

## Дискретная модель сезонного цветения планктона

Неверова Г.П.\* , Жданова О.Л.\*\* , Абакумов А.И.\*\*\*

*Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*

**Аннотация.** Наиболее убедительные результаты при моделировании цветения фитопланктона были получены на основе модификации классической системы взаимодействия фито и зоопланктона. Модификации с использованием уравнений с запаздыванием, а также кусочно-непрерывных функций, описывающих ответную реакцию с запаздыванием на процессы интоксикации, позволили получить адекватную динамику характерную для фитопланктона в природе.

В данной работе на основе аппарата рекуррентных уравнений, который позволяет описывать эффекты запаздывания естественным образом, разработана модель динамики сообщества «фитопланктон – зоопланктон», состоящая из двух уравнений с дискретным временем. При моделировании учитывается токсичность фитопланктона и связанная с ней ответная реакция зоопланктона. Для описания динамики каждого из видов, составляющих сообщество, используется дискретный аналог уравнения Ферхюльста, что позволяет учесть процессы авторегуляции. Снижение плотности фитопланктона в связи с его потреблением зоопланктоном описывается трофической функцией Холлинга II-типа с учетом насыщения хищника. Процессы роста и выживания зоопланктона также зависят от успешности его питания; при этом гибель зоопланктона, вызванная увеличением концентрации токсичных веществ, в связи с высокой плотностью зоопланктона, включена в процессы лимитирования.

Проведено аналитическое и численное исследование предложенной модели. Результаты анализа сценариев перехода от стационарной динамики к колебаниям численности сообщества показывают, что потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующая сосуществованию фито- и зоопланктона, может происходить через каскад бифуркаций удвоения периода и по сценарию Неймарка – Сакера, ведущему к возникновению квазипериодических колебаний. Разработанная модель динамики сообщества фито и зоопланктона позволяет наблюдать возникновение длиннопериодических колебаний, согласующихся с результатами натуральных экспериментов. При этом в областях мультистабильности возможна кардинальная смена динамического режима за счет изменения начальных условий.

**Ключевые слова:** математическая модель с дискретным временем, сообщество, токсичный фитопланктон, зоопланктон, трофическая функция, авторегуляция, устойчивость, динамические режимы.

### ВВЕДЕНИЕ

Планктон состоит из множества видов, обитающих в толще воды, и разделяется на две большие группы: фитопланктон и зоопланктон. Фитопланктон – это одноклеточные и микроскопические организмы, которые потребляет зоопланктон. Помимо того, что

\*galina.nev@gmail.com

\*\*axanka@iacp.dvo.ru

\*\*\*abakumov@iacp.dvo.ru

планктон составляет базу морской пищевой цепи, поддерживая широкий спектр морской и сухопутной жизни от беспозвоночных и ракообразных до рыбы и крупных морских млекопитающих, фитопланктон также производит 50–80 % потребностей мира в кислороде и поглощает половину углекислого газа, потенциально сглаживая одну из причин глобального потепления [1]. Поэтому понимание динамики планктонных популяций крайне важно для прогноза будущего рыбного промысла [2, 3], а также предсказания последствий глобального потепления [4–6]. Прямые оценки биомассы планктона, состоящего из растениевидных и фотосинтезирующих фитопланктонов, а также десятков тысяч видов травоядных зоопланктонов, крайне сложны и дороги [7]. Традиционно данные появлялись из анализа образцов, взятых с борта судов, находящихся в море, что позволяло получить лишь нерегулярные и существенно неоднородные оценки его обилия. В последнее время появилась возможность использовать спутниковые наблюдения, при этом идентификация и интерпретация той части спектра излучения, которая связана с планктоном, остается чрезвычайно сложной задачей [напр., 8–14]. Поэтому теоретическое моделирование динамики обилия планктона необходимо для понимания физических процессов, влияющих на его динамику и последствия ее изменения для океанов и атмосферы.

Неудивительно, что огромное количество работ посвящено математическому моделированию планктонного сообщества. Простые модели, как правило, имеют в своей основе классические уравнения Лотки – Вольтерры [15], описывающие динамику системы «хищник – жертва», при этом количество модельных компонент экосистемы варьирует [напр., 16–17]. Наиболее популярны в моделировании планктонной экосистемы трехкомпонентные модели (т.н. *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 [напр. обзор, 18]. Не менее популярны модели динамики фито- и зоопланктона без явного рассмотрения питательного вещества (т.н. модели Розенцвейга – Макартура) [19]. Зоопланктон, в свою очередь, представлен как травоядными, так и хищными видами, что учитывается иногда явно при моделировании [20–22].

В последнее время все большее внимание исследователей привлекает «цветение» фитопланктона, выражающееся в резком увеличении его плотности, при этом токсичное цветение негативно влияет на аквакультуру, прибрежный туризм и здоровье человека [23, 24]. Наблюдения показывают рост токсичного цветения водорослей во всем мире [25, 26]. Для описания этого явления, используют различные модификации системы двух дифференциальных уравнений, описывающих взаимодействие фито и зоопланктона, предложенной в работе [27]. Некоторые работы рассматривают эффект цветения фитопланктона в зависимости от динамики питательных веществ [16, 28, 29], а также используют три уравнения для изучения динамики планктонного сообщества с учетом минерального питания [30]. Часто для описания эффекта цветения применяются уравнения с запаздыванием [например, 31–33], где фитопланктон описывают одним или двумя уравнениями. При этом аппарат рекуррентных уравнений, широко используемый при моделировании популяций и сообществ [напр., обзор 34] и позволяющий описывать эффекты запаздывания естественным образом, в данной предметной области практически не применяют. Отдельные попытки учесть дискретность в процессах интоксикации предприняты в работах [17; 35]. В первой [17] предлагается модификация системы двух дифференциальных уравнений, описывающих динамику сообщества «фитопланктон – зоопланктон» [27] с использованием кусочно-постоянных аргументов. В ходе исследования авторам удалось показать, что природа цветения может быть

описана колебаниями, возникающими в модели планктона в результате бифуркации Неймарка – Сакера, и тем самым продемонстрировать периодичность цветения. Оказалось, что цветение зависит от скорости образования токсинов фитопланктоном, скорости роста зоопланктона и емкости экологической ниши; результаты моделирования позволили расширить представления о природе этого явления, сформированные ранее. В работе [35] для описания цветения, вызванного токсичностью фитопланктона, используются кусочно-непрерывные функции отклика, что в некоторой степени позволяет учесть дискретность. Применение такого подхода позволило получить динамическое поведение, подобное тому, которое наблюдается в реальных экосистемах, и было недоступно в исходных моделях [27]. По сути, использование кусочно-непрерывных функций позволяет описывать эффекты запаздывания. На наш взгляд, в этом случае более удобно использовать аппарат дискретных уравнений.

В рамках настоящей работы, используя классическую для данной области идеологию построения модели [35], мы разработаем дискретную во времени модель сообщества фито-зоо-планктона. Таким образом, целью данной работы является разработка и исследование простейшего варианта модели динамики планктонного сообщества на основе уравнений с дискретным временем, которая учитывает эффект токсичности фитопланктона и ответной реакции зоопланктона, а также сопоставление результатов предложенной модели с полученными ранее [35].

### УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ

Особенности взаимодействия в планктонном сообществе, рассматриваемые в данной работе, заключаются в том, что уровень концентрации токсичных веществ, выделяемых фитопланктоном, зависит от множества факторов и не всегда связан с плотностью клеток водорослей [36, 37], и в ряде случаев является реакцией на физиологический стресс [38–44]. Так некоторые виды фитопланктона, в том числе диатомовые водоросли, не выделяют токсины, если они не повреждены [45]. Наиболее изученными примерами являются *T. Rotula* и *Coccolithophore Emiliana huxleyi*: особи этих видов выделяют токсичные химические вещества в течение нескольких секунд, если они ранены [45]. В настоящее время показано, что давление зоопланктона на фитопланктон снижается в присутствии токсичных веществ [46]. В свою очередь показано, что изменение токсичности зависит от взаимодействия между фитопланктоном и поедающим его зоопланктоном [47].

Фитопланктон выпускает токсичные химические вещества, когда ощущает присутствие популяции зоопланктона вокруг себя [48, 49]. В ответ на эти химические вещества зоопланктон снижает уровень хищничества, что может быть связано с неблагоприятным воздействием химических веществ на популяцию зоопланктона. Такое воздействие ведет к уменьшению потребления фитопланктона, снижению яйценоскости и выживаемости зоопланктона [50]. Снижение уровня хищничества также может быть связано с защитным механизмом популяции зоопланктона, который включает в себя отбор или отказ от пищи [49]. Например, *Copepods* проявляют избирательность при выборе пищи и избегают употреблять фитопланктон, продуцирующий токсины [51].

Таким образом, выпуск токсичных химических веществ фитопланктоном, можно рассматривать как стратегию защиты популяции фитопланктона от зоопланктона [48, 49]. Как результат, популяция зоопланктона снижает уровень потребления, чтобы защитить себя от токсичных химических веществ. Таким образом, когда уровень токсичности является высоким, уровень потребления фитопланктона зоопланктоном снижается, а при снижении уровня токсичности – восстанавливается. Именно эти особенности взаимодействия в сообществе фитопланктон – зоопланктон были рассмотрены в работе [35], в которой предложена математическая модель с учетом того, что скорость выделения токсина и скорость хищничества изменяется в зависимости от

численности зоопланктона. Уравнения динамики, предложенные в работе [35] имеют вид:

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= RP \left( 1 - \frac{P}{K} \right) - \alpha(t) f(P) Z, \\ \frac{dZ}{dt} &= \beta(t) f(P) Z - \mu Z - \Theta(t) g(P) Z \end{aligned} \quad (1)$$

$$\text{где } \Theta(t) = \begin{cases} 0, & z \leq z_c \\ c, & z > z_c \end{cases}, \quad \alpha(t) = \begin{cases} \alpha_h, & z \leq z_c \\ \alpha_l, & z > z_c \end{cases}, \quad \beta(t) = \begin{cases} \beta_h, & z \leq z_c \\ \beta_l, & z > z_c \end{cases}.$$

Смысл переменных и параметров модели (1) следующий:  $P$  – плотность токсичного фитопланктона,  $Z$  – плотность зоопланктона, потребляющего фитопланктон. Популяция фитопланктона развивается в соответствии с логистическим законом со скоростью роста  $R$  и емкостью экологической ниши  $K$ ;  $f(P)$  – трофическая функция,  $g(P)$  описывает концентрацию токсичных веществ;  $\alpha$  – скорость потребления фитопланктона зоопланктоном;  $\beta$  характеризует влияние потребления фитопланктона зоопланктоном на скорость его роста;  $\mu$  – коэффициент смертности зоопланктона как в результате естественных причин, так и в случае высокого уровня хищничества;  $\theta$  описывает скорость высвобождения токсина в популяции фитопланктона. Система (1) является модификацией модели [27], в которой параметры  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\theta$  являются кусочно-непрерывными и  $z_c$  представляет собой критическое значение биомассы зоопланктона, ниже которого популяция фитопланктона не выделяет токсичные химические вещества и выше которого она выделяет токсичные химические вещества. Другими словами,  $z_c$  является значением биомассы популяции зоопланктона в равновесии при  $\Theta = 0$ .

На наш взгляд, чтобы описать такие эффекты, более удобно использовать аппарат дискретных уравнений. В этом случае, используя идеологию модели (1), а также «включив» процессы гибели зоопланктона в результате увеличения количества токсичных веществ, вызванного его высокой плотностью, в процессы самолимитирования, приходим к следующей дискретной во времени модели, учитывающей насыщение и процессы интоксикации:

$$\begin{aligned} P_{n+1} &= rP_n \left( 1 - \frac{P_n}{K} \right) - \alpha' f(P_n) Z_n, \\ Z_{n+1} &= \beta f(P_n) Z_n + v f(P_n) Z_n \left( 1 - \frac{Z_n}{M} \right), \end{aligned} \quad (2)$$

где  $n$  соответствует номеру суток. Отметим, также, что большинство натуральных наблюдений и замеров, собираемых в ходе изучения планктонных сообществ, имеют суточный шаг.  $P$  – плотность токсичного фитопланктона,  $Z$  – плотность зоопланктона;  $v$  – коэффициент выживаемости зоопланктона в отсутствие выброса токсичных веществ;  $\alpha'$  – средняя плотность биомассы фитопланктона, потребляемая единицей плотности зоопланктона,  $r$  и  $\beta$  – скорости роста популяций зоопланктона и фитопланктона в отсутствие экологического лимитирования, соответственно,  $K$  и  $M$  – емкость экологической ниши фито- и зоопланктона, соответственно. Процессы размножения и выживаемости зоопланктона зависят от объема и наличия пищевых ресурсов, т. е. плотности фитопланктона, что в модели учитывается при помощи трофической функции (функции отклика).

Отметим, что при моделировании взаимодействия типа «хищник – жертва» в качестве функции отклика весьма часто используют функции Холлинга, а также другие виды зависимостей [33, 52]. В частности, в работе [35]  $f(P) = P$ . При этом споры и обсуждения относительно вида функции отклика, описывающей процессы в сообществе фитопланктон-зоопланктон, продолжают. Так в работе [53] проводится

идентификация трех моделей трофической функции, учитывающих эффект плотностной зависимости рациона (интерференции хищников) на базе экспериментальных оценок индивидуального рациона двух видов коловраток-фитофагов (*Brachionus calyciflorus* и *Philodina acuticornis*) в лабораторных монокультурах микроводорослей (*Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus quadricauda* и *Synechocystis sp.*). Наилучшие результаты получены для зависимости, которая обобщает трофическую функцию Ардити – Гинзбурга, и при низких популяционных плотностях приближается к классической модели Холлинга типа II [53]. Вместе с тем, в этой же работе показано, что при описании трофических взаимодействий в системе коловратки – микроводоросли может быть эффективно использована оригинальная (ratio-dependent) функция Ардити – Гинзбурга, поскольку индивидуальный рацион коловраток определяется их пищевой обеспеченностью – количеством корма, приходящимся на одного потребителя. В рамках данной работы мы остановимся на случае, когда функция отклика является функцией Холлинга второго типа. Как результат, модель (2) принимает вид:

$$\begin{aligned} P_{n+1} &= rP_n \left(1 - \frac{P_n}{K}\right) - \frac{\alpha' P_n Z_n}{P^* + P_n} \\ Z_{n+1} &= \frac{\beta P_n Z_n}{P^* + P_n} + \nu \frac{P_n Z_n}{P^* + P_n} \left(1 - \frac{Z_n}{M}\right), \end{aligned} \quad (3)$$

где смысл переменных и параметров следует из модели (2).  $P^*$  - константа полунасыщения зоопланктона. Таким образом, в предложенной модели потребление и переработка биомассы у зоопланктона, а также процессы выживаемости зоопланктона моделируются с учетом насыщения хищника. Дополнительно для описания выживаемости зоопланктона учитываются процессы саморегуляции, когда гибель зоопланктона в условиях переуплотнения происходит не только в процессе внутривидовой конкуренции за ресурсы, но и за счет эффекта интоксикации. Как результат, уменьшение потребления фитопланктона зоопланктоном происходит автоматически в связи с падением плотности зоопланктона из-за его гибели от интоксикации. Отметим, что в работе [35] были рассмотрены разные варианты функции  $g(P)$ , в частности, функции Холлинга II, III и IV типа.

Несложная замена переменных  $P/K \rightarrow p$ ,  $Z/M \rightarrow z$  и параметров  $\alpha' M/K \rightarrow \alpha$ ,  $P^*/K \rightarrow p^*$ , позволяет свести модель (3) к системе с 5 параметрами:

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= rp_n (1 - p_n) - \frac{\alpha p_n z_n}{p^* + p_n} \\ z_{n+1} &= \frac{\beta p_n z_n}{p^* + p_n} + \frac{\nu p_n z_n}{p^* + p_n} (1 - z_n) \end{aligned} \quad (4)$$

Прежде чем приступить к исследованию модели (4), обсудим допустимые интервалы значений ее параметров на основе их биологического смысла.

1) Константа полунасыщения зоопланктона  $p^*$  должна быть значительно меньше максимально возможного значения относительной численности фитопланктона ( $p = 1$ ), т. к. в экосистеме полагается наличие благоприятных условий сосуществования видов, или, другими словами, зоопланктон не должен голодать. Эффект цветения в данной модели можно наблюдать только при условии, что фитопланктона больше, чем необходимо зоопланктону для нормального роста, и на фоне отсутствия ограничений по питанию у зоопланктона будут запускаться процессы самолимитирования из-за интоксикации, что вполне согласуется с реальностью.

2)  $\alpha = \alpha' M/K$  – характеризует потребление фитопланктона зоопланктоном, где  $\alpha'$  – средняя плотность биомассы фитопланктона, потребляемая единицей плотности зоопланктона ( $\alpha' \gg 1$ ),  $K$  и  $M$  – емкость экологической ниши фито- и зоопланктона,

соответственно, причем верно соотношение  $M/K \ll 1$ . Поэтому имеет смысл рассматривать значения параметра  $\alpha$  как больше, так и меньше единицы.

3)  $\beta$  характеризует скорость роста популяций зоопланктона с учетом коэффициента переработки потребляемой им биомассы фитопланктона в собственную.

### Область допустимых значений модели

Применение модели (4) к описанию динамики планктонного сообщества в случае высоких значений численности или же сильного пресса хищничества может привести к появлению отрицательных значений численности. В связи с этим, на параметры исследуемой модели и ее начальные условия накладываются дополнительные условия, обеспечивающие неотрицательность и ограниченность решений. С целью получения условий, ограничивающих область допустимых значений, рассмотрим уравнения (4) как отображение точек на плоскости в себя:

$$\begin{pmatrix} p_{n+1} \\ z_{n+1} \end{pmatrix} = F \begin{pmatrix} p_n \\ z_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} rp_n(1-p_n) - \frac{\alpha p_n z_n}{p^* + p_n} \\ \frac{\beta p_n z_n}{p^* + p_n} + \frac{\nu p_n z_n}{p^* + p_n} (1-z_n) \end{pmatrix}. \quad (5)$$

Модельная траектория системы (4) длины  $n$  представляет собой решение  $(p_n, z_n)$  отображения (4), итерированного  $n$ -раз при конкретном начальном условии  $(p_0, z_0)$ , которое может быть найдено из выражения

$$\begin{pmatrix} p_n \\ z_n \end{pmatrix} = F^n \begin{pmatrix} rp_0(1-p_0) - \frac{\alpha p_0 z_0}{p^* + p_0} \\ \frac{\beta p_0 z_0}{p^* + p_0} + \frac{\nu p_0 z_0}{p^* + p_0} (1-z_0) \end{pmatrix}. \quad (6)$$

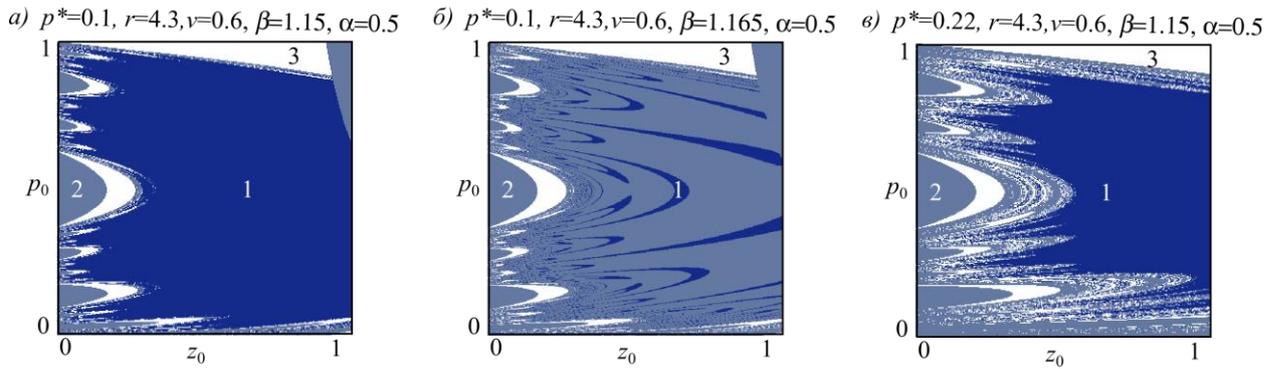
Следовательно, модель (4) имеет содержательный биологический смысл, если на каждом шаге итерирования выполняется условие

$$0 < p_n < 1, \quad 0 < z_n < 1, \quad 0 < r(1-p_n) - \frac{\alpha z_n}{p^* + p_n} < 1/p_n, \quad (7)$$

где  $(p_n, z_n)$  есть решение системы (6).

Нарушение условия (7) может привести к двум ситуациям, при которых рассматриваемая модель (4) теряет биологический смысл. Во-первых, в зависимости от начальных значений, численности фитопланктона или зоопланктона могут принимать значения больше 1, и, следовательно, могут возникать отрицательные численности. С экологической точки зрения данная ситуация соответствует случаю, когда в результате «подрыва» экологической ниши происходит гибель популяций. Во-вторых, если выражение  $r(1-p_n) - \alpha z_n / (p^* + p_n)$  при условии, что  $0 < p_n < 1$ , принимает отрицательные значения, то будет происходить гибель сообщества в результате «перелома» жертвы хищником, в данном случае фитопланктона зоопланктоном.

На рисунке 1 представлен пример изменения области допустимых значений модели (4), вызванного вариацией значений параметров системы.



**Рис. 1.** Область допустимых и недопустимых значений фазовых переменных модели (4). Цифрами обозначены области: (1) модель имеет биологический смысл  $0 < p_n < 1, 0 < z_n < 1, 0 < r(1 - p_n) - \alpha z_n / (p^* + p_n) < 1 / p_n$ ; (2) и (3) – недопустимые значения. (2) гибель сообщества в результате «подрыва» экологической ниши  $p_n > 1, z_n > 1$ ; (3) гибель сообщества в результате «перелова» жертвы хищником  $0 < p_n < 1, 0 < z_n < 1, r(1 - p_n) - \alpha z_n / (p^* + p_n) > 0$ .

### СТАЦИОНАРНЫЕ ТОЧКИ МОДЕЛИ С ДИСКРЕТНЫМ ВРЕМЕНЕМ И ИХ УСТОЙЧИВОСТЬ

Система (4) имеет три неподвижных точки: тривиальную, полутривиальную и нетривиальную.

Тривиальное решение  $\{\bar{p} = 0, \bar{z} = 0\}$ , соответствующее гибели сообщества, устойчиво при  $r < 1$ . При  $r = 1$  происходит транскритическая бифуркация, в результате которой тривиальное и полутривиальное решения обмениваются устойчивостью, и при  $r > 1$  реализуется полутривиальное решение  $\{\bar{p} = 1 - 1/r, \bar{z} = 0\}$ , которое описывает развитие фитопланктона в отсутствие зоопланктона. Область устойчивости полутривиального решения формируется линиями транскритических бифуркаций

$r = \frac{1 - \beta - v}{p^* - \beta - v + 1}, r = 1$  и линией бифуркации удвоения периода  $r = 3$ . На линии  $r = \frac{1 - \beta - v}{p^* - \beta - v + 1}$  полутривиальное и нетривиальное равновесия обмениваются

устойчивостью. В целом же, неподвижная точка  $\{\bar{p} = 1 - 1/r, \bar{z} = 0\}$  устойчива, если  $r > 1, r > \frac{1 - \beta - v}{p^* - \beta - v + 1}, r < 3$ , и теряет устойчивость через каскад бифуркаций удвоения

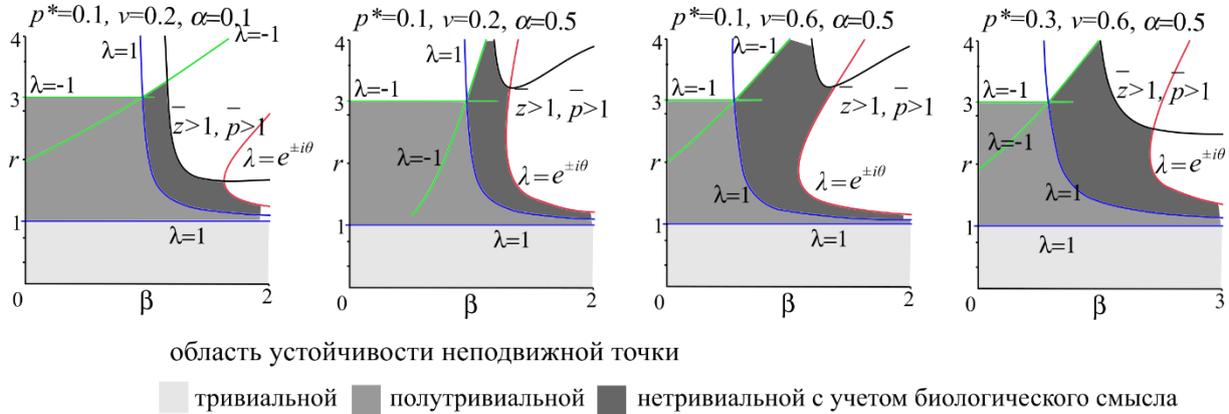
периода. Бифуркация Неймарка – Сакера для данного решения в области значений параметров, имеющих содержательный смысл, не возникает. Отметим, что значение параметра  $\alpha$  не оказывает влияния на область устойчивости полутривиальной неподвижной точки, и это логично, поскольку в отсутствие зоопланктона, динамика фитопланктона определяется только рождаемостью и смертностью, обусловленной естественной гибелью и внутривидовой конкуренцией за ресурсы.

Нетривиальная неподвижная точка модели (4), соответствующая существованию полного сообщества, является решением следующей системы уравнений:

$$\begin{cases} \bar{p}^3 r v + \bar{p}^2 (r v p^* - r v + v) - \bar{p} (v p^* (r - 1) - \alpha (\beta + v - 1)) - \alpha p^* = 0 \\ \bar{z} = \frac{(r - r \bar{p} - 1)(\bar{p} + p^*)}{\alpha} \end{cases}$$

Область устойчивости неподвижной точки с  $\bar{p}$ , являющимся действительным корнем кубического уравнения и соответствующим ему  $\bar{z}$ , формируется линиями транскритической ( $\lambda = 1$ ), удвоения периода ( $\lambda = -1$ ) и Неймарка – Сакера ( $\lambda = e^{\pm i\theta}$ )

бифуркаций, при этом две последние, как и координаты неподвижной точки представляют собой громоздкие алгебраические выражения. Далее, чтобы изучить изменения областей устойчивости неподвижных точек модели (4) при вариации значений коэффициентов системы, были построены параметрические портреты с учетом условия, что координаты нетривиальной неподвижной точки принимают значения меньше 1 (рис. 2).



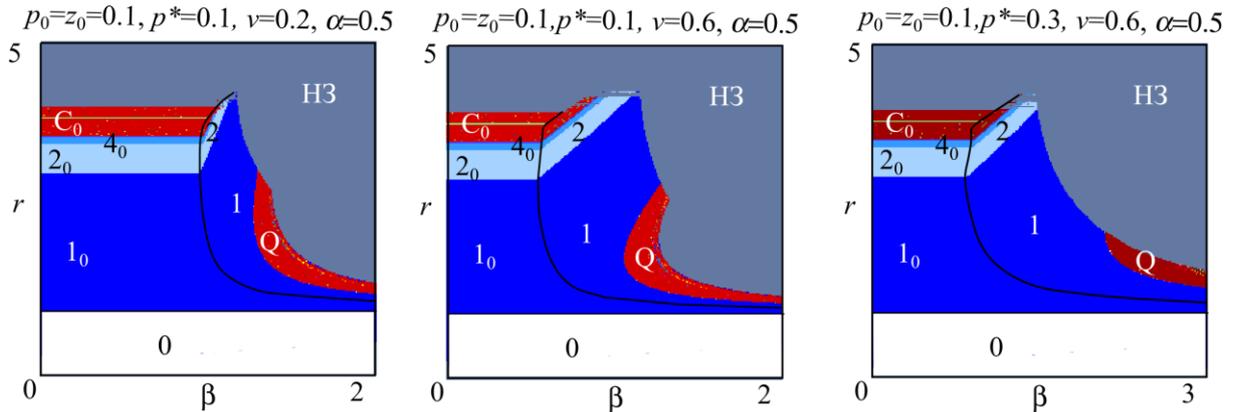
**Рис. 2.** Изменение области устойчивости решений модели (4) при вариации значений параметров.

Как видно на рисунке 2, потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующая сосуществованию фито- и зоопланктона, может происходить через каскад бифуркаций удвоения периода и по сценарию Неймарка – Сакера, ведущему к возникновению квазипериодических колебаний. При малых значениях параметра  $\alpha$  область устойчивости нетривиального равновесия достаточно обширна, при этом модель (4) имеет биологический смысл в узкой полосе вдоль линии транскритической бифуркации. Как результат, колебания возникают при переходе через ограниченную часть бифуркационных линий. Рост параметра  $\alpha$  сужает область устойчивости ненулевой неподвижной точки, в то время как области устойчивости полутривиальной и тривиальной точек остаются без изменений. Здесь практически во всей области устойчивости нетривиального равновесия модель (4) сохраняет биологический смысл, и поэтому потеря устойчивости с сохранением смысла может реализовываться в существенной части параметрического пространства. Увеличение выживаемости зоопланктона расширяет область устойчивости нетривиальной неподвижной точки и сужает параметрическую зону, где наблюдается гибель зоопланктона. Рост константы полунасыщения увеличивает области устойчивости полутривиального и нетривиального равновесий. В целом же, при любых значениях параметров, полутривиальное решение теряет устойчивость по сценарию Фейгенбаума, а нетривиальное по двум сценариям: дополнительно возникает бифуркация Неймарка – Сакера.

### ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ МОДЕЛИ (4)

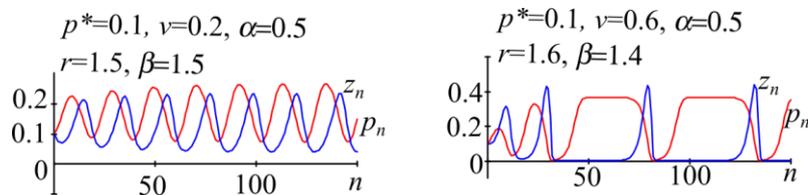
Для анализа возможных динамических режимов модели (4) были построены карты. Карты получены следующим образом: в каждой точке (соответствующей одному пикселю) плоскости параметров выполнялось 5000 итераций отображения (4), по результатам последних 500 шагов определялся период колебаний траектории и эта точка окрашивалась в заданный цвет в соответствии с полученным периодом. Если же при фиксированном начальном условии на некотором шаге итерирования значение плотности фито или зоопланктона принимало значение меньше нуля или больше единицы, тогда эта точка окрашивалась в цвет, соответствующий недопустимым

значениям. Карты динамических режимов для фиксированного начального условия представлены на рисунке 3.



**Рис. 3.** Карты динамических режимов в сообществе при различных значениях параметров. Числа соответствуют периоду наблюдаемых колебаний. 0 – сообщество гибнет. С – хаотические колебания, Q – квазипериодические колебания. Индекс 0 соответствует случаю, когда часть сообщества гибнет, а именно зоопланктон. НЗ соответствует области недопустимых значений.

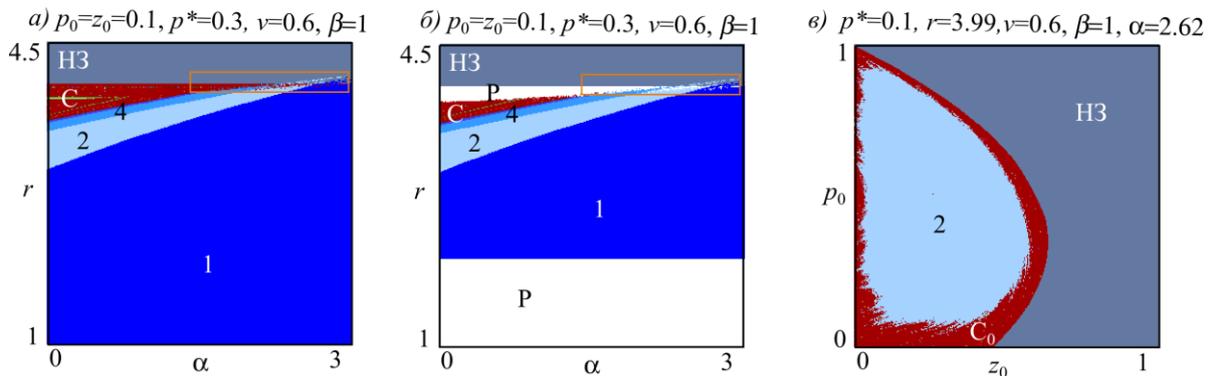
Как видно, картина динамического поведения совпадает с параметрическими портретами: нетривиальное равновесие теряет устойчивость как через каскад бифуркаций удвоения периода, так и по сценарию Неймарка – Сакера. При этом видно, что при фиксированных значениях параметров, увеличение скорости роста зоопланктона ведет к возникновению бифуркации Неймарка – Сакера и, следовательно, квазипериодическим колебаниям. Бифуркация Неймарка – Сакера в дискретных во времени моделях является аналогом бифуркации Андронова – Хопфа в непрерывных, и приводит к рождению инвариантной кривой. При этом в зависимости от порядка обхода предельной инвариантной кривой возникают разные квазипериодические режимы [54]. В частности, если точки фазовой траектории последовательно заполняют фазовый портрет, представляющий собой инвариантную кривую, то наблюдаются длиннопериодические колебания, подобные поведению траекторий в непрерывных моделях. В случае же «зашумленного цикла», инвариантная кривая заполняется в соответствии с движением по элементам цикла, при этом наблюдается не точное попадание в элементы цикла, а некоторое смещение относительно каждого элемента, что и приводит к «размыванию» цикла. В рамках предложенной модели наблюдаются длиннопериодические колебания, что согласуется с результатами натуральных экспериментов (рис. 4).



**Рис. 4.** Траектории модели (4).

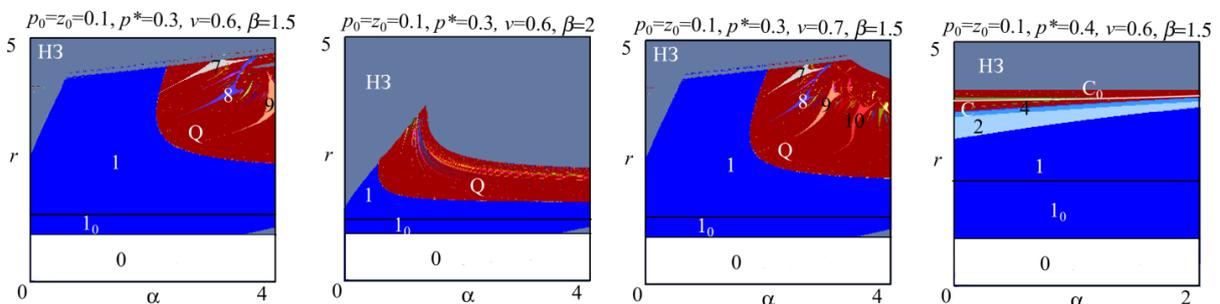
Рассмотрим динамические режимы модели (4) в плоскости параметров  $(\alpha, r)$  и их изменение вызванное вариацией значений параметров. Очевидно, что выбор значений параметра  $\beta$  определяет сценарий потери устойчивости (рис. 3). При невысоких значениях скорости роста зоопланктона в зависимости от значений коэффициентов  $r$  и  $\alpha$  могут возникать двухгодичные колебания, которые с увеличением  $r$  эволюционируют через каскад бифуркаций удвоения периода, вплоть до хаотических режимов динамики.

В свою очередь рост средней плотности биомассы фитопланктона, потребляемой единицей плотности зоопланктона, нивелирует колебания, и динамика сообщества стабилизируется (рис. 5,а). Рисунок 5,б дополняет карту 5,а: выделены области, в которых развивается только фитопланктон, поскольку зоопланктон гибнет. Как видно, существуют области мультистабильности (на рис. 5,а область, выделенная прямоугольником), в которых в зависимости от начальных численностей в сообществе могут реализовываться различные сценарии развития сообщества. В частности, на рисунке 5,в приведены бассейны притяжения сосуществующих динамических режимов при значениях параметров из области, выделенной прямоугольником. Как видно, при одних начальных условиях сообщество развивается, и виды сосуществуют, при других начальных условиях часть сообщества гибнет и остается только фитопланктон, демонстрирующий нерегулярные колебания. Также обширная часть начальных условий ведет к потере биологического смысла модели (4), который можно интерпретировать как гибель сообщества в целом.



**Рис. 5. а–б)** Карты динамических режимов в сообществе при различных значениях параметров. **в)** Бассейны притяжения сосуществующих динамических режимов. Числа соответствуют периоду наблюдаемых колебаний. С – хаотические колебания. Р соответствует развитию фитопланктона в отсутствие зоопланктона. НЗ соответствует области недопустимых значений. Индекс 0 соответствует случаю, когда зоопланктон гибнет.

При более высоких значениях  $\beta$  потеря устойчивости происходит при комплексно-сопряженных корнях характеристического уравнения, при переходе  $|\lambda|$  через 1. Как видно, переход через линию  $\lambda = e^{\pm i\theta}$  сопровождается возникновением характерной для бифуркации Неймарка – Сакера картины, которая состоит в возникновении области квазипериодических режимов  $Q$  с погруженной в нее системой языков Арнольда (рис. 6).



**Рис. 6.** Карты динамических режимов в сообществе при различных значениях параметров. 0 – сообщество гибнет. С – хаотические колебания, Q – квазипериодические колебания. Индекс 0 соответствует случаю, когда часть сообщества гибнет, а именно зоопланктон. НЗ соответствует области недопустимых значений.

Анализ двух первых карт динамических режимов на рисунке 6 позволяет заключить, что чем выше скорость роста зоопланктона, тем при более низких значениях  $r$  могут возникать квазипериодические колебания. При этом рост средней плотности биомассы фитопланктона, потребляемой единицей плотности зоопланктона, раскачивает колебания в планктонном сообществе. В свою очередь рост выживаемости зоопланктона сужает область устойчивости нетривиального равновесия, и, соответственно, квазипериодические колебания возникают при более низком потреблении фитопланктона зоопланктоном. В случае роста константы полунасыщения при тех же значениях остальных коэффициентов мы оказываемся в параметрической области, где потеря устойчивости реализуется по сценарию Фейгенбаума, и, следовательно, при наличии колебаний увеличение значений параметра  $\alpha$  динамика сообщества стабилизируется.

## ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значительное продвижение в получении адекватной динамики при моделировании цветения фитопланктона достигнуто благодаря модификации классической системы взаимодействия фито и зоопланктона [27] путем использования уравнений с запаздыванием [например, 31–33], а также кусочно-непрерывных функций для учета дискретности в процессах интоксикации [17, 35]. В частности, было показано, что природа цветения может быть описана колебаниями, возникающими в модели планктона в результате бифуркации Неймарка – Сакера, отражая периодичность цветения; причем возникновение этого явления зависит от скорости образования токсинов фитопланктоном, скорости роста зоопланктона и емкости экологической ниши.

Поскольку использование аппарата рекуррентных уравнений позволяет описывать эффекты запаздывания естественным образом, в данной работе предложена максимально простая модель динамики сообщества фитопланктон-зоопланктон, состоящая из двух уравнений с дискретным временем. По аналогии с моделью [35] учитывается эффект токсичности фитопланктона и ответной реакции зоопланктона. Динамика каждого из видов, составляющих сообщество, описывается дискретным аналогом уравнения Ферхюльста, что позволяет учесть процессы самолимитирования. Изъятие фитопланктона за счет питания зоопланктона 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.

Проведенный анализ сценариев перехода от стационарной динамики к колебаниям численности сообщества показал, что потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующая сосуществованию фито- и зоопланктона, может происходить через каскад бифуркаций удвоения периода и по сценарию Неймарка – Сакера, ведущему к возникновению квазипериодических колебаний. Отметим, что такое разнообразие сценариев оказалось возможным лишь в модели сообщества, тогда как в исходных уравнениях, описывающих динамику каждого из видов, возможна лишь дестабилизация численности в результате бифуркации удвоения периода. Предложенная модель динамики сообщества фито-зоо-планктона позволяет наблюдать возникновение длиннопериодических колебаний при реализации сценария Неймарка – Сакера (рис. 4), согласующихся с результатами натуральных экспериментов. При этом в областях мультистабильности возможна кардинальная смена динамического режима за счет изменения начальных условий, т.к. при одних начальных условиях сообщество развивается, и виды сосуществуют, при других – часть сообщества гибнет и остается только фитопланктон, демонстрирующий нерегулярные колебания. Некоторые начальные условия ведут к гибели сообщества в целом. Однако, нужно понимать, что

гибель одного из видов или даже сообщества в целом 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.

Вариация значений внутривидовых параметров допускает значительное разнообразие сценариев потери устойчивости. Так рассматриваемая модель допускает стабилизацию динамики сообщества: при достаточно больших значениях константы полунасыщения зоопланктона потеря устойчивости реализуется по сценарию Фейгенбаума, и, следовательно, при наличии колебаний увеличение значений параметра, характеризующего плотность биомассы фитопланктона, потребляемую единицей плотности зоопланктона, нивелирует колебания, и динамика сообщества стабилизируется. По-видимому, такой сценарий не достижим в сообществе с доминированием токсичных видов фитопланктона, где может возникать цветение. Поскольку именно в таких условиях константа полунасыщения зоопланктона должна быть очень небольшой, тогда подавление роста популяции зоопланктона происходит не за счет ограничения питания, а за счет процессов самолимитирования, в которых учтено влияние токсичности фитопланктона как защитного механизма водорослей от чрезмерного травмирования. В результате в сообществе зоопланктон – токсичный фитопланктон можно ожидать реализацию сценария Неймарка – Сакера и возникновение длиннопериодических колебаний.

Таким образом, можно заключить, что предложенная в данной работе модель динамики сообщества с дискретным временем, несмотря на предельную простоту, позволяет получить адекватную динамику взаимодействующих видов. Развитие модели видится в использовании других вариантов трофических функций, возможно, более реалистичных, а также расширение компонент сообщества за счет включения в модель дополнительных уравнений.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-01-00213.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Chakraborty S., Feudel U. Harmful algal blooms: Combining excitability and competition. *Theor. Ecol.* 2014. V. 7. P. 221–237. doi:[10.1007/s12080-014-0212-1](https://doi.org/10.1007/s12080-014-0212-1).
2. 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. V. 30. № 1. P. 55–70.
3. 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.
4. Paerl H.W., Huisman J. Climate – blooms like it hot. *Science.* 2008. V. 320. P. 57–58. doi: [10.1126/science.1155398](https://doi.org/10.1126/science.1155398).
5. Charlson R.J., Lovelock J. E., Andreae M.O., Warren S. G. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature.* 1987. V. 326. P. 655–661.
6. Simo R. Production of atmospheric sulfur by oceanic plankton: biogeochemical, ecological and evolutionary links. *Trends in Ecology and Evolution.* 2001. V. 16. P. 287–294.

7. Flynn K.J. Castles built on sand: dysfunctionality in plankton models and the inadequacy of dialogue between biologists and modellers. *J. Plankton Res.* 2005. V. 27. P. 1205–1210. doi: [10.1093/plankt/fbi099](https://doi.org/10.1093/plankt/fbi099).
8. 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.
9. 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. doi: [10.17537/2012.7.274](https://doi.org/10.17537/2012.7.274).
10. 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.
11. 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](https://doi.org/10.17537/2012.7.112).
12. Пак С.Я., Абакумов А.И. Модельный способ восстановления состояния фитопланктона в вертикальном столбе воды по спутниковым данным о поверхностном слое. *Информатика и системы управления*. 2014. № 3. С. 23–32.
13. 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](https://doi.org/10.1134/S0320965219060020).
14. 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.
15. Вольтерра В. *Математическая теория борьбы за существование*. М.: Наука, 2004. 288 с.
16. Huppert A., Blasius B., Olinky R., Stone L. A model for seasonal phytoplankton blooms. *J. Theor. Biol.* 2005. V. 236. № 3. P. 276–290.
17. Kartal S., Kar M., Kartal N., Gurcan F. Modelling and analysis of a phytoplankton–zooplankton system with continuous and discrete time. *Mathematical and Computer Modelling of Dynamical Systems*. 2016. doi: [10.1080/13873954.2016.1204323](https://doi.org/10.1080/13873954.2016.1204323).
18. Franks P.J.S. NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics, and application. *Journal of Oceanography*. 2002. V. 58. P. 379–387.
19. Montagnes D.J.S., Fenton A. Prey-abundance affects zooplankton assimilation efficiency and the outcome of biogeochemical models. *Ecological Modelling*. 2012. V. 243. P. 1–7. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2012.05.006](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.05.006).
20. Edwards C.A., Batchelder H.P., Powell T.M. Modeling microzooplankton and macrozooplankton dynamics within a coastal upwelling system. *Journal of Plankton Research*. 2000. V. 22. № 9. P. 1619–1648. doi: [10.1093/plankt/22.9.1619](https://doi.org/10.1093/plankt/22.9.1619).
21. 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](https://doi.org/10.20537/2076-7633-2019-11-4-751-768).
22. 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](https://doi.org/10.17537/2019.14.393).

23. Anderson D.M., Kaoru Y., White A.W. *Estimated Annual Economic Impacts Form Harmful Algal Blooms (HABs) in the United States*. Sea Grant Woods Hole: MA, 2000.
24. 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. V. 7. P. 1369–1383.
25. Smayda T.J. In: *Novel Phytoplankton Blooms: Causes and Impact of Recurrent Brown Tides and Other Unusual Blooms*. Eds. Cosper E.M., Bricelj V.M., Carpenter E.J. Berlin: Springer, 1989. P. 449–483.
26. Hallegraeff G.M. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*. 1993. V. 32. P. 79–99.
27. Chattopadhyay J., Sarkar R.R., Mandal S. Toxin-producing plankton may act as a biological control for planktonic blooms—field study and mathematical modelling. *J. Theor. Biol.* 2002. V. 215. P. 333–344.
28. Huppert A., Blasius B., Stone L. A model of phytoplankton blooms. *The Am. Nat.* 2002. V. 159. P. 156–171.
29. Huppert A., Olinky R., Stone L. Bottom-up excitable models of phytoplankton blooms. *Bull. Math. Biol.* 2004. V. 66. P. 865–878.
30. Rehim M., Zhang Z., Muhammadhaji A. Mathematical analysis of a nutrient–plankton system with delay. *Springer Plus*. 2016. V. 5. № 1. P. 1055.
31. Saha T., Bandyopadhyay M. Dynamical analysis of toxin producing phytoplankton-zooplankton interactions. *Nonlinear Analysis. Real World Applications*. 2009. V. 10. P. 314–332.
32. Gakkhar S., Singa A. Effects of the delay and seasonality on toxin producing phytoplankton-zooplankton system. *International Journal of Biomathematics*. 2012. V. 5. Article No. 1250047. doi: [10.1142/S1793524511001891](https://doi.org/10.1142/S1793524511001891).
33. Rehim M., Wu W., Muhammadhaji A. On the dynamical behavior of toxic-phytoplankton-zooplankton model with delay. *Discrete Dynamics in Nature and Society*. 2015. Article No. 756315. doi: [10.1155/2015/756315](https://doi.org/10.1155/2015/756315).
34. 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.
35. Chatterjee S., Venturino E., Chakraborty S., Chattopadhyay J. A simple mathematical model for seasonal planktonic blooms. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*. 2009. V. 32. № 13. P. 1738–1750. doi: [10.1002/mma.1109](https://doi.org/10.1002/mma.1109).
36. Graneli E., Johansson N. Increase in the production of allelopathic *Prymnesium parvum* cells grown under N- or P-deficient conditions. *Harmful Algae*. 2003. V. 2. P. 135–145.
37. Shilo M. Formation and mode of action of algal toxins. *Bacteriological Reviews*. 1967. V. 31. P. 180–193.
38. Johansson N., Graneli E. In: *Harmful and Toxic Algal Blooms*. Ed. Yasumoto T., Oshima Y., Fukuyo Y. Paris: Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 1996. P. 277–280.
39. Johansson N., Graneli E. Influence of different nutrient conditions on cell density, chemical composition and toxicity of *Prymnesium parvum* (Haptophyta) in semi-continuous cultures. *Journal of the Experimental Marine Biology and Ecology*. 1999. V. 239. P. 243–258.
40. Reguera B., Oshima Y. In: *Toxic Marine Phytoplankton: Proceedings of the Fourth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton, Held June 26-30 in Lund, Sweden*. Ed. Graneli E. New York: Elsevier, 1990. P. 316–319.
41. Bates S.S., DeFreitas A.S.W., Milley J.E., Pocklington R., Quilliam M.A., Smith J.C., Worms J. Controls on domain acid production by the diatom *Nitzschia pungens* f.

- multiseries* in cultures: nutrients and irradiance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. V. 48. P. 1136–1144.
42. Bates S.S., Worms J., Smith J.C. Effects of ammonium and nitrate on growth and domoic acid production by *Nitzschia pungens* in batch culture. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992. V. 50. P. 1248–1254.
  43. Bates S.S., Lege C., Smith K.M. In: *Harmful and Toxic Algal Blooms*. Ed. Yasumoto T., Oshima Y., Fukuyo Y. Paris: Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 1996. P. 163–166.
  44. Igarashi T., Satake M., Yasumoto T. Pymnesin-2: a potent ichthyotoxic and haemolytic glycoside isolated from the red tide algae *Pymnesium parvum*. *Journal of the American Chemical Society*. 1996. V. 118. P.479–480.
  45. Pohnert G. Diatom/Copepod interactions in plankton: the indirect chemical defense of unicellular algae. *Chembiochem*. 2005. V. 6. P. 946–959.
  46. Kirk K., Gilbert J. Variations in herbivore response to chemical defenses: zooplankton foraging on toxic cyanobacteria. *Ecology*. 1992. V. 73. P. 2208–2217.
  47. Turner J.T., Tester P.A. Toxic marine phytoplankton, zooplankton, zooplankton grazers, and pelagic food webs. *Limnology and Oceanography*. 1997. V. 42. P. 1203–1214.
  48. Van Donk E., Lurling M., Lampert W. In: *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Ed. Tollrian R., Harvell C.D. Princeton: Princeton University Press, 1999. P. 89–103.
  49. Watanabe M.F., Park H.D., Watanabe M. Composition of Microcystis species and heptapeptide toxins. *Verh International Verein Limnology*. 1994. V. 25. P. 2226–2229.
  50. Gill C.W., Harris R.P. Behavioural responses of the copepods *Calanus Helgolandicus* and *Temora longicornis* to dinoflagellate diets. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1987. V. 67. P. 785–801.
  51. DeMott W.R., Moxter F. Foraging on cyanobacteria by copepods: responses to chemical defenses and resource abundance. *Ecology*. 1991. V. 72. P. 1820–1834.
  52. Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Бистабильность и бифуркации в модифицированной модели Николсона – Бейли при учете возрастной структуры жертвы. *Математическая биология и биоинформатика*. 2019. Т. 14. № 1. С. 257–278. doi: [10.17537/2019.14.257](https://doi.org/10.17537/2019.14.257).
  53. Тютюнов Ю.В., Титова Л.И., Сурков Ф.А., Бакаева Е.Н. Трофическая функция коловраток-фитофагов (*Rotatoria*). Эксперимент и моделирование. *Журнал общей биологии*. 2010. Т. 71. № 1. С. 52–62.
  54. Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В. *Бифуркации отображений*. Саратов: ООО Издательский центр «Наука», 2012. 196 с.

Рукопись поступила в редакцию 06.05.2020, переработанный вариант поступил 14.09.2020.  
Дата опубликования 07.11.2020.

## Discrete-Time Model of Seasonal Plankton Bloom

Neverova G.P., Zhdanova O.L., Abakumov A.I.

*Institute of Automation and Control Processes Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

**Abstract.** The most interesting results in modeling phytoplankton bloom were obtained based on a modification of the classical system of phytoplankton and

zooplankton interaction. The modifications using delayed equations, as well as piecewise continuous functions with a delayed response to intoxication processes, made it possible to obtain adequate phytoplankton dynamics like in nature.

This work develops a dynamic model of phytoplankton-zooplankton community consisting of two equations with discrete time. We use recurrent equations, which allows to describe delay in response naturally. The proposed model takes into account the phytoplankton toxicity and zooplankton response associated with phytoplankton toxicity. We use a discrete analogue of the Verhulst model to describe the dynamics of each of the species in the community under autoregulation processes. We use Holling-II type response function taking into account predator saturation to describe decrease in phytoplankton density due to its consumption by zooplankton. Growth and survival rates of zooplankton also depend on its feeding. Zooplankton mortality, caused by an increase in the toxic substances concentration with high density of zooplankton, is included in the limiting processes.

An analytical and numerical study of the model proposed is made. The analysis shows that the stability loss of nontrivial fixed point corresponding to the coexistence of phytoplankton and zooplankton can occur through a cascade of period doubling bifurcations and according to the Neimark-Saker scenario leading to the appearance of quasiperiodic fluctuations as well. The proposed dynamic model of the phytoplankton and zooplankton community allows observing long-period oscillations, which is consistent with the results of field experiments. As well, the model have multistability areas, where a variation in initial conditions with the unchanged values of all model parameters can result in a shift of the current dynamic mode.

**Key words:** *discrete-time mathematical model, community, toxic phytoplankton, zooplankton, trophic function, autoregulation, stability, dynamic modes.*