

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ТЕХНИЧЕСКИЕ НАУКИ

Научная статья

УДК 574.34:581.526.325

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА С ТРОФИЧЕСКОЙ ФУНКЦИЕЙ АРДИТИ–ГИНЗБУРГА

В.А. Кан, В.С. Жданов, О.Л. Жданова, Г.П. Неверова
Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,
ул. Радио 5, г. Владивосток, 690041,
e-mail: kan.va@inbox.ru, vzhdanov@iacp.dvo.ru,
axanka@iacp.dvo.ru, galina.nev@gmail.com

В работе исследуется двухкомпонентная модель планктонного сообщества с дискретным временем, учитывающая особенности развития и взаимодействия фито- и зоопланктона. Для описания взаимодействия фито- и зоопланктона используется трофическая функция Ардити–Гинзбурга.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, сообщество хищник – жертва, функция Ардити–Гинзбурга, динамические режимы.

Образец цитирования: Кан В.А., Жданов В.С., Жданова О.Л., Неверова Г.П. Математическая модель динамики планктонного сообщества с трофической функцией Ардити–Гинзбурга // Региональные проблемы. 2022. Т. 25, № 3. С. 164–167. DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-3-164-167

Планктон – важная составляющая водных экосистем, так как является пищей для разных видов животных: от беспозвоночных и ракообразных до рыб и крупных морских млекопитающих. В связи с этим моделирование динамики фито- и зоопланктона в рамках исследований математической экологии занимает важную часть. Наиболее часто для описания динамики планктонного сообщества используются модели: *NPZ*, рассматривающие взаимосвязанную динамику фитопланктона (*P*), зоопланктона (*Z*) и основного питательного вещества (*N*); *NPZD*, учитывающие еще один уровень – детрит; *SS* (*size-structured*) и *PFT* (*plankton-functional type*), используемые для изучения биохимических циклов [5]. Иногда планктонное сообщество представляют как совокупность четырех компонентов: минеральные вещества, фитопланктон, зоопланктон и рыбы. Динамика такой экосистемы может быть описана двумя уравнениями, каждое из которых отражает изменение биомассы фито- и зоопланктона, при этом обилие минеральных веществ и рыбное хищничество

учтено параметрически [6, 7]. Двухкомпонентные модели достаточно часто используются для описания динамики планктонного сообщества с учетом токсичности [например, 3, 8] и представляют собой модификации уравнений хищник – жертва, главное отличие которых заключается в выборе трофической функции [2]. Споры и обсуждения вида функционального отклика в системе хищник – жертва, определяющего среднее количество жертв, потребляемых одним хищником в единицу времени при фиксированных условиях, не теряют своей актуальности, поскольку использование того или иного вида трофической функции в моделях взаимодействующих видов способно полностью изменить их динамические свойства.

В рамках данной работы предлагается двухкомпонентная модель планктонного сообщества с дискретным временем, учитывающая особенности развития и взаимодействия фито- и зоопланктона. Использование дискретных во времени систем позволяет описывать суточный ритм, поскольку многие процессы, протекающие в план-

ктонном сообществе, согласуются с циркадными ритмами – циклическими колебаниями интенсивности различных биологических процессов, связанных со сменой дня и ночи. Большинство натурных наблюдений и замеров, собираемых в ходе изучения планктонных сообществ, имеют суточный шаг. Также дополнительной аргументацией в пользу использования моделей с дискретным временем является то, что они позволяют описывать эффекты запаздывания естественным образом [1].

Для описания динамики каждого из видов, составляющих сообщество, используется дискретный аналог уравнения Ферхюльста, что позволяет учесть процессы авторегуляции. Снижение плотности фитопланктона в связи с его потреблением зоопланктоном описывается трофической функцией. Процессы роста и выживания зоопланктона зависят от успешности его питания; при этом гибель зоопланктона, в связи с высокой плотностью зоопланктона или же увеличением концентрации токсичных веществ, выделяемых фитопланктоном, включена в процессы лимитирования. Соответствующие уравнения динамики имеют вид:

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

где n соответствует номеру суток, P – плотность фитопланктона, Z – плотность зоопланктона, v – коэффициент выживаемости зоопланктона в отсутствие лимитирующих факторов; r и β – скорости роста популяций зоопланктона и фитопланктона в отсутствие экологического лимитирования соответственно, K и M – емкость экологической ниши фито- и зоопланктона соответственно. Процессы размножения и выживаемости зоопланктона зависят от объема и наличия пищевых ресурсов, т.е. плотности фитопланктона, что в модели учитывается при помощи трофической функции $f(P, Z)$ (функции отклика).

В работе [2] была проведена идентификация разных моделей трофической функции, учитывающих эффект плотностной зависимости рациона на базе экспериментальных оценок индивидуального рациона двух видов коловраток-фитофагов (*Brachionus calyciflorus* и *Philodina acuticornis*) в лабораторных монокультурах микроводорослей (*Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus quadricauda* и *Synechocystis sp.*). Коловратки представляют собой довольно крупный класс организмов в составе зоопланктона. Наилучшие результаты получены для зависимости, которая обобщает трофическую

функцию Ардити–Гинзбурга и при низких популяционных плотностях приближается к классической модели Холлинга типа II [2]. Вместе с тем в этой же работе показано, что при описании трофических взаимодействий в системе коловратки – микроводоросли может быть эффективно использована оригинальная (ratio-dependent) функция Ардити–Гинзбурга.

Таким образом, дискретная во времени модель динамики сообщества «фитопланктон – зоопланктон» с функцией Ардити–Гинзбурга в качестве функционального отклика принимает вид:

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

где α – коэффициент эффективности поиска, определяющий средний объем, обследуемый хищником в поисках жертв в единицу времени; h – время «обработки» хищником одной жертвы, которое в общем случае включает в себя время, затрачиваемое хищником на поиск жертвы, на ее преследование, поимку, удержание, умерщвление, поглощение и переваривание. Следовательно, чем меньше h , тем больше жертв потребляется хищником.

Проведено аналитическое и численное исследование модели (2). Результаты анализа сценариев перехода от стационарной динамики к колебаниям численности сообщества показывают, что потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующая сосуществованию фито- и зоопланктона, может происходить через каскад бифуркаций удвоения периода и по сценарию Неймарка–Сакера, ведущему к возникновению квазипериодических колебаний. При этом в областях мультистабильности возможна кардинальная смена динамического режима за счет изменения начальных условий. Предложенная модель динамики сообщества фито- и зоопланктона позволяет наблюдать возникновение длиннопериодических колебаний, представляющих собой чередование пиков и падений численностей видов в результате взаимодействия «хищник – жертва». Такое поведение хорошо согласуется с гипотезой о том, что цветущие виды – это виды, способные избежать хищничества со стороны микрозоопланктона в начале цветения, выдвинутой на основе анализа натурных наблюдений в работе [4].

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

ЛИТЕРАТУРА:

1. Неверова Г.П., Жданова О.Л., Абакумов А.И. Дискретная модель сезонного цветения планктона // Математическая биология и биоинформатика. 2020. Т. 15, № 2. С. 235–250. DOI: 10.17537/2020.15.235
2. Тютюнов Ю.В., Титова Л.И., Сурков Ф.А., Бакаева Е.Н. Трофическая функция коловраток-фитофагов (*Rotatoria*). Эксперимент и моделирование // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71, № 1. С. 52–62.
3. 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, N 3. P. 333–344.
4. Irigoien X., Flynn K. J., Harris R. P. Phytoplankton blooms: a ‘loophole’ in microzooplankton grazing impact? // Journal of Plankton Research. 2005. Vol. 27, N 4. P. 313–321.
5. 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.
6. 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, N 2. 021915.
7. 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, N 6. P. 1208–1219.
8. 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, N 3. P. 799–810.

REFERENCES:

1. Neverova G.P., Zhdanova O.L., Abakumov A.I. Discrete-Time Model of Seasonal Plankton Bloom. *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2020, vol. 15, no. 2, pp. 235–250. DOI: 10.17537/2020.15.235 (In Russ.).
2. Tyutyunov Yu.V., Titova L.I., Surkov F.A., Bakaeva E.N. Trophic function of phytophagous rotifers (rotatoria). Experiment and modeling. *Zhurnal obshchei biologii*, 2010, vol. 71, no. 1, pp. 52–62. (In Russ.).
3. Chattopadhyay J., Sarkar R.R., Mandal S. Toxin-producing plankton may act as a biological control for planktonic blooms – field study and mathematical modeling. *Journal of Theoretical Biology*, 2002, vol. 215, no. № 3, pp. 333–344.
4. Irigoien X., Flynn K.J., Harris R.P. Phytoplankton blooms: a ‘loophole’ in microzooplankton grazing impact? *Journal of Plankton Research*, 2005, vol. 27, no. 4, pp. 313–321.
5. 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, pp. 1971–1991.
6. 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.
7. 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, pp. 1208–1219.
8. 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, no. 3, pp. 799–810.

MATHEMATICAL MODEL OF PLANKTON COMMUNITY DYNAMICS WITH THE ARDITI–GINZBURG RESPONSE FUNCTION

V.A. Kan, V.S. Zhdanov, O.L. Zhdanova, G.P. Neverova

The paper studies a two-component model of plankton community with discrete time. To describe the interaction between phytoplankton and zooplankton, we use the Arditì–Ginzburg response function.

Keywords: *phytoplankton, zooplankton, predator–prey community, Arditì–Ginzburg response function, dynamics modes.*

Reference: Kan V.A., Zhdanov V.S., Zhdanova O.L., Neverova G.P. Mathematical model of plankton community dynamics with the Arditì–Ginzburg response function. *Regional'nye problemy*, 2022, vol. 25, no. 3, pp. 164–167. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-3-164-167

Поступила в редакцию 22.04.2022

Принята к публикации 15.09.2022