

=====МАТЕРИАЛЫ ВТОРОЙ НАЦИОНАЛЬНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ=====  
===== «МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ»=====

УДК: 577.3 ББК 28.071

## Исследование свойств пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы

©2012 Подгорный К.А.\*

*Учреждение Российской Академии наук ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН,  
пос. Борок, Некоузский р-он, Ярославская обл., 152742, Россия*

**Аннотация.** Проведено аналитическое и численное исследование динамического поведения пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы. Модель включает в себя биогенные элементы, фитопланктон, зоопланктон и планктонный детрит. Рассмотрены наиболее важные свойства модели в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, которая описывает процесс нелинейного разложения детрита, а также скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона. Исследованы два варианта модели. В первом, более простом, случае предполагалось, что зоопланктон может потреблять только фитопланктон. Второй вариант модели учитывает то, что у зоопланктона существуют пищевые предпочтения в питании, и что он может питаться и фитопланктоном и детритом. Обе модели учитывают наиболее важные процессы, которые определяют временную динамику биогенных элементов, фитопланктона, зоопланктона и детрита в водной экосистеме. В результате проведения вычислительных экспериментов показано, что изменения скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона, порядка ферментативной реакции и пищевого предпочтения зоопланктона приводят к вполне определенным и закономерным изменениям фазовых портретов модельной системы. Установлено, что существуют такие области изменения параметров, для которых имеет место высокая чувствительность планктонной системы к внешним воздействиям и внутренним флуктуациям компонентов модели.

**Ключевые слова:** экосистема, биогенные элементы, фитопланктон, зоопланктон, детрит, метаболические выделения фитопланктона, трофическая цепь, математическое моделирование.

### ВВЕДЕНИЕ

За последние годы количество аналитических качественных исследований в математической экологии ни в коей мере не уменьшилось, несмотря на всевозрастающие возможности современной вычислительной техники, которая позволяет разрабатывать и реализовывать сложнейшие имитационные модели. Обычно в таких упрощенных моделях рассматриваются отдельные участки трофической цепи, включающие биогенные элементы, детрит, фитопланктон, зоопланктон, реже – рыб. С помощью аналитических и анализирующих моделей, основываясь на той или иной научной гипотезе, можно исследовать общие закономерности, присущие рассматриваемой системе. Роль детрита в функционировании водных экосистем

---

\*kap@ibiw.yaroslavl.ru

чрезвычайно важна. В настоящее время интенсивно исследуются его структура, физико-химические и биологические свойства, механизмы биогидрохимических трансформаций детрита в водных экосистемах различных типов, влияние абиотических и биотических факторов на скорости минерализации тех или иных компонентов детрита, изучается участие детрита в системе экологического метаболизма, а также его роль в поддержании структурно-функциональной целостности водных экосистем. Появился также ряд интересных аналитических моделей, в которых изучалась роль детрита в водной экосистеме [1–4]. Однако полное исследование динамических свойств четырехкомпонентных моделей, которые рассматривают совместную динамику биогенных элементов, фито- и зоопланктона, а также механизмы трансформации детрита, представляет собой весьма непростую в математическом отношении задачу, поскольку такие модели содержат достаточно большое число прямых и обратных связей, нелинейных зависимостей и эмпирических параметров.

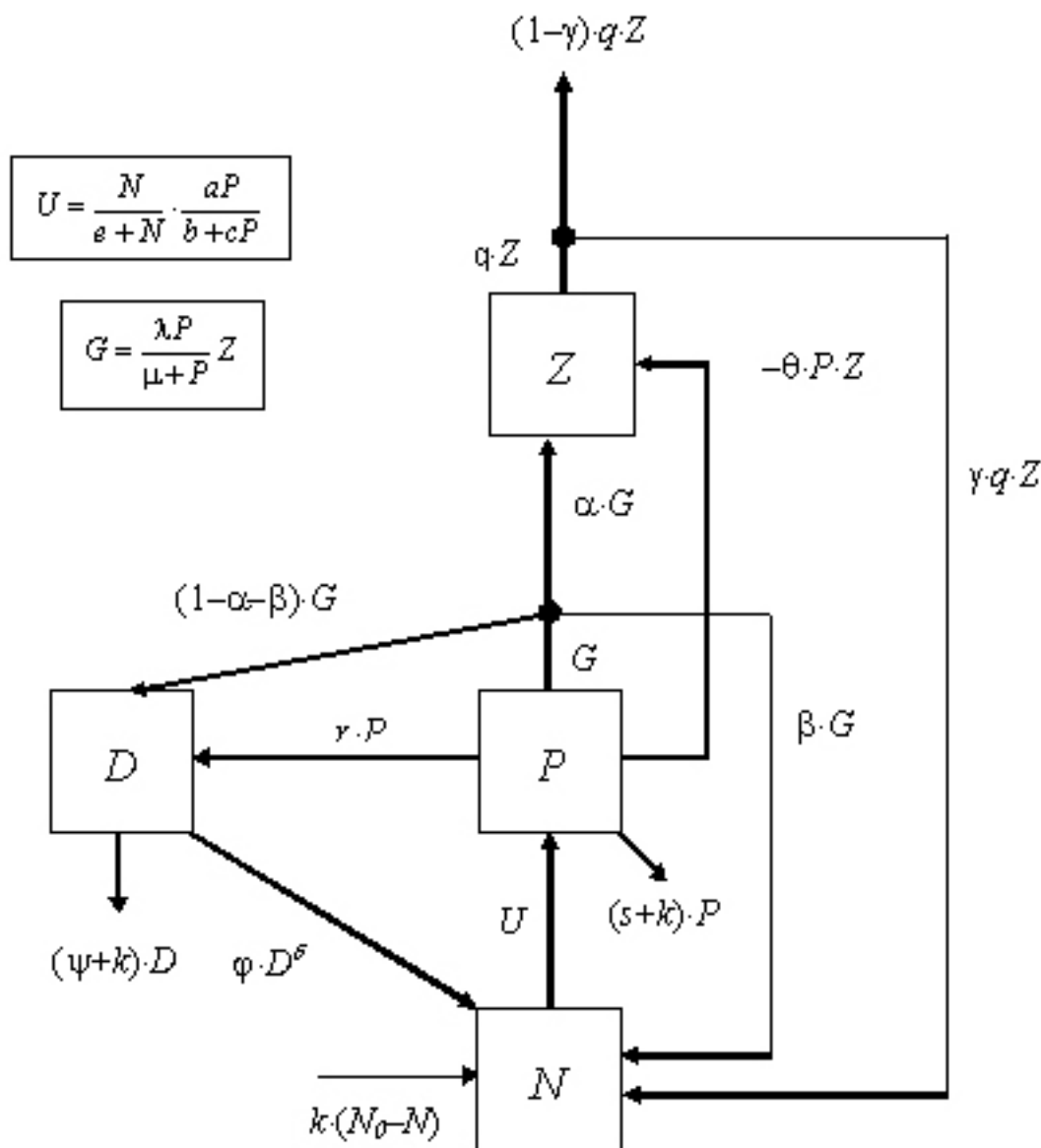
Детрит представляет собой не индивидуальное соединение, а смесь различных по своей физико-химической природе групп веществ, которые имеют разную реакционную способность по отношению к распаду. Поэтому суммарная скорость процесса, описывающая распад всех компонентов детрита, зависит от их соотношения в смеси, а порядок ферментативной реакции может изменяться в достаточно широких пределах [5,6]. Представляется важным качественно и количественно оценить, насколько важным может быть влияние скорости трансформации детрита на особенности динамического поведения планктонной системы.

В настоящее время внимание исследователей привлекает еще один немаловажный процесс биологического контроля, который нередко определяет характер развития процессов в планктонной системе. Этот процесс связан с влиянием метаболических выделений фитопланктона на развитие зоопланктонных организмов, а также на структуру трофических связей в целом [7]. Предполагаемые механизмы такого влияния могут быть достаточно разнообразными. Они изучаются как экспериментально, так и с помощью анализа динамических свойств аналитических моделей. Основная сложность исследований подобного рода заключается в том, что пространственно-временная динамика планктонной системы определяется влиянием множества одновременно действующих факторов, например, температурными и световыми условиями, концентрацией биогенных элементов и скоростью их поступления на тот или иной трофический уровень, характером и количеством трофических связей в системе. Каждый из этих факторов нередко одинаково важен для развития того или иного вида организмов, а также смены доминантных видов в сообществе. По всей видимости, влияние метаболических выделений фитопланктона также способно весьма существенно влиять на динамику планктонной системы, как и другие абиотические и биотические условия.

**Цель данной работы** состояла в аналитическом и численном исследовании динамического поведения пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы. Модель включает в себя биогенные элементы, фитопланктон, зоопланктон и планктонный детрит. Наше исследование будет касаться изучения наиболее важных свойств модели в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, которая описывает разложение детрита, а также скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона. Мы рассмотрим два варианта модели. В первом, более простом случае, будем предполагать, что зоопланктон может потреблять только фитопланктон. Второй вариант модели учитывает то, что зоопланктон на самом деле может питаться не только фитопланктоном, но и детритом. В природных экосистемах у зоопланктона существуют определенные пищевые предпочтения в питании, которые могут изменяться с течением времени в зависимости от тех или иных условий. Поэтому важно оценить влияние и этого фактора на характер динамики модельной системы.

**МОДЕЛЬ 1: ЧЕТЫРЕХКОМПОНЕНТНАЯ МОДЕЛЬ ПЛАНКТОННОЙ СИСТЕМЫ, В КОТОРОЙ ЗООПЛАНКТОН ПОТРЕБЛЯЕТ ТОЛЬКО ФИТОПЛАНКТОН**

Для начала рассмотрим более простой вариант пространственно однородной модели планктонной пищевой цепи, которая описывает временную динамику концентраций биогенных элементов ( $N$ ), фитопланктона ( $P$ ), зоопланктона ( $Z$ ) и планктонного детрита ( $D$ ). При этом будем предполагать, что зоопланктон может потреблять только фитопланктон. Структура модели показана на рис. 1. Данная модель является развитием более ранней модели, свойства которой подробно исследованы в работе [2].



**Рис. 1.** Схема взаимодействия между компонентами модели. Стрелками показаны потоки веществ в системе.

В математическом отношении предлагаемая нами модель 1 представляет собой систему четырех обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -\frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP} + \beta\lambda \frac{P}{\mu+P} Z + \gamma qZ + \varphi D^\delta + k(N_0 - N), \\ \frac{dP}{dt} = \frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP} - rP - \lambda \frac{P}{\mu+P} Z - (s+k)P, \\ \frac{dZ}{dt} = \alpha\lambda \frac{P}{\mu+P} Z - qZ - \theta PZ, \\ \frac{dD}{dt} = rP + (1-\alpha-\beta)\lambda \frac{P}{\mu+P} Z - \varphi D^\delta - (\psi+k)D. \end{cases} \quad (1)$$

В соответствии со схемой предполагается, что изменение содержания биогенных элементов в модельной системе обусловлено их поступлением с постоянной скоростью  $k$  и постоянной концентрацией  $N_0$ . Таким образом, скорость изменения концентрации биогенных элементов за счет поступления из внешних источников будет равна  $k(N_0 - N)$ . Биогенные элементы расходуются на рост фитопланктона, что задано в модели соотношением  $U = [N/(e+N)] \cdot [aP/(b+cP)]$ , в котором множитель  $N/(e+N)$  задает биогенное лимитирование роста, а множитель  $aP/(b+cP)$  учитывает лимитирование роста фитопланктона, которое обусловлено изменением световых условий в воде. В этих соотношениях  $a/b$  – максимальная скорость роста фитопланктона;  $b$  – коэффициент поглощения света водой;  $c$  – коэффициент самозатенения фитопланктона;  $e$  – константа полунасыщения. Пул биогенных элементов пополняется за счет экскреции зоопланктоном неусвоенной части пищи  $\beta\lambda[P/(\mu+P)]Z$ , регенерации пищи, не усвоенной организмами высших трофических уровней  $\gamma qZ$ , и регенерации детрита  $\varphi D^\delta$ . В этих соотношениях  $\mu$  – константа полунасыщения;  $\lambda$  – максимальная скорость роста зоопланктона;  $\beta$  – коэффициент экскреции пищи зоопланктоном;  $\gamma$  – коэффициент регенерации пищи, не усвоенной организмами высших трофических уровней;  $q$  – коэффициент выедания зоопланктона организмами высших трофических уровней;  $\varphi$  – скорость минерализации детрита;  $\delta$  – порядок ферментативной реакции ( $\delta > 0$ ).

Скорость изменения концентрации фитопланктона определяется потреблением клетками фитопланктона биогенных элементов –  $[N/(e+N)] \cdot [aP/(b+cP)]$ , тратами на дыхание и его естественную смертность –  $rP$ , выеданием фитопланктона зоопланктоном –  $G = \lambda[P/(\mu+P)]Z$ , а также процессами оседания фитопланктона и выносом его за пределы системы –  $(s+k)P$ . В этих соотношениях  $r$  – скорость дыхания фитопланктона;  $s$  – скорость оседания фитопланктона. Остальные обозначения прежние.

Скорость изменения концентрации зоопланктона определяется процессами роста за счет его питания фитопланктонными организмами –  $\alpha\lambda[P/(\mu+P)]Z$ , выеданием зоопланктона организмами высших трофических уровней –  $qZ$  и регулируется также метаболическими выделениями фитопланктона –  $\theta PZ$ . В данных соотношениях  $\alpha$  – коэффициент эффективности потребления фитопланктона зоопланктоном;  $\theta$  – скорость выделения метаболитов (токсических компонентов) клетками фитопланктона.

Детритный пул пополняется за счет трат на дыхание и естественной смертности фитопланктона –  $rP$ , экскреции неусвоенной части пищи зоопланктоном –  $(1-\alpha-\beta)\lambda[P/(\mu+P)]Z$ , а расходуется в результате процессов бактериального

разложения (минерализации) детрита –  $\varphi D^\delta$ , оседания детрита и выноса его из системы –  $(\psi + k)D$ . Здесь  $\psi$  – скорости оседания детрита.

Все переменные модели неотрицательны и выражены в граммах углерода (гС) на  $m^3$ . Время выражено в сутках. Параметры модели неотрицательны, причем  $\alpha + \beta \leq 1$ ,  $\gamma \leq 1$  и  $r + s + k < a/b$ . Последнее условие означает, что фитопланктон не вымирает полностью при очень низкой концентрации биогенных элементов.

В отличие от модели [2], в данной модели убыль зоопланктона описывается не квадратичной, а более простой линейной зависимостью вида  $qZ$ . Для описания выедания фитопланктона зоопланктоном используется функция Холлинга II-го типа  $\lambda P / (\mu + P)$ . Важным отличием данной модели является использование нелинейной зависимости  $\varphi D^\delta$  при описании процесса минерализации планктонного детрита. Еще одной отличительной особенностью данной модели является включение в нее слагаемого  $(-\theta PZ)$ , которое в простейшей форме позволяет учитывать отрицательное влияние метаболитов фитопланктона на развитие зоопланктона.

Численные эксперименты с моделью проводились методом Рунге–Кутты-4. Значения параметров модели были выбраны на основе литературных данных [2,5,6,8-10]:  $e = 0.03$  (гС)/ $m^3$ ;  $a = 0.2$  (м·сут) $^{-1}$ ;  $b = 0.2$   $m^{-1}$ ;  $c = 0.4$   $m^2$ /гС;  $r = 0.15$  сут $^{-1}$ ;  $\beta = 0.33$ ;  $\lambda = 0.6$  сут $^{-1}$ ;  $\mu = 0.035$  гС/ $m^3$ ;  $\gamma = 0.5$ ;  $q = 0.1$  сут $^{-1}$ ;  $k = 0.05$  сут $^{-1}$ ;  $N_0 \in [0.4; 0.6]$  гС/ $m^3$ ;  $s = 0.04$  сут $^{-1}$ ;  $\alpha = 0.25$ ;  $\theta \in [0.0; 0.15]$   $m^3$ /(гС·сут);  $\varphi = 0.1$  сут $^{-1}$ ;  $\delta \in (0.0; 2.0]$ ;  $\psi = 0.08$  сут $^{-1}$ . При анализе и визуализации результатов исследования модели (1) использовалась программа WinSet v. 3.0 [11].

В планктонной системе (1) имеет смысл рассматривать только процесс распада детрита, который совершается за некоторое конечное время. И это время должно быть сопоставимо со скоростями других процессов в системе. Анализ свойств нелинейной модели распада детрита  $dD/dt = -\varphi D^\delta$ , выполненный в работах [5,6], показывает, что это возможно только для значений  $\delta \in (0.0; 2.0]$ .

Для системы уравнений (1) возможны следующие стационарные состояния:  $E_0 = (N_0, 0, 0, 0)$ ,  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$ ,  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$ . Их устойчивость определяется собственными значениями матрицы Якоби  $J$ , которая имеет следующий вид:

$$\begin{pmatrix} \frac{ae\bar{P}}{(e+\bar{N})^2(b+c\bar{P})} - k & -\frac{ab\bar{N}}{(e+\bar{N})(b+c\bar{P})^2} + \frac{\beta\lambda\mu\bar{Z}}{(\mu+\bar{P})^2} & \frac{\beta\lambda\bar{P}}{\mu+\bar{P}} + \gamma q & \varphi\delta\bar{D}^{\delta-1} \\ \frac{ae\bar{P}}{(e+\bar{N})^2(b+c\bar{P})} & \frac{ab\bar{N}}{(e+\bar{N})(b+c\bar{P})^2} - \frac{\lambda\mu\bar{Z}}{(\mu+\bar{P})^2} - \chi & -\frac{\lambda\bar{P}}{\mu+\bar{P}} & 0 \\ 0 & \frac{\alpha\lambda\mu\bar{Z}}{(\mu+\bar{P})^2} - \theta\bar{Z} & \frac{\alpha\lambda\bar{P}}{\mu+\bar{P}} - q - \theta\bar{P} & 0 \\ 0 & r + \frac{(1-\alpha-\beta)\lambda\mu\bar{Z}}{(\mu+\bar{P})^2} & \frac{(1-\alpha-\beta)\lambda\bar{P}}{\mu+\bar{P}} & -\varphi\delta\bar{D}^{\delta-1} - \sigma \end{pmatrix} \quad (2)$$

где  $\chi = r + s + k$ ,  $\sigma = \psi + k$ . Собственные значения матрицы  $J$  вычисляются в соответствующих стационарных состояниях  $\bar{N}$ ,  $\bar{P}$ ,  $\bar{Z}$ ,  $\bar{D}$  системы (1).

Для стационарного состояния  $E_0 = (N_0, 0, 0, 0)$  характеристическое уравнение имеет следующий вид

$$\begin{vmatrix} -k-y & -\xi & \gamma q & 0 \\ 0 & (\xi-\chi)-y & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -q-y & 0 \\ 0 & r & 0 & -\sigma-y \end{vmatrix} = 0, \quad (3)$$

где  $\xi = aN_0/(b(e+N_0))$ . Уравнение (3) имеет три отрицательных собственных значения:  $y_1 = -k$ ,  $y_3 = -q$ ,  $y_4 = -\sigma$ . Следовательно, устойчивость стационарного состояния  $E_0 = (N_0, 0, 0, 0)$  зависит от знака собственного значения  $y_2$ :  $y_2 = \xi - \chi$ . Если условие  $aN_0 < \chi b(e+N_0)$  не выполняется, то в этом случае малые изменения концентрации фитопланктона переводят систему (1) из состояния  $E_0 = (N_0, 0, 0, 0)$  в состояние  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$ .

Рассмотрим теперь стационарное состояние  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$ . Стационарные решения  $N_1$ ,  $P_1$  имеют следующий вид:

$$P_1 = (\varphi D_1^\delta + \sigma D_1)/r, \quad (4)$$

$$N_1 = N_0 - (\varphi(s+k)D_1^\delta + \chi\sigma D_1)/(rk). \quad (5)$$

Значение  $D_1$  определяется в результате решения следующего нелинейного уравнения:

$$A'D_1^{2\delta} + B'D_1^{\delta+1} + C'D_1^\delta + D'D_1^2 + E'D_1 + F' = 0, \quad (6)$$

где

$$A' = c\varphi^2\chi\left(\frac{\chi}{r}-1\right), \quad B' = c\varphi\chi\sigma\left(\frac{2\chi}{r}-1\right), \quad C' = \varphi((a-b\chi)(r-\chi) - kc\chi(e+N_0)),$$

$$D' = \frac{c(\chi\sigma)^2}{r}, \quad E' = -\sigma(\chi(a-b\chi) + kc\chi(e+N_0)), \quad F' = kr(aN_0 - b\chi(e+N_0)).$$

Уравнение (6) может быть решено только численно. Установлено, что оно может иметь два различных положительных корня. Однако вычисления показывают, что для всех значений  $\delta$  при подстановке большего корня в выражение (5) получаются отрицательные значения концентрации биогенных элементов  $N_1$ , что невозможно. Таким образом, стационарное состояние  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$  для системы (1) единственное.

Для стационарного состояния  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$  знаки элементов  $J_{22}$  и  $J_{33}$  матрицы Якоби  $J_1$  неизвестны. Характеристическое уравнение для определения знаков собственных значений матрицы  $J_1$  запишем в следующем виде:

$$(J_{33} - y) \cdot (y^3 + a_1y^2 + a_2y + a_3) = 0. \quad (7)$$

В уравнении (7)  $a_1 = -(J_{11} + J_{22} + J_{44})$ ,  $a_2 = J_{11}J_{22} + J_{11}J_{44} + J_{22}J_{44} - J_{12}J_{21}$ ,  $a_3 = J_{12}J_{21}J_{44} - J_{11}J_{22}J_{44} - J_{14}J_{21}J_{42}$ . Из уравнения (7) следует, что для обеспечения устойчивости стационарного состояния  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$  необходимо одновременное выполнение двух неравенств:

$$\frac{abN_1}{(e+N_1)(b+cP_1)^2} < \chi \quad \text{и} \quad \alpha\lambda \frac{P_1}{\mu+P_1} < q + \theta P_1.$$

Если эти условия не выполняются, то в этом случае малые изменения концентрации зоопланктона переводят систему (1) из состояния  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$  в состояние  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$ .

Рассмотрим стационарное состояние  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$ , которое определяется в результате решения следующей системы уравнений:

$$\begin{cases} -\frac{N_2}{e+N_2} \frac{aP_2}{b+cP_2} + \beta\lambda \frac{P_2}{\mu+P_2} Z_2 + \gamma q Z_2 + \varphi D_2^\delta + k(N_0 - N_2) = 0, \\ \frac{N_2}{e+N_2} \frac{aP_2}{b+cP_2} - rP_2 - \lambda \frac{P_2}{\mu+P_2} Z_2 - (s+k)P_2 = 0, \\ \alpha\lambda \frac{P_2}{\mu+P_2} Z_2 - qZ_2 - \theta P_2 Z_2 = 0, \\ rP_2 + (1-\alpha-\beta)\lambda \frac{P_2}{\mu+P_2} Z_2 - \varphi D_2^\delta - (\psi+k)D_2 = 0. \end{cases} \quad (8)$$

Поскольку  $Z_2 \neq 0$ , то из третьего уравнения системы (8) можно найти значения  $P_2$ . Для этого необходимо решить квадратное уравнение:

$$\theta P_2^2 + (\mu\theta + q - \alpha\lambda)P_2 + \mu q = 0. \quad (9)$$

Поскольку  $\mu q > 0$ , то это уравнение имеет два положительных корня:

$$(P_2)_{1,2} = \frac{(\alpha\lambda - \mu\theta - q) \pm \sqrt{v}}{2\theta}, \quad (10)$$

где  $v = (\mu\theta + q - \alpha\lambda)^2 - 4\theta\mu q$ . Таким образом, величины  $(P_2)_{1,2}$  определяются только через параметры системы (1). Из второго уравнения системы (8) выразим  $Z_2$ :

$$Z_2 = \left( \frac{\mu + P_2}{\lambda} \right) \cdot \left( \frac{N_2}{e + N_2} \cdot \frac{a}{b + cP_2} - \chi \right). \quad (11)$$

Пусть  $u = 1 - \alpha - \beta$ , а  $V = a/(b + cP_2)$ . Из четвертого уравнения системы (8) с помощью (11) выразим  $N_2$ :

$$N_2 = \frac{e(u\chi - r)P_2 + e(\varphi D_2^\delta + \sigma D_2)}{rP_2 + u(V - \chi) \cdot P_2 - (\varphi D_2^\delta + \sigma D_2)}. \quad (12)$$

С помощью соотношения (12) из равенства (11) после ряда алгебраических преобразований получаем окончательное выражение для вычисления  $Z_2$ :

$$Z_2 = \left( \frac{\mu + P_2}{\lambda} \right) \cdot \left( \frac{\varphi D_2^\delta + \sigma D_2 - rP_2}{uP_2} \right). \quad (13)$$

Подставляя (12), (13) в первое уравнение системы (8), получим нелинейное уравнение для определения  $D_2$ :

$$A''D_2^{2\delta} + B''D_2^{\delta+1} + C''D_2^\delta + D''D_2^2 + E''D_2 + F'' = 0, \quad (14)$$

где

$$A'' = \varphi^2 (\lambda(1-\beta)P_2 - \gamma q(\mu + P_2) - \lambda u P_2), \quad B'' = 2\varphi\sigma (\lambda(1-\beta)P_2 - \gamma q(\mu + P_2) - 0,5\lambda u P_2),$$

$$C'' = \varphi(C_1 + C_2 + C_3 + C_4),$$

$$C_1 = \gamma q P_2 (\mu + P_2) (2r + u(V - \chi)), \quad C_2 = -\alpha \lambda (r + u(V - \chi)) P_2^2,$$

$$C_3 = -\lambda ((1-\beta)r - u\chi) P_2^2, \quad C_4 = -\lambda u k (e + N_0) P_2,$$

$$D'' = \sigma^2 (\lambda(1-\beta)P_2 - \gamma q(\mu + P_2)), \quad E'' = \sigma(E_1 + E_2 + E_3 + E_4),$$

$$E_1 = C_1, \quad E_2 = -\lambda(1-\beta)(r + u(V - \chi)) P_2^2, \quad E_3 = C_3, \quad E_4 = C_4,$$

$$F'' = ((F_1 + F_2)(r + u(V - \chi)) + F_3) P_2^2,$$

$$F_1 = \lambda((1-\beta)r - u\chi) P_2, \quad F_2 = -\gamma q r (\mu + P_2) + \lambda u k N_0, \quad F_3 = \lambda u k e (u\chi - r).$$

Уравнение (14) может быть решено только численно. Поскольку коэффициенты этого уравнения зависят от величины  $P_2$ , то при анализе решений необходимо отдельно рассматривать случаи  $(P_2)_1 = ((\alpha\lambda - \mu\theta - q) - \sqrt{v}) / (2\theta)$  и  $(P_2)_2 = ((\alpha\lambda - \mu\theta - q) + \sqrt{v}) / (2\theta)$ . Установлено, что в обоих случаях уравнение (14) может иметь два различных положительных корня. Однако вычисления показывают, что для  $(P_2)_1 = ((\alpha\lambda - \mu\theta - q) - \sqrt{v}) / (2\theta)$  и значений параметра  $\delta \in (0,0; 2,0]$  при подстановке любого большего корня уравнения (14) в выражение (12) получаются отрицательные значения концентрации биогенных элементов  $N_2$ , что невозможно. Положительные решения системы (8) возможны только для меньшего из двух корней уравнения (14). Для случая  $(P_2)_2 = ((\alpha\lambda - \mu\theta - q) + \sqrt{v}) / (2\theta)$  оба корня уравнения (14) при подстановке их в выражения (12) или (13) дают отрицательные стационарные значения переменных модели. Таким образом, для случая  $(P_2)_2 = ((\alpha\lambda - \mu\theta - q) + \sqrt{v}) / (2\theta)$  система (8) не имеет положительных стационарных решений для всех четырех переменных модели и, следовательно, стационарное состояние  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$  для системы (1) единственное.

Устойчивость особой точки  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$  определяется одновременным выполнением следующих условий:  $J_{12} < 0$ ,  $J_{22} < 0$ ,  $J_{32} > 0$ ,  $a_3(a_1 a_2 - a_3) - a_4 a_1^2 > 0$ , где

$$\begin{cases} a_1 = -(J_{11} + J_{22} + J_{44}), \\ a_2 = J_{11}(J_{22} + J_{44}) - J_{12}J_{21} + J_{22}J_{44} - J_{23}J_{32}, \\ a_3 = J_{32}(J_{11}J_{23} + J_{23}J_{44} - J_{13}J_{21}) - \\ \quad - J_{11}J_{22}J_{44} + J_{21}(J_{12}J_{44} - J_{14}J_{42}), \\ a_4 = J_{32}(J_{13}J_{21}J_{44} - J_{11}J_{23}J_{44} - J_{14}J_{21}J_{43}). \end{cases}$$

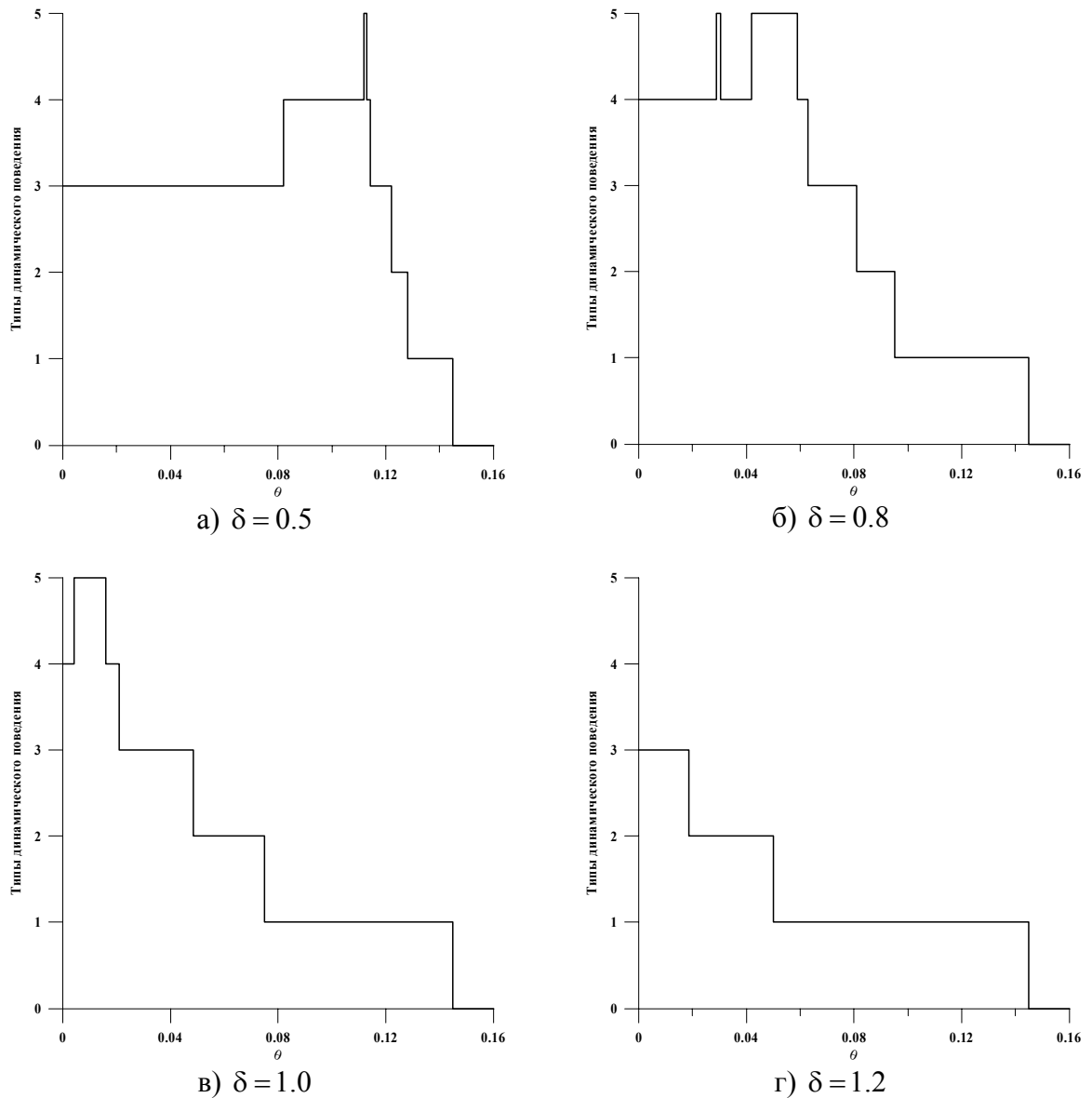
В приведенных неравенствах  $J_{ij}$ ,  $i = \overline{1,4}$ ,  $j = \overline{1,4}$  – элементы матрицы Якоби  $J_2$  для системы уравнений (8).



На рис. 2 приведены результаты четырех вариантов численных экспериментов. Они показывают возможные типы динамического поведения модели (1) в зависимости от изменения значений параметров  $\delta$  и  $\theta$ . Эксперименты проводились для значений  $\delta = 0.5$ ,  $\delta = 0.8$ ,  $\delta = 1.0$  и  $\delta = 1.2$  при изменении  $\theta \in [0.0; 0.15]$ . Видно, что во всех четырех вариантах при значениях  $\theta \geq 0.145$  происходит вымирание зоопланктона и переход системы из состояния  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$  в  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$ . Этот тип динамического поведения мы обозначили цифрой 0. При уменьшении параметра  $\theta$ , то есть при снижении влияния метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон, фазовый портрет для динамической системы (1) представляет собой устойчивый узел. Такой тип динамического поведения мы условно обозначили цифрой 1. Хорошо видно, что по мере роста порядка ферментативной реакции  $\delta$  диапазон значений параметра  $\theta$ , для которых в системе наблюдается устойчивый узел, также увеличивается. При дальнейшем уменьшении параметра  $\theta$  вместо устойчивого узла появляется устойчивый фокус, который нами условно обозначен цифрой 2. Диапазон значений параметра  $\theta$ , для которых в системе наблюдается устойчивый фокус, также постепенно увеличивается по мере возрастания порядка ферментативной реакции  $\delta$ . По мере дальнейшего уменьшения параметра  $\theta$  снова происходит смена динамического поведения, и в системе наблюдается предельный цикл. На рис. 2 он условно обозначен цифрой 3. Заметим, что для значения  $\delta = 0.5$  предельный цикл появляется еще раз при значениях  $\theta \in [0.0; 0.082]$ , в то время как при остальных рассматриваемых нами значениях  $\delta$  предельный цикл в системе (1) больше не возникает. Для значения  $\delta = 1.2$  никаких других типов динамического поведения системы (1) больше не наблюдается. В то же время для значений  $\delta \neq 1.2$  при дальнейшем уменьшении параметра  $\theta$  в системе сначала начинаются серии последовательных бифуркаций удвоения периода, а затем появляются хаотические колебания. Хаотические колебания мы условно обозначили цифрой 5. Как видно на рис. 2, они могут появляться неоднократно. Между хаотическими колебаниями возникают различные по своей структуре периодические колебания. Переход от периодических колебаний к хаотическим колебаниям каждый раз происходит в результате одного и того же механизма – через серии бифуркаций удвоения периода.

Для упрощения анализа любые периодические колебания, отличные от предельного цикла, в которых могут появляться или, наоборот, исчезать серии бифуркаций удвоения периода, мы условно обозначили цифрой 4. При значении порядка ферментативной реакции  $\delta = 0.5$  диапазон значений параметра  $\theta$ , при которых в системе могут возникать хаотические колебания, невелик. Он возрастает для значения  $\delta = 0.8$  и вновь снижается для значения  $\delta = 1.0$ . В последних двух случаях после однократных или неоднократно хаотических колебаний в системе устанавливаются различные по своей структуре периодические колебания, которые сохраняются при уменьшении параметра  $\theta$  вплоть до нуля.

Рассмотренная в данном разделе модель не учитывает того, что зоопланктон на самом деле может питаться не только фитопланктоном, но и детритом. При этом у зоопланктона существуют определенные пищевые предпочтения в питании, которые могут изменяться с течением времени в зависимости от тех или иных условий. Рассмотрение этого круга вопросов и является предметом наших дальнейших исследований.



**Рис. 2.** Типы динамического поведения модели (1) в зависимости от изменения значений параметров  $\delta$  и  $\theta$ . Объяснения в тексте.

## МОДЕЛЬ 2: ЧЕТЫРЕХКОМПОНЕНТНАЯ МОДЕЛЬ ПЛАНКТОННОЙ СИСТЕМЫ, В КОТОРОЙ ЗООПЛАНКТОН ПОТРЕБЛЯЕТ ФИТОПЛАНКТОН И ДЕТРИТ

Обозначим через  $G_1$  поток вещества, направленный от фитопланктона к зоопланктону, а через  $G_2$  – поток вещества, направленный от детрита к зоопланктону. В работе [4] предложена следующая форма представления потоков  $G_1$  и  $G_2$ , которая представляет собой обобщенный аналог функции Холлинга III-го типа:

$$G_1 = \frac{\lambda p_1 P^2}{p_1(\mu^2 + P^2) + p_2 D^2} Z, \quad G_2 = \frac{\lambda p_2 D^2}{p_1(\mu^2 + P^2) + p_2 D^2} Z, \quad (15)$$

где  $p_1$  и  $p_2$  – коэффициенты предпочтения зоопланктоном фитопланктона и детрита соответственно. Поскольку в модели 1 при описании выедания фитопланктона зоопланктоном мы использовали функцию Холлинга II-го типа, то перепишем

соотношения (15) так, чтобы они представляли собой обобщенный вариант функции Холлинга II-го типа:

$$G_1 = \frac{\lambda p_1 P}{p_1(\mu + P) + p_2 D} Z, \quad G_2 = \frac{\lambda p_2 D}{p_1(\mu + P) + p_2 D} Z. \quad (16)$$

Пусть  $\omega = p_2/p_1$ . Тогда из (16) получим:

$$G_1 = \frac{\lambda P}{\mu + P + \omega D} Z, \quad G_2 = \frac{\lambda \omega D}{\mu + P + \omega D} Z. \quad (17)$$

Именно в такой форме мы и будем использовать запись данных потоков при составлении системы уравнений.

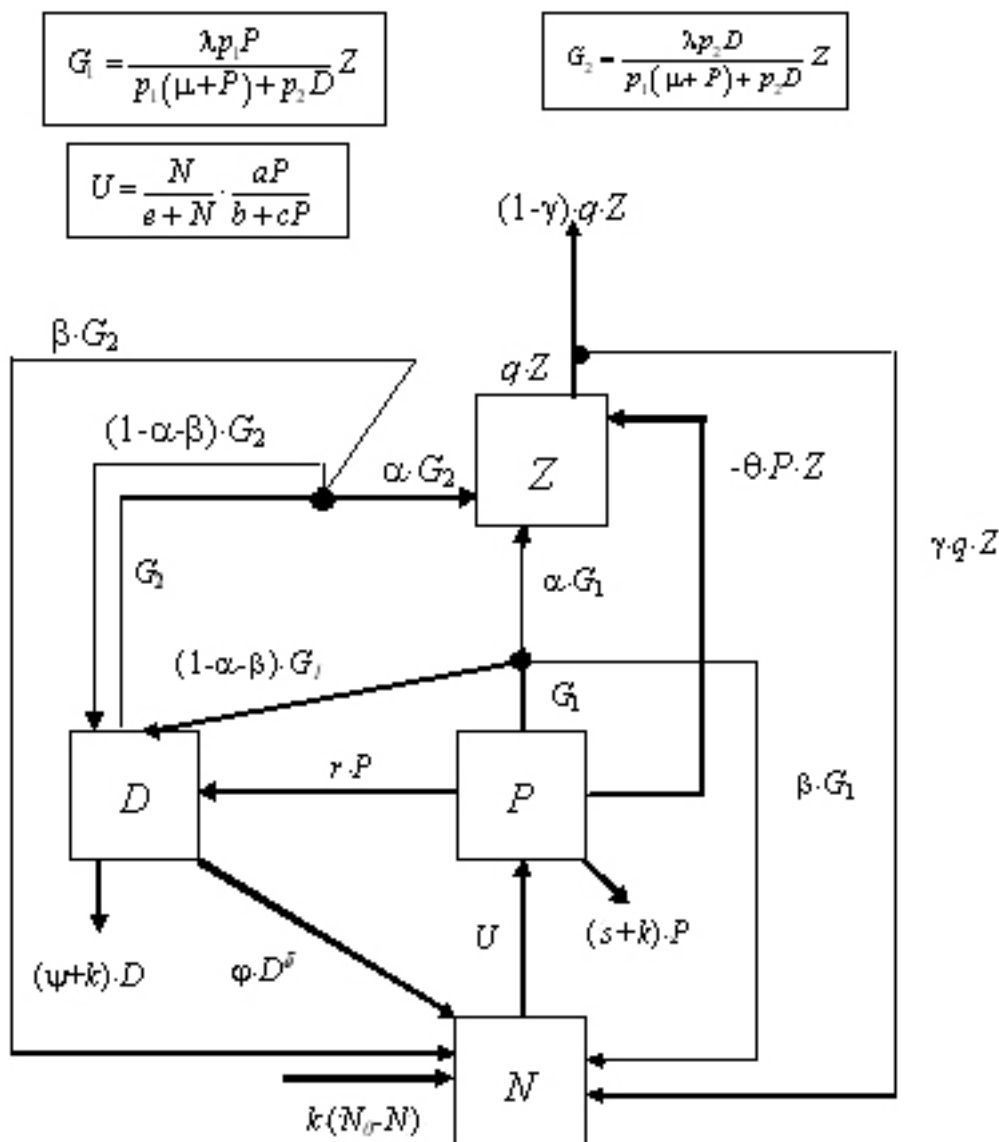


Рис. 3. Схема взаимодействия между компонентами модели. Стрелками показаны потоки веществ в системе.

Включение в модель дополнительного источника питания для зоопланктона добавляет в модель всего один новый параметр  $\omega$  – коэффициент предпочтения детрита зоопланктоном. Если  $\omega = 0$ , то это означает, что  $p_2 = 0$ ,  $p_1 \neq 0$ , то есть зоопланктон не питается детритом, а источником пищи для него является только фитопланктон. В этом случае мы получаем модель 1, рассмотренную в предыдущем

разделе. В природных экосистемах значение параметра  $\omega$ , по всей видимости, близко к 0.5. В модельных исследованиях используют значения  $\omega \in [0; 2]$  [3]. Структура модели 2 показана на рис. 3.

В математическом отношении новая модель представляет собой систему следующих четырех обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -\frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP} + \beta\lambda \frac{(P+\omega D)}{\mu+P+\omega D} Z + \gamma qZ + \varphi D^\delta + k(N_0 - N), \\ \frac{dP}{dt} = \frac{N}{e+N} \cdot \frac{aP}{b+cP} - rP - \lambda \frac{P}{\mu+P+\omega D} Z - (s+k)P, \\ \frac{dZ}{dt} = \alpha\lambda \frac{(P+\omega D)}{\mu+P+\omega D} Z - qZ - \theta PZ, \\ \frac{dD}{dt} = rP + \lambda \frac{((1-\alpha-\beta)P - (\alpha+\beta)\omega D)}{\mu+P+\omega D} Z - \varphi D^\delta - (\psi+k)D. \end{cases} \quad (18)$$

Выражение  $(1-\alpha-\beta)P$  в четвертом уравнении системы (18) представляет собой детрит, который образуется в результате выедания фитопланктона зоопланктоном. Слагаемое  $-(\alpha+\beta)\omega D$  представляет собой чистые потери детрита за счет его выедания зоопланктонными организмами. Детрит расходуется на питание зоопланктона в количестве  $G_2$ . Однако часть  $(1-\alpha-\beta)G_2$  его возвращается обратно в детритный пул в виде фекальных пеллет. Таким образом, суммируя указанные потоки, окончательно получаем:

$$G_2 + (1-\alpha-\beta)G_2 = -(\alpha+\beta)G_2 = -(\alpha+\beta) \frac{\lambda\omega DZ}{\mu+P+\omega D}. \quad (19)$$

Для системы уравнений (18), как и для системы (1), возможны следующие стационарные состояния:  $E_0 = (N_0, 0, 0, 0)$ ,  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$ ,  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$ . Их устойчивость определяется собственными значениями матрицы Якоби  $J^*$ , которая имеет следующий вид:

$$\begin{pmatrix} J_{11}^* & J_{12}^* & J_{13}^* & J_{14}^* \\ J_{21}^* & J_{22}^* & J_{23}^* & J_{24}^* \\ J_{31}^* & J_{32}^* & J_{33}^* & J_{34}^* \\ J_{41}^* & J_{42}^* & J_{43}^* & J_{44}^* \end{pmatrix}, \quad (20)$$

где

$$\begin{aligned} J_{11}^* &= -\frac{ae\bar{P}}{(e+\bar{N})^2(b+c\bar{P})} - k; \quad J_{12}^* = -\frac{ab\bar{N}}{(e+\bar{N})(b+c\bar{P})^2} + \frac{\beta\lambda\mu\bar{Z}}{(\mu+\bar{P}+\omega\bar{D})^2}; \\ J_{13}^* &= \frac{\beta\lambda(\bar{P}+\omega\bar{D})}{\mu+\bar{P}+\omega\bar{D}} + \gamma q; \quad J_{14}^* = \frac{\beta\lambda\mu\omega\bar{Z}}{(\mu+\bar{P}+\omega\bar{D})^2} + \varphi\delta\bar{D}^{\delta-1}; \quad J_{21}^* = \frac{ae\bar{P}}{(e+\bar{N})^2(b+c\bar{P})}; \\ J_{22}^* &= \frac{ab\bar{N}}{(e+\bar{N})(b+c\bar{P})^2} - \frac{\lambda(\mu+\omega\bar{D})\bar{Z}}{(\mu+\bar{P}+\omega\bar{D})^2} - \chi; \quad J_{23}^* = -\frac{\lambda\bar{P}}{\mu+\bar{P}+\omega\bar{D}}; \quad J_{24}^* = \frac{\lambda\omega\bar{P}\bar{Z}}{(\mu+\bar{P}+\omega\bar{D})^2}; \\ J_{31}^* &= 0; \quad J_{32}^* = \frac{\alpha\lambda\mu\bar{Z}}{(\mu+\bar{P}+\omega\bar{D})^2} - \theta\bar{Z}; \quad J_{33}^* = \frac{\alpha\lambda(\bar{P}+\omega\bar{D})}{\mu+\bar{P}+\omega\bar{D}} - q - \theta\bar{P}; \quad J_{34}^* = \frac{\alpha\lambda\mu\omega\bar{Z}}{(\mu+\bar{P}+\omega\bar{D})^2}; \end{aligned}$$

$$J_{41}^* = 0; J_{42}^* = r + \frac{\lambda((1-\alpha-\beta)\mu + \omega\bar{D})\bar{Z}}{(\mu + \bar{P} + \omega\bar{D})^2}; J_{43}^* = \frac{\lambda((1-\alpha-\beta)\bar{P} - (\alpha+\beta)\omega\bar{D})}{\mu + \bar{P} + \omega\bar{D}};$$

$$J_{44}^* = -\frac{\lambda\omega(\mu(\alpha+\beta) + \bar{P})\bar{Z}}{(\mu + \bar{P} + \omega\bar{D})^2} - \phi\delta\bar{D}^{\delta-1} - \sigma; \chi = r + s + k; \sigma = \psi + k.$$

Собственные значения матрицы  $J^*$  вычисляются в соответствующих стационарных состояниях  $\bar{N}, \bar{P}, \bar{Z}, \bar{D}$  системы (18).

Для системы (18) условие устойчивости стационарного состояния  $E_0 = (N_0, 0, 0, 0)$  остается таким же, что и для системы (1).

Рассмотрим теперь стационарное состояние  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$ . Значения  $N_1, P_1$  и  $D_1$  определяются из соотношений (4) – (6). Как и в случае системы (1), стационарное состояние  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$  для системы (18) единственное. Для обеспечения устойчивости состояния  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$  необходимо одновременное выполнение двух неравенств:

$$\frac{abN_1}{(e + N_1)(b + cP_1)^2} < \chi \quad \text{и} \quad \alpha\lambda \frac{P_1 + \omega D_1}{\mu + P_1 + \omega D_1} < q + \theta P_1.$$

Если эти условия не выполняются, то в этом случае малые изменения концентрации зоопланктона переводят систему (18) из состояния  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$  в состояние  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$ .

Рассмотрим стационарное состояние  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$ , которое определяется в результате решения следующей системы уравнений:

$$\begin{cases} -\frac{N_2}{e + N_2} \frac{aP_2}{b + cP_2} + \beta\lambda \frac{P_2 + \omega D_2}{\mu + P_2 + \omega D_2} Z_2 + \gamma q Z_2 + \phi D_2^\delta + k(N_0 - N_2) = 0, \\ \frac{N_2}{e + N_2} \frac{aP_2}{b + cP_2} - rP_2 - \lambda \frac{P_2}{\mu + P_2 + \omega D_2} Z_2 - (s + k)P_2 = 0, \\ \alpha\lambda \frac{P_2 + \omega D_2}{\mu + P_2 + \omega D_2} Z_2 - qZ_2 - \theta P_2 Z_2 = 0, \\ rP_2 + \lambda \frac{((1-\alpha-\beta)P_2 - (\alpha+\beta)\omega D_2)}{\mu + P_2 + \omega D_2} Z_2 - \phi D_2^\delta - (\psi + k)D_2 = 0. \end{cases} \quad (21)$$

Поскольку  $Z_2 \neq 0$ , то из третьего уравнения системы (21) можно найти значение  $D_2$ , которое выражается через параметры системы и величину  $P_2$ :

$$D_2 = \frac{\theta P_2^2 - (\alpha\lambda - q - \theta\mu)P_2 + q\mu}{\alpha\lambda - q - \theta P_2} = f(P_2). \quad (22)$$

Все переменные модели неотрицательны. Следовательно, необходимо выбирать такие значения параметров  $\alpha, \lambda, q, \theta, \mu$  и такие концентрации  $P_2$ , для которых  $D_2 \geq 0$ . Функция  $f(P_2)$  имеет вертикальную асимптоту, которая задается уравнением  $P_2 = (\alpha\lambda - q)/\theta$ . Поскольку  $P_2 \geq 0$ , то  $\alpha\lambda - q \geq 0$ . Для того чтобы обеспечить выполнение условия  $D_2 \geq 0$ , необходимо решить следующую систему неравенств:

$$\begin{cases} (\alpha\lambda - q - \theta P_2)(\theta P_2^2 - (\alpha\lambda - q - \theta\mu)P_2 + q\mu) \geq 0, \\ P_2 \neq (\alpha\lambda - q)/\theta. \end{cases} \quad (23)$$

Рассмотрим квадратичную функцию  $y(P_2) = \theta P_2^2 - (\alpha\lambda - q - \theta\mu)P_2 + q\mu$ . Поскольку  $q\mu > 0$ , а  $P_2 \geq 0$ , то, следовательно, оба корня уравнения  $\theta P_2^2 - (\alpha\lambda - q - \theta\mu)P_2 + q\mu = 0$  положительны и парабола пересекает ось  $OP_2$  в двух различных точках. Ветви параболы направлены вверх. Значения корней  $(P_2)_{1,2}$ , как и в (10), определяются через параметры системы (23) следующим образом:

$$(P_2)_{1,2} = \frac{(\alpha\lambda - \mu\theta - q) \pm \sqrt{v}}{2\theta},$$

где  $v = (\alpha\lambda - q - \mu\theta)^2 - 4\theta\mu q$ . Большой корень  $(P_2)_2 = ((\alpha\lambda - \mu\theta - q) + \sqrt{v})/2\theta$  располагается левее асимптоты  $P_2 = (\alpha\lambda - q)/\theta$ . Покажем это.  $(\alpha\lambda - q - \mu\theta)^2 - 4\theta\mu q < (\alpha\lambda - q - \mu\theta)^2$ . Пусть  $v^* = (\alpha\lambda - q - \mu\theta)^2$ . Тогда

$$(P_2)_2^* = \frac{(\alpha\lambda - \mu\theta - q) + \sqrt{v^*}}{2\theta} = \frac{\alpha\lambda - \mu\theta - q}{\theta}.$$

Нетрудно видеть, что  $(P_2)_2 < (P_2)_2^* < \frac{\alpha\lambda - q}{\theta}$ . Корни квадратичной функции и особая точка  $P_2 = (\alpha\lambda - q)/\theta$  разбивают числовую ось  $OP_2$  на четыре числовых промежутка. Если  $P_2 = 0$ , то из (27) получаем:  $(\alpha\lambda - q)q\mu \geq 0$ . Таким образом, для всех значений  $P_2 \in \left[0; \left\{(\alpha\lambda - \mu\theta - q) - \sqrt{v}\right\}/2\theta\right]$  система неравенств (23) выполняется и  $D_2 \geq 0$ . Определяя знаки на остальных промежутках, получаем, что  $D_2 < 0$  для всех значений

$$P_2 \in \left( \frac{(\alpha\lambda - \mu\theta - q) - \sqrt{v}}{2\theta}; \frac{(\alpha\lambda - \mu\theta - q) + \sqrt{v}}{2\theta} \right) \cup \left( \frac{\alpha\lambda - q}{\theta}; +\infty \right),$$

причем, если  $P_2 \rightarrow +\infty$ , то  $D_2 \rightarrow -\infty$ . Система неравенств (23) выполняется также для всех  $u = 1 - \alpha - \beta$ .

Из второго уравнения системы (21) выразим  $Z_2$ :

$$Z_2 = \left( \frac{\mu + P_2 + \omega P_2}{\lambda} \right) \left( \frac{N_2}{e + N_2} \frac{a}{b + cP_2} - \chi \right). \quad (24)$$

Пусть  $u = 1 - \alpha - \beta$ , а  $V = a/(b + cP_2)$ . Из четвертого уравнения системы (21) с помощью (24) выразим  $N_2$ :

$$N_2 = \frac{e(\chi(uP_2 - (\alpha + \beta)\omega D_2) + \varphi D_2^\delta + \sigma D_2 - rP_2)}{rP_2 + (V - \chi)(uP_2 - (\alpha + \beta)\omega D_2) - (\varphi D_2^\delta + \sigma D_2)} = f_1(D_2) = f_1(f(P_2)) = g(P_2). \quad (25)$$

Теперь с помощью соотношений (22), (24) и (25) из первого уравнения системы (21) можно найти значения  $P_2$ :

$$-\frac{g(P_2)}{e + g(P_2)} \frac{a}{b + cP_2} P_2 + \left( \frac{\beta\lambda(P_2 + \omega f(P_2))}{\mu + P_2 + \omega f(P_2)} + \gamma q \right) \left( \frac{\mu + P_2 + \omega f(P_2)}{\lambda} \right) \left( \frac{g(P_2)}{e + g(P_2)} \frac{a}{b + cP_2} - \chi \right) +$$

$$+\varphi(f(P_2))^\delta + k(N_0 - g(P_2)) = 0. \quad (26)$$

Уравнение (26) нелинейное и может быть решено только численно. Численные эксперименты показывают, что существует единственное стационарное состояние  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$ , которое удовлетворяет всем условиям задачи.

Характеристическое уравнение для определения знаков собственных значений матрицы Якоби  $J_2^*$  для стационарного состояния  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$  запишем в следующем виде:

$$y^4 + c_1 y^3 + c_2 y^2 + c_3 y + c_4 = 0. \quad (27)$$

В уравнении (27):

$$\begin{cases} c_1 = -(J_{11}^* + J_{22}^* + J_{44}^*), \\ c_2 = J_{11}^* J_{22}^* + J_{11}^* J_{44}^* + J_{22}^* J_{44}^* - J_{12}^* J_{21}^* - J_{24}^* J_{42}^* - J_{23}^* J_{32}^* - J_{34}^* J_{43}^*, \\ c_3 = J_{12}^* J_{21}^* J_{44}^* - J_{11}^* J_{22}^* J_{44}^* - J_{14}^* J_{21}^* J_{42}^* - J_{13}^* J_{21}^* J_{32}^* - J_{24}^* J_{32}^* J_{43}^* - J_{23}^* J_{34}^* J_{42}^* + \\ + J_{11}^* J_{24}^* J_{42}^* + J_{23}^* J_{32}^* J_{44}^* + J_{11}^* J_{23}^* J_{32}^* + J_{22}^* J_{34}^* J_{43}^* + J_{11}^* J_{34}^* J_{43}^*, \\ c_4 = -J_{14}^* J_{21}^* J_{32}^* J_{43}^* - J_{13}^* J_{21}^* J_{34}^* J_{42}^* + J_{13}^* J_{21}^* J_{32}^* J_{44}^* + J_{11}^* J_{24}^* J_{32}^* J_{43}^* + \\ + J_{11}^* J_{23}^* J_{34}^* J_{42}^* - J_{11}^* J_{23}^* J_{32}^* J_{44}^* - J_{11}^* J_{22}^* J_{34}^* J_{43}^*. \end{cases}$$

Знаки элементов  $J_{12}^*$ ,  $J_{22}^*$  и  $J_{32}^*$  матрицы  $J_2^*$  неизвестны.

Для обеспечения устойчивости стационарного состояния  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$ , то есть, чтобы уравнение (27) имело отрицательные действительные части корней, необходимо обеспечить выполнение критерия Гурвица:

$$\Delta_1 = c_1 > 0, \quad \Delta_2 = \begin{vmatrix} c_1 & 1 \\ c_3 & c_2 \end{vmatrix} = c_1 \cdot c_2 - c_3 > 0 \quad \text{и} \quad \Delta_3 = \begin{vmatrix} c_1 & 1 & 0 \\ c_3 & c_2 & c_1 \\ 0 & c_4 & c_3 \end{vmatrix} = c_1 c_2 c_3 - c_3^2 - c_1^2 c_4 > 0.$$

Заметим, что если выполнено неравенство

$$\frac{abN_2}{(e + N_2)(b + cP_2)^2} < \frac{\lambda(\mu + \omega D_2)Z_2}{(\mu + P_2 + \omega D_2)^2} + \chi,$$

то есть если  $J_{22}^* < 0$ , то условие  $\Delta_1 = c_1 > 0$  выполняется.

Ниже на рис. 4–6 приведены результаты численных экспериментов, которые показывают возможные типы динамического поведения модели (18) в зависимости от изменения значений параметров  $\omega$ ,  $\delta$  и  $\theta$ . Параметр  $N_0 = 0.4$  гС/м<sup>3</sup>. Значения остальных параметров оставлены прежними. Эксперименты, как и для модели 1, проводились для значений  $\delta = 0.5$ ,  $\delta = 0.8$ ,  $\delta = 1.0$  и  $\delta = 1.2$  при изменении  $\theta \in [0.0; 0.3]$  для каждого выбранного значения коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном  $\omega$ . Были выбраны следующие значения этого параметра:  $\omega = 0.5$ ,  $\omega = 1.0$  и  $\omega = 1.5$ . Типы динамического поведения системы (18) обозначены так же, как и для модели 1.

При значении коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном  $\omega = 0.5$  (рис. 4) фитопланктон как источник пищи в два раза предпочтительнее для зоопланктона по сравнению с детритом. В этом случае в динамической системе (18) при выбранных значениях параметров могут наблюдаться все выделенные нами типы динамического поведения. Вымирание зоопланктона начинается при различных значениях параметра  $\theta$ , которые, в свою очередь, зависят от порядка ферментативной реакции. По мере роста параметра  $\delta$  критическое значение параметра  $\theta$ , начиная с которого

зоопланктон вымирает, также увеличивается. При уменьшении параметра  $\theta$  ниже критического его значения, то есть при снижении влияния метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон, фазовый портрет для динамической системы (18) сначала представляет собой устойчивый узел. При дальнейшем уменьшении параметра  $\theta$  типы динамического поведения последовательно сменяются на устойчивый фокус и предельный цикл. После этого начинаются серии бифуркаций удвоения периода, и постепенно происходит переход к хаотическим колебаниям. Этот сценарий смены типов динамического поведения для определенного диапазона величин параметра  $\theta$  наблюдается для всех значений порядка ферментативной реакции  $\delta$ . На рис. 4 видно, что при любых величинах  $\delta$  периодические и хаотические колебания многократно сменяют друг друга. Они наблюдаются для достаточно широкого диапазона изменения параметра  $\theta$  вплоть до полного прекращения влияния метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон, как это имеет место для значений  $\delta = 0.8$ ,  $\delta = 1.0$  и  $\delta = 1.2$  (рис. 4 б, в, г). И только для значения порядка ферментативной реакции  $\delta = 0.5$  хаотические колебания начиная со значения  $\theta = 0.063999$  сначала сменяются периодическими колебаниями. Затем происходит постепенное упрощение структуры колебаний. А для всех значений  $\theta \in [0.0; 0.015816]$  в системе снова наблюдается предельный цикл.

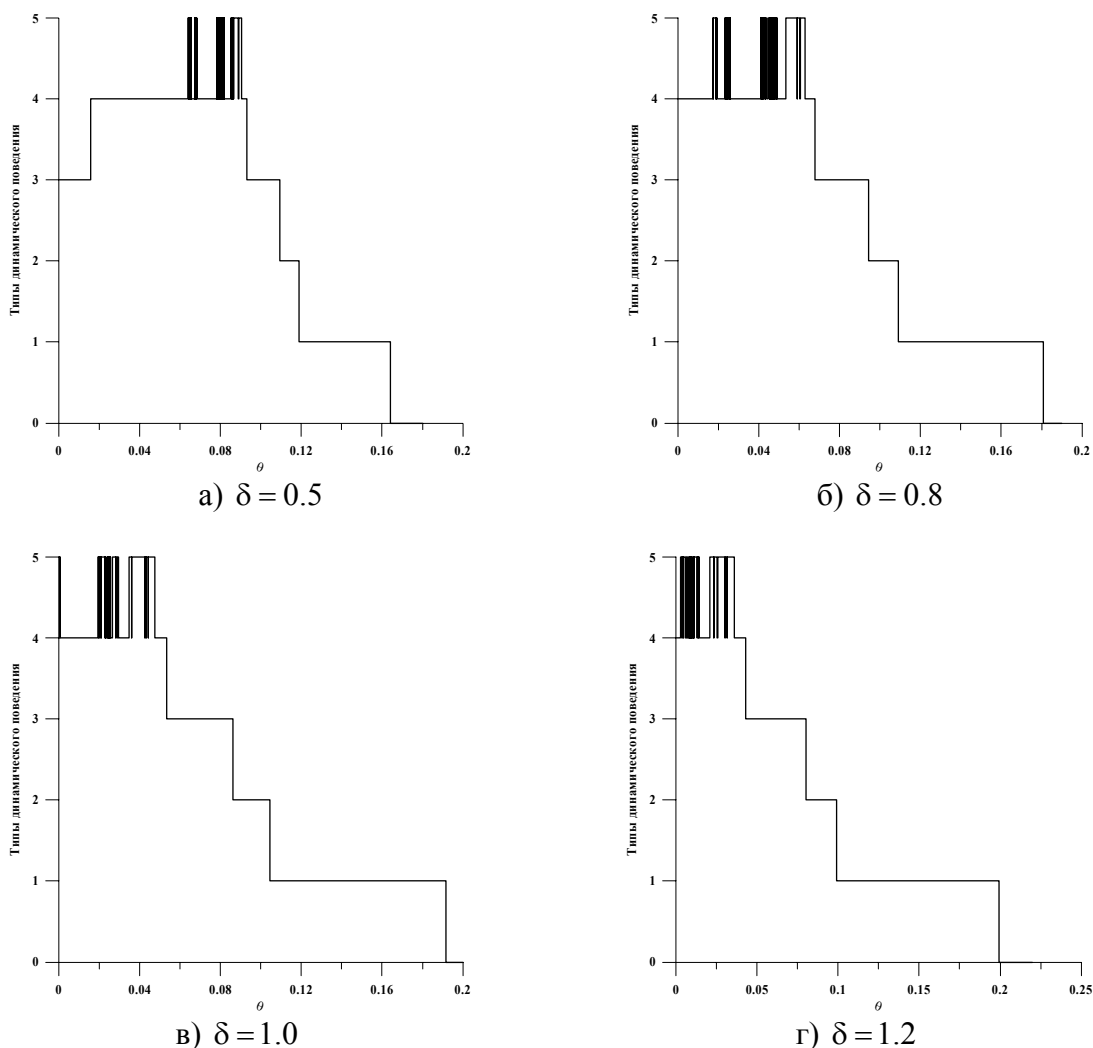
Появление областей параметра  $\theta$ , в которых наблюдаются многократно сменяющие друг друга периодические и хаотические колебания, – новая особенность динамики модели 2, которая отсутствовала в том случае, когда предполагалось, что зоопланктон в качестве источника питания может использовать только фитопланктон. Заметим также, что структура как периодических, так и хаотических колебаний отличается большим разнообразием. Амплитуда этих колебаний постепенно возрастает по мере уменьшения влияния метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон.

При значении коэффициента  $\omega = 1.0$  (рис. 5) фитопланктон и детрит как источники питания имеют одинаковое предпочтение для зоопланктона. В этом случае, как и раньше, в динамической системе (18) наблюдаются все выделенные нами типы динамического поведения. При значениях параметра  $\theta$ , равных или превышающих некоторое критическое значение, которое возрастает по мере увеличения порядка ферментативной реакции  $\delta$ , происходит вымирание зоопланктона. Таким образом, для всех рассматриваемых нами значений  $\delta$  существует своя область изменения параметра  $\theta$ , в пределах которой при уменьшении параметра  $\theta$  ниже критического его значения в системе происходит последовательная смена типов динамического поведения. Сначала фазовый портрет системы представляет собой устойчивый узел, затем появляется устойчивый фокус, который сменяется предельным циклом. После этого начинается серия последовательных бифуркаций удвоения периода и постепенный переход к хаотическим колебаниям. На рис. 5 видно, что при любых величинах  $\delta$  периодические и хаотические колебания, как и в предыдущем случае для значения  $\omega = 0.5$ , могут многократно сменять друг друга. Так же как и в предыдущем случае, они наблюдаются для достаточно широкого диапазона изменения параметра  $\theta$ . В этом состоит их качественное сходство.

Имеются также качественные и количественные различия. Во-первых, при значении коэффициента  $\omega = 1.0$  зоны, в которых имеют место хаотические колебания, становятся более узкими и разреженными, а области параметра  $\theta$ , в которых наблюдаются разнообразные по своей структуре периодические колебания, наоборот, возрастают. Во-вторых, для всех рассматриваемых нами значений порядка ферментативной реакции  $\delta$  хаотические колебания, начиная с некоторого (в каждом случае своего) значения параметра  $\theta$ , сначала сменяются периодическими колебаниями. Затем происходит упрощение структуры колебаний, после чего вплоть до полного прекращения влияния метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон в

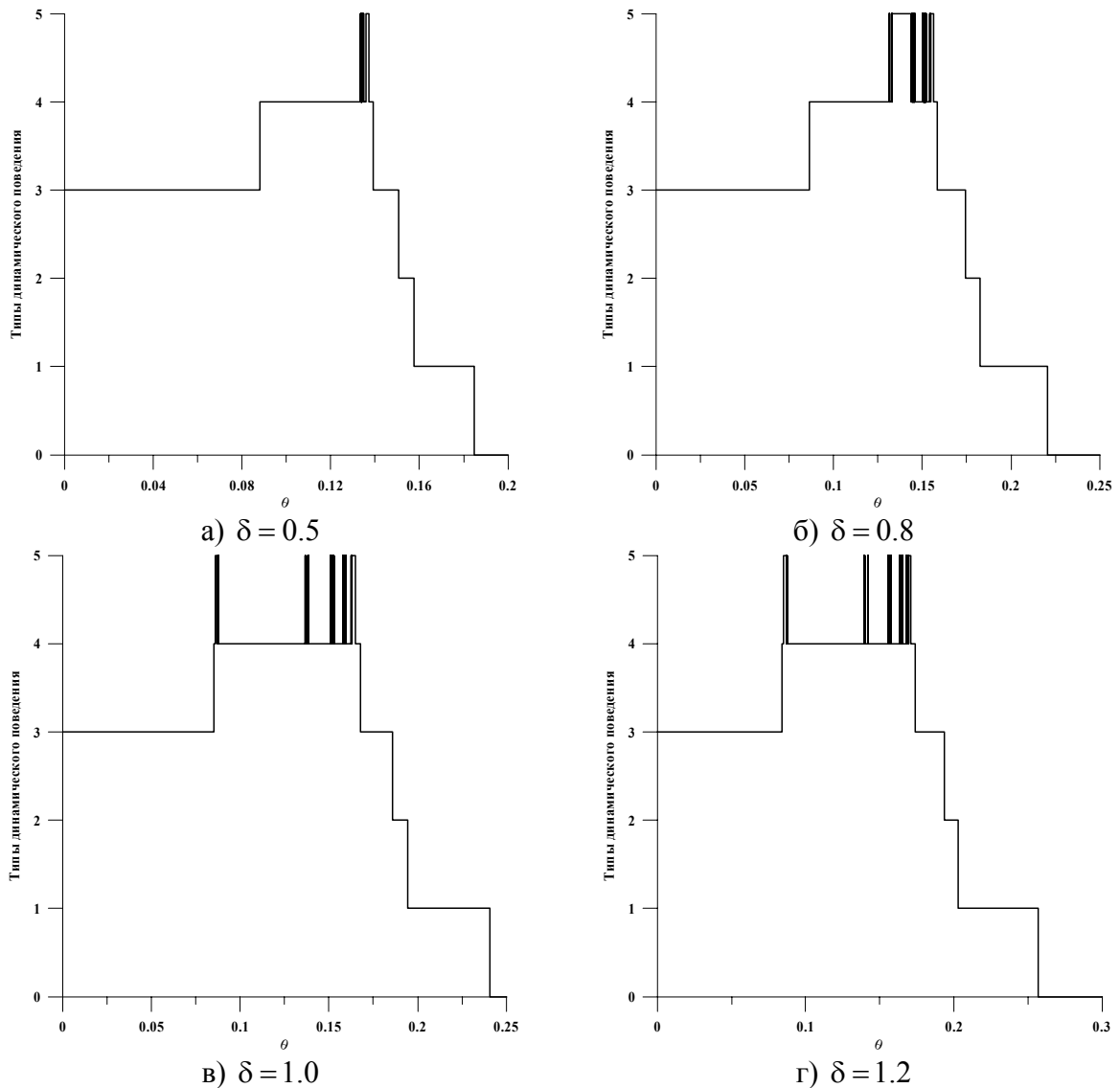


динамической системе снова наблюдается предельный цикл. Области изменения параметра  $\theta$ , в пределах которых происходит упрощение структуры колебаний после окончания хаотических колебаний, достаточно велики при значениях  $\delta = 0.5$  и  $\delta = 0.8$  (рис. 5 а, б). А вот для значений  $\delta = 1.0$  и  $\delta = 1.2$  (рис. 5 в, г) после последнего этапа хаотических колебаний возникновение периодических колебаний, упрощение их структуры и выход на предельный цикл имеют место в очень узком диапазоне изменения параметра  $\theta$ . Амплитуда как хаотических, так и периодических колебаний постепенно возрастает с уменьшением значений параметра  $\theta$ .



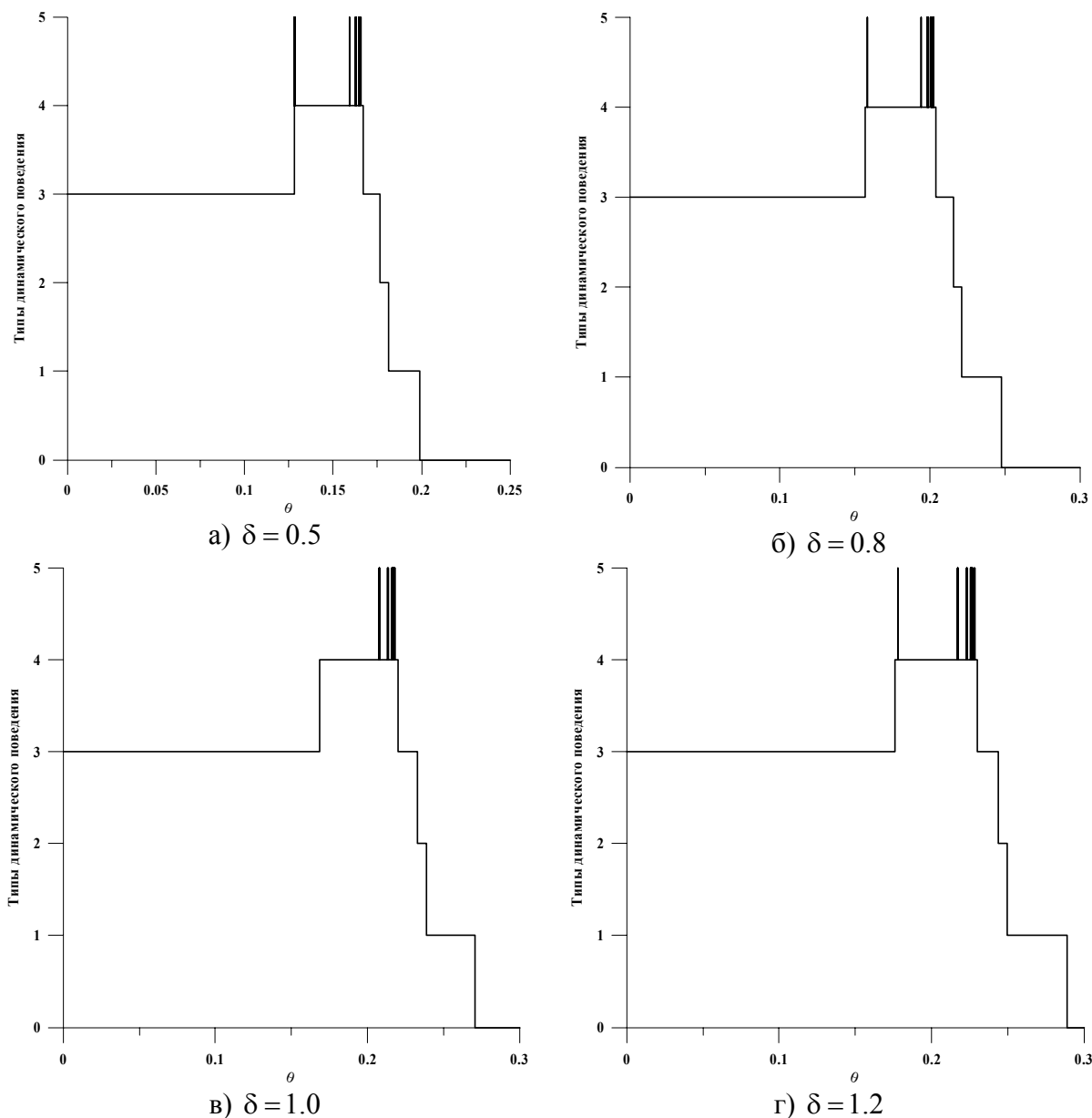
**Рис. 4.** Типы динамического поведения модели (18) в зависимости от изменения значений параметров  $\delta$  и  $\theta$  при значении коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном  $\omega = 0.5$ .

На рис. 6 показаны типы динамического поведения системы (18) в зависимости от изменения значений параметров  $\delta$  и  $\theta$  для случая, когда детрит как источник пищи в полтора раза предпочтительнее для зоопланктона по сравнению с фитопланктоном (значение параметра  $\omega = 1.5$ ). Видно, что основные качественные закономерности последовательной смены типов динамических режимов остаются такими же, что и в предыдущем случае.



**Рис. 5.** Типы динамического поведения модели (18) в зависимости от изменения значений параметров  $\delta$  и  $\theta$  при значении коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном  $\omega = 1.0$ .

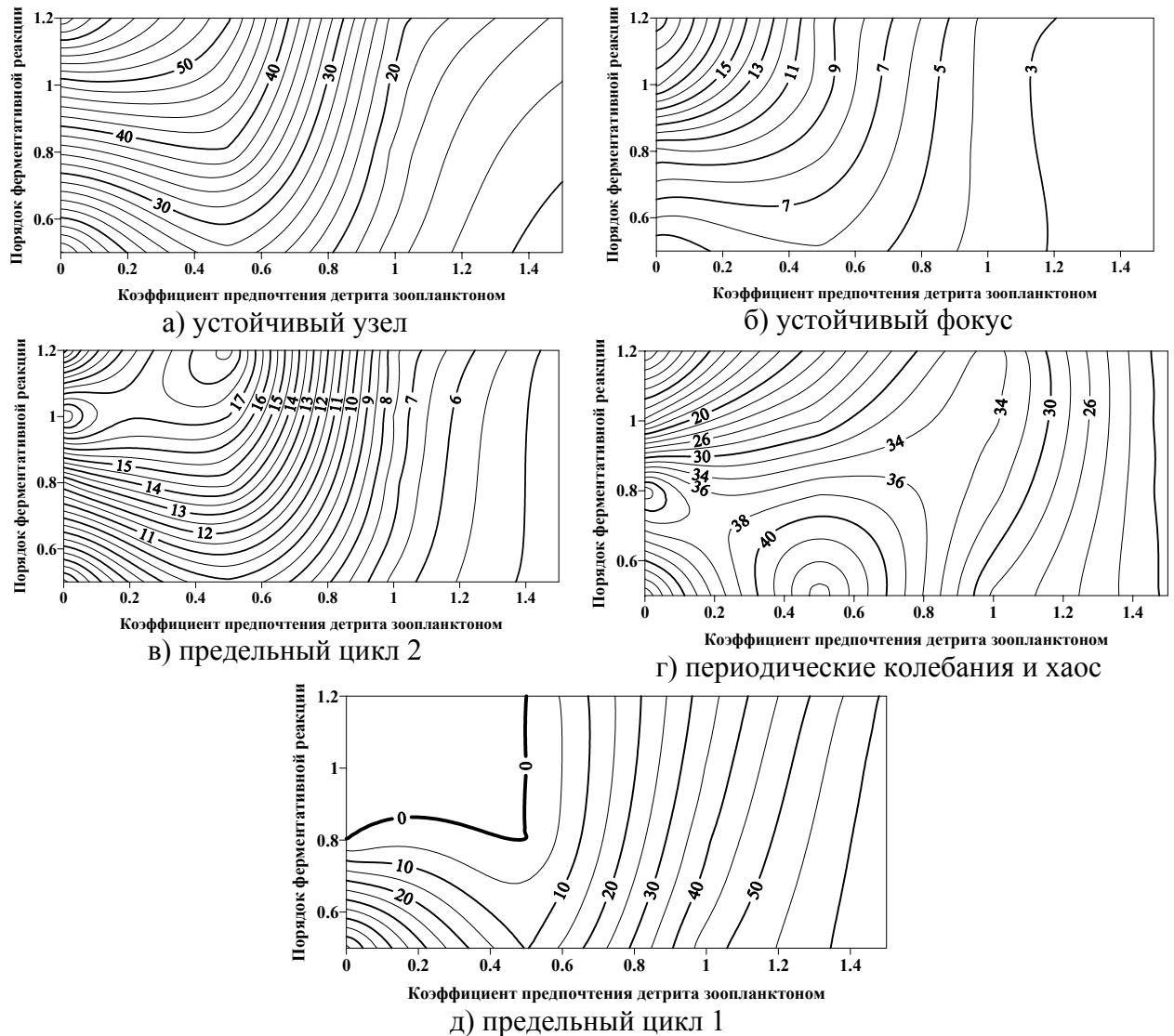
Вместе с тем нужно отметить, что для значения  $\omega = 1.5$  более четко выражено возрастание критического значения параметра  $\theta$  (начиная с которого начинается вымирание зоопланктона) по мере увеличения порядка ферментативной реакции  $\delta$ . Для всех рассматриваемых значений параметра  $\delta$  уменьшается диапазон изменения параметра  $\theta$ , в пределах которого имеют место последовательно сменяющие друг друга периодические и хаотические колебания. Зоны, в которых могут иметь место хаотические колебания, становятся еще более узкими. Область изменения параметра  $\theta$ , в пределах которой происходит упрощение структуры колебаний после окончания хаотических колебаний, достаточно велика при значении  $\delta = 1.0$  (рис. 6 в). А вот для остальных случаев после последнего этапа хаотических колебаний возникновение периодических колебаний, упрощение их структуры и выход на предельный цикл имеют место в очень узком диапазоне изменения параметра  $\theta$  (рис. 6 а, б, г). Размер областей изменения параметра  $\theta$ , в пределах которых в системе второй раз появляется предельный цикл, возрастает по сравнению с предыдущим случаем, когда значение  $\omega = 1.0$ .



**Рис. 6.** Типы динамического поведения модели (18) в зависимости от изменения значений параметров  $\delta$  и  $\theta$  при значении коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном  $\omega = 1.5$ .

Все рассматриваемые нами типы динамического поведения модели при различных значениях порядка ферментативной реакции  $\delta$  и коэффициентах предпочтения детрита зоопланктоном  $\omega$  происходят в определенных пределах изменения параметра  $\theta$  – от нулевого его значения до некоторой критической величины  $\theta^*$ . Если  $\theta \geq \theta^*$ , то во всех случаях происходит вымирание зоопланктона. Рассмотрим теперь вопрос о том, какую часть (в процентах) от всей области изменения параметра  $\theta$  составляют более узкие области, в пределах которых наблюдается тот или иной тип динамического поведения. Выясним, как эти показатели меняются в зависимости от изменения параметров  $\delta$  и  $\omega$ . Для выполнения такого анализа все значения параметра  $\theta$ , при которых наблюдаются любые периодические колебания, отличные от предельного цикла, а также хаотические колебания мы объединили в один диапазон. Также отдельно будем рассматривать те две области изменения параметра  $\theta$ , для которых в системе возникают колебания в виде предельного цикла. Предельный цикл, который возникает перед периодическими и хаотическими колебаниями, мы будем условно называть «предельный цикл 1». Предельный цикл, который имеет место перед появлением устойчивого фокуса, мы будем условно называть «предельный цикл 2». Еще две области изменения

параметра  $\theta$  будут относиться к тем случаям, когда фазовый портрет системы представляет собой либо устойчивый узел, либо устойчивый фокус. Результаты такого анализа показаны на рис. 7.



**Рис. 7.** Изменчивость отношения длины промежутков параметра  $\theta$ , в пределах которого наблюдается определенный тип поведения динамической системы, ко всей области изменения параметра  $\theta$  (в процентах) в зависимости от изменения порядка ферментативной реакции и коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном.

По мере увеличения коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном от 0 до 1 и уменьшения порядка ферментативной реакции  $\delta$  в целом происходит постепенное уменьшение доли длин промежутков изменения параметра  $\theta$ , в пределах которых наблюдаются устойчивый узел, устойчивый фокус и предельный цикл 2 (рис. 7а – в). Если же параметр  $\omega$  меняется от 1 до 1.5, то общая тенденция изменений сохраняется, однако для устойчивого фокуса и предельного цикла 2 зависимость этих изменений от порядка ферментативной реакции  $\delta$  выражена уже гораздо слабее и определяется главным образом изменением коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном. Изменение доли длин промежутков, в пределах которых наблюдаются последовательно сменяющие друг друга периодические и хаотические колебания, в зависимости от изменения коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном и порядка ферментативной реакции носят немонотонный характер (рис. 7г). Так, для параметра  $\omega \in [0.0; 0.8]$  по мере уменьшения порядка ферментативной реакции происходит

постепенное увеличение доли длин промежутков, на которых наблюдаются периодические и хаотические колебания. Зависимость этих изменений в большей степени связана с изменением параметра  $\delta$ . Однако при изменении коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном от 0.8 до 1.5 доли длин промежутков, на которых наблюдаются периодические и хаотические колебания, уменьшаются. Теперь эти изменения в гораздо большей степени связаны уже с изменением параметра  $\omega$ , а не параметра  $\delta$ . Если параметр  $\omega \in [0.0; 0.5]$  и  $\delta \in [0.8; 1.2]$ , то в системе предельный цикл 1 не наблюдается (рис. 7д). Вне этой области по мере увеличения коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном и уменьшения порядка ферментативной реакции в целом происходит постепенное увеличение доли длин промежутков изменения параметра  $\theta$ , в пределах которых наблюдается предельный цикл 1.

## ВЫВОДЫ

В данной работе были исследованы два варианта четырехкомпонентной модели планктонной пищевой цепи, в которых рассматривались основные особенности совместной динамики биогенных элементов, фито- и зоопланктона, а также трансформации детрита в пространственно-однородной водной экосистеме. Обе модели учитывают наиболее важные процессы, которые определяют временную динамику биогенных элементов, фитопланктона, зоопланктона и детрита в водной экосистеме. Они содержат целый ряд прямых и обратных связей, которые обеспечивают возможность гибкого регулирования поведения планктонной системы. Данное исследование было связано с изучением наиболее важных свойств моделей в зависимости от изменений порядка ферментативной реакции, которая описывает нелинейный процесс разложения детрита, а также скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона. Последний процесс многими исследователями рассматривается в качестве возможного немаловажного механизма биологического контроля, способного влиять на структуру и динамику планктонной системы.

Для модели 1 было показано, что при возрастании порядка ферментативной реакции, описывающей разложение детрита в планктонной системе, происходит увеличение характерного времени распада детрита и уменьшение возможных типов ее динамического поведения. Влияние метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон также представляет собой важный элемент регулирования поведения планктонной системы. За счет этого влияния возможно ослабление пресса зоопланктона на фитопланктон, перераспределение потока вещества в системе и направление его по цепочке  $N \rightarrow P \rightarrow D \rightarrow N$ . В результате фитопланктон получает определенные преимущества для своего развития. Этот тип регулирования особенно важен при увеличении порядка ферментативной реакции  $\delta$ , когда требуется больше времени для процесса разложения детрита и пополнения за счет этого пула биогенных элементов.

В результате численных экспериментов с моделями 1 и 2 было показано, что все возможные типы динамического поведения моделей происходят в определенных пределах изменения скорости выделения метаболитов (токсических компонентов) клетками фитопланктона  $\theta$  – от нулевого его значения до некоторой критической величины  $\theta^*$ . Если  $\theta \geq \theta^*$ , то во всех случаях происходит вымирание зоопланктона. Значение самой критической величины  $\theta^*$  возрастает по мере увеличения коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном  $\omega$  и порядка ферментативной реакции  $\delta$ . Таким образом, если возрастает пищевое предпочтение детрита зоопланктоном, то при снижении скорости минерализации детрита при определенных значениях параметров  $\beta$  и  $\gamma$  может снижаться и скорость пополнения пула биогенных элементов. А это, в свою очередь, приводит к снижению концентрации фитопланктона.

В этом случае он может получить преимущества для своего развития путем увеличения скорости выделения метаболитов и подавления развития зоопланктонных организмов.

Возможно, что с увеличением коэффициента экскреции пищи зоопланктоном  $\beta$  и коэффициента регенерации пищи, не усвоенной организмами высших трофических уровней  $\gamma$ , возрастание пищевого предпочтения детрита зоопланктоном не будет приводить к заметному снижению скорости пополнения пула биогенных элементов. В этом случае и значение критической величины  $\theta^*$  может не столь определенно зависеть от значений параметров  $\omega$  и  $\delta$ . Для ответа на данный вопрос требуется проведение дополнительных исследований свойств модели 2.

В результате проведения вычислительных экспериментов показано, что при изменении параметра  $\theta$  существует определенная последовательность перестройки фазовых портретов системы (18). Установлено, что до определенного момента развитие динамических процессов и смена типов динамических режимов в модели 2 происходит аналогично тому, что мы наблюдали и в модели 1. Относительная ширина зон, в пределах которых наблюдаются последовательно сменяющие друг друга устойчивый узел, устойчивый фокус и предельный цикл, нелинейно зависит от коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном и порядка ферментативной реакции. Появление областей параметра  $\theta$ , в которых наблюдаются многократно сменяющие друг друга периодические и хаотические колебания, – новая особенность динамики модели 2, которая практически отсутствовала в том случае, когда предполагалось, что зоопланктон в качестве источника питания может использовать только фитопланктон.

Смена динамических режимов может происходить в пределах очень узких диапазонов изменений параметра  $\theta$ . Заметим также, что для модели 2 структура как периодических, так и хаотических колебаний отличается чрезвычайно большим разнообразием. Относительная ширина зоны, в пределах которой наблюдаются сменяющие друг друга периодические и хаотические колебания, нелинейно зависит от коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном и порядка ферментативной реакции. Это свидетельствует о том, что существуют такие области изменения параметров, для которых имеет место высокая чувствительность планктонной системы к разнообразным по своей природе внешним воздействиям и внутренним флуктуациям компонентов модели. Особенно это относится к значениям параметра  $\omega$ , близким к 0.5, и значениям параметра  $\delta \in (0.4; 0.9)$ . По мере роста коэффициента предпочтения детрита зоопланктоном и порядка ферментативной реакции ширина этой чувствительной зоны уменьшается. В свою очередь, растет ширина зоны, в пределах которой в модельной системе второй раз наблюдается предельный цикл. Это, с одной стороны, свидетельствует о стабилизирующей роли детрита, а с другой может быть связано с перераспределением потока вещества между компонентами модели. Рассмотрение этого круга вопросов требует также детального изучения и таких показателей как изменение времени оборота вещества через отдельные пулы планктонной системы.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ильичев В.Г. Структура обратных связей с запаздыванием и устойчивость экологических систем. *Журн. общ. биологии*. 2009. Т. 70. № 4. С. 341–348.
2. Edwards A.M. Adding detritus to a nutrient – phytoplankton – zooplankton model: a dynamical–systems approach. *J. Plankton Res.* 2001. V. 23. P. 389–413.
3. Popova E.E., Fasham M.J.R., Osipov A.V., Ryabchenko V.A. Chaotic behaviour of an ocean ecosystem model under seasonal external forcing. *J. Plankton Res.* 1997. V. 19. P. 1495–1515.

4. Ryabchenko V.A., Fasham M.J.R., Kagan B.A., Popova E.E. What causes short-term oscillations in ecosystem models of the ocean mixed layer? *J. Mar. Syst.* 1997. V. 13. P. 33–50.
5. Долгоносов Б.М. *Нелинейная динамика экологических и гидрологических процессов*. Отв. редактор М.Г. Хубларян. Предисловие Г.Г. Малинецкого. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 440 с.
6. Долгоносов Б.М., Губернаторова Т.Н. Нелинейная модель трансформации примесей в водной среде. *Водные ресурсы*. 2005. Т. 20. № 3. С. 202–336.
7. Chattopadhyay J., Sarkar R.R., Mandal S. Toxin-producing plankton may act as a biological control for planktonic blooms – field study and mathematical modelling. *J. Theor. Biol.* 2002. V. 215. P. 333–344.
8. Edwards A.M., Bees M.A. Generic dynamics of a simple plankton population model with a non-integer exponent of closure. *Chaos, Solitons and Fractals*. 2001. V. 12. P. 289–300.
9. Edwards A.M., Brindley J. Oscillatory behaviour in a three-component plankton population model. *Dyn. Stab. Syst.* 1996. V. 11. P. 347–370.
10. Edwards A.M., Brindley J. Zooplankton mortality and the dynamical behaviour of plankton population models. *Bull. Math. Biol.* 1999. V. 61. P. 303–339.
11. Морозов А.Д., Драгунов Т.Н. *Визуализация и анализ инвариантных множеств динамических систем*. Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. 304 с.

Материал поступил в редакцию 28.10.2011, опубликован 03.05.2012.