

УДК: 51-76+574.34+574.5

## Динамика планктонного сообщества с учетом трофических характеристик зоопланктона

О. Л. Жданова<sup>1,а</sup>, Г. П. Неверова<sup>1,б</sup>, Е. Я. Фрисман<sup>2,с</sup>

<sup>1</sup>Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН,  
Россия, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, д. 5

<sup>2</sup>Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
Россия, 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, д. 4

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

Получено 25.12.2023, после доработки – 01.02.2024.  
Принято к публикации 05.02.2024.

Предложена четырехкомпонентная модель планктонного сообщества с дискретным временем, учитывающая конкурентные взаимоотношения между разными группами фитопланктона и трофические характеристики зоопланктона: рассматривается деление зоопланктона на хищный и нехищный типы. Изъятие нехищного зоопланктона хищным явно представлено в модели. Нехищный зоопланктон питается фитопланктона, включающим два конкурирующих компонента: токсичный и нетоксичный тип, при этом последний пригоден в пищу для зоопланктона. Модель двух связанных уравнений Рикера, ориентированная на описание динамики конкурентного сообщества, используется для описания взаимодействия двух типов фитопланктона и позволяет неявно учитывать ограничение роста биомассы каждого из компонентов-конкурентов доступностью внешних ресурсов. Изъятие жертв хищниками описывается трофической функцией Холлинга типа II с учетом насыщения хищника.

Анализ сценариев перехода от стационарной динамики к колебаниям численности сообщества показал, что потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующего существованию полного сообщества, может происходить как через каскад бифуркаций удвоения периода, так и бифуркацию Неймарка – Сакера, ведущую к возникновению квазипериодических колебаний. Предложенная в данной работе модель, являясь достаточно простой, демонстрирует динамику сообщества подобную той, что наблюдается в естественных системах и экспериментах: с отставанием колебаний хищника от жертвы примерно на четверть периода, длиннопериодические противофазные циклы хищника и жертвы, а также скрытые циклы, при которых плотность жертв остается практически постоянной, а плотность хищников флюктуирует, демонстрируя влияние быстрой эволюции, маскирующей трофическое взаимодействие. При этом 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. 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 компонентов и смещающего систему в бассейн притяжения другого динамического режима.

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

Работа выполнена в рамках государственных заданий ИАПУ ДВО РАН (тема № FFWF-2021-0004) и Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (тема № FWUG 2024-0005).

UDC: 51-76+574.34+574.5

## Modeling the dynamics of plankton community considering the trophic characteristics of zooplankton

O. L. Zhdanova<sup>1,a</sup>, G. P. Neverova<sup>1,b</sup>, E. Ya. Frisman<sup>2,c</sup>

<sup>1</sup>Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of RAS  
5 Radio st., Vladivostok, 690041, Russia

<sup>2</sup>Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS,  
4 Sholom-Aleikhem st., Birobidzhan, 679016, Russia

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

Received 25.12.2023, after completion – 01.02.2024.

Accepted for publication 05.02.2024.

We propose a four-component model of a plankton community with discrete time. The model considers the competitive relationships of phytoplankton groups exhibited between each other and the trophic characteristics zooplankton displays: it considers the division of zooplankton into predatory and non-predatory components. The model explicitly represents the consumption of non-predatory zooplankton by predatory. Non-predatory zooplankton feeds on phytoplankton, which includes two competing components: toxic and non-toxic types, with the latter being suitable for zooplankton food. A model of two coupled Ricker equations, focused on describing the dynamics of a competitive community, describes the interaction of two phytoplankton and allows implicitly taking into account the limitation of each of the competing components of biomass growth by the availability of external resources. The model describes the prey consumption by their predators using a Holling type II trophic function, considering predator saturation.

The analysis of scenarios for the transition from stationary dynamics to fluctuations in the population size of community members showed that the community loses the stability of the non-trivial equilibrium corresponding to the coexistence of the complete community both through a cascade of period-doubling bifurcations and through a Neimark – Sacker bifurcation leading to the emergence of quasi-periodic oscillations. Although quite simple, the model proposed in this work demonstrates dynamics of community similar to that natural systems and experiments observe: with a lag of predator oscillations relative to the prey by about a quarter of the period, long-period antiphase cycles of predator and prey, as well as hidden cycles in which the prey density remains almost constant, and the predator density fluctuates, demonstrating the influence fast evolution exhibits that masks the trophic interaction. At the same time, the variation of intra-population parameters of phytoplankton or zooplankton can lead to pronounced changes the community experiences in the dynamic mode: sharp transitions from regular to quasi-periodic dynamics and further to exact cycles with a small period or even stationary dynamics. Quasi-periodic dynamics can arise at sufficiently small phytoplankton growth rates corresponding to stable or regular community dynamics. The change of the dynamic mode in this area (the transition from stable dynamics to quasi-periodic and vice versa) can occur due to the variation of initial conditions or external influence that changes the current abundances of components and shifts the system to the basin of attraction of another dynamic mode.

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

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2024, vol. 16, no. 2, pp. 525–554 (Russian).

The research was carried out within the state assignments of IACP FEB RAS (Theme FWFW-2021-0004) and CARPI (Theme FWUG 2024-0005).

## 1. Введение

Планктонные сообщества представляют собой сложные многовидовые системы с множеством связей между слагающими их популяционными гидробионтами, однако многие экологические параметры большинства планктеров, несмотря на значительный объем биологических исследований [Горбатенко, 2016; Дулепова, 2002; Дулепова, 2016; Дулепова, 2018; Шунтов, 2016], изучены не полностью. Считается целесообразным подразделять сообщество на основные экологические группы, объединенные базовыми признаками и характеристиками. В частности, основным свойством организмов, относящихся к фитопланктону, является способность к фотосинтезу; эту группу составляют одноклеточные водоросли (диатомовые, динофитовые, криптофитовые, зеленые и др.) и фотосинтезирующие бактерии (цианобактерии). Существенное влияние на развитие фитопланктона оказывает зоопланктон, для которого фитопланктон является пищей, при этом рост биомассы фитопланктона определяется множеством различных факторов абиотической природы, а также внутривидовой конкуренцией за ресурсы [Silkin et al., 2016].

Моделирование планктонных сообществ является популярным направлением, в рамках которого выделяются сквозные модели, по большей части являющиеся имитационными, и экологически ориентированные модели [Бердников и др., 2022а; Бердников и др., 2022б]. В силу сложности планктонных сообществ и факторов, оказывающих влияние на их развитие, количество работ, рассматривающих экологический подход, весьма велико (см., например, обзоры [Carlotti, Giske, Werner, 2000; Malchow, Petrovskii, Medvinsky, 2001; Malchow et al., 2008; Roy, Chattopadhyay, 2007; Prairie et al., 2012; Borics et al., 2021]). В рамках экологического подхода также следует отметить теоретические работы по математическому моделированию, которые посвящены исследованию динамики взаимодействующих популяций, а также пространственному распределению особей и субпопуляций [Cushing, 1977; Kareiva, 1990], то есть моделированию процессов, которые наблюдаются в планктонном сообществе. Математическое моделирование динамики планктонных сообществ является важным инструментом для более глубокого понимания механизмов функционирования развития и управления водными ресурсами. Так, математические модели могут быть использованы для прогнозирования изменений биомассы фитопланктона, в том числе цветения, вызванных влиянием разных экологических факторов. Также подобные исследования, в зависимости от сложности модели, позволяют оценить, как изменения в одном из трофических уровней отразятся на возможных сценариях развития водной экосистемы в целом, что важно для разработки стратегий сохранения биоразнообразия. Немаловажно и то, что математические модели позволяют проводить «виртуальные» эксперименты и исследования, которые невозможно или нежелательно проводить в реальных системах, чтобы оценить потенциальное влияние например климатических изменений или же антропогенного воздействия на развитие планктонного сообщества.

Простые модели, как правило, имеют в своей основе классические уравнения Лотки–Вольтерры [Вольтерра, 1988], описывающие динамику системы «хищник–жертва», при этом количество модельных компонент экосистемы варьирует. Наиболее часто для моделирования динамики планктонного сообщества используются следующие виды моделей: модели NPZ, рассматривающие взаимосвязанную динамику фитопланктона (P), зоопланктона (Z) и основного питательного вещества (N) [Franks, Wroblewski, Flierl, 1986; Carlotti, Giske, Werner, 2000; Franks, 2002]; в модель NPZD включен еще один уровень — детрит [Suzuki, Sagehashi, Sakoda, 2000; Edwards, Batchelder, Powell, 2000]. Отметим, что рост биомассы фитопланктона определяется рядом факторов абиотической природы, за которые разные виды конкурируют, и в этом контексте выделяются работы, рассматривающие математические модели динамики конкурирующих популяций и обсуждающие возможности их применения к описанию и анализу динамики фитопланктона [Zhao et al., 2008; Huisman, Weissing, 2002; Гиричева, Абакумов, 2017].

В последнее время все большее внимание исследователей привлекает цветение фитопланктона, выражющееся в резком увеличении его плотности, при этом токсичное цветение негативно влияет на аквакультуру, прибрежный туризм и здоровье человека [Anderson, Kaoru, White, 2000; Walsh et al., 2001]. Токсичный фитопланктон можно разделить на две группы: виды, производящие токсины, которые отравляют организмы вплоть до их гибели, и виды, высокая биомасса которых может вызывать кислородное голодаение и гибель морских обитателей [Chattopadhyay, Sarkar, Mandal, 2002]. В работе [Franks, 2002] приведена следующая классификация моделей, ориентированных на описание цветения токсичного фитопланктона: агрегированные, многовидовые, модели с простой физикой и модели с детализированной физикой. Целью таких работ в первую очередь является объяснение феномена красных приливов и выявление факторов, ведущих к цветению. В ряде агрегированных моделей рассматриваются две группы: токсичный и нетоксичный фитопланктон [Franks, 2002] или же фито- и зоопланктон [Franks, 2002; Chattopadhyay, Sarkar, Mandal, 2002; Zhang, Rehim, 2017]. Также используют и более детализированные модели, которые учитывают не только взаимодействие разных функциональных групп фитопланктона, но и влияние климатических условий, например [Hashioka et al., 2013].

Зоопланктон представлен тысячами видов простейших и многоклеточных животных, находящихся в составе планктона постоянно (голопланктон) или временно (меропланктон). Наиболее крупными систематическими группами являются коловратки (*Rotatoria*, класс), веслоногие раки (*Coopoda*, отряд), ветвистоусые раки (*Cladocera*, отряд). Для описания динамики коловраток была предложена простая модель с дискретным временем [Snell, Serra, 1998], демонстрирующая сложное динамическое поведение [Berezovskaya, Karev, Snell, 2005] и позволяющая с хорошей точностью воспроизводить динамику коловраток. В работе [Васечкина, Ярин, 2010] разработана модель динамики возрастной структуры популяций свободноплавающих копепод Черного моря. Особого внимания заслуживает подробный и обширный обзор [Carlotti, Giske, Werner, 2000], в котором приводятся принципы и подходы, применяемые для описания и анализа динамики зоопланктона при помощи методов математического моделирования, при этом ключевое внимание авторов сосредоточено на моделях биоэнергетики и популяционных моделях, разработанных, апробированных и ориентированных на описание особенностей развития и функционирования конкретных видов зоопланктона; также представлены модели процессов, касающиеся физиологических функций или конкретных связей между физиологическими параметрами и биологическими функциями зоопланктона. Динамику зоопланктона целесообразно рассматривать в контексте взаимодействия с фитопланктоном, который является пищей для зоопланктона, и рыбами [Carlotti, Giske, Werner, 2000]. Потребление зоопланктона рыбами может учитываться как в явной форме [Rinaldi, Solidoro, 1998], так и неявной [Medvinsky et al., 2001]. Некоторый обзор влияния хищничества на обилие зоопланктона и его учет в математических моделях, ориентированных на описание динамики зоопланктона, представлен в работе [Daewel et al., 2014].

В целом для того, чтобы описать динамику планктонного сообщества, необходимо учитывать разнообразные трофические связи и взаимодействия между видами. Так, например, в работе [Thingstad, Strand, Larsen, 2010] обсуждается поэтапное усложнение модели планктонной пищевой цепи, начиная с сообщества, состоящего из нескольких функциональных типов планктона, динамика которых описывается системой подобной модели Kill the Winner. Далее проводится ряд усложнений путем учета обилия питательных веществ, конкуренции, хищничества, паразитизма и защитных механизмов, при этом в силу поэтапного усложнения удается проследить, какие новые эффекты возникают по сравнению с результатами, полученными в более простых моделях. В работе [Steinacher et al., 2010] сравниваются разные версии планктонных моделей, включающих углеродный цикл. Следует отметить, что детализированные модели сложны как для исследования, так и интерпретации полученных результатов с точки зрения содержательно-

сти. Некоторая классификация трофических моделей, ориентированных на описание планктона, по ключевым словам за период с 2000 по 2015 год проведена в работе [Leles, Valentim, Figueiredo, 2016].

Нередко при моделировании динамики фитопланктона внимание исследователей заостряется на особенностях пространственного распределения, т. е. учитывается физика процессов, например перемещение водных масс и диффузия [Malchow, 2000; Malchow, Petrovskii, Medvinsky, 2001; Медвинский и др., 2002; Yoshiyama et al., 2009; Абакумов, Израильский, Фрисман, 2015].

Так, в работе [Тихонова и др., 2003] для исследования сложной временной динамики планктона в неоднородной среде использована концептуальная математическая модель типа «реакция – диффузия», учитывающая основные трофические взаимодействия, которые происходят в поверхностных водах, а именно взаимодействия типа «хищник–жертва» между фитопланкtonом, зоопланкtonом и рыбой. В ходе исследования авторы показали, что динамика изменений биомассы фито- и зоопланктона может быть как регулярный, так и хаотической. В свою очередь, скорость потребления рыбой зоопланктона также оказывает влияние на характер пространственно-временной динамики планктона. В работе [Гиричева, 2019] предлагается модель пространственно-временной динамики сообщества фитопланктона, микрозоопланктона и мезозоопланктона в верхнем перемешанном слое воды с учетом вертикальной диффузии. Численный анализ этой модели выявил возможность реализации одного из устойчивых динамических режимов в зависимости от начального состояния системы при одних и тех же параметрах. Также продемонстрировано образование пространственных структур, вызванное неустойчивостью Тьюринга, т. е. в системе с учетом диффузионных процессов наблюдаются стационарные вертикальные профили биомассы планктона. Такой динамический режим реализуется в случае эффективного хищничества мезозоопланктона и преобладания в его рационе животной пищи. Схожая идеология используется в работе [Egilmez, Morozov, 2016], где рассматривается тритрофическая планктонная пищевая сеть, состоящая из первичного продуцента, промежуточного хищника и высокомобильного высшего хищника, примером которой является система «фитопланктон, микрозоопланктон и копеподы». Авторами показано, что существование всех трех трофических уровней в широком диапазоне параметров становится возможным только тогда, когда высший хищник проявляет активное поведение по смене источника пищи.

Иногда планктонное сообщество представляют как совокупность четырех компонентов: минеральные вещества, фитопланктон, зоопланктон и рыбы [Fenchel, 1988]. Динамика такой экосистемы вполне может быть описана при помощи двух уравнений, каждое из которых отражает изменение биомассы фито- и зоопланктона: обилие минеральных веществ и рыбное хищничество учтены параметрически [Scheffer, Rinaldi, Kuznetsov, 2000; Medvinsky et al., 2001]. 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 фитопланкtonом (см., например, обзор [Franks, 2002]). Зоопланктон, в свою очередь, может быть представлен как травоядными, так и хищными видами, что иногда учитывается явно при моделировании [Edwards, Batchelder, Powell, 2000; Неверова и др., 2019].

Альтернативным подходом при построении моделей является формализация закономерностей изменения биомассы того или иного трофического уровня на основе имеющихся натурных наблюдений. Так, в работе [Подгорный и др., 2017] предлагается математическая модель четырехкомпонентной планктонной пищевой цепи экосистем Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря, учитывающей размерные характеристики планктонных организмов.

В данной работе для изучения особенностей динамики планктонного сообщества и механизмов возникновения колебаний предлагается оригинальная четырехкомпонентная математи-

ческая модель с дискретным временем, учитывающая конкурентные взаимоотношения между разными группами фитопланктона и трофические характеристики зоопланктона.

## 2. Построение модели

На основе анализа трофических характеристик зоопланктона биологи, как правило, выделяют два функциональных элемента: хищный и нехищный зоопланктон [Дулепова, 2002]. В группу хищного зоопланктона входят амфиоподы, хетогнаты, полихеты, гребневики и медузы. Эври- и фитофаги (мелкие и крупные копеподы и эвфаузииды) составляют группу нехищного зоопланктона. В ходе многолетних исследований состава зоопланктона в эпипелагиали северо-западной Пацифики отмечалось, что из вышеуказанных три группы планктеров (копеподы, эвфаузиевые и щетинкочелюстные) доминировали в формировании трофических групп в зоопланктоне: копеподы и эвфаузиевые слагали основу (89,7 %) биомассы нехищного зоопланктона (фито- и эврифаги), а щетинкочелюстные (*Sagitta elegans*) — основу биомассы (до 90 %) планктонных хищников. В формировании биомассы нехищного зоопланктона основную роль обычно играет небольшое количество видов, причем значимость копепод в целом, как правило, выше, чем эвфаузиевых. В хищном зоопланктоне, как уже упоминалось выше, главенствующая роль принадлежит исключительно *Sagitta elegans*. В гораздо меньших количествах встречаются также *Themisto pacifica*, *Th. libellula*, *Aglantha digitale*, однако именно от динамики *Sagitta elegans* зависит биомасса групп.

Состав рационов планктонных хищников весьма разнообразен [Слабинский, 1982; Дриц, Уткина, 1988; Terazaki, 1998], однако его основу всегда составляют фито- и эврифаги. Некоторые хищные зоопланктеры (хетогнаты и амфиоподы) еще являются каннибалами, но степень каннибализма составляет не более 3 % их рациона. Согласно ранее проведенному на литературной основе анализу спектров питания планктонных хищников в работе [Дулепова, 2013], было установлено, что у взрослых особей до 14–15 % рациона формируют бактерии, детрит и микрозоопланктон и 85 % — так называемый нехищный зоопланктон (фито- и эврифаги).

В целом роль планктонных хищников в сообществах зоопланктона неоднозначна: с одной стороны, они активные потребители нехищного зоопланктона и конкуренты рыб, с другой — сами в значительных количествах потребляются рыбами [Шунтов и др., 1993]. Именно поэтому при оценке состояния кормовой базы рыб необходимо учитывать и продукцию планктонных хищников, и то количество зоопланктона, которое они используют в пищу. Помимо этого, планктонные хищники, в частности медузы и щетинкочелюстные, влияют на формирование численности поколений некоторых видов рыб, используя их личинок непосредственно в пищу [Дулепова, 2014].

Учитывая приведенные особенности функционирования морских планктонных сообществ, при построении модели будем рассматривать деление зоопланктона на хищный и нехищный. Поскольку основную часть рациона хищного зоопланктона составляет нехищный, а детрит, фитопланктон и каннибализм играют второстепенную роль, будем учитывать изъятие нехищного зоопланктона хищным в модели. Нехищный зоопланктон питается фитопланктоном, который в свою очередь представлен двумя конкурирующими группами: токсичным и нетоксичным, при этом последний пригоден в пищу для зоопланктона.

Для описания динамики токсичного и нетоксичного типов фитопланктона будем использовать двухкомпонентную рикеровскую модель конкуренции, которая учитывает не только межгрупповую конкуренцию взаимодействующих компонентов, но и внутргрупповую конкуренцию в виде самолимитирования [Шапиро, 1974; May, 1974; Шапиро, Луппов, 1983], при этом учтем

потребление фитопланктона зоопланктоном:

$$\begin{cases} x_{1,n+1} = A \cdot x_{1,n} \exp(-ax_{1,n} - bx_{2,n}), \\ x_{2,n+1} = B \cdot (1 - u_1) \cdot x_{2,n} \exp(-gx_{1,n} - dx_{2,n}), \end{cases} \quad (1)$$

где  $x_1$  и  $x_2$  — численности токсичного и нетоксичного фитопланктона,  $n$  — номер сезона размножения,  $A$  и  $B$  — скорости роста компонентов  $x_1$  и  $x_2$  соответственно;  $a$  и  $g$  — коэффициенты самолимитирования,  $b$  и  $d$  — параметры, характеризующие интенсивность конкурентных взаимоотношений между компонентами  $x_1$  и  $x_2$ ;  $u_1$  — доля численности нетоксичного фитопланктона, изъятого нехищным зоопланктоном, которая зависит от численности жертвы и хищника и будет formalизована позже.

Отметим, что в данной модели мы будем учитывать уменьшение численности фитопланктона за счет изъятия его зоопланктоном только в процессе воспроизведения и будем считать, что оно не влияет на конкурентные взаимоотношения в текущем поколении, так как изъятые особи участвовали в потреблении ресурсов и других взаимодействиях, т. е. можно считать (не значительно упрощая картину), что их отсутствие отразится на конкурентных отношениях только в следующем поколении.

Для описания динамики численности хищного и нехищного зоопланктона также будем использовать модель Рикера:

$$\begin{cases} z_{1,n+1} = W_1(1 - u_2)z_{1,n} \exp(-\omega_1 \cdot z_{1,n}), \\ z_{2,n+1} = W_2z_{2,n} \exp(-\omega_2 \cdot z_{2,n}), \end{cases} \quad (2)$$

где  $z_1$  и  $z_2$  — численности нехищного и хищного зоопланктона,  $\omega_1$  и  $\omega_2$  — коэффициенты самолимитирования,  $W_1 = w_1 \cdot \alpha(x_{2,n})$  и  $W_2 = w_2 \cdot \alpha(z_{1,n})$  — скорости роста хищного и нехищного зоопланктона соответственно, а  $w_1$  и  $w_2$  — их максимально возможные значения. Для описания процесса питания зоопланктона  $\alpha(\xi)$  будем использовать функцию, учитывающую насыщение хищника, — трофическую функцию Холлинга второго типа:  $\alpha(\xi) = \frac{\xi}{\xi^* + \xi}$ , где  $\xi^*$  — численность жертвы, при которой репродуктивный потенциал хищника равен половине от максимально возможного.

Отметим, что в модель динамики зоопланктона мы не включаем межгрупповую конкуренцию мирного и хищного компонентов, поскольку они характеризуются в большей степени различным типом питания, и поэтому их конкурентные взаимоотношения представляются менее значимыми, чем отношения «хищник — жертва». Как и ранее, будем считать, что изъятие мирного зоопланктона отразится на процессе воспроизведения и в виде уменьшения численности следующего поколения.

В результате питания хищников изменяются численности жертв:

$$\begin{aligned} x_{2,n} &\rightarrow x_{2,n} - \alpha_{01} \cdot z_{1,n} \cdot \alpha(x_{2,n}) = x_{2,n} \left(1 - \frac{\alpha_{01} \cdot z_{1,n} \cdot \alpha(x_{2,n})}{x_{2,n}}\right) = x_{2,n}(1 - u_1), \\ z_{1,n} &\rightarrow z_{1,n} - \alpha_{02} \cdot z_{2,n} \cdot \alpha(z_{1,n}) = z_{1,n} \left(1 - \frac{\alpha_{02} \cdot z_{2,n} \cdot \alpha(z_{1,n})}{z_{1,n}}\right) = z_{1,n}(1 - u_2), \end{aligned}$$

где  $u_1 = \frac{\alpha_{01} \cdot z_{1,n} \cdot \alpha(x_{2,n})}{x_{2,n}} = \frac{\alpha_{01} \cdot z_{1,n}}{x_{2,n}^* + x_{2,n}}$  — доля численности нетоксичного фитопланктона, потребляемая зоопланктоном;  $u_2 = \frac{\alpha_{02} \cdot z_{2,n} \cdot \alpha(z_{1,n})}{z_{1,n}} = \frac{\alpha_{02} \cdot z_{2,n}}{z_{1,n}^* + z_{1,n}}$  — доля численности нехищного зоопланктона, потребляемая хищным;  $\alpha_{01}$  и  $\alpha_{02}$  — коэффициенты преобразования биомассы ( $\alpha_{01} \gg 1$ ,  $\alpha_{02} \gg 1$ ).

В результате модель сообщества принимает вид

$$\begin{cases} x_{1,n+1} = A \cdot x_{1,n} \exp(-ax_{1,n} - bx_{2,n}), \\ x_{2,n+1} = B \cdot \left(1 - \frac{\alpha_{01} \cdot z_{1,n}}{X_2^* + x_{2,n}}\right) \cdot x_{2,n} \exp(-gx_{1,n} - dx_{2,n}), \\ z_{1,n+1} = \frac{w_1 \cdot x_{2,n}}{X_2^* + x_{2,n}} \left(1 - \frac{\alpha_{02} \cdot z_{2,n}}{Z_1^* + z_{1,n}}\right) \cdot z_{1,n} \exp(-\omega_1 \cdot z_{1,n}), \\ z_{2,n+1} = \frac{w_2 \cdot z_{1,n}}{Z_1^* + z_{1,n}} z_{2,n} \exp(-\omega_2 \cdot z_{2,n}). \end{cases} \quad (3)$$

Несложные замены параметров  $\rho = \frac{b}{d}$ ,  $\varphi = \frac{g}{a}$ ,  $x_2^* = dX_2^*$ ,  $z_1^* = \omega_1 Z_1^*$ ,  $\frac{d\alpha_{01}}{\omega_1} = \alpha_1$ ,  $\frac{\omega_1 \alpha_{02}}{\omega_2} = \alpha_2$  и переход к новой системе координат  $ax_1 \rightarrow x_1$ ,  $dx_2 \rightarrow x_2$ ,  $\omega_1 z_1 \rightarrow z_1$ ,  $\omega_2 z_2 \rightarrow z_2$  позволяет упростить вид модели (3), уменьшив количество параметров:

$$\begin{cases} x_{1,n+1} = A \cdot x_{1,n} \exp(-x_{1,n} - \rho \cdot x_{2,n}), \\ x_{2,n+1} = B \cdot \left(1 - \frac{\alpha_1 \cdot z_{1,n}}{x_2^* + x_{2,n}}\right) \cdot x_{2,n} \exp(-\varphi \cdot x_{1,n} - x_{2,n}), \\ z_{1,n+1} = \frac{w_1 \cdot x_{2,n}}{x_2^* + x_{2,n}} \left(1 - \frac{\alpha_2 \cdot z_{2,n}}{z_1^* + z_{1,n}}\right) \cdot z_{1,n} \exp(-z_{1,n}), \\ z_{2,n+1} = \frac{w_2 \cdot z_{1,n}}{z_1^* + z_{1,n}} z_{2,n} \exp(-z_{2,n}). \end{cases} \quad (4)$$

## 2.1. Область допустимых значений модели

Применение модели (4) к описанию динамики планктонного сообщества в случае значительного давления хищников может привести к появлению отрицательных значений численностей как фитопланктона, так и зоопланктона. В связи с этим на параметры исследуемой модели и ее начальные условия накладываются дополнительные условия, обеспечивающие неотрицательность и ограниченность решений. В частности, если выражение  $\frac{\alpha_2 \cdot z_{2,n}}{z_1^* + z_{1,n}}$  превысит единицу, то из-за перепотребления жертвы хищником произойдет гибель популяций нетоксичного фитопланктона, а также обоих компонентов зоопланктона. Другой вариант гибели части сообщества реализуется при перепотреблении травоядного зоопланктона хищником:  $\frac{\alpha_2 \cdot z_{2,n}}{z_1^* + z_{1,n}} > 1$ ; в этом случае происходит гибель всего зоопланктона, а сообщество представлено конкурирующими компонентами фитопланктона. Далее на картах динамических режимов эта область параметров будет обозначена как область недопустимых значений (НД), при этом, если часть сообщества продолжает существовать после исчезновения хищника и его жертвы, дополнительно приводится характеристика его состава.

## 3. Эволюция сообщества

### 3.1. Особенности динамики неполного сообщества

Данная модель допускает существование значительного разнообразия вариантов состава сообществ, связанных с наличием помимо тривиального  $E_0(0, 0, 0, 0)$  и нетривиального равновесий  $E_7(x_1, x_2, z_1, z_2)$  нескольких полутривиальных, соответствующих существованию от одного до трех компонентов:  $E_1(x_1, 0, 0, 0)$ ,  $E_2(0, x_2, 0, 0)$ ,  $E_3(x_1, x_2, 0, 0)$ ,  $E_4(0, x_2, z_1, 0)$ ,  $E_5(x_1, x_2, z_1, 0)$ ,  $E_6(0, x_2, z_1, z_2)$  (приложение 1).

Используя найденные условия транскритических бифуркаций для тривиального и полутривиальных равновесий системы (4) (приложение 2) и ограничившись рассмотрением случая умеренной конкуренции ( $\rho\varphi < 1$ ) с равным конкурентным давлением ( $\rho = \varphi$ ), можно в общих чертах охарактеризовать результат эволюции рассматриваемого сообщества в зависимости от значений внутригрупповых параметров, а также характеристик взаимодействия компонентов.

### 1. Гибель сообщества

При недостаточном воспроизведстве конкурирующих компонентов фитопланктона ( $A < 1$ ,  $B < 1$ ) происходит их вырождение (рис. 1, область  $E_0$ ), ведущее к гибели оставшихся трофических уровней.

### 2. Существование локальных компонентов фитопланктона

В отсутствие хищника (в данном случае — травоядного зоопланктона, при  $w_1 < 1 + \frac{x_2^*}{\ln(B)}$ ) увеличение скоростей роста токсичного и нетоксичного фитопланктона обеспечивает локальное существование соответствующей группы фитопланктона (рис. 1, области  $E_1$  и  $E_2$ ). Отметим при  $w_1 < 1 + \frac{x_2^*}{\ln(B)}$  уровень воспроизведения травоядного зоопланктона недостаточен, что в перспективе ведет к его гибели.

При  $A = 1$  или  $B = 1$  возникают транскритические бифуркации (TS), в результате которых полутривиальные равновесия  $E_1$  (при  $A > 1$ ) и  $E_2$  (при  $B > 1$ ) приобретают устойчивость. Усложнение динамики локальных компонентов фитопланктона с ростом их репродуктивного потенциала происходит по сценарию Фейгенбаума.

### 3. Сообщество, состоящее из двух компонентов

#### a. Сообщество «токсичный фитопланктон — нетоксичный фитопланктон»

Внутри области, ограниченной линиями транскритических бифуркаций (TS):  $B = A^\varphi$  и  $A = B^\rho$ , оба типа фитопланктона сосуществуют (рис. 1, область  $E_3$ ), образуя двухкомпонентное сообщество. При этом с ростом репродуктивных потенциалов компонентов, составляющих сообщество, потеря устойчивости стационарных точек происходит при пересечении линии  $PD$  (соответствующей  $\lambda = -1$ ) через каскад бифуркаций удвоения периода. Ранее в работах [Luis, Elaydi, Oliveira, 2011; Kulakov, Neverova, Frisman, 2022] было показано, что бифуркационная граница, соответствующая потере устойчивости по сценарию Неймарка — Сакера, не принимает участия в формировании области устойчивости нетривиального решения  $E_3$ . Следовательно, в сообществе двух конкурирующих типов фитопланктона в отсутствие зоопланктона не возможен переход от стационарного состояния к квазипериодическим колебаниям. На рис. 1, б приведена карта динамических режимов, отражающая все результаты аналитического исследования, представленного на рис. 1, а. Карты формируются следующим образом: период цикла системы (4) рассчитывается в каждой точке плоскости параметров, при этом каждая точка окрашивается в определенный цвет в соответствии с найденным периодом (рис. 1, б). Отметим, что карта динамических режимов не может использоваться как инструмент для отделения квазипериодических режимов (Q) от хаотических (C) в области их перемешивания, здесь, как правило, используют показатели Ляпунова [Кузнецов, 2001; Кузнецов и др., 2012]. Однако ряд выводов о характере нерегулярных колебаний можно сделать по карте на основе анализа сценария потери устойчивости неподвижной точкой. Переход к хаосу осуществляется через каскад бифуркаций удвоения периода, а переход к квазипериодической динамике — через бифуркацию Неймарка — Сакера. Отметим, что с биологической точки зрения квазипериодику и хаос можно рассматривать как нерегулярную динамику, поэтому на картах оба режима обозначаются одним цветом. Дополнительно хаотические и квазипериодические колебания можно различить по виду траекторий системы, в первом случае колебания пилообразные, во втором — более гладкие, что часто характерно для динамики реальных популяций.

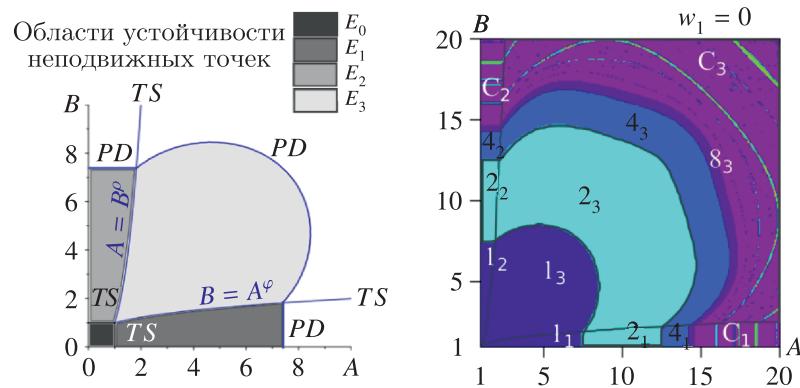


Рис. 1. (а) Области устойчивости неподвижных точек системы (4) в отсутствие хищников (при  $w_1 = 0$ ). (б) Карта динамических режимов. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла,  $C$  — хаотическая динамика. Индексы соответствуют номеру равновесия. Значения параметров и начальные условия:  $\rho = \varphi = 0,3$ ;  $x_{1,0} = 0,1$ ,  $x_{2,0} = 0,1$

Динамические эффекты модели двух конкурирующих видов подробно изучены в работе [Kulakov, Neverova, Frisman, 2022], далее мы будем рассматривать динамические эффекты, связанные с влиянием хищников на двухкомпонентное сообщество конкурентов.

#### б. Сообщество «нетоксичный фитопланктон – нехищный зоопланктон»

Другой сценарий развития двухкомпонентного сообщества реализуется с увеличением репродуктивного потенциала нехищного зоопланктона ( $w_1$ ) и связан с потерей устойчивости стационарной точкой  $E_2$  в результате перехода через линию транскритической бифуркации  $B = e^{x_2^*/(w_1-1)}$  при  $w_1 > 1 + \frac{x_2^*}{\ln(B)}$ , на которой  $E_2$  и  $E_4$  обмениваются устойчивостью. Область притяжения равновесия  $E_4(0, x_2, z_1, 0)$  также ограничена линиями транскритических бифуркаций, соответствующих обмену устойчивостью с равновесиями большей размерности:  $E_5(x_1, x_2, z_1, 0)$  и  $E_6(0, x_2, z_1, z_2)$ . Недостаточный темп воспроизводства токсичного фитопланктона соответствует условию  $\ln A < \rho \bar{x}_2$ , а хищного зоопланктона —  $w_2 < \frac{z_1^* + \bar{z}_1}{\bar{z}_1}$ .

На карте динамических режимов (рис. 2, а) видно, что при небольших темпах воспроизводства нетоксичного фитопланктона ( $B < 7$ ) область устойчивости  $E_4$  ограничена линией транскритической бифуркации  $B = e^{x_2^*/(w_1-1)}$ , до реализации которой существование нехищного зоопланктона невозможно из-за недостаточного темпа его собственного воспроизводства ( $w_1 < 1 + \frac{x_2^*}{\ln(B)}$ ). Однако при больших значениях  $B$  вблизи линии транскритической бифуркации  $B = e^{x_2^*/(w_1-1)}$  также происходит вытеснение зоопланктона из-за недостаточности его питания на фоне колебаний численности фитопланктона. То есть при значениях  $w_1$  немного выше уровня  $TS = 1 + \frac{x_2^*}{\ln(B)}$  низкая численность жертвы, которую она достигает в процессе колебаний, не позволяет хищнику закрепиться в сообществе, и он вымирает.

С ростом параметра  $B$  в области небольших значений  $w_1$  происходит потеря устойчивости равновесия через бифуркацию удвоения периода. Равновесие в этой области одно. С увеличением  $w_1$  область допустимых значений  $B$  значительно сужается, и усложнение динамики по сценарию Фейгенбаума ограничивается реализацией циклов небольшой длины (при  $w_1 = 6$  можно наблюдать рождение лишь 2-цикла и далее вымирание сообщества, рис. 2, а). При еще больших значениях  $w_1$  рост  $B$  позволяет наблюдать реализацию как прямой, так и обратной бифуркации Неймарка – Сакера (например, при  $w_1 = 6,8$ , рис. 2, а), причем здесь стационарная точка  $E_4$  единственна. Пример квазипериодической динамики приведен на рис. 2, в, здесь можно увидеть длиннопериодические колебания численности обоих компонентов с небольшим запаздыванием пиков и спадов хищника относительно жертвы.

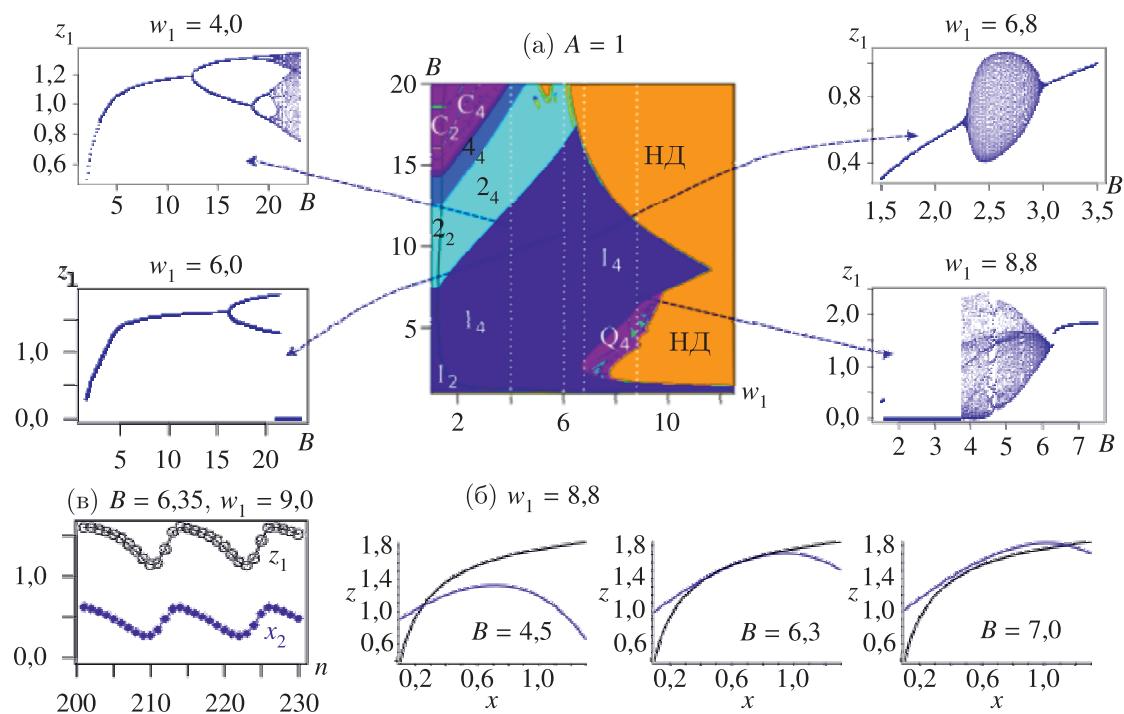


Рис. 2. (а) Карта динамических режимов, дополненная бифуркационными диаграммами. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, С и Q – хаотическая и квазипериодическая динамика соответственно. Индексы соответствуют номеру равновесия. Значения параметров и начальные условия:  $\alpha_1 = 0,5$ ,  $w_2 = 0$ ,  $x^* = 0,5$ ,  $z^* = 0,15$ ,  $\rho = \varphi = 0,3$ ;  $x_{1,0} = 0,1$ ,  $x_{2,0} = 0,1$ ,  $z_{1,0} = 0,1$ . (б) Графическое решение системы, соответствующей равновесию  $E_4(0, x_2, z_1, 0)$  при  $w_1 = 8,8$ . (в) Пример динамики фитопланктона ( $x_2$ ) и зоопланктона ( $z_1$ ) из области квазипериодичности

При более высоких  $w_1$  в узкой параметрической области в результате седлоузловой бифуркации может появиться еще два решения системы с большими значениями численности, одно из которых оказывается устойчивым, а другое нет (рис. 2, б). Отметим, что притягивающее равновесие с меньшей численностью достаточно быстро сливаются с неустойчивой неподвижной точкой и теряет устойчивость (рис. 2, б). Приведенная для этого случая бифуркационная диаграмма при  $w_1 = 8,8$  демонстрирует разрывы и резкие переходы от одних динамических режимов к другим, что позволяет идентифицировать бистабильность или/и мультистабильность, возникающие в том числе в результате касательной бифуркации. Также на бифуркационной диаграмме видно, что устойчивая нетривиальная неподвижная точка может сосуществовать с нерегулярными колебаниями. Подробное исследование данного эффекта в математической модели, описывающей динамику двухкомпонентной системы «фитопланктон – фитопланктон», представлено в работе [Неверова, Жданова, 2023].

#### 4. Сообщество, состоящее из трех компонентов

##### а. Сообщество «токсичный и нетоксичный фитопланктон – нехищный зоопланктон»

Каждое из рассмотренных выше сообществ, представленных двумя компонентами, может быть расширено до 3-компонентного в зависимости от значений популяционных параметров. Внутри области, ограниченной линиями транскритических бифуркаций (TS):  $B = A^\varphi$  и  $A = B^\rho$ , оба типа фитопланктона существуют (рис. 1, область  $E_3$ ), образуя двухкомпонентное сообщество. При этом, если репродуктивный потенциал травоядного зоопланктона достаточен (то есть выполняется неравенство  $w_1 > \frac{x_2^*(1-\varphi\rho)+\ln B-\varphi\ln A}{\ln B-\varphi\ln A}$ ), в системе появляется полутривиальное равновесие размерности 3:  $E_5(x_1, x_2, z_1, 0)$ . С другой стороны, данное трехкомпонентное сообщество

можно рассматривать как расширение сообщества «хищник – жертва», определяемого равновесием  $E_4(0, x_2, z_1, 0)$ , с появлением конкурента жертвы, позволяющим ему избегать хищничества в силу свойства токсичности.

На рис. 3 представлены карты динамических режимов, дополненные характеристикой состава сообщества. Присутствие в системе хищника с небольшим репродуктивным потенциалом практически не влияет на картину, наблюдавшуюся в сообществе двух конкурентов с равным конкурентным давлением: рост репродуктивных потенциалов фитопланктона сопровождается реализацией сценария Фейгенбаума. 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 периодической динамики, которые также бифурцируют по сценарию удвоения периода [Скалецкая, Фрисман, Шапиро, 1979]. Аналогичный сценарий потери устойчивости реализуется и для сообществ меньшей размерности ( $E_4$  и  $E_1$ ). Вытеснение зоопланктона происходит как при низких значениях репродуктивного потенциала нетоксичного фитопланктона  $B$  (из-за недостаточного питания,  $w_1 < \frac{x_2^*(1-\varphi\rho)+\ln B-\varphi\ln A}{\ln B-\varphi\ln A}$ ), так и при высоких (из-за флюктуации численности жертвы); при этом зоопланктон вымирает, а сообщество конкурентов развивается в соответствии с их собственными популяционными параметрами (рис. 3, а).

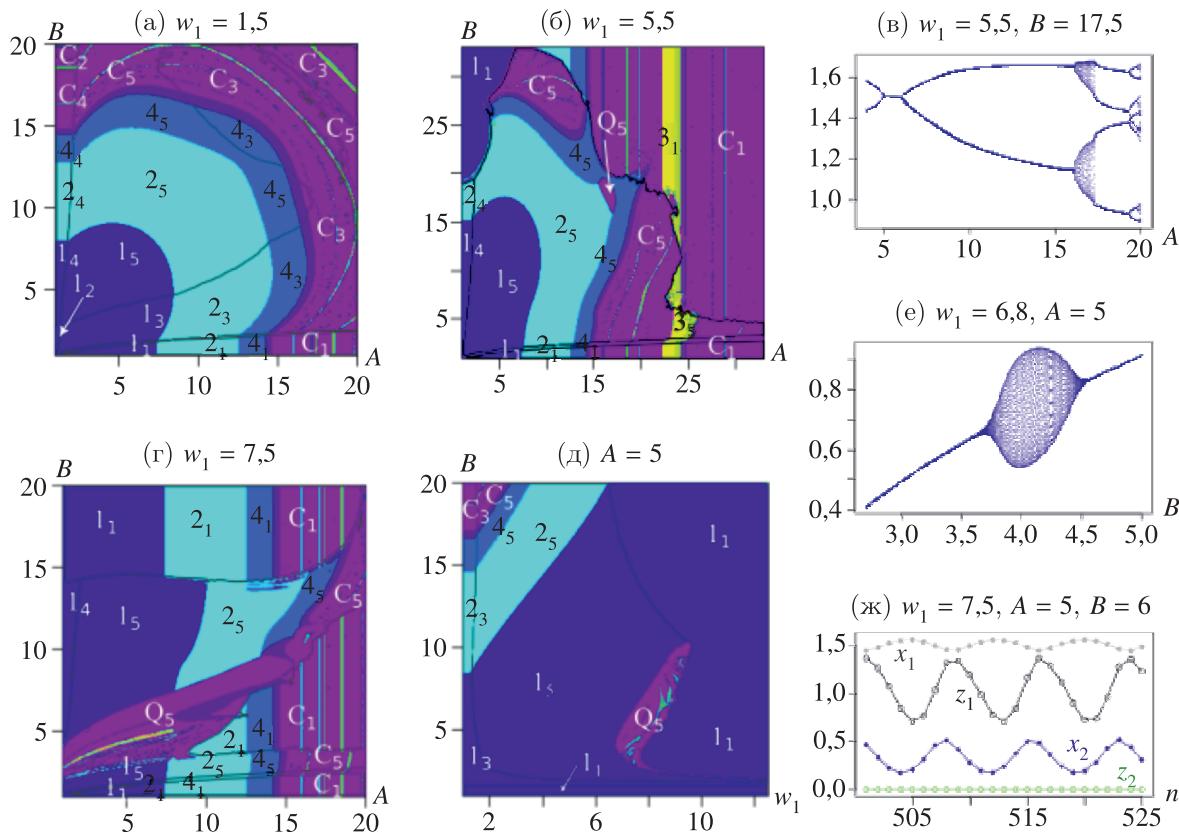


Рис. 3. (а, б, г, д) Карты динамических режимов. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, С и Q – хаотическая и квазипериодическая динамика соответственно. Индексы соответствуют номеру равновесия. Значения параметров и начальные условия:  $\alpha_1 = 0,5$ ,  $w_2 = 0$ ,  $x^* = 0,5$ ,  $z^* = 0,15$ ,  $\rho = \varphi = 0,3$ ;  $x_{1,0} = 0,1$ ,  $x_{2,0} = 0,1$ ,  $z_{1,0} = 0,1$ . (в, е) Бифуркационные диаграммы динамики численности травоядного зоопланктона  $z_1$ . (ж) Пример динамики фитопланктона ( $x_1$ ,  $x_2$ ) и зоопланктона ( $z_1$ ) из островка квазипериодики

Увеличение репродуктивного потенциала хищника можно рассматривать как рост конкурентного давления на нетоксичный фитопланктон со стороны токсичного. В частности, на кар-

те (рис. 3, б, область  $Q_5$ ) можно видеть бифуркации 2-циклов по сценарию Неймарка – Сакера (рис. 3, в), как и в модели двух конкурентов при слабой межвидовой конкуренции (рис. 3, б, область  $Q_5$ ) [Kulakov, Neverova, Frisman, 2022]. При больших репродуктивных потенциалах фитопланктона элиминация зоопланктона происходит вместе с его жертвой — нетоксичным фитопланктоном, в итоге в системе выживает только токсичный фитопланктон.

Дальнейший рост репродуктивного потенциала хищника приводит к тому, что возникает возможность потери устойчивости неподвижной точкой по сценарию Неймарка – Сакера: равновесие  $E_5$  теряет устойчивость с образованием инвариантной кривой в фазовом пространстве (рис. 3, г); реализацию этого же сценария можно наблюдать в двухкомпонентном сообществе «хищник – жертва» (рис. 2, а и рис. 3, г при  $\ln A < \rho\bar{x}_2$ ). Более наглядно представить область значений репродуктивного потенциала хищника, при которых возникает бифуркация Неймарка – Сакера, можно по картам динамических режимов в плоскости параметров ( $w_1, B$ ) при фиксированном значении репродуктивного потенциала токсичного фитопланктона ( $A$ ). Так, на рис. 3, д видно, что потеря устойчивости равновесием возможна по двум сценариям, при этом бифуркация Неймарка – Сакера реализуется при высоком репродуктивном потенциале хищника. Также построенная карта позволяет заключить, что возникновение квазипериодических колебаний является следствием взаимодействия «хищник – жертва», поскольку с ростом  $w_1$  давление хищника на жертву увеличивается. В целом же длиннопериодические колебания (рис. 3, ж), возникающие в 3-компонентном сообществе, несколько отличаются от тех, что наблюдались в двухкомпонентной системе. Динамика конкурентов находится практически в противофазе, сохраняется небольшое запаздывание пиков и спадов хищника относительно жертвы, но амплитуда колебаний хищника здесь становится заметно большей, чем у жертвы.

#### б. Сообщество «нетоксичный фитопланктон – хищный и нехищный зоопланктон»

С увеличением параметра, характеризующего репродуктивный потенциал хищного зоопланктона ( $w_2$ ), при переходе через границу  $w_2 = \frac{z_1^* + \bar{z}_1}{\bar{z}_1}$  равновесие  $E_4(0, x_2, z_1, 0)$  обменивается устойчивостью с равновесием большей размерности  $E_6(0, x_2, z_1, z_2)$ , которое соответствует сообществу с еще одним типом зоопланктона, т. е. хищником следующего трофического уровня.

На рис. 4 представлены карты динамических режимов, дополненные характеристикой состава сообщества. Присутствие в системе хищника следующего трофического уровня (хищного зоопланктона), пока его репродуктивный потенциал невелик (рис. 4, а), практически не меняет картину, наблюдавшуюся в двухкомпонентном сообществе «хищник – жертва» (рис. 2). Также при небольшом темпе воспроизводства нехищного зоопланктона ( $w_1$ ) с ростом репродуктивного потенциала фитопланктона ( $B$ ) усложнение динамики сообщества происходит через каскад удвоения периода. На карте динамических режимов можно видеть практически неизменный островок квазипериодической динамики в области значений  $w_1 > 6$ . В этой области квазипериодики изменение численности всех компонентов по-прежнему достаточно плавное, с небольшим запаздыванием пиков и спадов хищников относительно их жертв (рис. 4, б, в). Рост репродуктивного потенциала хищника верхнего трофического уровня (хищного зоопланктона) приводит к расширению области стабильной динамики (при небольших скоростях воспроизводства хищника,  $w_1$ ) и реализации каскада удвоения периода при больших значениях  $B$ . Кроме того, происходит деформация острова квазипериодики: нижняя часть его вытягивается, и квазипериодические колебания возникают уже при меньших значениях репродуктивного потенциала нехищного зоопланктона ( $w_1 < 6$ , рис. 4, г, д, е, и). В этой «новой» области характер динамики взаимодействующих компонентов значительно отличается от тех плавных и согласованных между собой колебаний, которые можно было наблюдать в редуцированных сообществах, не включающих хищника второго уровня трофической цепи. При небольших значениях  $B$  (соответствующих стабильной динамике) наблюдаются плавные длиннопериодические колебания всех трех компонентов, причем значительную амплитуду демонстрирует только динамика хищного зоопланктона, численность

других компонентов практически не меняется, что соответствует описанию скрытых циклов (рис. 4, жс).

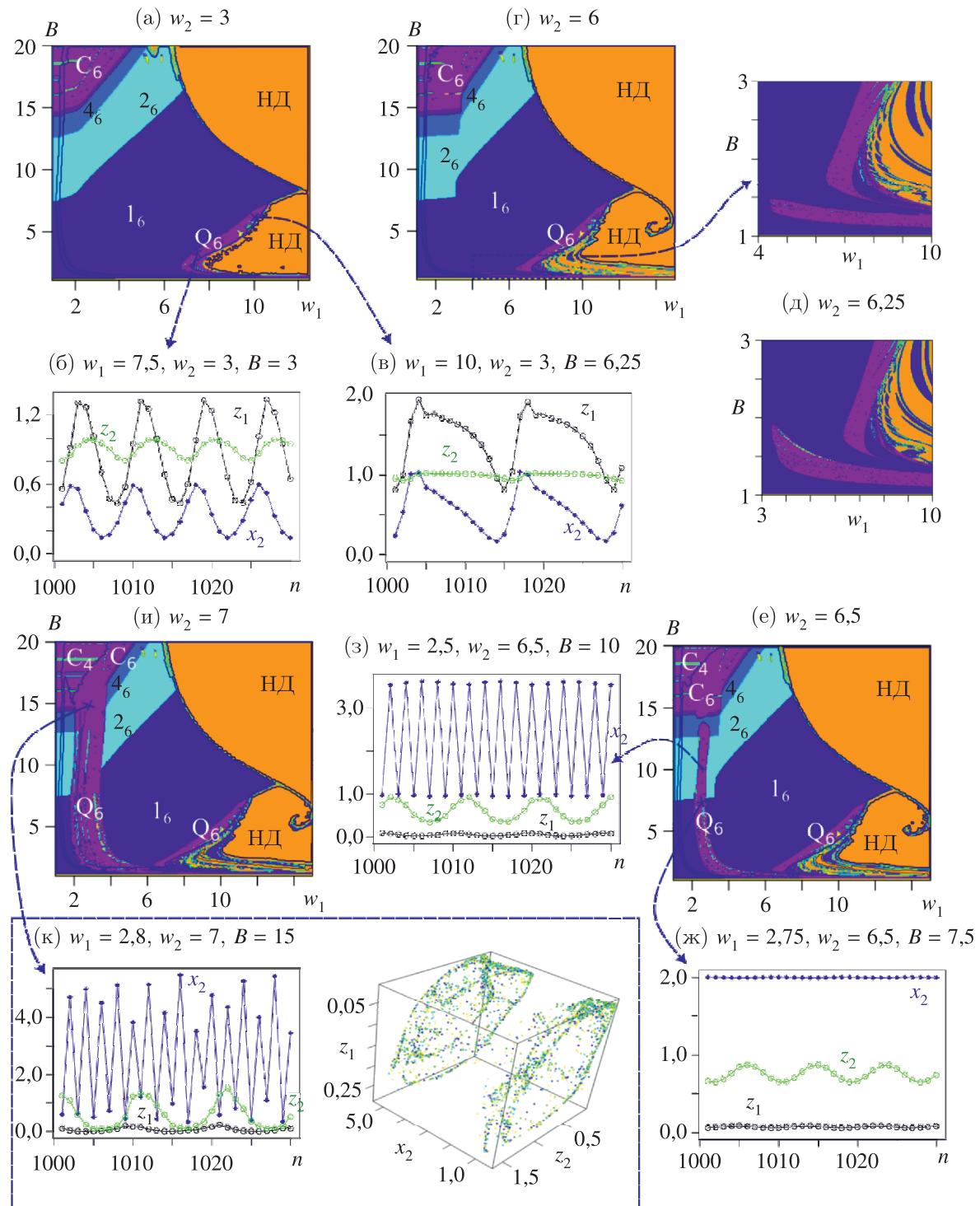


Рис. 4. (а, г, д, е, и) Карты динамических режимов. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, С и Q — хаотическая и квазипериодическая динамика соответственно. Индексы соответствуют номеру равновесия. Значения параметров и начальные условия:  $\alpha_1 = 0,5$ ,  $A = 1$ ,  $x^* = 0,5$ ,  $z^* = 0,15$ ,  $\rho = \varphi = 0,3$ ;  $x_{1,0} = 0,1$ ,  $x_{2,0} = 0,1$ ,  $z_{1,0} = 0,1$ . (б, в, з, ж, к) Примеры динамики нетоксичного фитопланктона ( $x_2$ ) и зоопланктона ( $z_1$ ,  $z_2$ ) из островков квазипериодики

При больших значениях репродуктивного потенциала фитопланктона ( $B$ , соответствующих 2-циклу) в фазовом пространстве возникают два предельных цикла, при этом оба типа зоопланктона демонстрируют плавные колебания (длиннопериодические колебания), а фитопланктон — зашумленный 2-цикл (рис. 4, з). Аналогично: при еще больших  $B$  можно увидеть 4, 8 и т. д. предельных циклов в фазовом пространстве. Рост репродуктивного потенциала хищного зоопланктона ( $w_2$ ) увеличивает область дополнительной возникшей здесь квазипериодики вплоть до значений  $B$ , соответствующих нерегулярной динамике (рис. 4, и), и здесь можно видеть пилообразные колебания фитопланктона на фоне плавного изменения численности зоопланктона (рис. 4, к).

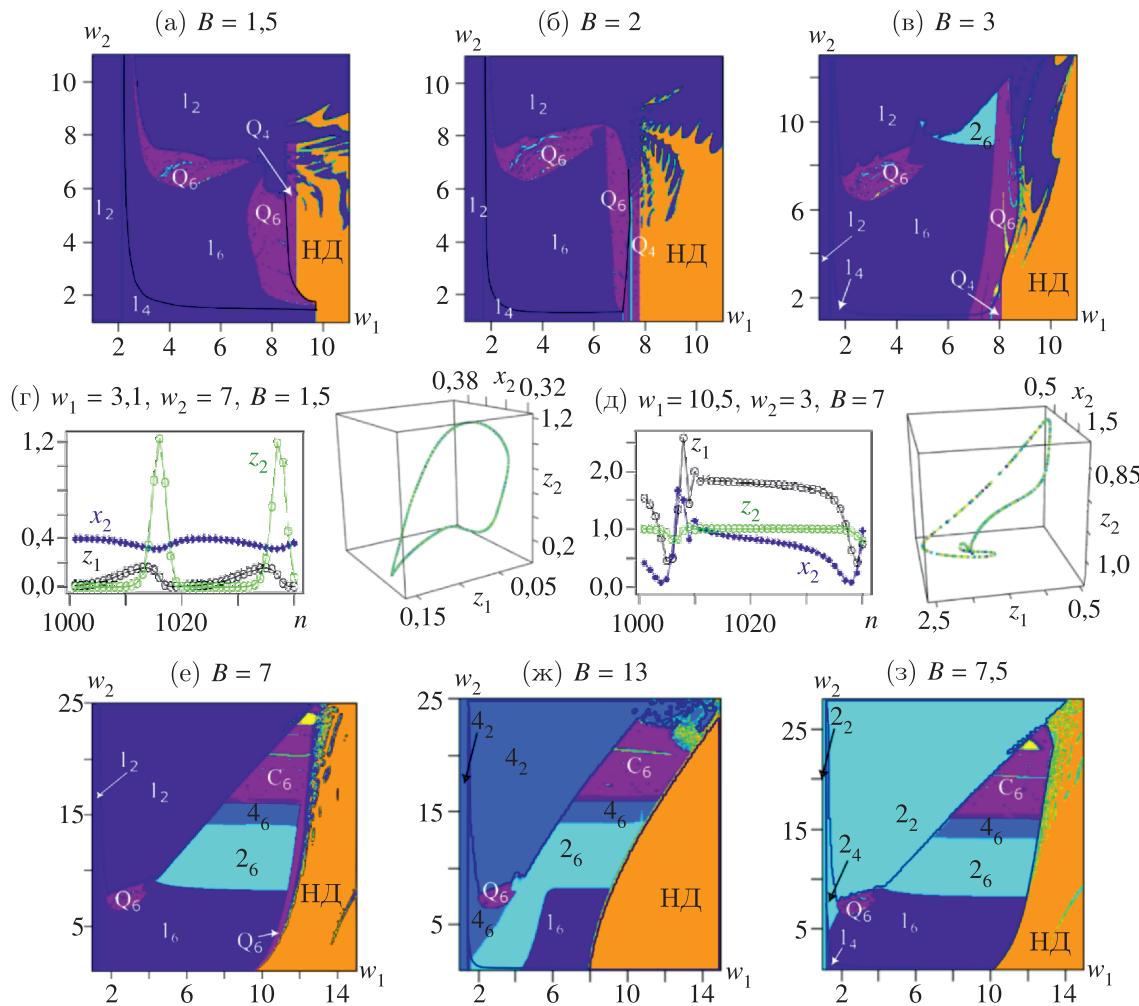


Рис. 5. (а–в, е–з) Карты динамических режимов. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, С и Q — хаотическая и квазипериодическая динамика соответственно. Индексы соответствуют номеру равновесия. Значения параметров и начальные условия:  $\alpha_1 = 0,5$ ,  $A = 1$ ,  $x^* = 0,5$ ,  $z^* = 0,15$ ,  $\rho = \varphi = 0,3$ ;  $x_{1,0} = 0,1$ ,  $x_{2,0} = 0,1$ ,  $z_{1,0} = 0,1$ . (г, д) Примеры динамики фитопланктона ( $x_1$ ) и зоопланктона ( $z_1$ ,  $z_2$ ) из островков квазипериодики

Карты динамических режимов, построенные в параметрической плоскости ( $w_1$ ,  $w_2$ ), при фиксированном значении репродуктивного потенциала нетоксичного фитопланктона ( $B$ ) позволяют увидеть рождение второго островка квазипериодической динамики в параметрическом пространстве (рис. 5). При малых значениях  $B$  (рис. 5, а, б;  $B = 1,5$ ,  $B = 2$ ) существуют два островка квазипериодической динамики: один можно было видеть в двухкомпонентном сообществе, дру-

гой новый. Здесь стабильная динамика фитопланктона раскачивается за счет потребления хищником при достаточно большой скорости воспроизведения хищников до квазипериодической. Причем если репродуктивный потенциал у хищного зоопланктона высокий, то его численность практически равна нулю в течение многих поколений, пока подрастает численность его пищи — мирного зоопланктона, далее происходит резкий всплеск его численности, и снова он практически исчезает; при этом фитопланктон очень плавно флюктуирует с небольшой амплитудой (рис. 5, *г*). С ростом репродуктивного потенциала нетоксичного фитопланктона ( $B < e^2$ ) в параметрическом пространстве между двумя островками квазипериодики появляются области реализации каскада бифуркаций удвоения периода вплоть до хаоса. Например, при  $B = 3$  можно различить только 2-цикл и далее его бифуркацию по сценарию Неймарка — Сакера (рис. 5, *в*), а при  $B = 7$  уже полный сценарий Фейгенбаума (рис. 5, *е*). С приближением значений  $B$  к точке бифуркации ( $B = e^2$ ) область квазипериодики справа истончается и в конце концов исчезает, а островок слева остается практически неизменным (рис. 5, *е-з*). При значениях  $B$ , соответствующих 2-циклу, собственный 2-цикл фитопланктона в некоторой области стабилизируется за счет потребления хищниками (области  $1_6$  и  $1_4$  на рис. 5, *з*), при больших репродуктивных потенциалах хищников реализуется каскад бифуркаций удвоения периода вплоть до хаоса. Островок квазипериодической динамики сохраняется, здесь характер динамики смешанный (на фазовом портрете можно видеть два предельных цикла): фитопланктон демонстрирует зашумленный 2-цикл, а динамика хищников плавная. Достаточно интересной оказывается динамика 3-компонентного сообщества в «истончающемся» островке квазипериодики справа (пример на рис. 5, *д*): можно наблюдать чередование плавной динамики и пачечных колебаний (напоминающих возникающие в системах с непрерывным временем, см., например, [Кулаков, Курилова, Фрисман, 2019; Курилова, Кулаков, Фрисман, 2023]), при которых изменение численности компонентов состоит из отрезков медленной тонической динамики и регулярно появляющихся всплесков пачечной динамики численностей, которые не согласованы между собой.

### 3.2. Особенности динамики полного сообщества

Полное сообщество отличается от рассмотренного выше 3-компонентного сообщества (зоопланктон — зоопланктон — фитопланктон) наличием конкурента фитопланктона, который из-за токсичности избегает хищничества. Полагая, что платой за эту полезную мутацию является уменьшение скорости воспроизведения токсичного фитопланктона относительно нетоксичного ( $A < B$ ) [Fussmann et al., 2005], рассмотрим, как изменится динамика 3-компонентного сообщества с появлением в нем четвертого компонента.

Появление конкурента у фитопланктона с небольшим репродуктивным потенциалом практически не меняет динамику сообщества, характерные особенности карт динамических режимов сохраняются, что можно видеть, например, на рис. 5, *в* и 6, *а*. Рост репродуктивного потенциала токсичного фитопланктона выглядит как снижение репродуктивного потенциала нетоксичного фитопланктона, что приводит к более поздней реализации каскада удвоения периода (рис. 6, *б* и 5, *б*, *в*, *б*, *е* и 5, *ж*, *з*). При этом островок квазипериодики слева остается практически неизменным, также можно наблюдать расширение области квазипериодики справа и смещение ее в область меньших значений репродуктивного потенциала мирного зоопланктона (рис. 6, *в*, *г*). В полном сообществе могут возникать колебания со значительно отличающейся амплитудой составляющих его компонентов, в которых численность жертв выглядит практически стабильной, а хищник значительно флюктуирует (пример на рис. 6, *д*), что может соответствовать описанию скрытых циклов.

С другой стороны, полное сообщество возникает в результате присутствия хищного зоопланктона в трехкомпонентном сообществе, состоящем из конкурирующих групп фитопланктона и нехищного зоопланктона. Изучая влияние хищника следующего трофического уровня на сообщество, будем рассматривать изменение карты динамических режимов в параметрической плос-

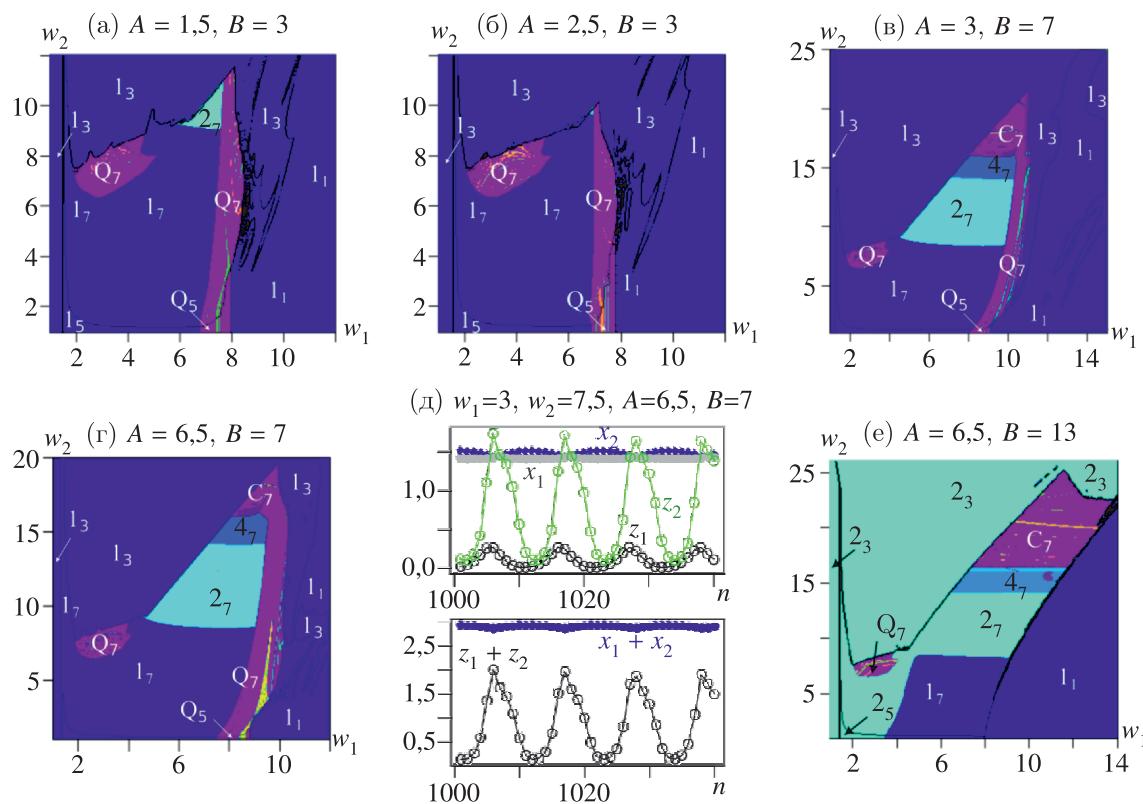


Рис. 6. (а–г, е) Карты динамических режимов. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, С и Q – хаотическая и квазипериодическая динамика соответственно. Индексы соответствуют номеру равновесия. Значения параметров и начальные условия:  $\alpha_1 = 0,5$ ,  $x^* = 0,5$ ,  $z^* = 0,15$ ,  $\rho = \varphi = 0,3$ ;  $x_{1,0} = 0,1$ ,  $x_{2,0} = 0,1$ ,  $z_{1,0} = 0,1$ . (г, д) Пример «скрытых циклов» фитопланктона ( $x_1$ ,  $x_2$ ) и зоопланктона ( $z_1$ ,  $z_2$ ) в области квазипериодической динамики

кости репродуктивных потенциалов конкурирующих компонентов фитопланктона ( $A$ ,  $B$ ). Как уже отмечалось, в редуцированном сообществе, состоящим из трех компонентов ( $x_1$ ,  $x_2$  и  $z_1$ ), при небольших значениях репродуктивного потенциала хищника нетривиальное равновесие теряет устойчивость только по сценарию Фейгенбаума; с ростом параметра  $w_1$  реализация сценария Неймарка – Сакера оказывается возможна после реализации бифуркации удвоения периода (для 2-циклов), а при больших значениях ( $w_1 > 6$ ) – до этой бифуркации (для равновесия) (рис. 3). Появление хищника следующего трофического уровня, при сохранении области квазипериодической динамики при больших  $w_1$ , создает новую область квазипериодики при меньших больших  $w_1$  (но  $w_2 > 6$ ), которая начинается в области небольших репродуктивных потенциалов фитопланктона (соответствующих стационарной динамике), захватывает область параметрической плоскости, соответствующей 2, 4, 8 и т. д. циклам, вплоть до хаотической динамики (рис. 7,  $\partial$ ,  $e$ ). Причем при небольших значениях ( $A$ ,  $B$ ) квазипериодическая динамика ( $Q_7$  на рис. 7,  $\partial$ ,  $e$ ) представляет собой одну замкнутую кривую в фазовом пространстве ( $Q_7$  на рис. 7,  $\partial$ ,  $e$ ) и выглядит как согласованные плавные колебания всех четырех видов, амплитуда которых может значительно отличаться. При больших репродуктивных потенциалах фитопланктона, соответствующих 2-циклу ( $Q_7^2$  на рис. 7,  $\partial$ ,  $e$ ), в фазовом пространстве возникают две замкнутые кривые ( $Q_7^2$  на рис. 7,  $\partial$ ,  $e$ ), а характер колебаний фито- и зоопланктона значительно отличается: фитопланктон демонстрирует зашумленный 2-цикл, зоопланктон – плавные длиннопериодические флюктуации. Аналогичную картину можно наблюдать для 4, 8 и т. д. циклов. Далее длина цикла быстро растет, и более-менее точная классификация составляющих смеси различных динамик

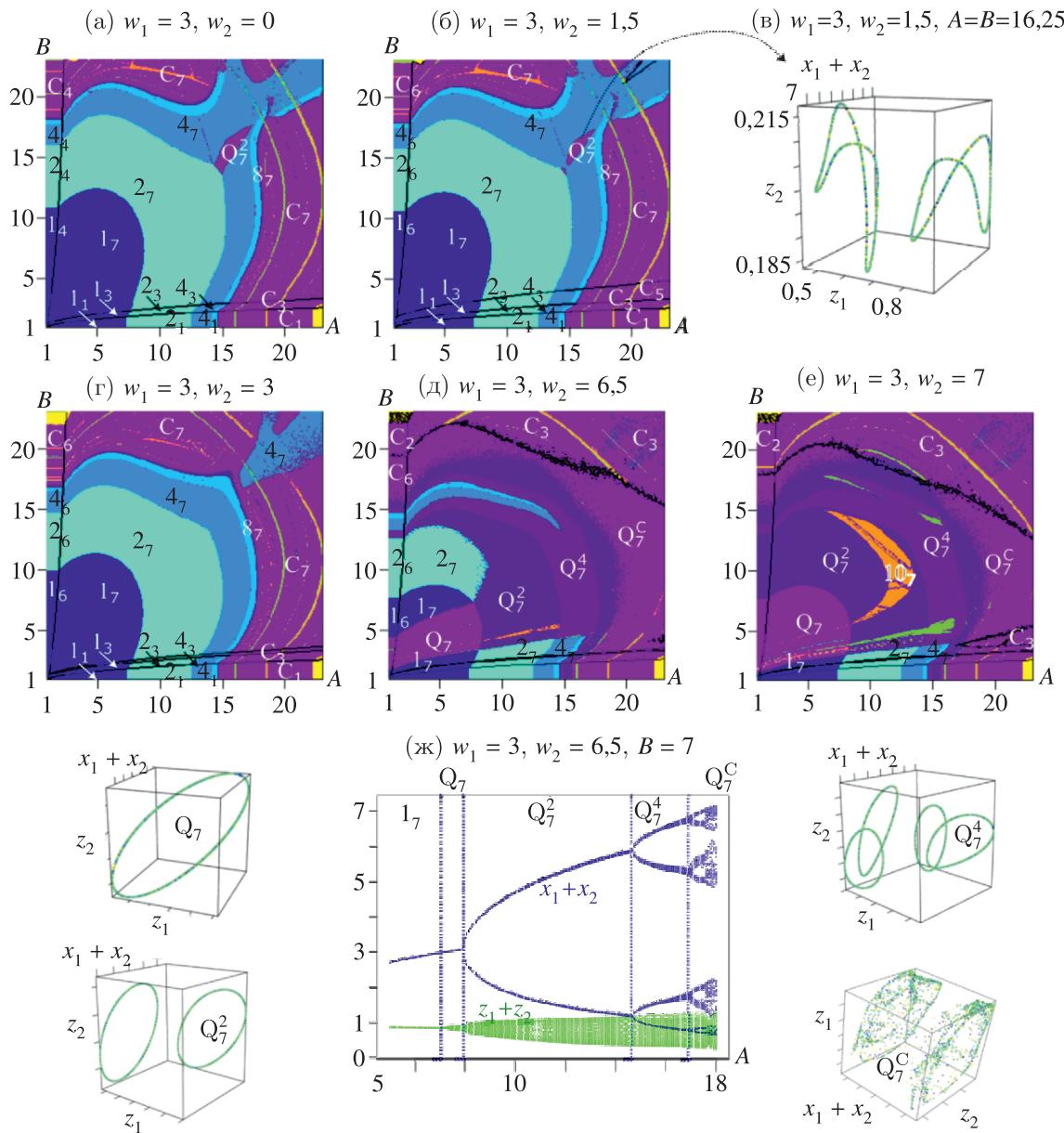


Рис. 7. (а, б, г–е) Карты динамических режимов. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, С и Q – хаотическая и квазипериодическая динамика соответственно. Нижние индексы соответствуют номеру равновесия, верхние характеризуют тип смешанной динамики. Значения параметров и начальные условия:  $\alpha_1 = 0,5$ ,  $x^* = 0,5$ ,  $z^* = 0,15$ ,  $\rho = \varphi = 0,3$ ;  $x_{1,0} = 0,1$ ,  $x_{2,0} = 0,1$ ,  $z_{1,0} = 0,1$ . (д) Пример фазового портрета системы в области квазипериодической динамики  $Q^2$ . (ж) Бифуркационная диаграмма динамики суммарной численности фитопланктона,  $x_1 + x_2$  (синий цвет), и зоопланктона,  $z_1 + z_2$  (синий цвет), с примерами смешанной динамики  $Q^i$

компонентов становится нетривиальной задачей. В области, помеченной как  $Q_7^C$ , динамика сообщества смешанная: можно видеть как явно хаотическую динамику фитопланктона при гладкой квазипериодической динамике зоопланктона, так и пилообразные колебания всех компонентов.

#### 4. Обсуждение и заключение

Для изучения возможной динамики планктонного сообщества и механизмов возникновения колебаний построена четырехкомпонентная математическая модель с дискретным временем,

учитывающая конкурентные взаимоотношения между разными группами фитопланктона и трофические характеристики зоопланктона. Другими словами, предполагается, что полное сообщество представлено токсичным и нетоксичным фитопланкtonом, конкурирующим за ресурсы, а также нехищным и хищным зоопланкtonом. Для описания динамики токсичного и нетоксичного компонентов фитопланктона используется рикеровская модель конкуренции, которая учитывает не только межгрупповую конкуренцию взаимодействующих компонентов, но и внутригрупповую конкуренцию в виде самолимитирования. Для описания процесса питания зоопланктона выбрана трофическая функция Холлинга второго типа, учитывающая насыщение хищника. Проведено аналитическое исследование модели: найдены ее неподвижные точки, отражающие возможную структуру сообщества, определяемую сосуществованием разных трофических уровней. Модель исследована на устойчивость при помощи как аналитических, так и численных методов. Для изучения эволюции возникающих режимов динамики использовались карты динамических режимов и бифуркационные диаграммы. Результаты, полученные в ходе исследования модели, предложенной в данной работе, можно рассматривать как новые динамические эффекты, возникающие в результате «добавления» еще одного трофического уровня, начиная с сообщества конкурирующих популяций.

Для модели конкуренции токсичного и нетоксичного фитопланктона, учитывающей не только межгрупповую, но и внутригрупповую конкуренцию, показано возникновение разнообразной и сложной динамики, а также мультистабильности. Отметим, что в двухкомпонентной системе при конкуренции за ресурсы вероятность выживания компонента зависит от скорости его воспроизведения, т. е. чем выше репродуктивный потенциал, тем выше вероятность вытеснения его конкурента. Однако даже в случае, когда репродуктивный потенциал одного из конкурентов выше другого, можно подобрать начальное условие, которое приведет к тому, что компонент с меньшим репродуктивным потенциалом вытеснит конкурента с большим [Kulakov, Neverova, Frisman, 2022]. В случае слабо выраженной межвидовой конкуренции при достаточно высоких скоростях роста также возникают сложности прогнозирования сценария развития сообщества, хотя компоненты и сосуществуют. На основе проведенных численных экспериментов продемонстрировано, что возникающий 2-цикл бифурцирует как по сценарию Неймарка – Сакера, так и по сценарию удвоения периода. При этом данный 2-цикл и режимы, возникшие в результате потери его устойчивости, существуют с другими динамическими режимами, т. е. одновременно существуют несколько аттракторов, каждый из которых характеризуется собственной областью притяжения, и, следовательно, начальные условия определяют, какой из аттракторов будет реализован. В этом контексте влияние внешних факторов можно рассматривать как модификацию начальных условий, приводящую к переключению между различными типами динамики, обусловленной сосуществованием конкурирующих аттракторов и переходу на новый динамический режим [Medvinsky et al., 2019; Neverova, Kulakov, Frisman, 2019; Neverova et al., 2019]. Следовательно, небольшие флуктуации текущих численностей конкурирующих групп могут привести к смене наблюдаемого режима динамики в сообществе. Следует отметить, что подобная непредсказуемость динамики и ее зависимость от начальных условий в многовидовых конкурирующих сообществах обсуждаются в работе [Huisman, Weissing, 2001], где на основе модели, широко применяемой в экологии фитопланктона, показано, что система может иметь несколько альтернативных аттракторов.

В случае присутствия еще одного трофического уровня, а именно нехищного зоопланктона, потребляющего нетоксичный фитопланктон, анализ сценариев перехода от стационарной динамики к колебаниям численности сообщества показал, что потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующего сосуществованию конкурирующих групп 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 конкурирующих видов, возможна лишь дестабилизация численности в результате бифуркации удвоения периода. Отметим, что при малой скорости роста «хищника» картина динамического поведения совпадает с особенностями динамики сообщества, представленного конкурирующими группами фитопланктона. В случае высокого репродуктивного потенциала хищника динамика трехкомпонентного сообщества демонстрирует поведение подобное системе «хищник – жертва», при этом конкуренцию за ресурсы со стороны токсичного фитопланктона можно рассматривать как вклад в увеличение давления хищников на нетоксичный фитопланктон. Математическая модель, соответствующая такому тритрофному сообществу, может иметь до трех нетривиальных равновесий, обеспечивающих существование всех компонентов сообщества, одно из которых неустойчиво. Это связано с тем, что в довольно узкой параметрической области происходит седло-узловая бифуркация, в результате которой, в дополнение к существующему устойчивому нетривиальному равновесию, рождается устойчивое и неустойчивое нетривиальные равновесия (рис. 2) [Неверова, Жданова, 2023]. При этом бассейны притяжения двух устойчивых равновесий делят фазовое пространство, в результате чего численность сообщества может стабилизироваться, достигая больших или меньших значений (в зависимости от начальных условий). Важно отметить, что если система «нетоксичный фитопланктон – нехищный зоопланктон» имеет три нетривиальные неподвижные точки, то для модели сообщества «конкурирующий фитопланктон – зоопланктон» можно подобрать значения параметров, при которых количество нетривиальных неподвижных точек будет такое же. Однако, как оказалось, в системе возникает мультистабильность, связанная с возникновением нерегулярной динамики на фоне еще не потерявшей устойчивость единственной неподвижной точки. В результате в некоторой параметрической области фазовое пространство делят квазипериодический режим и устойчивая динамика.

Обобщая анализ влияния значений параметров тритрофной системы на ее динамическое поведение, отметим, что рост коэффициента, характеризующего давление хищника на жертву, приводит к тому, что характерные длиннопериодические колебания с запаздыванием возникают при более низкой скорости роста хищника. В свою очередь увеличение константы полунасыщения существенно расширяет область устойчивости нетривиального равновесия, отодвигая возникновение квазипериодических колебаний в сторону больших значений репродуктивного потенциала хищника. На основе построенных карт динамических режимов показано, что возникновение квазипериодических колебаний обусловлено взаимодействием «хищник – жертва» [Жданова, Жданов, Неверова, 2022; Неверова, Жданова, 2023]. Однако в целом колебания возникают при небольшой скорости роста нетоксичного фитопланктона.

В случае полного сообщества, представленного двумя типами фитопланктона и хищным и нехищным зоопланктоном, при малой скорости роста хищного зоопланктона динамика сообщества согласуется с поведением системы «два типа конкурирующего фитопланктона – нехищный зоопланктон», при высоком – с системой «нетоксичный фитопланктон – хищный и нехищный зоопланктон», когда в дополнение к острову квазипериодики, возникающему в тритрофной системе, внутри области устойчивости появляется еще один остров нерегулярной динамики, которая начинается в области небольших репродуктивных потенциалов фитопланктона (соответствующих стационарной динамике) и, по сути, захватывает всю параметрическую плоскость. Отметим, что здесь возникает возможность возникновения квазипериодических колебаний практически при любых значениях скорости роста нетоксичного фитопланктона. Важно отметить, что здесь, как и в редуцированных сообществах, в зависимости от значений начального условия могут реализовываться разные динамические режимы, т. е. возможна смена наблюдаемого динамического режима либо смена фазы колебаний. Как результат, наличие множественных атTRACTоров и постоянное присутствие слабых возмущающих факторов, перебрасывающих систему

из одного бассейна притяжения в другой, делают задачу прогнозирования динамики экосистемы весьма сложной. При этом необходимо понимать, что изменение характера динамики может произойти не только в случае существования нескольких аттракторов при одних и тех же значениях параметров, но и вследствие фазовой мультистабильности, когда под действием возмущения переменой уравнения модельная траектория осуществляет прыжки по бассейнам притяжения разных фаз одного и того же динамического режима. При этом чем длиннее период наблюдаемых колебаний, тем больше фаз этого цикла со своими бассейнами притяжения может существовать, что в условиях нестационарной среды может существенно усложнять динамику.

В целом отметим, что предложенная концептуальная, включающая небольшое число уравнений модель представляется адекватным инструментом для исследования и выявления основных механизмов формирования взаимосвязанной динамики компонентов, составляющих планктонное сообщество [Тихонова и др., 2003]. Так, предложенная в данной работе модель динамики сообщества с дискретным временем, являясь достаточно простой, позволяет получить динамику сообщества подобную той, что отмечают в природе и экспериментах. В частности, возникает динамика, характерная для планктонного сообщества, — с отставанием динамики хищника от жертвы примерно на четверть периода. Также наблюдаются длиннопериодические противофазные циклы хищника и жертвы. Особо следует отметить возникновение скрытых циклов (*cryptic cycles*), при которых плотность жертв остается практически постоянной, а плотность хищников колеблется, демонстрируя влияние быстрой эволюции, маскирующей трофическое взаимодействие. Однако нужно понимать, что 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. 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 и смещающего систему в бассейн притяжения другого динамического режима.

## Список литературы (References)

- Абакумов А. И., Израильский Ю. Г., Фрисман Е. Я. Сложная динамика планктона в топографическом вихре // Математическая биология и биоинформатика. — 2015. — Т. 10, № 2. — С. 416–426. — DOI: 10/17537/2015.10.416  
*Abakumov A. I., Izraelsky Yu. G., Frisman E. Ya. Slozhnaya dinamika planktona v topograficheskem vihre [Complex plankton dynamics in a topographic eddy] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2015. — Vol. 10, No. 2. — P. 416–426 (in Russian).*
- Бердников С. В., Селиутин В. В., Сурков Ф. А., Тютюнов Ю. В. Моделирование морских экосистем: опыт, современные подходы, направления развития (обзор). Часть 1. Сквозные модели // Морской гидрофизический журнал. — 2022а. — Т. 38, № 1. — С. 105–122. — DOI: 10.22449/0233-7584-2022-1-105-122  
*Berdnikov S. V., Selyutin V. V., Surkov F. A., Tyutynov Yu. V. Modeling of marine ecosystems: experience, modern approaches, directions of development (review). Part 1. End-to-end models // Physical Oceanography. — 2022. — Vol. 29, No. 1. — P. 98–114. — doi 10.22449/1573-160X-2022-1-98-114 (Original Russian paper: Berdnikov S. V., Selyutin V. V., Surkov F. A., Tyutynov Yu. V. Modelirovaniye morskikh ekosistem: opyt, sovremennye podkhody, napravleniya razvitiya (obzor). Chast 1. Skvoznye modeli // Morskoy gidrofizicheskij zhurnal. — 2022a. — Vol. 38, No. 1. — P. 105–122.)*
- Бердников С. В., Селиутин 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. — 2022б. — Т. 38, № 2. — С. 196–217. — DOI: 10.22449/0233-7584-2022-2-196-217  
*Berdnikov S. V., Selyutin V. V., Surkov F. A., Tyutynov Yu. V. Modeling of marine ecosystems: experience, modern approaches, directions of development (review). Part 2. Population and trophodynamic models // Physical*

- Oceanography. — 2022. — Vol. 29, No. 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. Modelirovaniye morskikh ekosistem: opyty, sovremennoye podhody, napravleniya razvitiya (obzor). Chast 2. Modeli populyacij i trofodinamiki // Morskoy gidrofizicheskij zhurnal.* — 2022b. — Vol. 38, No. 2. — P. 196–217.)
- Васечкина Е. Ф., Ярин В. Д.** Моделирование динамики возрастной структуры популяций свободнoplывающих копепод Черного моря // Морской гидрофизический журнал. — 2010. — № 1. — С. 63–80.
- Vasechkina E. F., Yarin V. D. Modeling of the dynamics of age structure of the populations of free-floating copepods in the Black Sea // Physical Oceanography. — 2010. — Vol. 20, No. 1. — P. 58–74. — DOI: 10.1007/s11110-010-9067-1 (Original Russian paper: *Vasechkina E. F., Yarin V. D. Modelirovaniye dinamiki vozrastnoj struktury populyacij svobodnoplavayushchih kopepod Chernogo morya // Morskoy gidrofizicheskij zhurnal.* — 2010. — No. 2. — P. 63–80.)*
- Вольтерра В.** Математическая теория борьбы за существование. — М.: Наука, 1976.
- Volterra V. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. — Paris: Gauthier-Villars, 1931. (Russ. ed.: Volterra V. Matematicheskaya teoriya borby za sushchestvovaniye. — Moscow: Nauka, 1976.)*
- 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 otoshenij 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).*
- Гиричева Е. Е., Абакумов А. И.** Пространственно-временная динамика и принцип конкурентного исключения в сообществе // Компьютерные исследования и моделирование. — 2017. — Т. 9, № 5. — С. 815–824.
- Giricheva E. E., Abakumov A. I. Prostranstvenno-vremennaya dinamika i princip konkurentnogo isklyucheniya v soobshchestve [Spatiotemporal dynamics and the principle of competitive exclusion in community] // Computer Research and Modeling. — 2017. — Vol. 9, No. 5. — P. 815–824 (in Russian).*
- Горбатенко К. М.** Распределение, биомасса, межгодовая динамика сагитт Охотского моря // Известия ТИНРО. — 2016. — Т. 184. — С. 168–177.
- Gorbatenko K. M. Raspredelenie, biomassa, mezhgodovaya dinamika sagitt Ohotskogo moray [Distribution, biomass, interannual dynamics of sagittae in the Sea of Okhotsk] // Izvestia TINRO. — 2016. — Vol. 184. — P. 168–177 (in Russian).*
- Дриц А. В., Уткина С. В.** Питание *Sagitta setosa* в слоях дневного скопления планктона в Черном море // Океанология. — 1988. — № 6. — С. 1014–1020.
- Dric A. V., Utkina S. V. Feeding of *Sagitta setosa* in the layers of daytime plankton accumulation in the Black Sea // Oceanology. — 1988. — No. 6. — P. 1014–1020 (in Russian).*
- Дулепова Е. П.** Динамика продукцииных показателей зоопланктона в северо-западной части Берингова моря в современный период // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыболово-промыслового центра). — 2016. — Т. 187. — С. 187–196.
- Dulepova E. P. Dinamika produktionnyh pokazatelej zooplanktona v severo-zapadnoj chasti Beringova morya v sovremenneyj period [Dynamics of zooplankton production indicators in the northwestern part of the Bering Sea in the modern period] // Izvestia TINRO. — 2016. — Vol. 187. — P. 187–196 (in Russian).*
- Дулепова Е. П.** Динамика продукцииных показателей зоопланктона как основы кормовой базы нектона в западной части Берингова моря // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыболово-промыслового центра). — 2014. — Т. 179. — С. 236–249.
- Dulepova E. P. Dinamika produktionnyh pokazatelej zooplanktona kak osnovy kormovoj bazy nektona v zapadnoj chasti Beringova morya [Dynamics of production indicators of zooplankton as the basis of the nekton food supply in the western part of the Bering Sea] // Izvestia TINRO. — 2014. — Vol. 179. — P. 236–249 (in Russian).*
- Дулепова Е. П.** Использование кормовой базы нектоном в периоды его высокой численности в Охотском море // Известия ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 146–163.
- Dulepova E. P. Ispolzovanie kormovoj bazy nektonom v periody ego vysokoj chislennosti v Ohotskom more [Use of food supply by nekton during periods of high abundance in the Sea of Okhotsk] // Izvestia TINRO. — 2013. — Vol. 173. — P. 146–163 (in Russian).*
- Дулепова Е. П.** Состояние планктонных сообществ и кормовая обеспеченность минтая в северо-западной части Берингова моря в современный период // Труды ВНИРО. — 2018. — Т. 174. — С. 91–104.
- Dulepova E. P. Sostoyanie planktonnyh soobshchestv i kormovaya obespechennost mintaya v severo-zapadnoj chasti Beringova morya v sovremenneyj period [State of planktonic communities and food supply of pollock in the northwestern part of the Bering Sea in the modern period] // Proceedings of VNIRO. — 2018. — Vol. 174. — P. 91–104 (in Russian).*

- Дулепова Е. П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2002.  
*Dulepova E. P. Sravnitel'naya bioproduktivnost' makroekosistem dal'nevostochnykh morey* [Comparative bioproduction of macro-ecosystems of the Far Eastern seas]. — Vladivostok: TINRO-center, 2002 (in Russian).
- Жданова О. Л., Жданов В. С., Неверова Г. П. Моделирование динамики планктонного сообщества с учетом токсичности фитопланктона // Компьютерные исследования и моделирование. — 2022. — Т. 14, № 6. — С. 1301–1323. — DOI: 10.20537/2076-7633-2022-14-6-1301-1323  
*Zhdanova O. L., Zhdanov V. S., Neverova G. P. Modelirovaniye dinamiki planktonnogo soobshchestva s uchetom toksichnosti fitoplanktona* [Modeling the dynamics of plankton community considering phytoplankton toxicity] // Computer Research and Modeling. — 2022. — Vol. 14, No. 6. — P. 1301–1323 (in Russian).
- Кузнецов А. П., Савин А. В., Седова Ю. В., Тюрюкина Л. В. Бифуркации отображений. — Саратов: ООО Издательский центр «Наука», 2012.  
*Kuznetsov A. P., Savin A. V., Sedova Yu. V., Tyuryukina L. V. Bifurkacii otobrazhenij* [Maps' bifurcation]. — Saratov: OOO Izdatel'skij centr "Nauka", 2012 (in Russian).
- Кузнецов С. П. Динамический хаос. — М.: Физматлит, 2001.  
*Kuznetsov S. P. Dinamicheskiy khaos* [Dynamic chaos]. — Moscow: Fizmatlit, 2001 (in Russian).
- Кулаков М. П., Курилова Е. В., Фрисман Е. Я. Синхронизация, тоническая и пачечная динамика в модели двух сообществ «хищник – жертва», связанных миграциями хищника // Математическая биология и биоинформатика. — 2019. — Т. 14, № 2. — С. 588–611. — DOI: 10.17537/2019.14.588  
*Kulakov M. P., Kurilova E. V., Frisman E. Ya. Sinhronizaciya, tonicheskaya i pachechnaya dinamika v modeli dvuh soobshchestv "hishchnik – zhertva", svyazannyh migraciymi hishchnika* [Synchronization and bursting activity in the model for two predator – prey systems coupled by predator migration] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2019. — Vol. 14, No. 2. — P. 588–611 (in Russian).
- Курилова Е. В., Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Механизмы формирования пачечной динамики в системе миграционно связанных сообществ типа «хищник – жертва» // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. — 2023. — Т. 31, № 2. — С. 143–169. — DOI: 10.18500/0869-6632-003030  
*Kurilova E. V., Kulakov M. P., Frisman E. Ya. Mekhanizmy formirovaniya pachechnoj dinamiki v sisteme migracionno svyazannyh soobshchestv tipa "hishchnik – zhertva"* [Mechanisms leading to bursting oscillations in the system of predator – prey communities coupled by migrations] // Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. — 2023. — Vol. 31, No. 2. — P. 143–169 (in Russian).
- Медвинский А. Б., Петровский С. В., Тихонова И. А., Тихонов Д. А., Ли Б. Л., Вентурини Э., Мальхё Х., Иваницкий Г. Р. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы // Успехи физических наук. — 2002. — Т. 172, № 1. — С. 31–66. — DOI: 10.3367/UFNr.0172.200201b.0031  
*Medvinskii A. B., Petrovskii S. V., Tikhonova I. A., Tikhonov D. A., Li B. L., Venturino E., Malchow H., Ivanitskii G. R. Spatio-temporal pattern formation, fractals, and chaos in conceptual ecological models as applied to coupled plankton-fish dynamics* // Physics-Uspekhi. — 2002. — Vol. 45, No. 1. — P. 27–57. — DOI: 10.1070/PU2002v045n01ABEH000980 (Original Russian paper: Medvinskii A. B., Petrovskii S. V., Tikhonova I. A., Tikhonov D. A., Li B. L., Venturino E., Malchow H., Ivanitskii G. R. Formirovaniye prostranstvenno-vremennyh struktur, fraktaley i haosa v konceptualnyh ekologicheskikh modelyah na primere dinamiki vzaimodejstvuyushchih populyacij planktona i ryby // Uspekhi fizicheskikh nauk. — 2002. — Vol. 45, No. 1. — P. 31–66.)
- Неверова Г. П., Жданова О. Л. Сложные режимы динамики в простой модели сообщества «хищник – жертва»: бистабильность и мультистабильность // Математическая биология и биоинформатика. — 2023. — Т. 18, № 2. — С. 308–322. — DOI: 10.17537/2023.18.308  
*Neverova G. P., Zhdanova O. L. Slozhnye rezhimy dinamiki v prostoj modeli soobshchestva "hishchnik – zhertva": bistabilnost i multistabilnost* [Complex dynamics modes in a simple model of prey – predator community: bistability and multistability] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2023. — Vol. 18, No. 2. — P. 308–322 (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).
- Подгорный К. А., Дмитриева О. А., Семенова А. С., Леонов А. В. Исследование взаимосвязей размерных и продукционных характеристик фито- и зоопланктона в Вислинском и Куршском

- заливах Балтийского моря. Часть 1. Статистический анализ данных многолетних наблюдений и разработка структуры математической модели трофической цепи планктона // Компьютерные исследования и моделирование. — 2017. — Т. 9, № 2. — С. 211–246. — DOI: 10.20537/2076-7633-2017-9-2-211-246
- Podgornyj K. A., Dmitrieva O. A., Semenova A. S., Leonov A. V. Issledovanie vzaimosvyazej razmernyh i produktionnyh harakteristik fito- i zooplanktona v Vislinskem i Kurshskom zalivah Baltijskogo morya. Chast 1. Statisticheskij analiz dannyh mnogoletnih nablyudenij i razrabotka struktury matematicheskoy modeli troficheskoy cepi planktona [Investigation of the relationships of the size and production characteristics of phyto- and zooplankton in the Vistula and Curonian lagoons of the Baltic Sea. Part 1. The statistical analysis of long-term observation data and development of the structure for the mathematical model of the plankton food] // Computer Research and Modeling. — 2017. — Vol. 9, No. 2. — P. 211–246 (in Russian).*
- Скалецкая Е. И., Фрисман Е. Я., Шапиро А. П. Дискретные модели динамики численности и оптимизация промысла. — М.: Наука, 1979.*
- Skaletskaya E. I., Frisman E. Ya., Shapiro A. P. Diskretnyye modeli dinamiki chislennosti i optimizatsiya promysla [Discrete models of population dynamics and harvest optimization]. — Moscow: Nauka, 1979 (in Russian).*
- Слабинский А. М. О питании массовых видов сагитт в заливе Петра Великого (Японское море) // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыболово-промыслового центра). — 1982. — Т. 106. — С. 80–83.*
- Slabinskij A. M. O pitaniu massovyh vidov sagitt v zal. Petra Velikogo (Yaponskoe more) [About the nutrition of mass species of sagitta in the Peter the Great (Sea of Japan) bay] // Izvestia TINRO. — 1982. — Vol. 106. — P. 80–83 (in Russian).*
- Тихонова И. А., Ли Б. Л., Мальхё Х., Медвинский А. Б. Влияние скорости роста фитопланктона на пространственно-временную динамику планктонных сообществ в неоднородной среде обитания // Биофизика. — 2003. — Т. 48, № 5. — С. 891–899.*
- Tikhonova I. A., Li B. L., Malchow H., Medvinskii A. B. Effect of zooplankton growth rate on the spatiotemporal dynamics of plankton communities in heterogeneous environments // Biophysics. — 2003. — Vol. 48, No. 5. — P. 832–839. (Original Russian paper: Tikhonova I. A., Li B. L., Malchow H., Medvinskii A. B. Vliyanie skorosti rosta fitoplanktona na prostranstvenno-vremennuyu dinamiku planktonnyh soobshchestv v neodnorodnoj srede obitaniya // Biofizika. — 2003. — Vol. 48, No. 5. — P. 891–899.)*
- 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).*
- Шунтов В. П. Биология дальневосточных морей России. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2016. — 604 с.*
- Shuntov V. P. Biologiya dal'nevostochnyh morej Rossii [Biology of the Far Eastern seas of Russia]. — Vladivostok: TINRO-center, 2016 (in Russian).*
- Шунтов В. П., Волков А. Ф., Темных О. С., Дулепова Е. П. Мингтай в экосистемах дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО-центр, 1993. — 426 с.*
- Shuntov V. P., Volkov A. F., Temnyh O. S., Dulepova E. P. Mintaj v ekosistemah dalnevostochnyh morej [Pollock in the ecosystems of the Far Eastern seas]. — Vladivostok: TINRO-center, 1993 (in Russian).*
- Anderson D. M., Kaoru Y., White A. W. Estimated annual economic impacts from harmful algal blooms (HABs) in the United States. — MA: Sea Grant Woods Hole, 2000.*
- Berezovskaya F., Karev G., Snell T. W. Modeling the dynamics of natural rotifer populations: phase-parametric analysis // Ecological Complexity. — 2005. — Vol. 2, No. 4. — P. 395–409.*
- Borics G., Abonyi A., Salmaso N. et al. Freshwater phytoplankton diversity: models, drivers and implications for ecosystem properties // Hydrobiologia. — 2021. — Vol. 848. — P. 53–75.*
- Carlotti F., Giske J., Werner F. Modeling zooplankton dynamics // ICES zooplankton methodology manual. — Academic Press, 2000. — P. 571–667.*
- 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.*

- Cushing J. M.* Integrodifferential equations and delay model in population dynamics. — New York: Springer, 1977.
- Daewel U., Hjøllo S. S., Huret M., Ji R., Maar M., Niiranen S., van de Wolfshaar K. E.* Predation control of zooplankton dynamics: a review of observations and models // *ICES Journal of Marine Science*. — 2014. — Vol. 71, No. 2. — P. 254–271.
- 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
- Egilmez H. I., Morozov A. Y.* Tri-trophic plankton models revised: importance of space, food web structure and functional response parametrisation // *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. — 2016. — Vol. 11, No. 4. — P. 16–33.
- Fenchel T.* Marine plankton food chains // *Annual Review of Ecology and Systematics*. — 1988. — Vol. 19, No. 1. — P. 19–38.
- 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.
- Franks P. J. S., Wroblewski J. S., Flierl G. R.* Behavior of a simple plankton model with food-level acclimation by herbivores // *Marine Biology*. — 1986. — Vol. 91. — P. 121–129.
- Fussmann G. F., Ellner S. P., Hairston Jr. N. G., 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.
- Hashioka T., Vogt M., Yamanaka Y., Le Quéré C., Buitenhuis E. T., Aita M. N., Doney S. C.* Phytoplankton competition during the spring bloom in four plankton functional type models // *Biogeosciences*. — 2013. — Vol. 10, No. 11. — P. 6833–6850.
- Huisman J., Weissing F. J.* Fundamental unpredictability in multispecies competition // *Am. Nat.* — 2001. — Vol. 157. — P. 488–494.
- Huisman J., Weissing F. J.* Oscillations and chaos generated by competition for interactively essential resources // *Ecological Research*. — 2002. — Vol. 17. — P. 175–181.
- Kareiva P.* Population dynamics in spatially complex environments: theory and data // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. — 1990. — Vol. 330, No. 1257. — P. 175–190.
- 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>
- Leles S. G., Valentin J. E. L., Figueiredo G. M.* Evaluation of the complexity and performance of marine planktonic trophic models // *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. — 2016. — Vol. 88. — P. 1971–1991.
- 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.
- Malchow H.* Motional instabilities in prey–predator systems // *Journal of Theoretical Biology*. — 2000. — Vol. 204, No. 4. — P. 639–647.
- Malchow H., Hilker F. M., Siekmann I., Petrovskii S. V., Medvinsky A. B.* Mathematical models of pattern formation in planktonic predation-diffusion systems: A review // *Aspects of Mathematical Modelling*. — 2008. — P. 1–26.
- Malchow H., Petrovskii S., Medvinsky A.* Pattern formation in models of plankton dynamics. A synthesis // *Oceanologica acta*. — 2001. — Vol. 24, No. 5. — P. 479–487.
- 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., Adamovich B. V., Rusakov A. V., Tikhonov D. A., Nurieva N. I., Tereshko V. M.* Population dynamics: Mathematical modeling and reality // *Biophysics*. — 2019. — Vol. 64. — P. 956–977.
- Medvinsky A. B., Tikhonova I. A., Aliev R. R., Li B. L., Lin Z. S., Malchow H.* Patchy environment as a factor of complex plankton dynamics // *Physical Review E*. — 2001. — Vol. 64, No. 2. — 021915.
- Neverova G. P., Kulakov M. P., Frisman E. Ya.* Changes in population dynamics regimes as result of both multistability and climatic fluctuation // *Nonlinear Dyn*. — 2019. — Vol. 97. — P. 107–122.
- Neverova G. P., Zhdanova O. L., Ghosh B., Frisman E. Ya.* Dynamics of a discrete-time stage-structured predator–prey system with Holling type II response function // *Nonlinear Dyn*. — 2019. — Vol. 98. — P. 427–446.
- Prairie J. C., Sutherland K. R., Nickols K. J., Kaltenberg A. M.* Biophysical interactions in the plankton: A cross-scale review // *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*. — 2012. — Vol. 2, No. 1. — P. 121–145.
- Rinaldi S., Solidoro C.* Chaos and peak-to-peak dynamics in a plankton–fish model // *Theoretical Population Biology*. — 1998. — Vol. 54, No. 1. — P. 62–77.
- Roy S., Chattopadhyay J.* Towards a resolution of “the paradox of the plankton”: A brief overview of the proposed mechanisms // *Ecological complexity*. — 2007. — Vol. 4, No. 1–2. — P. 26–33.
- Scheffer M., Rinaldi S., Kuznetsov Y. A.* Effects of fish on plankton dynamics: a theoretical analysis // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. — 2000. — Vol. 57, No. 6. — P. 1208–1219.
- Silkin V. A., Abakumov A. I., Pautova L. A., Pakhomova S. V., Lifanchuk A. V.* Mechanisms of regulation of invasive processes in phytoplankton on the example of the north-eastern part of the Black Sea // *Aquatic Ecology*. — 2016. — Vol. 50, No. 2. — P. 221–234. — DOI: 10.1007/s10452- 016-9570-7
- Snell T. W., Serra M.* Dynamics of natural rotifer populations // *Hydrobiologia*. — 1998. — Vol. 368. — P. 29–35.
- Steinacher M., Joos F., Frölicher T. L., Bopp L., Cadule P., Cocco V., Segschneider J.* Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis // *Biogeosciences*. — 2010. — Vol. 7, No. 3. — P. 979–1005.
- Suzuki M., Sagehashi M., Sakoda A.* Modelling the structural dynamics of a shallow and eutrophic water ecosystem based on mesocosm observations // *Ecological Modelling*. — 2000. — Vol. 128, No. 2–3. — P. 221–243.
- Terazaki M.* Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Subarctic Pacific. A review // *Plankton Biol. Ecol.* — 1998. — Vol. 45, No. 1. — P. 1–17.
- Thingstad T. F., Strand E., Larsen A.* Stepwise building of plankton functional type (PFT) models: A feasible route to complex models? // *Progress in Oceanography*. — 2010. — Vol. 84, No. 1–2. — P. 6–15.
- 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.
- Yoshiyama K., Mellard J. P., Litchman E., Klausmeier C. A.* Phytoplankton competition for nutrients and light in a stratified water column // *The American Naturalist*. — 2009. — Vol. 174, No. 2. — P. 190–203.
- Zhang Z., Rehim M.* Global qualitative analysis of a phytoplankton – zooplankton model in the presence of toxicity // *International Journal of Dynamics and Control*. — 2017. — Vol. 5. — P. 799–810.
- Zhao J., Ramin M., Cheng V., Arhonditsis G. B.* Competition patterns among phytoplankton functional groups: How useful are the complex mathematical models? // *Acta oecologica*. — 2008. — Vol. 33, No. 3. — P. 324–344.

## Приложение 1. Характеристика стационарных точек модели (4)

Система уравнений (4) имеет следующие типы стационарных точек:

- тривиальную  $E_0(0, 0, 0, 0)$ , которая соответствует вымиранию всех компонентов:

$$\bar{x}_1 = 0, \quad \bar{x}_2 = 0, \quad \bar{z}_1 = 0, \quad \bar{z}_2 = 0; \quad (5)$$

- две полустривиальные размерности 1:  $E_1(x_1, 0, 0, 0)$  и  $E_2(0, x_2, 0, 0)$ , соответствуют свободному существованию одной из групп фитопланктона в отсутствие конкурента и хищников:

$$\bar{x}_1 = \ln A, \quad \bar{x}_2 = 0, \quad \bar{z}_1 = 0, \quad \bar{z}_2 = 0; \quad (6)$$

$$\bar{x}_1 = 0, \quad \bar{x}_2 = \ln B, \quad \bar{z}_1 = 0, \quad \bar{z}_2 = 0; \quad (7)$$

- две полустривиальные размерности 2:  $E_3(x_1, x_2, 0, 0)$ ,  $E_4(0, x_2, z_1, 0)$ , соответствуют сосуществованию двух компонентов:

$$\bar{z}_1 = 0, \quad \bar{z}_2 = 0; \quad \bar{x}_1 = \frac{\ln A - \rho \ln B}{1 - \varphi \rho}, \quad \bar{x}_2 = \frac{\ln B - \varphi \ln A}{1 - \varphi \rho} \quad (8)$$

— сосуществование двух конкурирующих групп фитопланктона, решение  $E_3(x_1, x_2, 0, 0)$  (8) не существует при  $\rho \varphi > 1$ ;

$$\bar{x}_1 = 0, \quad \bar{z}_1 = \ln \left( \frac{w_1 \cdot \bar{x}_2}{x_2^* + \bar{x}_2} \right), \quad \bar{x}_2 = \ln \left( B \cdot \left( 1 - \frac{\alpha_1 \cdot \bar{z}_1}{x_2^* + \bar{x}_2} \right) \right) \quad (9)$$

— сосуществование нетоксичного фитопланктона и нехищного зоопланктона,  $E_4(0, x_2, z_1, 0)$ ;

- две полустривиальные размерности 3:  $E_5(x_1, x_2, z_1, 0)$ ,  $E_6(0, x_2, z_1, z_2)$ , соответствуют сосуществованию трех компонентов:

— сосуществование двух конкурирующих групп фитопланктона и нехищного зоопланктона  $E_5(x_1, x_2, z_1, 0)$ ; определяется как решение 2-го трансцендентного уравнения системы относительно  $x_2$ , далее  $z_1$  и  $x_1$  определяются из двух других уравнений системы:

$$\begin{cases} \bar{x}_1 = \ln A - \rho \cdot \bar{x}_2, \\ \varphi \ln A + (1 - \varphi \rho) \cdot \bar{x}_2 = \ln \left( B \cdot \left( 1 - \frac{\alpha_1 \cdot \bar{z}_1}{x_2^* + \bar{x}_2} \right) \right), \\ \bar{z}_1 = \ln \left( \frac{w_1 \cdot \bar{x}_2}{x_2^* + \bar{x}_2} \right), \\ \bar{z}_2 = 0; \end{cases} \quad (10)$$

— сосуществование нетоксичного фитопланктона и двух групп зоопланктона,  $E_6(0, x_2, z_1, z_2)$ : здесь необходимо определить стационарные численности  $x_2$  и  $z_1$  из системы двух трансцендентных уравнений (2-го и 3-го), а затем найти

значение  $z_2$  из последнего уравнения:

$$\begin{cases} \bar{x}_1 = 0, \\ \bar{x}_2 = \ln \left( B \cdot \left( 1 - \frac{\alpha_1 \cdot \bar{z}_1}{x_2^* + \bar{x}_2} \right) \right), \\ \bar{z}_1 = \ln \left( \frac{w_1 \cdot \bar{x}_2}{x_2^* + \bar{x}_2} \left( 1 - \frac{\alpha_2 \cdot z_2}{z_1^* + \bar{z}_1} \right) \right), \\ \bar{z}_2 = \ln \left( \frac{w_2 \cdot \bar{z}_1}{z_1^* + \bar{z}_1} \right); \end{cases} \quad (11)$$

- нетривиальная неподвижная точка  $E_7(x_1, x_2, z_1, z_2)$ , соответствует устойчивому существованию полного сообщества и определяется как решение системы из двух трансцендентных уравнений (2-го и 3-го) относительно  $x_2$  и  $z_1$ , далее  $x_1$  и  $z_2$  определяются из двух других уравнений системы:

$$\begin{cases} \bar{x}_1 = \ln A - \rho \cdot \bar{x}_2, \\ \varphi \ln A + (1 - \varphi \rho) \cdot \bar{x}_2 = \ln \left( B \cdot \left( 1 - \frac{\alpha_1 \cdot \bar{z}_1}{x_2^* + \bar{x}_2} \right) \right), \\ \bar{z}_1 = \ln \left( \frac{w_1 \cdot \bar{x}_2}{x_2^* + \bar{x}_2} \left( 1 - \frac{\alpha_2 \cdot z_2}{z_1^* + \bar{z}_1} \right) \right), \\ \bar{z}_2 = \ln \left( \frac{w_2 \cdot \bar{z}_1}{z_1^* + \bar{z}_1} \right). \end{cases} \quad (12)$$

Отметим, что системы (9), (10), (11) и (12) могут иметь несколько решений в области допустимых значений переменных модели. Более подробно вопрос о количестве стационарных точек данного типа рассмотрим далее, в приложении 2, а также там приведены некоторые результаты аналитического исследования равновесий модели на устойчивость.

## Приложение 2. Аналитическое исследование устойчивости стационарных точек модели (4)

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

$$J = \begin{vmatrix} J_{11} & J_{12} & J_{13} & J_{14} \\ J_{21} & J_{22} & J_{23} & J_{24} \\ J_{31} & J_{32} & J_{33} & J_{34} \\ J_{41} & J_{42} & J_{43} & J_{44} \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} F'_{1_{x_1}} & F'_{1_{x_2}} & F'_{1_{z_1}} & F'_{1_{z_2}} \\ F'_{2_{x_1}} & F'_{2_{x_2}} & F'_{2_{z_1}} & F'_{2_{z_2}} \\ F'_{3_{x_1}} & F'_{3_{x_2}} & F'_{3_{z_1}} & F'_{3_{z_2}} \\ F'_{4_{x_1}} & F'_{4_{x_2}} & F'_{4_{z_1}} & F'_{4_{z_2}} \end{vmatrix},$$

где

$$\begin{aligned} F_1 &= A \cdot x_{1,n} \exp(-x_{1,n} - \rho \cdot x_{2,n}), & F_2 &= B \cdot \left( 1 - \frac{\alpha_1 \cdot z_{1,n}}{x_2^* + x_{2,n}} \right) \cdot x_{2,n} \exp(-\varphi \cdot x_{1,n} - x_{2,n}), \\ F_3 &= \frac{w_1 \cdot x_{2,n}}{x_2^* + x_{2,n}} \left( 1 - \frac{\alpha_2 \cdot z_{2,n}}{z_1^* + z_{1,n}} \right) \cdot z_{1,n} \exp(-z_{1,n}), & F_4 &= \frac{w_2 \cdot z_{1,n}}{z_1^* + z_{1,n}} z_{2,n} \exp(-z_{2,n}). \end{aligned}$$

Далее рассмотрим условия устойчивости [Кузнецов и др., 2012] для тривиального и некоторых полутривиальных равновесий модели (4).

*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 полутиривиальных решений размерности 1*

Для неподвижной точки  $E_1(\bar{x}_1 = \ln A, \bar{x}_2 = 0, \bar{z}_1 = 0, \bar{z}_2 = 0)$  (6) границы области устойчивости задаются следующими соотношениями:

$$(1) \lambda = 1 \text{ при } A = 1 \text{ и } B = A^\varphi, \quad (2) \lambda = -1, A = e^2,$$

где  $\lambda = 1$  соответствует линии транскритической бифуркации,  $\lambda = -1$  — бифуркационная граница, при переходе через которую реализуется каскад бифуркаций удвоения периода.

Область устойчивости решения и  $E_2(0, x_2 = \ln B, 0, 0)$  (7) формируется следующими бифуркационными линиями:

$$(1) \lambda = 1, B = 1, A = B^\rho \text{ и } B = e^{x_2^*/(w_1-1)}; \quad (2) \lambda = -1, B = e^2.$$

*Области устойчивости полутиривиальных решений размерности 2*

В точке  $E_3(x_1, x_2, 0, 0)$  (8) якобиан модели (4) преобразуется к виду

$$J = \begin{vmatrix} Ae^{-\bar{x}_1-\rho\bar{x}_2} - A\bar{x}_1e^{-\bar{x}_1-\rho\bar{x}_2} & -A\bar{x}_1\rho \cdot e^{-\bar{x}_1-\rho\bar{x}_2} & 0 & 0 \\ -B\bar{x}_2\varphi \cdot e^{-\varphi\bar{x}_1-\bar{x}_2} & Be^{-\varphi\bar{x}_1-\bar{x}_2} - B\bar{x}_2e^{-\varphi\bar{x}_1-\bar{x}_2} & F'_{2_{z_1}} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{w_1 \cdot \bar{x}_2}{x_2^* + \bar{x}_2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{vmatrix}. \quad (13)$$

Учитывая, что в неподвижной точке  $Ae^{-\bar{x}_1-\rho\bar{x}_2} = 1$  и  $Be^{-\varphi\bar{x}_1-\bar{x}_2} = 1$ , характеристическое уравнение принимает вид

$$\begin{vmatrix} 1 - \bar{x}_1 - \lambda & -\bar{x}_1\rho & 0 & 0 \\ -\bar{x}_2\varphi & 1 - \bar{x}_2 - \lambda & F'_{2_{z_1}} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{w_1 \cdot \bar{x}_2}{x_2^* + \bar{x}_2} - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -\lambda \end{vmatrix} = 0,$$

где одно из собственных чисел характеристического многочлена  $\lambda_1 = 0$ , другое составляет  $\lambda_2 = \frac{w_1 \cdot \bar{x}_2}{x_2^* + \bar{x}_2}$ , и еще два являются корнями квадратного уравнения:

$$\lambda^2 - (2 - \bar{x}_1 - \bar{x}_2) \cdot \lambda + \bar{x}_1 \cdot \bar{x}_2 \cdot (1 - \rho \cdot \varphi) - \bar{x}_2 - \bar{x}_1 + 1 = 0. \quad (14)$$

Уравнение (14) совпадает с характеристическим уравнением в нетривиальной неподвижной точке модели двух конкурирующих видов, подробно изученной в работе [Kulakov, Neverova, Frisman, 2022]. Однако в данном случае ее существования существенно ограничивается линией транскритической бифуркации ( $\lambda = 1$ ) при  $w_1 = \frac{x_2^* + \bar{x}_2}{\bar{x}_2}$  или  $w_1 = \frac{x_2^* \cdot (1 - \varphi\rho) + \ln B - \varphi \ln A}{\ln B - \varphi \ln A}$  или  $B = A^\varphi e^{\frac{x_2^* \cdot (1 - \varphi\rho)}{w_1 - 1}}$ .

В точке  $E_4(0, x_2, z_1, 0)$  (9), где сосуществуют нехищный зоопланктон ( $z_1$ ) и нетоксичный фитопланктон ( $x_2$ ), якобиан модели (4) преобразуется к виду

$$J = \begin{vmatrix} Ae^{-\rho\bar{x}_2} & 0 & 0 & 0 \\ F'_{2_{x_1}} & F'_{2_{x_2}} & F'_{2_{z_1}} & 0 \\ 0 & F'_{3_{x_2}} & F'_{3_{z_1}} & F'_{3_{z_2}} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{w_2 \cdot \bar{z}_1}{z_1^* + \bar{z}_1} \end{vmatrix}. \quad (15)$$

В результате одно из характеристических чисел составляет  $\lambda_1 = Ae^{-\rho\bar{x}_2}$ , что позволяет получить условие транскритической бифуркации:  $\lambda_1 = 1$  при  $\ln A = \rho\bar{x}_2$ , в результате которой в системе появляется токсичный фитопланктон ( $x_1 > 0$ ). Следующее собственное число  $\lambda_2 = \frac{w_2 \cdot \bar{z}_1}{\bar{z}_1^* + \bar{z}_1}$  определяет условие транскритической бифуркации:  $\lambda_2 = 1$  при  $w_2 = \frac{\bar{z}_1^* + \bar{z}_1}{\bar{z}_1}$ , переход через которую сопровождается появлением в системе хищного зоопланктона.

Два других собственных числа являются корнями квадратного уравнения:  $(F'_{2_{x_2}} - \lambda)(F'_{3_{z_1}} - \lambda) - F'_{2_{z_1}} \cdot F'_{3_{x_2}} = 0$ , коэффициенты его довольно громоздки, поэтому мы не будем их здесь приводить.