Y^* + y_n}\right) \cdot y_n \exp\left(-gx_n - dy_n \cdot \left(1 - \frac{\alpha_0 \cdot z_n}{Y^* + y_n}\right)\right), \\ z_{n+1} = \frac{w \cdot y_n}{Y^* + y_n} z_n \exp(-\omega \cdot z_n). \end{cases} \quad (3)$$

Несложные замены параметров  $\rho = \frac{b}{d}$ ,  $\varphi = \frac{g}{a}$ ,  $y^* = dY^*$ ,  $d\alpha_0 = \alpha$  и переход к новой системе координат  $ax \rightarrow x$ ,  $dy \rightarrow y$ ,  $\omega z \rightarrow z$  позволяют упростить вид модели (3), уменьшив количество параметров на два:

$$\begin{cases} x_{n+1} = Ax_n \exp\left(-x_n - \rho y_n \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot z_n}{y^* + y_n}\right)\right), \\ y_{n+1} = B \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot z_n}{y^* + y_n}\right) \cdot y_n \exp\left(-\varphi x_n - y_n \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot z_n}{y^* + y_n}\right)\right), \\ z_{n+1} = \frac{w \cdot y_n}{y^* + y_n} z_n \exp(-z_n). \end{cases} \quad (4)$$

Здесь  $x$ ,  $y$  и  $z$  — относительная численность популяций двух видов фитопланктона и зоопланктона соответственно;  $\alpha$  — среднее значение количества жертв (выраженное в относительных единицах), потребляемое одной (опять же относительной) единицей хищника;  $y^*$  — константа полунасыщения хищника, выраженная в относительных единицах. Коэффициенты  $\rho$  и  $\varphi$  можно рассматривать как коэффициенты связи, характеризующие конкурентные взаимоотношения между токсичным и нетоксичным фитопланктоном. Их равенство нулю сводит модель (4) к системе двух не взаимодействующих между собой систем: локальная популяция токсичного фитопланктона и сообщество «хищник–жертва», представленное зоопланктоном и нетоксичным фитопланктоном.

### **Область допустимых значений модели**

Применение модели (4) к описанию динамики планктонного сообщества в случае сильного пресса хищничества может привести к появлению отрицательных значений численности фитопланктона. В связи с этим на параметры исследуемой модели и ее начальные условия накладываются дополнительные условия, обеспечивающие неотрицательность и ограниченность

решений. В частности, если выражение  $\frac{\alpha \cdot \bar{z}_n}{y^* + \bar{y}_n}$  превысит единицу, то из-за перепотребления жертвы хищником произойдет гибель нетоксичного фитопланктона и зоопланктона. Токсичный фитопланктон существует и развивается практически при любых значениях параметров модели, за исключением моментов, когда происходит его вытеснение нетоксичным конкурентом. Отметим, что в этом случае гибель токсичного фитопланктона определяется его скоростью роста и конкурентоспособностью.

На рис. 1 представлен пример изменения области существования сообщества, а также его состава при вариации значений параметров модели (4).

**Стационарные точки модели (4). Области их существования и устойчивости**

Система уравнений (4) имеет шесть стационарных точек:

- тривиальная, соответствует вымиранию всех популяций:

$$\bar{x} = 0, \quad \bar{y} = 0, \quad \bar{z} = 0; \tag{5}$$

- две полутривиальные, соответствуют свободному существованию одной из популяций фитопланктона в отсутствие конкурента и хищника:

$$\bar{x} = \ln A, \quad \bar{y} = 0, \quad \bar{z} = 0; \tag{6}$$

$$\bar{x} = 0, \quad \bar{y} = \ln B, \quad \bar{z} = 0; \tag{7}$$

- две полутривиальные, соответствуют сосуществованию двух видов:

$$\bar{z} = 0; \quad \bar{x} = \frac{\ln A - \rho \ln B}{1 - \varphi\rho}, \quad \bar{y} = \frac{\ln B - \varphi \ln A}{1 - \varphi\rho} \tag{8}$$

— сосуществование двух конкурирующих видов фитопланктона при  $\rho\varphi > 1$ ;

$$\bar{y} \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot \bar{z}}{y^* + \bar{y}}\right) = \ln \left( B \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot \bar{z}}{y^* + \bar{y}}\right) \right) \tag{9}$$

— сосуществование нетоксичного фитопланктона и зоопланктона;

- нетривиальная неподвижная точка, соответствует устойчивому существованию полного сообщества и определяется как решение 2-го трансцендентного уравнения системы относительно  $y$ , далее  $z$  и  $x$  определяются из двух других уравнений системы:

$$\Rightarrow \begin{cases} \bar{x} = \ln A - \rho\bar{y} \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot \bar{z}}{y^* + \bar{y}}\right), \\ \varphi \ln A + \bar{y} \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot \bar{z}}{y^* + \bar{y}}\right) \cdot (1 - \varphi\rho) = \ln \left( B \cdot \left(1 - \frac{\alpha \cdot \bar{z}}{y^* + \bar{y}}\right) \right), \\ \bar{z} = \ln \left( \frac{w \cdot \bar{y}}{y^* + \bar{y}} \right). \end{cases} \tag{10}$$

Для исследования решений модели (4) на устойчивость запишем ее якобиан:

$$J = \begin{vmatrix} J_{11} & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} & J_{23} \\ J_{31} & J_{32} & J_{33} \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} Fx'_x & Fx'_y & Fx'_z \\ Fy'_x & Fy'_y & Fy'_z \\ Fz'_x & Fz'_y & Fz'_z \end{vmatrix},$$

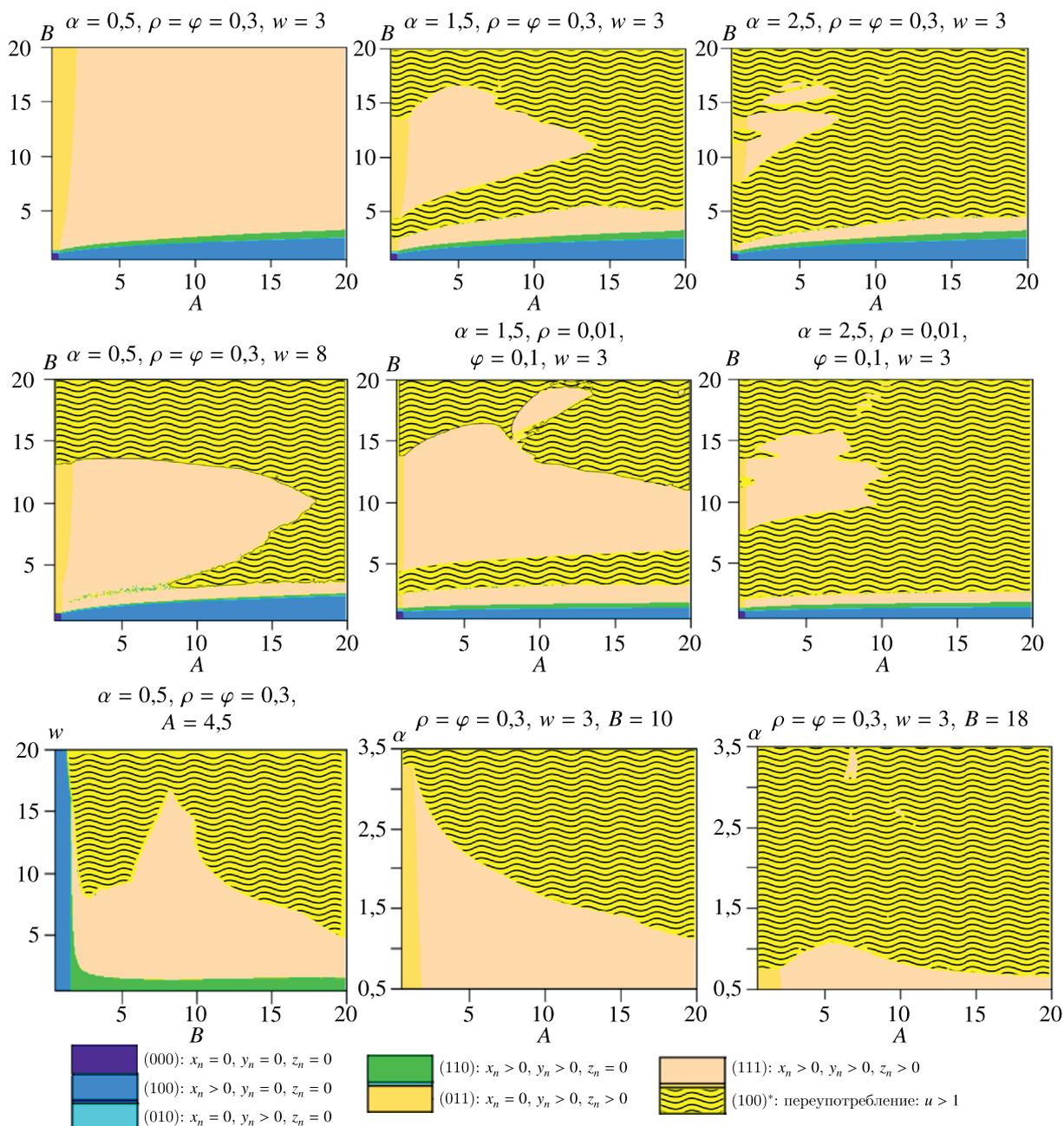


Рис. 1. Области допустимых и недопустимых значений параметров модели (4) с учетом сценария развития сообщества и характеристики его состава при  $y^* = 0,5$ ,  $x_0 = y_0 = z_0 = 0,1$ . Цветом выделены следующие области: (000) — сообщество вымирает из-за недостаточного воспроизводства фитопланктона; (010) и (100) — локально существующий нетоксичный или токсичный вид фитопланктона соответственно, когда один конкурент вытесняет другого; (100)\* — гибель зоопланктона и нетоксичного фитопланктона в результате перепотребления жертвы хищником, сообщество представлено только токсичным фитопланктоном; (110) — гибель зоопланктона и сосуществование двух конкурирующих видов фитопланктона; (011) — гибель токсичного фитопланктона и сосуществование зоо- и фитопланктона ( $y_n$ ); (111) — область существования полного сообщества

где  $Fx = Ax \exp(-x - \rho u(1-u))$ ,  $Fy = B \cdot (1-u) \cdot y \exp(-\varphi x - y \cdot (1-u))$ ,  $Fz = \frac{w \cdot y \cdot z \exp(-z)}{y^* + y}$ ,  $u = \frac{\alpha \cdot z}{y^* + y}$ . Далее устойчивость решений модели (4) исследуется путем анализа значений собственных чисел ( $\lambda$ ) характеристического многочлена, полученного на основе данной матрицы Якоби.

*Область устойчивости тривиального решения*

Границы области устойчивости неподвижной точки (5) задаются линиями транскритических бифуркаций  $A = 1$  и  $B = 1$ . Следовательно, в плоскости параметров  $(A, B)$  область устойчивости решения (5) представляет собой единичный квадрат.

*Области устойчивости полутривиальных решений*

Для неподвижной точки  $\bar{x} = \ln A, \bar{y} = 0, \bar{z} = 0$  (6) границы области устойчивости задаются следующими соотношениями:

1)  $\lambda = 1, A = 1$  и  $B = A^\varphi$ ; 2)  $\lambda = -1, A = e^2$ , где  $\lambda = 1$  соответствует линии транскритической бифуркации,  $\lambda = -1$  — бифуркационная граница, при переходе через которую реализуется каскад бифуркаций удвоения периода. Область устойчивости решения  $\bar{x} = 0, \bar{y} = \ln B, \bar{z} = 0$  (7) формируется следующими бифуркационными линиями:

1)  $\lambda = 1, B = 1, A = B^\rho$  и  $B = e^{y^*/(w-1)}$ ; 2)  $\lambda = -1, B = e^2$ .

В точке (8) якобиан модели (4) преобразуется к виду

$$J = \begin{vmatrix} Ae^{-\bar{x}-\rho\bar{y}} - A\bar{x}e^{-\bar{x}-\rho\bar{y}} & -A\bar{x}\rho \cdot e^{-\bar{x}-\rho\bar{y}} & Fx'_z \\ -B\bar{y}\varphi \cdot e^{-\varphi\bar{x}-\bar{y}} & Be^{-\varphi\bar{x}-\bar{y}} - B\bar{y}e^{-\varphi\bar{x}-\bar{y}} & Fy'_z \\ 0 & 0 & \frac{w\bar{y}}{y^*+\bar{y}} \end{vmatrix}. \tag{11}$$

Учитывая, что в неподвижной точке  $Ae^{-\bar{x}-\rho\bar{y}} = 1$  и  $Be^{-\varphi\bar{x}-\bar{y}} = 1$ , характеристическое уравнение принимает вид

$$\begin{vmatrix} 1 - \bar{x} - \lambda & -\bar{x}\rho & Fx'_z \\ -\bar{y}\varphi & 1 - \bar{y} - \lambda & Fy'_z \\ 0 & 0 & \frac{w\bar{y}}{y^*+\bar{y}} - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

где одно из собственных чисел характеристического многочлена составляет  $\lambda_1 = \frac{w\bar{y}}{y^*+\bar{y}}$ , а два других являются корнями квадратного уравнения:

$$\lambda^2 - (2 - \bar{x} - \bar{y}) \cdot \lambda + \bar{x} \cdot \bar{y} \cdot (1 - \rho \cdot \varphi) - \bar{x} - \bar{y} + 1 = 0. \tag{12}$$

Уравнение (12) совпадает с характеристическим уравнением в нетривиальной неподвижной точке модели двух конкурирующих видов, подробно изученной в работе [Kulakov, Neverova, Frisman, 2022]. Однако в данном случае область ее существования существенно ограничивается линией транскритической бифуркации ( $\lambda = 1$ ) при  $w = \frac{y^*+\bar{y}}{y}$  или  $w = \frac{y^* \cdot (1-\varphi\rho) + \ln B - \varphi \ln A}{\ln B - \varphi \ln A}$  или  $B = A^\varphi e^{y^* \cdot \frac{1-\varphi\rho}{w-1}}$ . В точке (9), где сосуществуют зоопланктон ( $z$ ) и нетоксичный фитопланктон ( $y$ ), а токсичный фитопланктон отсутствует ( $\bar{x} = 0$ ), одно из характеристических чисел составляет  $\lambda_1 = Ae^{-\rho\bar{y}(1-\frac{\varphi\bar{z}}{y^*+\bar{y}})}$ , что позволяет получить условие транскритической бифуркации:  $\lambda_1 = 1$  при  $\ln A = \rho\bar{y}(1 - \frac{\varphi\bar{z}}{y^*+\bar{y}})$ . Два других собственных числа являются корнями квадратного уравнения с громоздкими коэффициентами, поэтому мы не будем его приводить. В целом необходимо отметить, что потеря устойчивости решений модели (5)–(9) может произойти только через бифуркацию удвоения периода. Линия бифуркации Неймарка – Сакера не ограничивает их области устойчивости.

**Характеристика динамики сообщества при небольших репродуктивных потенциалах составляющих его видов**

Используя найденные условия транскритических бифуркаций для тривиального и полутривиальных решений системы (4) и ограничившись рассмотрением случая умеренной конкуренции ( $\rho\varphi < 1$ ) с равным конкурентным давлением ( $\rho = \varphi$ ), можно кратко охарактеризовать

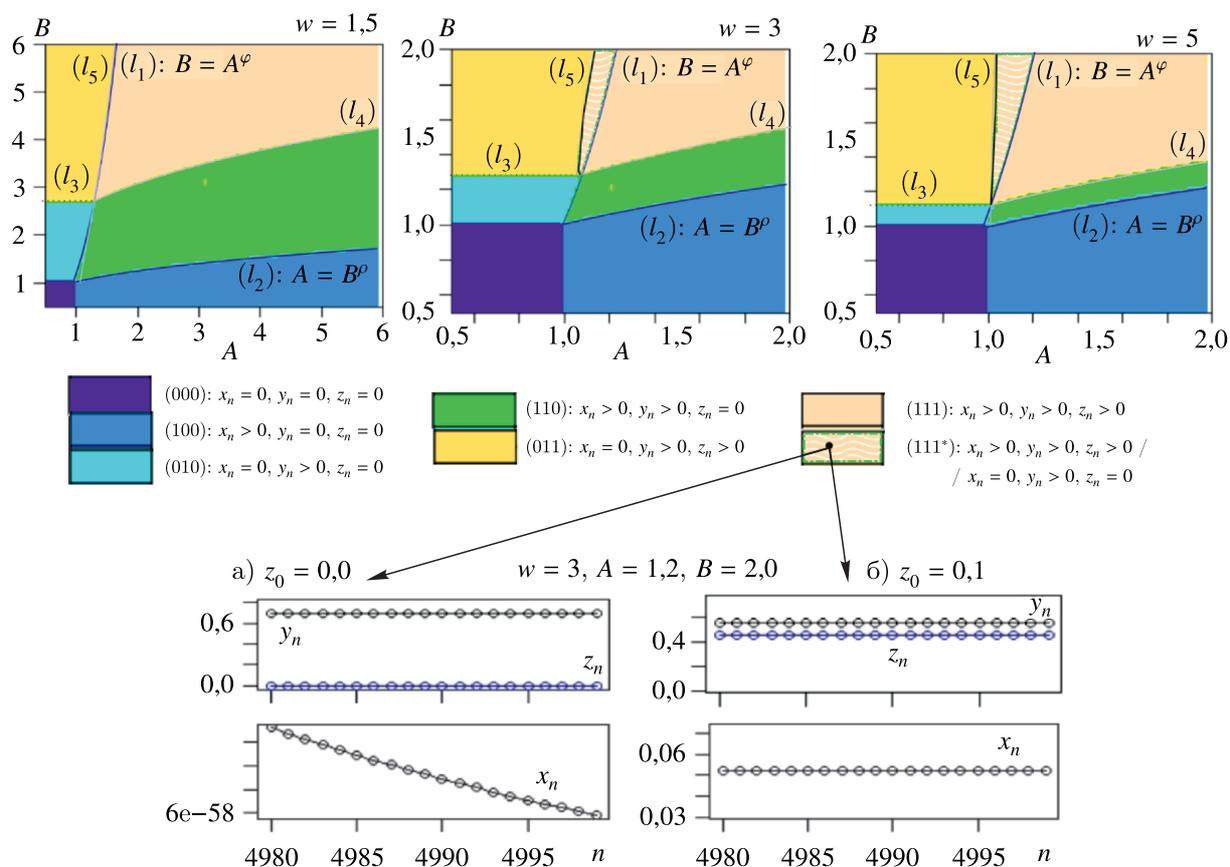


Рис. 2. Верх: области устойчивости равновесий модели (4) при небольших значениях репродуктивных потенциалов популяций; нанесены линии транскритических бифуркаций, ограничивающие области существования и устойчивости стационарных точек:  $A = 1$ ,  $B = 1$ ,  $(l_1): B = A^\varphi$ ,  $(l_2): A = B^\rho$ ,  $(l_3): B = e^{y^*/(w-1)}$ ,  $(l_4): B = A^\varphi \exp\left(y^* \cdot \frac{1-\varphi\rho}{w-1}\right)$ ,  $(l_5): A = \exp\left(\rho\bar{y}\left(1 - \frac{\alpha\bar{z}}{y^*+\bar{y}}\right)\right)$ ; зафиксированы параметры модели и начальные условия:  $\alpha = 0,5$ ,  $\rho = \varphi = 0,3$ ,  $y^* = 0,5$ ,  $x_0 = y_0 = z_0 = 0,1$ . Низ: пример динамики в области бистабильности  $(111^*)$ : а) существование локальной популяции нетоксичного фитопланктона ( $y$ ); б) полное сообщество

результат эволюции рассматриваемого сообщества в зависимости от значений внутрипопуляционных параметров, а также характеристик взаимодействия видов.

1. Если скорости роста конкурирующих популяций фитопланктона меньше 1 ( $A < 1$ ,  $B < 1$ ), то они со временем вырождаются, вместе с популяцией зоопланктона (рис. 2, область  $(000)$ ).

2. Увеличение скоростей роста токсичного и нетоксичного фитопланктона обеспечивает локальное существование соответствующего вида фитопланктона (рис. 2, области  $(100)$  и  $(010)$ ). При  $A = 1$ ,  $B = 1$  возникают транскритические бифуркации, в результате которых появляются полутривиальные равновесия  $\bar{x} = \ln A$ ,  $\bar{y} = 0$ ,  $\bar{z} = 0$  (при  $A > 1$ ) и  $\bar{x} = 0$ ,  $\bar{y} = \ln B$ ,  $\bar{z} = 0$  (при  $B > 1$ ).

3. Увеличение скорости роста нетоксичного фитопланктона ( $B > e^{y^*/(w-1)}$ ) приводит к рождению полутривиального равновесия (9), когда зоопланктон и нетоксичный фитопланктон сосуществуют (рис. 2, область  $(011)$ ).

4. Внутри области, ограниченной линиями  $(l_1): B = A^\varphi$  и  $(l_2): A = B^\rho$ , возможно сосуществование двух видов фитопланктона в отсутствие зоопланктона (рис. 2, область  $(110)$ ). При пересечении границы  $(l_4): B = A^\varphi e^{y^* \cdot \frac{1-\varphi\rho}{w-1}}$  (рис. 2) происходит обмен устойчивостью между полутривиальным равновесием (8) и нетривиальным решением (10), в котором сообщество представ-

лено тремя видами. Отметим, что переход от неполного сообщества к полному может происходить как с ростом  $B$  (при переходе через  $(l_4)$ ), так и с ростом  $A$  (при переходе через  $(l_5)$ ). При этом в случае небольших скоростей роста зоопланктона ( $w$ ) линии  $(l_1)$  и  $(l_5)$  практически совпадают, при больших значениях  $w$  транскритическая бифуркация  $(l_5)$  возникает при более низких значениях  $A$ , т. е. жизнедеятельность зоопланктона способствует закреплению токсичного фитопланктона в сообществе, ослабляя конкурентную борьбу (рис. 2, область  $(111^*)$ ). Примеры динамики из этой области, отличающиеся начальной численностью зоопланктона, приведены на рис. 2 (низ).

Отметим, что мы не рассматриваем случай  $\varphi\rho > 1$ , когда конкуренция между двумя видами фитопланктона сильнее, чем их самолимитирование. В работах [Шапиро, Луппов, 1983; Громова, 1988; Скалецкая, Фрисман, Шапиро, 1979; Luis, Elaydi, Oliveira, 2011] для рикеровской модели двух конкурентов показано, что при  $\varphi\rho > 1$  устойчивое сосуществование двух конкурирующих популяций невозможно. Полное же вытеснение одного вида другим в природе наблюдается крайне редко. Более того, как правило, экологические ниши разных видов не совпадают, что уменьшает уровень межвидовой конкуренции за определенный ресурс [Гиляров, 1990]. В целом же планктонные сообщества представляют собой яркий пример сосуществования конкурирующих популяций в одной экологической нише; они развиваются в довольно ограниченном пространстве и потребляют преимущественно одни и те же ресурсы: солнечную энергию и минеральные соединения [Hutchinson, 1961; Левич, Максимов, Булгаков, 1997]. Именно такая ситуация моделируется при  $\varphi\rho < 1$ , когда конкуренция между видами слабее, чем их самолимитирование, и в модели (4) существуют и могут быть устойчивыми все возможные типы равновесий в зависимости от значений параметров.

### Усложнение динамики сообщества с ростом репродуктивных потенциалов составляющих его видов

Рост репродуктивных потенциалов видов, составляющих сообщество, закономерно приводит к потере устойчивости стационарных точек модели (4). При этом возможно разрушение сообщества, в том числе из-за перепотребления нетоксичного фитопланктона зоопланктоном. Для изучения динамических режимов модели и состава сообщества и их изменений в результате вариации параметров использовались карты динамических режимов при фиксированных начальных условиях. Карты получены следующим образом: в каждой точке (соответствующей одному пикселю) плоскости параметров выполнялось 5000 итераций отображения (4), по результатам последних 500 шагов определялся период предельного цикла, и эта точка окрашивалась в заданный цвет в соответствии с полученным периодом. Дополнительно в каждой точке определялся состав сообщества и производились сопоставление и наложение карт динамических режимов и состава сообщества. Далее на рисунках неполные и полное сообщества отличаются наличием штриховки разного вида (рис. 3): черная волна — выживает только токсичный фитопланктон ( $x_n > 0$ ); белая волна — сосуществование двух видов фитопланктона без зоопланктона ( $x_n > 0$ ,  $y_n > 0$ ); черные точки — выживает только нетоксичный фитопланктон ( $y_n > 0$ ); белые точки — сосуществование нетоксичного фитопланктона и зоопланктона ( $y_n > 0$ ,  $z_n > 0$ ). Отметим еще раз, что если при заданных значениях параметров и начальных условиях на некотором шаге итерирования в модели (4) возникают отрицательные численности нетоксичного фитопланктона, то это соответствует гибели нетоксичного фитопланктона с сопутствующей гибелью зоопланктона от истощения. Однако токсичный фитопланктон, если его скорость роста больше 1, продолжает существовать и развиваться.

На рис. 3 (верх) представлен состав сообщества (без детализации характера динамики), а ниже — карта динамических режимов со штриховкой, характеризующей состав сообщества. Можно видеть, что рост репродуктивных потенциалов фитопланктона приводит к тому, что

нетривиальное равновесие теряет устойчивость, и в результате бифуркации удвоения периода рождается 2-цикл, который с ростом значений параметра также бифурцирует. В итоге наблюдается следующая цепочка изменений динамических режимов:  $2 \rightarrow 4 \rightarrow 8 \rightarrow 16 \rightarrow 32 \rightarrow \dots \rightarrow$  хаос, при этом в области хаоса возникают окна периодичности (в частности, 3-цикл), которые также бифурцируют по сценарию удвоения периода [Скалецкая, Фрисман, Шапиро, 1979]. Аналогичный сценарий потери устойчивости реализуется и для полутривиальных равновесий (рис. 3, области со штриховкой).

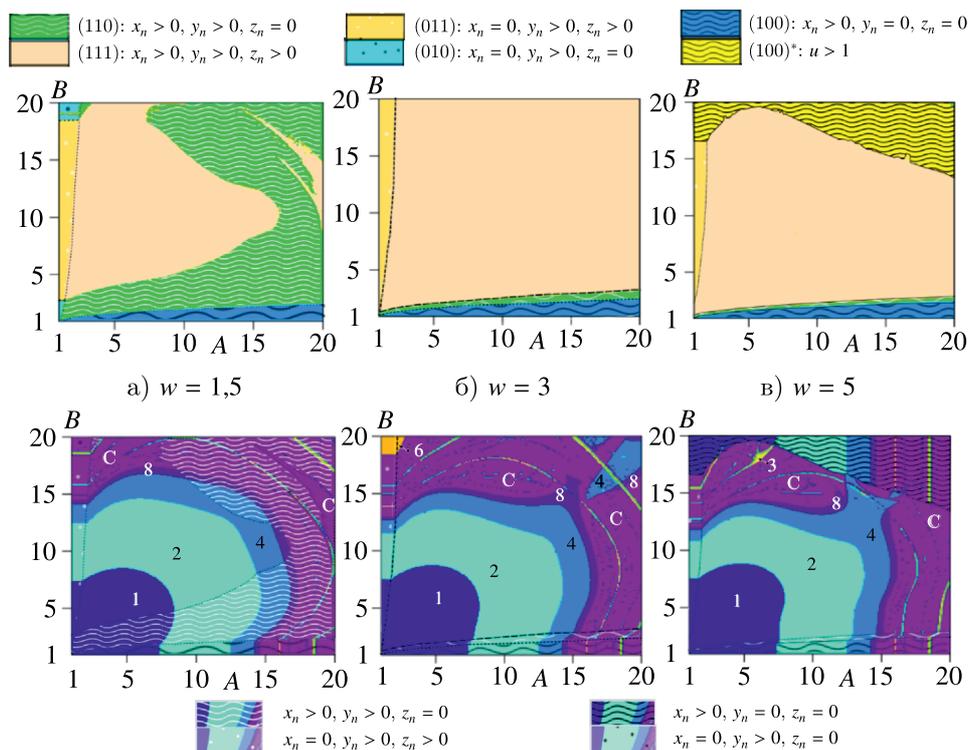


Рис. 3. Состав сообщества и карты динамических режимов (низ). Зафиксированные параметры модели и начальные условия совпадают с рис. 2. Числа соответствуют длинам наблюдаемых циклов, С — хаотическая динамика. Параметрические области, в которых существует неполное сообщество, заштрихованы

Отметим, что лишь при средних значениях скорости роста зоопланктона наиболее устойчиво развивается полное сообщество, демонстрирующее каскад бифуркаций удвоения периода с ростом репродуктивных потенциалов токсичного и нетоксичного фитопланктона (рис. 3, б). При малых значениях репродуктивного потенциала зоопланктона (рис. 3, а) увеличение плодовитости фитопланктона, сопровождающееся усложнением характера его динамики, может приводить к вытеснению зоопланктона из сообщества и сосуществованию двух конкурирующих видов фитопланктона. С другой стороны, рост репродуктивного потенциала зоопланктона (рис. 3, в) приводит к появлению в параметрическом пространстве ( $A, B$ ) области, где из-за перепотребления нетоксичного фитопланктона зоопланктоном вымирают оба вида (жертва и хищник) и остается только токсичный фитопланктон. Это происходит при больших значениях репродуктивных потенциалов фитопланктонов. Вид карт динамических режимов указывает на то, что в рассматриваемой системе присутствует мультистабильность, т. е. зависимость динамического режима сообщества и даже его состава от начальных условий, позже мы вернемся к рассмотрению этого эффекта более подробно.

Рассмотрим, как влияет рост репродуктивного потенциала зоопланктона (или хищника) на эволюцию режимов динамики сообщества (рис. 4). Зафиксируем значение репродуктивного

потенциала токсичного фитопланктона ( $A$ ) и будем наблюдать изменение режима динамики сообщества с ростом репродуктивных потенциалов зоопланктона ( $w$ ) и нетоксичного фитопланктона ( $B$ ). Отметим, что область низких значений скорости роста хищника, при которых он не может закрепиться в сообществе, заштрихована «белой волной», т. е. здесь зоопланктон не оказывает влияние на эволюцию режимов динамики двух конкурирующих видов фитопланктона. Отметим, что эта область представляет собой совокупность двух областей: 1) область устойчивости решения (6) и режимов, возникших в результате его потери устойчивости через каскад бифуркаций удвоения: здесь токсичный фитопланктон оказывается более конкурентоспособным и вытесняет нетоксичный фитопланктон; 2) область недопустимых значений (ее размер и форма определяются начальными условиями), когда перепотребление приводит к гибели хищника и его жертвы. Другими словами, в обоих случаях наблюдается гибель хищника и его жертвы, однако механизмы, ведущие к данному сценарию развития, различны. В пространстве параметров ( $w$ ,  $B$ ) видно, что нетривиальное равновесие (10) теряет устойчивость через каскад бифуркаций удвоения периода. Также возможен переход от стационарного состояния к квазипериодическим колебаниям. Отметим, что данная квазипериодичность является мультистабильной, т. е. вариация текущего состава сообщества может изменить характер его динамики, и возникает в модели «хищник–жертва», представляющей собой редуцированную систему (4) в виде двух уравнений Рикера, связанных функцией Холлинга II типа. На рисунке 4, *a* видно, что при небольших значениях репродуктивного потенциала хищника ( $w$ ) с ростом параметра  $B$  в полном сообществе, так же как и в неполном, представленном нетоксичным фитопланктоном и зоопланктоном (область, прилегающая к оси ординат), реализуется каскад бифуркаций удвоения периода. При этом с ростом  $w$  область устойчивости равновесного состояния (по сравнению с неполным сообществом  $x$  и  $y$ ) немного увеличивается (рис. 4, *a*, область 1), а затем сужается, как и области существования циклов: бифуркации удвоения периода и возникновение хаотической динамики происходят раньше. Отметим, что в случае более высоких значений параметра  $\alpha$  область устойчивости нетривиального равновесия с ростом  $w$  расширяется. Форма областей параметрического пространства, где развивается полное сообщество, может существенно измениться при вариации текущего состава сообщества за счет мультистабильности, вызванной перепотреблением нетоксичного фитопланктона ( $y$ ) зоопланктоном. При больших скоростях роста хищника (например, при  $w = 7,5$ ) с ростом  $B$  можно наблюдать переход от устойчивого стационарного состояния к колебаниям, возникающим по сценарию Неймарка–Сакера, которые в фазовом пространстве представляют собой инвариантную кривую (рис. 4, *a*), затем обратный переход к стабильной динамике сообщества и далее реализацию каскада бифуркаций удвоения периода.

При больших значениях скорости роста токсичного фитопланктона (рис. 4, *б*) стабилизация динамики конкурирующей за ресурсы части сообщества не происходит, поскольку оба вида фитопланктона демонстрируют колебания. Здесь важен момент, что в отсутствие зоопланктона в силу конкурентных взаимоотношений (которые в данном случае равны) вид фитопланктона, под динамику которого подстраивается его конкурент, определяется скоростью роста: ведущий вид тот, скорость роста которого выше. В частности, это и видно на рис. 4, *б*, изначально нетоксичный фитопланктон повторяет динамику токсичного, что и делает невозможной в рамках данного случая стабилизацию: наблюдаются 2-суточные колебания. Дальнейший рост скорости роста нетоксичного фитопланктона ( $B$ ) изменяет ситуацию, и теперь динамика токсичного фитопланктона подстраивается под динамику нетоксичного (ось ординат), что сопровождается каскадом бифуркаций удвоения периода вплоть до хаоса. Теперь рассмотрим более подробно, к каким изменениям в конкурирующем сообществе двух видов фитопланктона приводит воздействие хищника. При небольших  $w$  динамика зоопланктона явно подстраивается под динамику двух конкурентов, однако бифуркации удвоения периода происходят несколько раньше (рис. 4, *б*). Это связано с тем, что зоопланктон и нетоксичный фитопланктон колеблются в противофазе, так

как хищник следует за динамикой жертвы с запаздыванием, и, следовательно, поглощение части фитопланктона зоопланктоном раскачивает колебания, ослабляя конкуренцию на фазе роста фитопланктона и усиливая ее при снижении его численности. С дальнейшим ростом  $w$  влияние хищника/зоопланктона на фитопланктон усиливается, что в итоге приводит к квазипериодическим колебаниям, т. е. возникает бифуркация Неймарка – Сакера, ведущая к формированию инвариантных кривых вокруг каждого элемента 2-цикла. Здесь видом, задающим динамику сообщества, является зоопланктон. При этом на графике модельных траекторий (рис. 4) видно, что динамика нетоксичного фитопланктона и зоопланктона представляет собой длиннопериодические колебания, в то время как токсичный фитопланктон демонстрирует зашумленный 2-цикл.

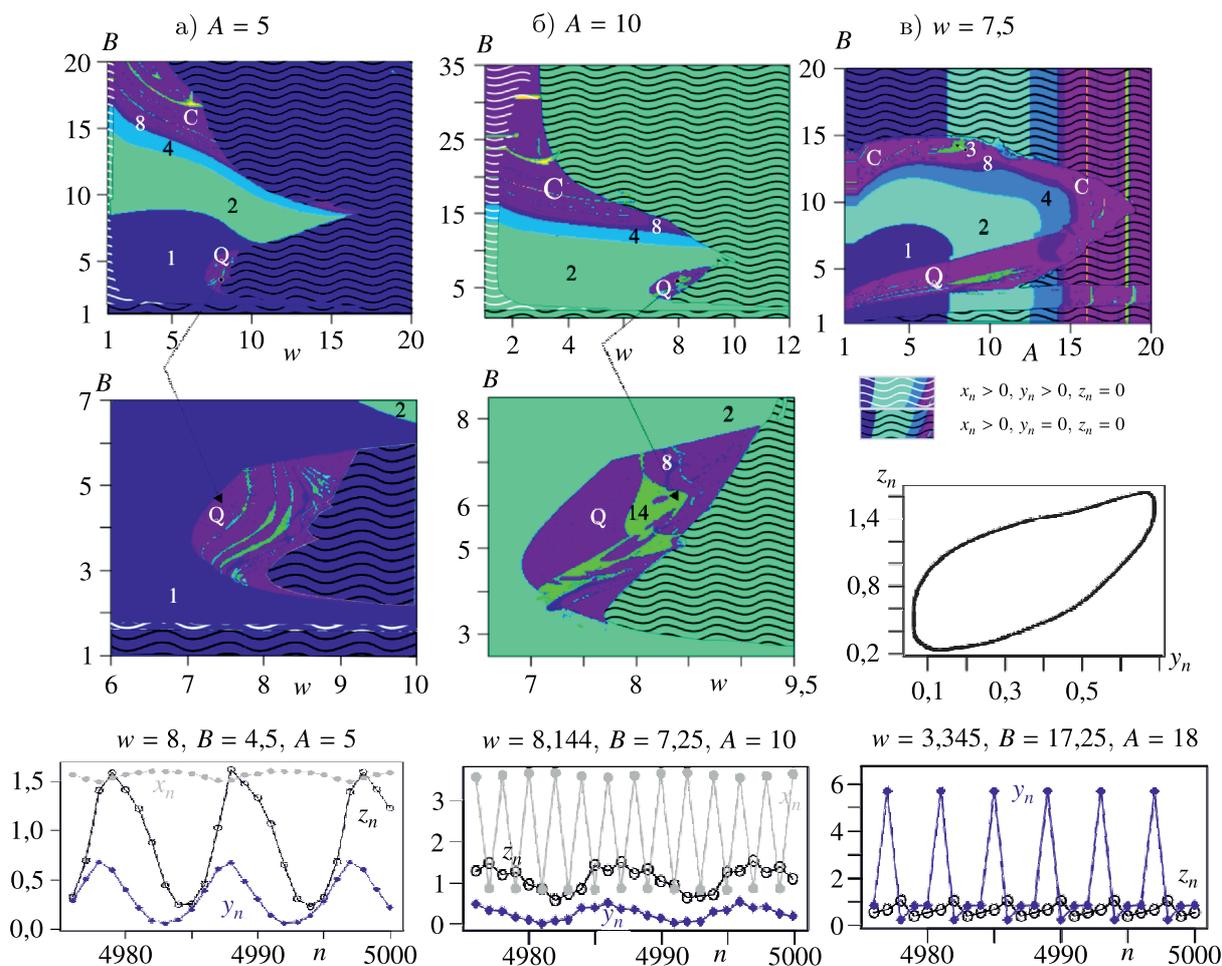


Рис. 4. Карты динамических режимов с увеличенными фрагментами (средний ряд) и примерами динамики. На параметрические области, в которых существует неполное сообщество, дополнительно нанесена штриховка (расшифровка — в легенде). Зафиксированные параметры модели и начальные условия совпадают с рис. 2. Числа соответствуют длинам наблюдаемых циклов, С — хаотическая динамика, Q — квазипериодическая

Для того чтобы получить более полное представление о возможности возникновения квазипериодической динамики в системе (4), рис. 4 был дополнен картой динамических режимов, построенной в пространстве параметров  $(A, B)$  при соответствующих значениях  $w$ . Как видно, высокие значения скорости роста зоопланктона определяют динамику обоих видов фитопланктона в ограниченной области параметрического пространства, разбивая области устойчивости решений (9) и (10) на две части, за счет чего с увеличением скорости роста нетоксичного фи-

топланктона возможен переход от стационарной динамики к квазипериодическим колебаниям и обратно к стационарной. В случае периодических колебаний наблюдается переход от периодики к квазипериодике и обратно. Также на приведенной карте (рис. 4, в) видно, что в области нерегулярной динамики хаотические и квазипериодические колебания «перемешиваются». Отметим еще раз, что данная область квазипериодики является мультистабильной, т. е. начальные условия определяют, какой из режимов окажется притягивающим.

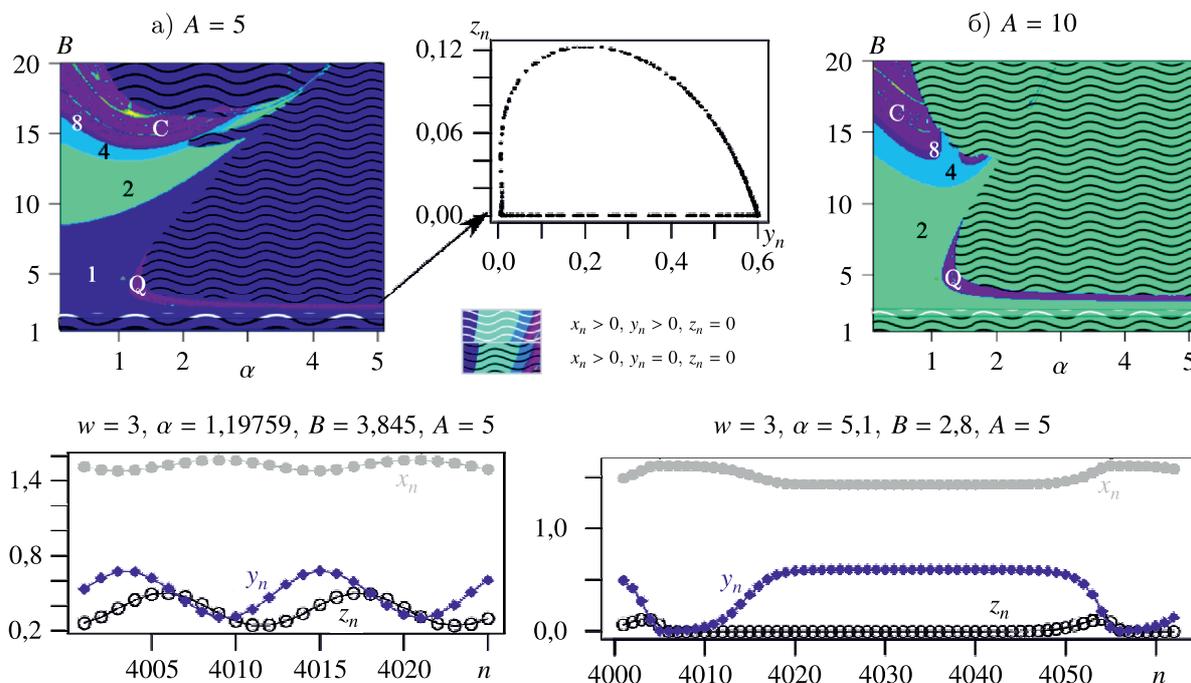


Рис. 5. Карты динамических режимов и примеры квазипериодической динамики. На параметрические области, в которых существует неполное сообщество, дополнительно нанесена штриховка (расшифровка – в легенде). Зафиксированы параметры модели и начальные условия:  $w = 3, \rho = \varphi = 0,3, y^* = 0,5, x_0 = y_0 = z_0 = 0,1$ . Числа соответствуют длинам наблюдаемых циклов, С – хаотическая динамика, Q – квазипериодическая

Далее проанализируем, как влияет рост параметра  $\alpha$ , характеризующего потребление фитопланктона зоопланктоном (или среднее значение количества жертв (выраженное в относительных единицах), потребляемое одной относительной единицей хищника), на динамические режимы сообщества (рис. 5). Для этого зафиксируем значение репродуктивного потенциала зоопланктона, позволяющее ему устойчиво закрепиться в сообществе ( $w = 3$ ), и будем наблюдать изменение режима динамики сообщества с ростом репродуктивного потенциала нетоксичного фитопланктона ( $B$ ) и параметра  $\alpha$ . Отметим, что формально эволюцию режимов динамики в сообществе двух конкурирующих видов фитопланктона показывает прямая ( $\alpha = 0$ ), с увеличением значений  $\alpha$  (вправо на карте) эффект влияния зоопланктона на сообщество конкурентов увеличивается. Влияние параметра  $\alpha$  схоже с эффектом роста репродуктивного потенциала зоопланктона (рис. 4): при небольших  $\alpha$  и  $A$  с увеличением значений параметра  $B$  (рис. 5, а, б) реализуется каскад бифуркаций удвоения периода. Визуально карты динамических режимов относительно значений  $\alpha$  можно разделить на две части: до момента возникновения квазипериодических колебаний и после. В первой части карты изменение сообщества, несмотря на растущее потребление нетоксичного фитопланктона, определяется характером его динамики и сопровождается расширением области существования устойчивого равновесия (рис. 5, а, область 1) в совокупности с сужением областей притяжения периодических решений. Бифуркации удвоения периода пери-

одических решений происходят раньше. Во второй части карты при больших  $\alpha$  возникает бифуркация Неймарка – Сакера, и здесь динамика сообщества уже зависит от зоопланктона. Отметим, что здесь с увеличением скорости роста жертвы возможен переход от колебаний к стационарному состоянию, т. е. хищник оказывает стабилизирующее воздействие на динамику сообщества. Аналогичные изменения наблюдаются и в случае периодических колебаний: бифуркация удвоения периода происходит позже.

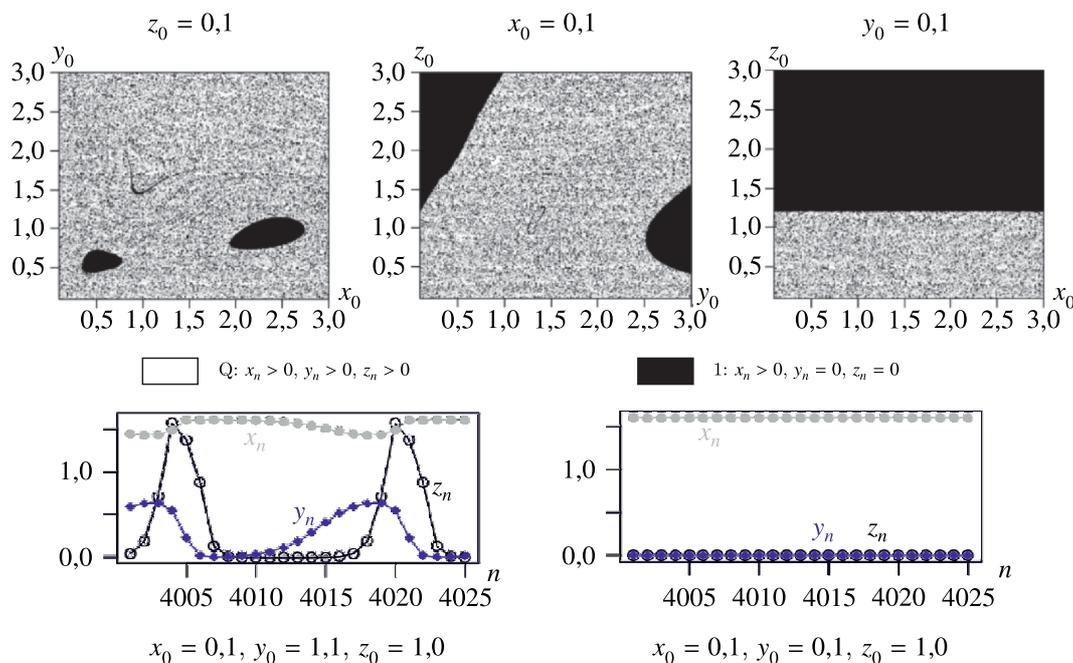


Рис. 6. Верх: бассейны притяжения динамических режимов модели (4). В черной области нарушается условие  $u < 1$ , что приводит к гибели зоопланктона ( $z$ ) и фитопланктона ( $y$ ) и стабильной динамике токсичного фитопланктона ( $x$ ); белым обозначена область существования полного сообщества с квазипериодической динамикой. Низ: примеры различной динамики. Зафиксированы параметры модели:  $B = 3, A = 5, w = 8,065, \rho = \varphi = 0,3, y^* = 0,5$

## Влияние начальных условий на динамику сообщества

Бассейны притяжения динамических режимов позволяют изучать структуру фазового пространства модели (4) в областях мультистабильности (рис. 6, 7). Пример бассейна притяжения из области бистабильности, когда вариация начального условия может привести не только к смене динамического режима, но и к деградации сообщества, приведен на рис. 6. Значения параметров были выбраны таким образом, чтобы точка располагалась на границе квазипериодической динамики и области перепотребления (карта на рис. 4, а). Отметим, что при таких значениях параметров фазовое пространство имеет сложноорганизованную структуру, поэтому тип достигаемого динамического режима значительно зависит от начальной или же текущей численности популяций в сообществе и малейшее изменение текущей численности одной из популяций может привести к деградации сообщества, сопровождающейся сменой динамического режима: переходом от квазипериодической динамики полного сообщества к стабилизации численности токсичного фитопланктона ( $x$ ) и вымиранию двух других популяций ( $y$  и  $z$ ). Обратим внимание, что такой сценарий возникает вследствие того, что нетривиальная неподвижная точка системы (4) становится «недостижимой», поскольку на некотором шаге итерирования возникают отрицательные

численности нетоксичного фитопланктона. По сути, в этой точке параметрического пространства сосуществуют устойчивое решение (10) и квазипериодические колебания, т. е. начальные условия определяют, какой из режимов окажется притягивающим.

На рис. 7 представлен бассейн притяжения из области мультистабильности; значения параметров выбраны в точке, принадлежащей «островку» квазипериодической динамики (карта на рис. 4, б). Здесь вариация начального условия, как правило, ведет к смене динамического режима в полном сообществе: двухсуточный цикл (синхронные колебания двух видов фитопланктона и асинхронные — зоопланктона) замещается квазипериодической динамикой зоопланктона и нетоксичного фитопланктона на фоне зашумленного 2-цикла токсичного фитопланктона. Однако возможна и деградация сообщества, которая происходит при больших значениях начальной численности зоопланктона.

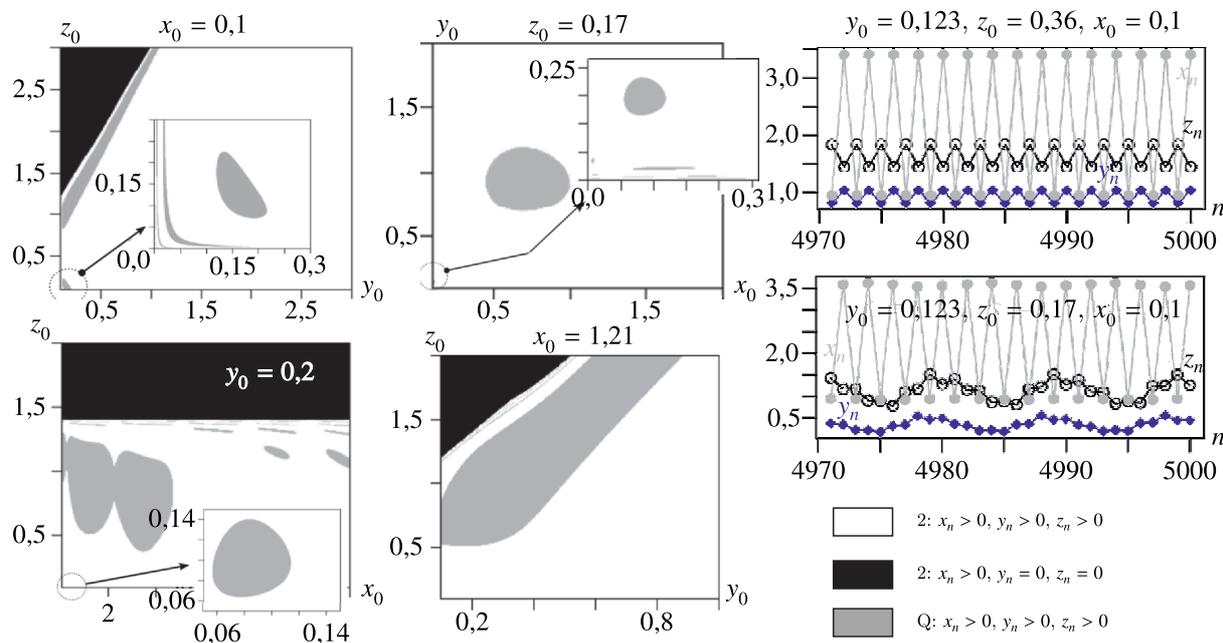


Рис. 7. Бассейны притяжения динамических режимов модели (4) в области мультистабильности. В черной области нарушается условие  $u < 1$ , что приводит к гибели зоопланктона ( $z$ ) и фитопланктона ( $y$ ) с установлением 2-цикла по  $x$ ; белым и серым цветом обозначены области существования полного сообщества с установлением 2-цикла или квазипериодической динамикой соответственно (приведены примеры различной динамики). Зафиксированы параметры модели и начальное условие:  $B = 7,168, A = 10, w = 8, \rho = \varphi = 0,3, y^* = 0,5, x_0 = 0,1$

### Сопоставление динамики модельного сообщества и динамики, наблюдаемой в экспериментах

Проанализируем кратко вопрос о том, насколько динамические режимы, возникающие в модели (4), соответствуют качественным свойствам экспериментальной динамики сообществ фито-, зоопланктона, описанным в литературе. Рассматривая отдельно циклы популяций хищника (зоопланктона) и его жертвы (нетоксичного зоопланктона), можно наблюдать динамику, характерную для модели «хищник–жертва» без учета эволюции, описанную в [Yoshida, Hairston, Ellner, 2004] для хемостатов с коловратками и генетически однородными водорослями: динамика хищника отстает от динамики жертвы примерно на четверть периода (рис. 4 и 5, квазипериодическая динамика на фрагментах слева). Кроме того, пример точного 4-цикла (рис. 4, фрагмент

справа) представляет собой противофазные колебания хищника и жертвы, поскольку пик численности хищника совпадает с минимумом численности его жертвы, при этом отставание динамики хищника от динамики жертвы равно одному такту времени, т. е. четверти цикла.

Динамика, возникающая при довольно высоком уровне потребления хищника, приведенная на рис. 5 (фрагмент справа), представляет собой длиннопериодические противофазные колебания хищника и жертвы, по описанию похожие на те, что возникают на фоне эволюции жертвы в хемостатах с множеством различных генотипов водоросли [Yoshida, Hairston, Ellner, 2004].

Учитывая, что фитопланктон неоднороден и представлен двумя видами (или генетически различными формами), на фрагментах с квазипериодической динамикой рис. 4 и 5 можно заметить, что колебания плотностей фитопланктона противофазные, т. е. в суммарной биомассе фитопланктона эти колебания могут компенсировать изменения плотности конкурентов и создавать видимость практически стационарного состояния (рис. 8), демонстрируя так называемые скрытые циклы (cryptic cycles), обнаруженные в экспериментах (см., например, [Yoshida et al., 2007]), когда плотность жертв остается практически постоянной, а плотность хищников колеблется. Стоит отметить, что при суммировании плотностей разных видов фитопланктона нужно делать обратный переход от относительных плотностей к абсолютным, и здесь на результирующую динамику в значительной степени может влиять количественное соотношение видов фитопланктона в сообществе (параметры  $a$ ,  $d$  и  $\omega$ ). Тем не менее приведенный пример наглядно демонстрирует возможный механизм возникновения скрытых циклов в сообществах с неоднородной жертвой, когда проявляется маскирующий эффект быстрой эволюции, скрывая трофическое взаимодействие видов.

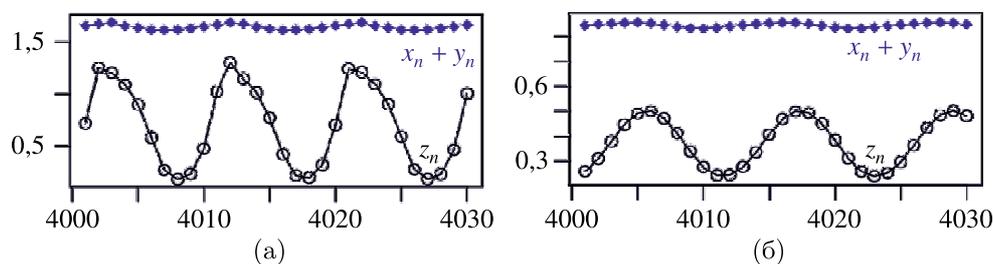


Рис. 8. Пример скрытых циклов в модели (4). Динамика представлена в абсолютных плотностях:  $x \rightarrow \frac{x}{a}$ ,  $y \rightarrow \frac{y}{d}$ ,  $z \rightarrow \frac{z}{\omega}$ . Параметры модели совпадают с фрагментами слева на рис. 4, а и рис. 5, б. Коэффициенты перехода:  $a = 1$ ,  $d = 4$ ,  $\omega = 1,25$  (а);  $a = 2$ ,  $d = 6$ ,  $\omega = 1$  (б)

## Заключение

Применение аппарата рекуррентных уравнений позволяет описывать эффекты запаздывания естественным образом, являясь альтернативой использованию уравнений с запаздыванием, а также кусочно-непрерывных функций в модификациях классической системы взаимодействия фито- и зоопланктона для моделирования цветения фитопланктона. На основе классической для этой области идеологии построения моделей в данной работе предложена дискретная во времени трехкомпонентная система сообщества «фитопланктон–зоопланктон». Рассматривается сообщество, включающее зоопланктон и два конкурирующих за ресурсы вида фитопланктона: токсичный и нетоксичный. Взаимодействие двух видов фитопланктона описывается рикеровской моделью конкуренции, позволяющей неявно учесть ограничение роста биомассы каждого из видов фитопланктона, обусловленное доступностью внешних ресурсов (минерального питания, кислорода, света и т. д.). Изъятие фитопланктона за счет питания зоопланктоном описывается

трофической функцией Холлинга II типа с учетом насыщения хищника, процессы роста и выживания зоопланктона также зависят от успешности питания; при этом процессы гибели зоопланктона в результате увеличения количества токсичных веществ, вызванного его высокой плотностью, включены в процессы самолимитирования. При моделировании учитывается способность фитопланктона защищаться от хищничества, поэтому зоопланктон (хищник) потребляет только нетоксичный вид фитопланктона (жертву), а токсичный фитопланктон лишь конкурирует за ресурсы с нетоксичным.

Проведенный анализ сценариев перехода от стационарной динамики к колебаниям численности сообщества показал, что потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующего сосуществованию двух видов фитопланктона и зоопланктона, может происходить через каскад бифуркаций удвоения периода, также возникает бифуркация Неймарка – Сакера, ведущая к возникновению квазипериодических колебаний. Отметим, что такое разнообразие сценариев оказалось возможным лишь в модели сообщества, тогда как в исходных уравнениях (Рикера), описывающих динамику каждого из видов, возможна лишь дестабилизация численности в результате бифуркации удвоения периода. Предложенная модель динамики сообщества «фитопланктон–зоопланктон» позволяет наблюдать возникновение длиннопериодических колебаний (рис. 4, 5), согласующихся с результатами натуральных экспериментов. При этом с влиянием зоопланктона можно связать расширение области стабильной динамики (рис 5, а, область 1) на фоне сужения областей циклов: бифуркации удвоения периода происходят раньше. Также наблюдается существенное сужение области хаотической динамики при высоких темпах воспроизводства нетоксичного фитопланктона (*B*) за счет его перепотребления зоопланктоном. Вариация внутрипопуляционных параметров фито- или зоопланктона может приводить к выраженным изменениям динамического режима в сообществе: резким переходам от регулярной к квазипериодической динамике и далее к точным циклам с небольшим периодом или даже стационарной динамике (обратная реализация каскада бифуркаций удвоения периода, рис. 4, 5).

Отметим, что квазипериодическая динамика может возникать при достаточно небольших скоростях роста фитопланктона, соответствующих стабильной или регулярной динамике сообщества. Смена динамического режима в этой области (переход от регулярной динамики к квазипериодической и наоборот) может происходить за счет вариации начальных условий или внешнего воздействия, изменяющего текущие численности видов и смещающего систему в бассейн притяжения другого динамического режима (рис. 7). При этом в областях мультистабильности возможна кардинальная смена как динамического режима, так и состава сообщества за счет изменения начальных условий (рис. 6). Деградация сообщества в большей части параметрического пространства происходит за счет перепотребления жертвы хищником, в таком случае выживает только токсичный вид фитопланктона, и режим его динамики может кардинально меняться, поскольку определяется значениями только его собственных внутрипопуляционных параметров и более не испытывает на себе воздействие конкурентов. Однако нужно понимать, что гибель части сообщества нельзя рассматривать как окончательное состояние. Через некоторое время за счет вновь принесенных течением или зоопланктоном клеток фитопланктона популяция может восстановиться, аналогичное верно и для зоопланктона, который может появиться из соседних ареалов.

Предложенная в данной работе трехкомпонентная модель динамики сообщества с дискретным временем, являясь достаточно простой, позволяет получить адекватную динамику взаимодействующих видов. В ней возникают динамические режимы, отражающие основные свойства экспериментальной динамики: можно наблюдать динамику, характерную для планктонного сообщества, без учета эволюции — с отставанием динамики хищника от динамики жертвы примерно на четверть периода (примеры на рис. 4). Рассмотрение генетической неоднородности фитопланктона, даже в случае выделения всего двух генетически различных форм: токсичного

и нетоксичного, позволяет наблюдать в модели как длиннопериодические противофазные циклы хищника и жертвы (рис. 5, справа), так и скрытые циклы (cryptic cycles), при которых плотность жертв остается практически постоянной, а плотность хищников колеблется (рис. 8), демонстрируя влияние быстрой эволюции, маскирующей трофическое взаимодействие видов.

## Список литературы (References)

- Абакумов А. И., Израильский Ю. Г.* Модели распределения фитопланктона по хлорофиллу в разных условиях среды обитания. Оценка биопродуктивности водной экосистемы // Компьютерные исследования и моделирование. — 2021. — Т. 13, № 6. — С. 1177–1190. — DOI: 10.20537/2076-7633-2021-13-6-1177-1190
- Abakumov A. I., Izrailytsky Y. G.* Modeli raspredeleniya fitoplanktona po hlorofillu v raznykh usloviyakh sredy obitaniya. Ocenka bioproduktivnosti vodnoy ekosistemy [Models of phytoplankton distribution by chlorophyll under different environmental conditions. Assessment of the bioproductivity of the aquatic ecosystem] // Computer Research and Modeling. — 2021. — Vol. 13, No. 6. — P. 1177–1190 (in Russian).
- Абакумов А. И., Пак С. Я., Морозов М. А., Тыныбеков А. К.* Модельная оценка биомассы фитопланктона оз. Иссык-Куль по данным дистанционного зондирования // Биология внутренних вод. — 2019. — Т. 4. — С. 90–97. — DOI: 10.1134/S0320965219060020
- Abakumov A. I., Pak S. Ya., Morozov M. A., Tyntybekov A. K.* Model'naya ocenka biomassy fitoplanktona oz. Issyk-Kul' po dannym distantsionnogo zondirovaniya [Model estimation of phytoplankton biomass in Lake Baikal Issyk-Kul according to remote sensing data] // Biologiya vnutrennih vod. — 2019. — Vol. 4. — P. 90–97 (in Russian).
- Бердников С. В., Селютин В. В., Сурков Ф. А., Тютюнов Ю. В.* Моделирование морских экосистем: опыт, современные подходы, направления развития (обзор). Часть 2. Модели популяций и трофодинамики // Морской гидрофизический журнал. — 2022. — Т. 38, № 2. — С. 196–217. — DOI: 10.22449/0233-7584-2022-2-196-217
- Berdnikov S. V., Selyutin V. V., Surkov F. A., Tyutyunov Yu. V.* Modeling of Marine Ecosystems: Experience, Modern Approaches, Directions of Development (Review). Part 2. Population and Trophodynamic Models // Physical Oceanography. — 2022. — Vol. 29, Issue 2. — P. 182–203. — DOI: 10.22449/1573-160X-2022-2-182-203 (Original Russian paper: *Berdnikov S. V., Selyutin V. V., Surkov F. A., Tyutyunov Yu. V.* Modelirovanie morskikh ekosistem: opyt, sovremennye podhody, napravleniya razvitiya (obzor). Chast' 2. Modeli populyatsii i trofodinamiki // Morskoy gidrofizicheskij zhurnal. — 2022. — Vol. 29, No. 2. — P. 196–217.)
- Гиляров А. М.* Популяционная экология: учебное пособие. — М.: Изд-во МГУ, 1990.
- Gilyarov A. M.* Populyacionnaya ekologiya: uchebnoe posobie [Population ecology: Textbook]. — Moscow: Izd-vo MGU, 1990 (in Russian).
- Гиричева Е. Е.* Влияние трофических отношений в сообществе планктона на его пространственно-временную динамику // Математическая биология и биоинформатика. — 2019. — Т. 14, № 2. — С. 393–405. — DOI: 10.17537/2019.14.393
- Giricheva E. E.* Vliyanie troficheskikh otnoshenij v soobshchestve planktona na ego prostranstvenno-vremennuyu dinamiku [The influence of trophic relations in the plankton community on its spatio-temporal dynamics] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2019. — Vol. 14, No. 2. — P. 393–405 (in Russian).
- Громова Н. П.* Равновесные и колебательные предельные режимы в моделях двух конкурирующих популяций с дискретным временем // Математические исследования в популяционной экологии. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. — С. 107–116.
- Gromova N. P.* Ravnovesnye i kolebatel'nye predel'nye rezhimy v modelyakh dvuh konkuriruyushchih populyatsiy s diskretnym vremenem [Equilibrium and Oscillatory Limiting Regimes in Models of Two Competing Populations with Discrete Time] // Matematicheskie issledovaniya v populyacionnoy ekologii [Mathematical research in population ecology]. — 1988. — P. 107–116 (in Russian).
- Иващенко И. К., Игумнова Е. М., Лазарчук И. П., Тимченко И. Е.* Согласование пространственных распределений параметров экосистемы с данными дистанционного зондирования морской поверхности // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. — 2010. — Т. 23. — С. 61–69.
- Ivashchenko I. K., Igumnova E. M., Lazarchuk I. P., Timchenko I. E.* Soglasovanie prostranstvennykh raspredelenij parametrov ekosistemy s dannymi distantsionnogo zondirovaniya morskoy poverhnosti [Coordination of spatial distributions of ecosystem parameters with sea surface remote sensing data] // Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoj i shel'fovoj zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa. — 2010. — Vol. 23. — P. 61–69 (in Russian).
- Картушинский А. В.* Численное моделирование эффектов гидрофизического воздействия на распределение фитопланктона // Математическая биология и биоинформатика. — 2012. — Т. 7, № 1. — С. 112–124. — DOI: 10.17537/2012.7.112

- Kartushinskij A. V.* Chislennoe modelirovanie effektiv gidrofizicheskogo vozdejstviya na raspredelenie fitoplanktona [Numerical modeling of the effects of hydrophysical impact on the distribution of phytoplankton] // *Mathematical Biology and Bioinformatics*. — 2012. — Vol. 7, No. 1. — P. 112–124 (in Russian).
- Левич А. П., Максимов В. Н., Булгаков Н. Г.* Теоретическая и экспериментальная экология планктонных водорослей. Управление структурой и функциями сообществ // *Управление структурой и функциями сообществ*. — М.: Изд-во НИЛ, 1997.
- Levich A. P., Maksimov V. N., Bulgakov N. G.* Teoreticheskaya i eksperimental'naya ekologiya planktonnyh vodoroslej. Upravlenie struktur i funkciyami soobshchestv [Theoretical and experimental ecology of planktonic algae. Managing the structure and functions of communities] // *Upravlenie struktur i funkciyami soobshchestv* [Managing the structure and functions of communities]. — Moscow: NIL, 1997 (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 cveteniya planktona [Discrete-Time Model of Seasonal Plankton Bloom] // *Mathematical Biology and Bioinformatics*. — 2020. — Vol. 15, No. 2. — P. 235–250 (in Russian).
- Неверова Г. П., Жданова О. Л., Колбина Е. А., Абакумов А. И.* Планктонное сообщество: влияние зоопланктона на динамику фитопланктона // *Компьютерные исследования и моделирование*. — 2019. — Т. 11, № 4. — С. 751–768. — DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-4-751-768
- Neverova G. P., Zhdanova O. L., Kolbina E. A., Abakumov A. I.* Planktonnoe soobshchestvo: vliyanie zooplanktona na dinamiku fitoplanktona [Plankton community: influence of zooplankton on phytoplankton dynamics] // *Computer Research and Modeling*. — 2019. — Vol. 11, No. 4. — P. 751–768 (in Russian).
- Пак С. Я., Абакумов А. И., Морозов М. А.* Модельное исследование состояния фитопланктона по данным дистанционного зондирования западнокамчатского шельфа // *Биология моря*. — 2021. — Т. 47, № 2. — С. 130–137. — DOI: 10.31857/S013434752102008X
- Pak S. Ya., Abakumov A. I., Morozov M. A.* A model-based study of phytoplankton condition using remote sensing data for the Western Kamchatka shelf // *Russian Journal of Marine Biology*. — 2021. — Vol. 47, No. 2. — P. 143–149. (Original Russian paper: *Pak S. Ya., Abakumov A. I., Morozov M. A.* Model'noe issledovanie sostoyaniya fitoplanktona po dannym distantsionnogo zondirovaniya zapadnokamchatskogo shel'fa // *Biologiya morya*. — 2021. — Vol. 47, No. 2. — P. 130–137.)
- Русаков А. В., Бобырев А. Е., Бурменский В. А., Криксунов Е. А., Нуриева Н. И., Медвинский А. Б.* Математическая модель озерного сообщества с учетом целочисленности размера популяции: хаотические и долгопериодные колебания // *Компьютерные исследования и моделирование*. — 2016. — Т. 8, № 2. — С. 229–239.
- Rusakov A. V., Bobyrev A. E., Burmensky V. A., Kriksunov E. A., Nurieva N. I., Medvinsky A. B.* Matematicheskaya model' ozernogo soobshchestva s ucheto celochislennosti razmera populyacii: haoticheskie i dolgoperiodnye kolebaniya [An integer-valued mathematical model of lake communities: Chaotic and long-period oscillations in the fish population size] // *Computer Research and Modeling*. — 2016. — Vol. 8, No. 2. — P. 229–239 (in Russian).
- Скалецкая Е. И., Фрисман Е. Я., Шапиро А. П.* Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла. — М.: Наука, 1979. — С. 165.
- Skaletskaya E. I., Frisman E. Ya., Shapiro A. P.* Diskretnyye modeli dinamiki chislennosti i optimizatsiya promysla [Discrete models of population dynamics and harvest optimization]. — Moscow: Nauka, 1979 (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. — DOI: 10.31857/S000233292103005X
- 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 // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* — 2021. — Vol. 48. — P. 239–250. — DOI: 10.1134/S1062359021030055 (Original Russian paper: *Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Revutskaya O. L.* Matematicheskoe modelirovanie populyacionnoj dinamiki na osnove rekurrentnyh uravnenij: rezul'taty i perspektivy. Chast' II // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* — 2021. — Vol. 48. — P. 227–240.)
- 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.
- Frisman E. Ya., Kulakov M. P., Revutskaya O. L., Zhdanova O. L., Neverova G. P.* Osnovnye napravleniya i obzor sovremennogo sostoyaniya issledovaniy dinamiki strukturirovannyh i vzaimodejstvuyushchih populyacij [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).

- Шамбарова Ю. В., Стёпочкин И. Е., Захарков С. П.* Верификация VGPM и K&I моделей первичной продукции в северо-западной части Японского моря по судовым и спутниковым данным // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. — 2019. — Т. 16, № 2. — С. 186–195.
- Shambarova Yu. V., Styopochkin I. E., Zaharkov S. P.* Verifikaciya VGPM i K&I modelej pervichnoj produkcii v severo-zapadnoj chasti Yaponskogo morya po sudovym i sputnikovym dannym [Verification of VGPM and K&I models of primary production in the northwestern part of the Japan Sea using shipboard and satellite data] // Current problems in remote sensing of the Earth from space. — 2019. — Vol. 16, No. 2. — P. 186–195 (in Russian).
- Шапиро А. П.* Дискретная модель конкуренции двух популяций // ДАН СССР. — 1974. — Т. 218, № 3. — С. 699–701.
- Shapiro A. P.* Diskretnaya model' konkurencii dvuh populyacij [Discrete model of competition between two populations] // DAN USSR. — 1974. — Vol. 218, No. 3. — P. 699–701 (in Russian).
- Шапиро А. П., Луппов С. П.* Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. — М.: Наука, 1983.
- Shapiro A. P., Luppov S. P.* Rekurrentnye uravneniya v teorii populyacionnoj biologii [Recurrent equations in the theory of population biology]. — Moscow: Nauka, 1983 (in Russian).
- Anderson D. M., Kaoru Y., White A. W.* Estimated annual economic impacts form harmful algal blooms (HABs) in the United States. — MA: Sea Grant Woods Hole, 2000.
- Becks L., Ellner S. P., Jones L. E., Hairston N. G. Jr.* Reduction of adaptive genetic diversity radically alters eco-evolutionary community dynamics // Ecol. Lett. — 2010. — Vol. 13. — P. 989–997.
- Becks L., Ellner S. P., Jones L. E., Hairston N. G. Jr.* The functional genomics of an eco-evolutionary feedback loop: linking gene expression, trait evolution, and community dynamics // Ecol. Lett. — 2012. — Vol. 15. — P. 492–501.
- Bohannan B. J. M., Lenski R. E.* Effect of prey heterogeneity on the response of a model food chain to resource enrichment // Am. Nat. — 1999. — Vol. 153. — P. 73–82.
- Chakraborty S., Feudel U.* Harmful algal blooms: Combining excitability and competition // Theor. Ecol. — 2014. — Vol. 7. — P. 221–237. — DOI: 10.1007/s12080-014-0212-1
- Chatterjee S., Venturino E., Chakraborty S., Chattopadhyay J.* A simple mathematical model for seasonal planktonic blooms // Math. Methods Appl. Sci. — 2009. — Vol. 32, No. 13. — P. 1738–1750. — DOI: 10.1002/mma.1109
- Chattopadhyay J., Sarkar R. R., Mandal S.* Toxin-producing plankton may act as a biological control for planktonic blooms — field study and mathematical modelling // Journal of Theoretical Biology. — 2002. — Vol. 215, No. 3. — P. 333–344.
- DeMott W. R., Moxter F.* Foraging on cyanobacteria by copepods: responses to chemical defenses and resource abundance // Ecology. — 1991. — Vol. 72. — P. 1820–1834.
- Edwards C. A., Batchelder H. P., Powell T. M.* Modeling microzooplankton and macrozooplankton dynamics within a coastal upwelling system // Journal of Plankton Research. — 2000. — Vol. 22, No. 9. — P. 1619–1648. — DOI: 10.1093/plankt/22.9.1619
- Flynn K. J.* Castles built on sand: dysfunctionality in plankton models and the inadequacy of dialogue between biologists and modellers // J. Plankton Res. — 2005. — Vol. 27. — P. 1205–1210. — DOI: 10.1093/plankt/fbi099
- Franks P. J. S.* NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics, and application // Journal of Oceanography. — 2002. — Vol. 58. — P. 379–387.
- Fussmann G. F., Ellner S. P., Hairston N. G. Jr., Jones L. E., Shertzer K. W., Yoshida T.* Ecological and evolutionary dynamics of experimental plankton communities // Advances in ecological research. — 2005. — Vol. 37. — P. 221–243.
- Gakkhar S., Singa A.* Effects of the delay and seasonality on toxin producing phytoplankton-zooplankton system // International Journal of Biomathematics. — 2012. — Vol. 5, Article No. 1250047. — DOI: 10.1142/S1793524511001891
- Hutchinson G. E.* The paradox of the plankton // American Naturalist. — 1961. — Vol. 95, No. 882. — P. 137–145.

- Kulakov M., Neverova G., Frisman E.* The Ricker competition model of two species: dynamic modes and phase multistability // *Mathematics*. — 2022. — Vol. 10, No. 7. — P. 1076. — <https://doi.org/10.3390/math10071076>
- Luis R., Elaydi S., Oliveira H.* Stability of a Ricker-type competition model and the competitive exclusion principle // *Journal of Biological Dynamics*. — 2011. — Vol. 5, No. 6. — P. 636–660.
- May R.M.* Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos // *Science*. — 1974. — Vol. 186, No. 4164. — P. 645–647.
- Medvinsky A.B., Nurieva N.I., Rusakov A.V., Bobyrev A.E., Burmensky V.A., Kriksunov E.A.* Modelling aquatic communities: Trophic interactions and the body mass-and-age structure of fish populations give rise to long-period variations in fish population size // *Rus. J. Num. Anal. Math. Model.* — 2015. — Vol. 30, No. 1. — P. 55–70.
- Montagnes D.J.S., Fenton A.* Prey-abundance affects zooplankton assimilation efficiency and the outcome of biogeochemical models // *Ecological Modelling*. — 2012. — Vol. 243. — P. 1–7. — DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2012.05.006
- Paerl H.W., Huisman J.* Climate — blooms like it hot // *Science*. — 2008. — Vol. 320. — P. 57–58. — DOI: 10.1126/science.1155398
- Pak S.Ya., Abakumov A.I.* Phytoplankton in the Sea of Okhotsk along Western Kamchatka: warm vs cold years // *Ecological Modelling*. — 2020. — Vol. 433. — P. 109244. — DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2020.109244
- Pohnert G.* Diatom/Copepod interactions in plankton: the indirect chemical defense of unicellular algae // *Chembiochem*. — 2005. — Vol. 6. — P. 946–959.
- Rehim M., Wu W., Muhammadhaji A.* On the dynamical behavior of toxic-phytoplankton-zooplankton model with delay // *Discrete Dynamics in Nature and Society*. — 2015. — P. 756315. — DOI: 10.1155/2015/756315
- Rehim M., Zhang Z., Muhammadhaji A.* Mathematical analysis of a nutrient–plankton system with delay // *Springer Plus*. — 2016. — Vol. 5, No. 1. — P. 1–22.
- Saha T., Bandyopadhyay M.* Dynamical analysis of toxin producing phytoplankton-zooplankton interactions // *Nonlinear Analysis. Real World Applications*. — 2009. — Vol. 10. — P. 314–332.
- Shertzer K.W., Ellner S.P., Fussmann G.F., Hairston N.G. Jr.* Predator-prey cycles in an aquatic microcosm: Testing hypotheses of mechanism // *J. Anim. Ecol.* — 2002. — Vol. 71. — P. 802–815.
- Simo R.* Production of atmospheric sulfur by oceanic plankton: biogeochemical, ecological and evolutionary links // *Trends in Ecology and Evolution*. — 2001. — Vol. 16. — P. 287–294.
- Walsh J.J., Penta B., Dieterle D.A., Bissett W.P.* Predictive ecological modeling of harmful algal blooms // *Hum. Ecol. Risk Assess. Int. J.* — 2001. — Vol. 7. — P. 1369–1383.
- Yamamichi M.* Effects of rapid evolution on population cycles and extinction in predator–prey systems // *Diversity of functional traits and interactions*. — Singapore: Springer, 2020. — P. 19–49.
- Yoshida T., Ellner S.P., Jones L.E., Bohannan B.J.M., Lenski R.E., Hairston N.G. Jr.* Cryptic population dynamics: rapid evolution masks trophic interactions // *PLoS. Biol.* — 2007. — Vol. 5. — P. 1868–1879.
- Yoshida T., Hairston N.G. Jr., Ellner S.P.* Evolutionary trade-off between defence against grazing and competitive ability in a simple unicellular alga, *Chlorella vulgaris* // *Proc. R. Soc. Lond. B.* — 2004. — Vol. 271. — P. 1947–1953.