

Сравнительный анализ динамики простых математических моделей планктонного сообщества с различными функциями отклика

Неверова Г.П. *, Жданова О.Л. **

Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

Аннотация. В работе предлагается двухкомпонентная модель планктонного сообщества с дискретным временем, учитывающая особенности развития и взаимодействия фито и зоопланктона. Для описания взаимодействия видов и сравнительного анализа динамического поведения системы последовательно используются следующие функции отклика: функции Холлинга второго и третьего типа и функция Ардити – Гинзбурга, каждая из которых описывает трофические взаимодействия между фитопланктоном и зоопланктоном. Проведено аналитическое и численное исследование предложенных моделей. Показано, что вариация трофических функций не меняет принципиально динамическое поведение модели. Потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующая сосуществованию фито- и зоопланктона, может происходить как через каскад бифуркаций удвоения периода, так и по сценарию Неймарка – Сакера, что позволяет наблюдать возникновение длиннопериодических колебаний, представляющих собой чередование пиков и снижения численностей видов в результате взаимодействия «хищник-жертва». Кроме того, присутствуют области мультистабильности, в которых возможна смена динамического режима за счет изменения начальных условий. Показано, что каждая из моделей демонстрирует условное сосуществование, когда вариация текущей структуры сообщества может привести к гибели всего сообщества или его части. Исходя из особенностей видового состава, наиболее подходящей для описания динамики планктонного сообщества представляется модель с функцией Холлинга II типа. Данная система демонстрирует динамическое поведение, согласующееся с тем, что фитопланктон является быстрой переменной, а хищник – медленной: длиннопериодические колебания возникают при высокой скорости роста фитопланктона и низкой – зоопланктона. В модели с трофической функцией Ардити – Гинзбурга квазипериодические колебания возникают в узкой области параметрического пространства при высокой скорости роста хищника и низкой – жертвы. Области квазипериодической динамики в модели с трофической функцией Холлинга III типа располагаются в соответствии с концепцией быстро-медленных переменных, однако при этом происходит повышение стабильности системы, и бифуркация Неймарка – Сакера возникает при более высокой скорости роста зоопланктона.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, сообщество «хищник-жертва», функция Ардити – Гинзбурга, функция отклика Холлинга II и III типа, динамические режимы, мультистабильность.

* galina.nev@gmail.com

** axanka@iacp.dvo.ru

ВВЕДЕНИЕ

Моделирование динамики фито и зоопланктона в рамках исследований математической экологии не теряет своей актуальности и значимости, поскольку планктон является ключевым компонентом трофической цепи водной экосистемы; он служит пищей для разных видов животных: от беспозвоночных и ракообразных до рыб и крупных морских млекопитающих. Наиболее часто для описания динамики планктонного сообщества используют следующие модели: *NPZ*, рассматривающие взаимосвязанную динамику фитопланктона (*P*), зоопланктона (*Z*) и основного питательного вещества (*N*); *NPZD*, учитывающие, в дополнение к трём перечисленным, еще один уровень – детрит; *SS* (*size-structured*) и *PFT* (*plankton-functional –type*) – для изучения биохимических циклов [1–3]. Иногда планктонное сообщество представляют как совокупность четырех компонент: 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 [4, 5]. Кроме того, двухкомпонентные модели достаточно часто используются для описания динамики планктонного сообщества с учетом токсичности [например, 6, 7]; такие модели представляют собой модификации уравнений «хищник-жертва», главное отличие которых друг от друга заключается в выборе соответствующего представления трофической функции [8–14]. Обсуждение вида функционального отклика в системе «хищник – жертва», определяющего среднее количество жертв, потребляемых одним хищником в единицу времени при фиксированных условиях, не теряет своей актуальности, поскольку использование того или иного варианта трофической функции в моделях взаимодействующих видов способно значительно изменить их динамические свойства [8–15]. При этом способность математических моделей описывать реальную динамику естественных и/или экспериментальных популяций является основным показателем их адекватности. Несмотря на значительное количество работ, посвященных изучению этой проблемы [напр., 12, 14, 16], среди исследователей до сих пор нет полного согласия в вопросе выбора конкретного вида функции; в частности, каждая из 20 функций отклика, упомянутых в работе А.Б. Медвинского и др. [14], используется при моделировании и имеет свое обоснование.

В рамках данной работы предлагается двухкомпонентная модель планктонного сообщества с дискретным временем, учитывающая особенности развития и взаимодействия фито и зоопланктона. Многие процессы, протекающие в планктонном сообществе, согласуются с циркадными ритмами, то есть циклическими колебаниями интенсивности различных биологических процессов, связанных со сменой дня и ночи. Использование систем уравнений с дискретным временем позволяет учитывать этот суточный ритм. Большинство натуральных наблюдений и замеров, собираемых в ходе изучения планктонных сообществ, также имеют суточный шаг [напр., 17–19]. Дополнительной аргументацией в пользу применения моделей с дискретным временем является то, что они позволяют описывать эффекты запаздывания естественным образом [20–22].

Для описания динамики фито и зоопланктона, составляющих сообщество, используется дискретный аналог уравнения Ферхюльста, что позволяет учесть процессы авторегуляции каждого из видов. Снижение плотности фитопланктона, связанное с его потреблением зоопланктоном, описывается трофической функцией. Процессы роста и выживания зоопланктона зависят от успешности его питания; при этом гибель зоопланктона из-за его высокой плотности или же из-за увеличения концентрации токсичных веществ, выделяемых фитопланктоном, включена в процессы лимитирования. Отметим, что цветущие токсичные виды фитопланктона можно разделить на две группы: виды, продуцирующие токсины, которые отравляют

организмы вплоть до их гибели, и виды, высокая биомасса которых может вызывать кислородное голодание и гибель морских обитателей [6]

Уравнения динамики, описывающие развитие такой системы, имеют вид [21]:

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

где n соответствует номеру суток. P – плотность фитопланктона, Z – плотность зоопланктона. ν – коэффициент выживаемости зоопланктона в отсутствие лимитирующих факторов; r скорость роста фитопланктона в отсутствие экологического лимитирования. β – скорость роста зоопланктона в случае, когда пищевых ресурсов достаточно. K и M – емкость экологической ниши фито и зоопланктона, соответственно. Процессы размножения и выживания зоопланктона зависят от наличия и доступности пищевых ресурсов, т.е. плотности фитопланктона, что в модели учитывается при помощи трофической функции $f(P, Z)$ (или функции отклика), которая характеризует среднюю плотность биомассы фитопланктона, потребляемую единицей плотности зоопланктона. Модель (1), как и большинство моделей сообщества «хищник – жертва», представляет собой модификацию модели Гаузе – Колмогорова [12, 14].

В рамках данной работы для описания взаимодействия фито и зоопланктона используются три наиболее часто встречающиеся при моделировании в рассматриваемой предметной области функции отклика: функция Холлинга II и III типа, а также Ардити – Гинзбурга. Отметим, что трофическая функция Холлинга II типа, представляя собой гиперболу, позволяет учитывать эффект насыщения хищника и подходит для описания хищников-монофагов. Сигмоидальная функция (Холлинг III типа) в дополнение позволяет учитывать зависимость эффективности хищника при поиске жертвы от её плотности и более подходит для описания хищников-полифагов, которые при низкой плотности жертвы имеют возможность потреблять другой вид пищи. В модели Ардити – Гинзбурга [22] аргументом трофической функции является отношение численности жертв к численности хищников (ratio-dependence), что позволяет наиболее простым способом учесть интерференцию хищников, а кроме того оказывается эффективной при верификации натуральных данных; что способствовало росту её популярности среди исследователей в последние десятилетия.

Целью данного исследования является сравнительный анализ динамического поведения предложенной модели с набором функциональных откликов, представленных выше, в контексте её биологической содержательности. При этом основное внимание уделяется изучению возможности получения модельной динамики, качественно похожей на наблюдаемую в реальных сообществах при биологически содержательных значениях параметров модели: в частности длиннопериодических колебаний, обусловленных реализацией сценария Неймарка – Сакера, а также смены динамического режима или состава сообщества. Среди подобных исследований можно отметить работу [6], где рассматривалась система с непрерывным временем, описывающая динамику сообщества «токсичный фитопланктон – зоопланктон», и основное внимание уделялось математическому исследованию моделей с трофическими функциями Холлинга II и III типа, а также линейного вида. Для модели Рикера с дискретным временем и трофическими функциями Холлинга II и III типа [24, 25] было показано, что возможно устойчивое сосуществование видов. Однако детального анализа возникающих динамических режимов в этих работах проведено не было.

ТРОФИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ – ФУНКЦИЯ ХОЛЛИНГА II ТИПА

Наиболее популярной и часто используемой трофической функцией является функция Холлинга II типа [например, 6, 7, 10]. В частности, в работе [10] на основе анализа лабораторных данных было показано, что классическая модель Холлинга типа II вполне описывает трофические взаимодействия в сообществе «зеленые водоросли – коловратки» при низких популяционных плотностях. Система (1) с моделью Холлинга II типа в качестве трофической функции, ориентированная на описание динамики сообщества «фитопланктон–зоопланктон», имеет вид:

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

где α' – средняя плотность биомассы фитопланктона, потребляемая единицей плотности зоопланктона, β – скорость роста зоопланктона с учетом переработки потребленной хищником биомассы жертвы в собственную биомассу [15]. P^* – константа полунасыщения зоопланктона. Модель (2) была предложена в работе [21]. Далее в данном разделе кратко приведены результаты ее исследования [21].

Замена переменных $P/K \rightarrow p$, $Z/M \rightarrow z$ и параметров $\alpha' M/K \rightarrow \alpha$, $P^*/K \rightarrow p^*$, позволяет свести модель (2) к системе с 5 параметрами:

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= rp_n (1 - p_n) - \frac{\alpha p_n z_n}{p^* + p_n} \\ z_{n+1} &= \frac{\beta p_n z_n}{p^* + p_n} + \frac{v p_n z_n}{p^* + p_n} (1 - z_n) \end{aligned}, \quad (3)$$

где $0 < p_n < 1$, $0 < z_n < 1$, $0 < r(1 - p_n) - \frac{\alpha z_n}{p^* + p_n} < 1/p_n$. Система (3) имеет три

неподвижные точки: тривиальную, полутривиальную и нетривиальную. Тривиальное решение $\{\bar{p} = 0, \bar{z} = 0\}$ устойчиво при $r < 1$. Полутривиальная неподвижная точка

$\{\bar{p} = 1 - 1/r, \bar{z} = 0\}$ устойчива, если $r > 1$, $r > \frac{1 - \beta - v}{p^* - \beta - v + 1}$, $r < 3$, и теряет устойчивость

через каскад бифуркаций удвоения периода. Нетривиальная неподвижная точка модели (3), соответствующая существованию полного сообщества, является решением следующей системы уравнений:

$$\begin{cases} \bar{p}^3 r v + \bar{p}^2 (r v p^* - r v + v) - \bar{p} (v p^* (r - 1) - \alpha (\beta + v - 1)) - \alpha p^* = 0 \\ \bar{z} = \frac{(r - r \bar{p} - 1)(\bar{p} + p^*)}{\alpha} \end{cases}. \quad (4)$$

Область устойчивости нетривиальной неподвижной точки, при условии, что ее координаты положительные действительные числа, значения которых меньше единицы формируется линиями транскритической ($\lambda = 1$), удвоения периода ($\lambda = -1$) и Неймарка – Сакера ($\lambda = e^{\pm i\theta}$) бифуркаций. При этом кривые $\lambda = -1$ и $\lambda = e^{\pm i\theta}$, как и координаты данной точки – громоздкие алгебраические выражения. На рисунке 1 представлен характерный вид параметрических портретов модели (3); также приведена соответствующая ему карта динамических режимов и бассейны притяжения, отражающие особенности динамического поведения системы (3).

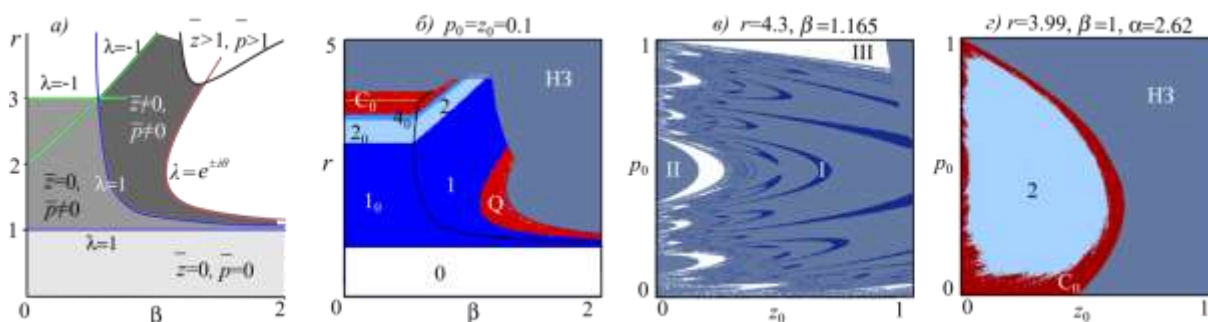


Рис. 1. а) Области устойчивости решений модели (3), б) карта динамических режимов и в) область допустимых и недопустимых значений фазовых переменных системы (3) при $\nu = 0.6, \alpha = 0.5, p^* = 0.1$. г) Бассейны притяжения сосуществующих динамических режимов при $\nu = 0.6, p^* = 0.1$. Числа соответствуют периоду наблюдаемых колебаний. 0 – сообщество гибнет. Индекс 0 соответствует гибели зоопланктона. С – хаотические колебания, Q – квазипериодические колебания. H3 – недопустимые значения. Римскими цифрами обозначены области: (I) модель имеет биологический смысл; (II) и (III) – недопустимые значения. (II) гибель сообщества в результате «подрыва» экологической ниши $p_n > 1, z_n > 1$; (III) гибель сообщества в результате перепотребления жертвы хищником $p_n < 0$.

Как видно, полутривиальное решение теряет устойчивость по сценарию Фейгенбаума, а нетривиальное по двум сценариям: дополнительно возникает бифуркация Неймарка – Сакера, и это справедливо для любых значений параметров модели (3). При этом в достаточно большой части параметрического пространства модель теряет биологический смысл (рис. 1,б). Более того, область значений начальных условий при которых система (3) обладает биологическим смыслом имеет сложную и даже фрактальную структуру (рис. 1,в). С другой стороны, области недопустимых значений можно интерпретировать как начальные условия, ведущие к гибели сообщества. На рисунке 1,г приведены бассейны притяжения сосуществующих динамических режимов. При одних начальных условиях сообщество развивается, и виды сосуществуют; при других начальных условиях часть сообщества гибнет и остается только фитопланктон, демонстрирующий нерегулярные колебания. С другой стороны, обширная часть начальных условий ведет к потере биологического смысла модели (3), что соответствует гибели сообщества в целом. При подобной мультистабильности можно говорить об «условном сосуществовании» [26], когда в зависимости от начальных значений виды в сообществе либо сосуществуют, либо гибнут. Также необходимо отметить, что в системе (3) возникают длиннопериодические колебания при потере устойчивости по сценарию Неймарка-Сакера. Такая динамика, согласующаяся с результатами натуральных экспериментов, возникает без искусственного усложнения коэффициентов и вида модели [21].

ТРОФИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ – ФУНКЦИЯ АРДИТИ-ГИНЗБУРГА

В работе [10] была проведена идентификация разных вариантов 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. В итоге было показано, что при описании трофических взаимодействий в системе «коловратки – микроводоросли» может быть эффективно использована оригинальная (ratio-dependent) функция Ардити – Гинзбурга [10], которая имеет следующий вид:

$$g(P, Z) = \frac{\alpha P / Z}{1 + \alpha h' P / Z}, \quad (5)$$

где α – коэффициент эффективности поиска, определяющий средний объем, обследуемый хищником в поисках жертв в единицу времени, который по сути соответствует средней плотности биомассы фитопланктона, потребляемой единицей плотности зоопланктона; 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. P – плотность фитопланктона, Z – плотность зоопланктона. Следовательно, чем меньше h' , тем больше жертв потребляется хищником. Отметим, что иногда функцию (5) называют функцией Ардити – Гинзбурга – Контуа [12, 14].

Модель (1) с функцией Ардити – Гинзбурга в качестве функционального отклика принимает вид:

$$\begin{aligned} P_{n+1} &= rP_n \left(1 - \frac{P_n}{K}\right) - \frac{\alpha P_n}{1 + \alpha h' P_n / Z_n} \\ Z_{n+1} &= \frac{\beta' \alpha \cdot P_n}{1 + \alpha h' P_n / Z_n} + v' \frac{\alpha P_n}{1 + \alpha h' P_n / Z_n} \left(1 - \frac{Z_n}{M}\right). \end{aligned} \quad (6)$$

Несложная замена переменных $P/K \rightarrow p$, $Z/M \rightarrow z$ и параметров $\beta' \alpha \cdot K / M \rightarrow \beta$, $h' \cdot K / M \rightarrow h$, $v' \alpha \cdot K / M \rightarrow v$ позволяет свести модель (6) к системе с 5 параметрами:

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= rp_n (1 - p_n) - \frac{\alpha p_n z_n}{z_n + \alpha h p_n} \\ z_{n+1} &= \frac{\beta p_n z_n}{z_n + \alpha h p_n} + \frac{v p_n z_n}{z_n + \alpha h p_n} (1 - z_n). \end{aligned} \quad (7)$$

Заметим, что, исходя из биологического содержания задачи, справедливы следующие ограничения на значения переменных и параметров: $0 < p_n < 1$, $0 < z_n < 1$, $0 < v < 1$, $\alpha > 0$, $\beta > 0$, $r > 0$, $h > 0$. Параметры β и v характеризуют скорость роста и выживаемость зоопланктона с учетом обилия фитопланктона. Вариант модели (6) с непрерывным временем в отсутствие самолимитирования хищника и влияния обилия жертвы на динамику хищника (т.е. когда второе слагаемое в уравнении динамики зоопланктона имеет вид $v z_n$) исследован в работе [26].

Система (7) имеет 3 неподвижные точки: тривиальную, полутривиальную и нетривиальную. Тривиальное решение $\{\bar{p} = 0, \bar{z} = 0\}$, соответствующее гибели сообщества, устойчиво при $r < 1$. При $r = 1$ происходит транскритическая бифуркация, в результате которой тривиальное решение обменивается устойчивостью с полутривиальным решением. При $r > 1$ и $0 < \beta < ah - v$ реализуется полутривиальное решение $\{\bar{p} = 1 - 1/r > 0, \bar{z} = 0\}$, которое соответствует развитию фитопланктона в отсутствие зоопланктона. Область устойчивости полутривиального решения формируется линиями транскритических бифуркаций $\beta = ah - v$, $r = 1$ и линией бифуркации удвоения периода $r = 3$. Отметим, что область устойчивости полутривиального решения в области содержательных значений параметров существует, если $ah > v$. Другими словами, при $ah < v$ оба вида в сообществе либо гибнут, либо сосуществуют. При $ah > v$ полутривиальное и нетривиальное равновесия обмениваются устойчивостью на линии $\beta = ah - v$. В целом же, неподвижная точка $\{\bar{p} = 1 - 1/r, \bar{z} = 0\}$ устойчива, если $1 < r < 3$ и $\beta < ah - v$, и теряет устойчивость через каскад бифуркаций удвоения периода при переходе через $r = 3$. Бифуркация Неймарка – Сакера для полутривиального решения в области значений параметров,

имеющих содержательный смысл, не возникает. Отметим, что значение параметра α не оказывает влияния на область устойчивости неподвижной точки $\{\bar{p} = 1 - 1/r, \bar{z} = 0\}$, и это логично, поскольку в отсутствие зоопланктона динамика фитопланктона определяется только его скоростью роста и смертностью, обусловленной естественной гибелью и внутривидовой конкуренцией за ресурсы.

Нетривиальная неподвижная точка модели (7), соответствующая существованию полного сообщества, является решением следующей системы уравнений:

$$\begin{cases} \alpha h r v \bar{p}^2 + \bar{p}(\alpha h v(1-r) + r(\beta + v)) + \alpha(\beta + v - \alpha h) + (1-r)(v + \beta) = 0 \\ \bar{z} = \frac{\alpha h \bar{p}(r - r\bar{p} - 1)}{r\bar{p} + \alpha - r - 1} \end{cases} \quad (8)$$

Легко показать, что уравнение

$$\alpha h r v \bar{p}^2 + \bar{p}(\alpha h v(1-r) + r(\beta + v)) + \alpha(\beta + v - \alpha h) + (1-r)(v + \beta) = 0 = y(\bar{p})$$

при $\beta > \alpha h - v$, $r > 1$ в случае действительных корней, т.е. положительного дискриминанта, имеет два решения либо отрицательных, либо разного знака. Действительно, функция $y(\bar{p})$ – это парабола ветви которой направлены вверх и вершина которой имеет отрицательную абсциссу, так как $\alpha h v(1-r) + r(\beta + v) = \alpha h v - r\alpha h v + r(\beta + v) = \alpha h v + r(\beta + v - \alpha h) > 0$. Следовательно, при содержательных значениях параметров система (7) может иметь только одно положительное нетривиальное решение.

Координаты неподвижной точки с абсциссой \bar{p} , являющейся действительным положительным корнем квадратного уравнения $y(\bar{p})$ и соответствующей ей ординатой \bar{z} имеют вид:

$$\begin{cases} \bar{p} = \frac{-\alpha h v(r-1) - r(\beta + v) + \sqrt{(\alpha h v(r-1) - r(\beta + v))^2 + 4\alpha h r v(\alpha^2 h + (\beta + v)(r-1 - \alpha))}}{2\alpha h r v} \\ \bar{z} = \frac{\alpha h \bar{p}(r - r\bar{p} - 1)}{r\bar{p} + \alpha - r - 1} \end{cases} \quad (9)$$

Неподвижная точка (9) существует и ее координаты принимают значения меньше 1 при $\beta \leq \frac{\alpha^2 h - \alpha v + r v - v}{\alpha - r - 1}$, $\beta > \alpha h - v$, $r < \frac{(\beta - \alpha h)(\alpha^2 h - \alpha \beta - \beta)}{\beta(\alpha h - \beta + 1)}$. Область устойчивости

решения (9) формируется следующими линиями, соответствующими транскритической ($\lambda = 1$: $\beta = \alpha h - v$), удвоения периода ($\lambda = -1$) и Неймарка – Сакера ($\lambda = e^{\pm i\theta}$) бифуркациям; две последние представляют собой громоздкие алгебраические выражения. На рисунке 2 представлены параметрические портреты, демонстрирующие изменение областей устойчивости неподвижных точек модели (7), при вариации значений ее коэффициентов.

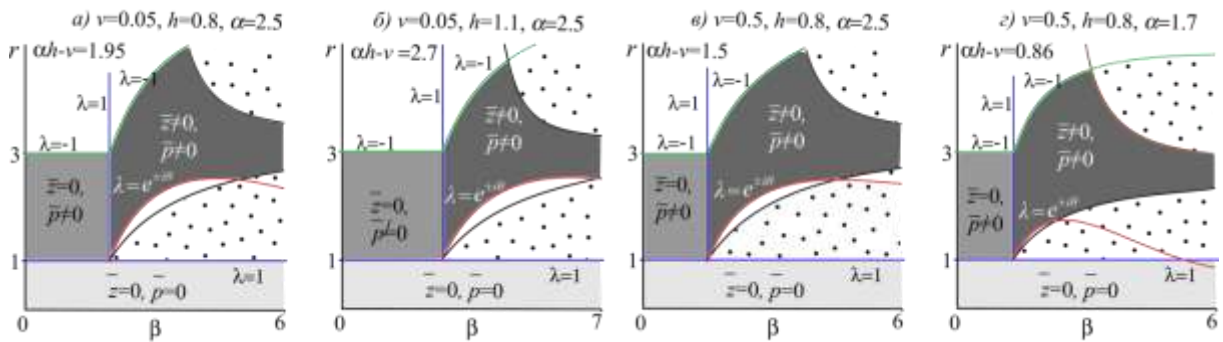


Рис. 2. Изменение областей устойчивости решений модели (7) при вариации значений параметров. В областях выделенных точками модель теряет экологический смысл.

Как видно, потеря устойчивости нетривиального равновесия возможна по двум сценариям. Рост значений параметра h сужает область устойчивости решения (9) за счет расширения области устойчивости полутривиальной неподвижной точки и увеличения области квазипериодической динамики. С другой стороны, увеличение выживаемости зоопланктона расширяет диапазон значений параметров, при которых сообщество устойчиво развивается. Здесь важно отметить, что чем больше значение $\alpha h - v$, тем шире параметрическая область, где возникают квазипериодические колебания (рис. 2); более того, линия бифуркации Неймарка – Сакера начинает участвовать в формировании области устойчивости неподвижной точки (9) при $\alpha h - v > 0$. Соответственно с ростом значений параметров α и h и уменьшением v область квазипериодики расширяется. Если же $\alpha h - v \leq 0$, то нетривиальное равновесие теряет устойчивость только по сценарию удвоения периода, поскольку линия бифуркации Неймарка – Сакера не ограничивает его область устойчивости, а полутривиальное равновесие не достижимо в области биологически содержательных значений параметров.

На рисунке 3,а представлена карта динамических режимов, построенная для конкретного начального условия и отражающая ключевые особенности динамического поведения модели (7).

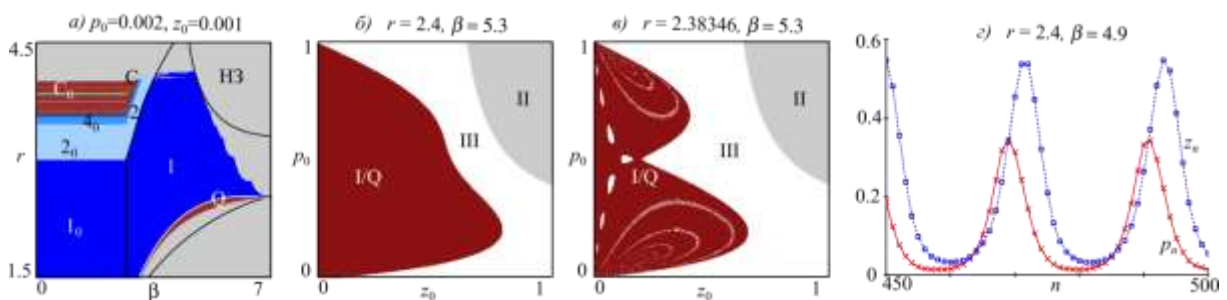


Рис. 3. а) Карта динамических режимов модели (7) дополненная бассейнами притяжения с учетом допустимых значений (**б, в**) из области квазипериодических колебаний при $v = 0.05$, $h = 1.1$, $\alpha = 2.5$. **г)** Квазипериодические колебания динамики численности сосуществующих видов. Числа соответствуют периоду наблюдаемых колебаний. Индекс 0 соответствует гибели зоопланктона. С – хаотические колебания, Q – квазипериодические колебания. НЗ – недопустимые значения. Римскими цифрами обозначены области: (I) модель имеет биологический смысл; (II) и (III) – недопустимые значения. (II) гибель сообщества в результате «подрыва» экологической ниши $p_n > 1$, $z_n > 1$; (III) гибель сообщества в результате перепотребления жертвы хищником $p_n < 0$.

Как видно, модель демонстрирует хаотические и квазипериодические колебания, что соотносится с результатами аналитического исследования. Однако, область квазипериодических колебаний уже той, что определена аналитически (рис. 3,а). Это связано с влиянием начального условия. В частности на рисунках 3,б и 3,в видно, что

при разных начальных условиях виды в сообществе либо сосуществуют, либо гибнут. Таким образом, в области нерегулярных колебаний, даже в случае содержательных значений параметров моделей, может наблюдаться гибель сообщества, поскольку размах колебаний численностей приводит к отрицательным численностям. В области квазипериодики реализуются длиннопериодические колебания: динамика зоопланктона повторяет динамику фитопланктона с некоторым запаздыванием (рис. 3,г), что согласуется с особенностями динамического поведения систем «хищник – жертва».

ТРОФИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ – ФУНКЦИЯ ХОЛЛИНГА III ТИПА

Как правило, выводы о типе функциональной реакции для конкретного вида зоопланктона делаются на основании лабораторного анализа экспериментального питания. Однако в работе [27] было показано, что такой подход может быть слишком упрощенным, поскольку вертикальная неоднородность распределения водорослей, а также активные вертикальные перемещения растительноядного зоопланктона могут полностью изменить тип трофической функции. Так авторы данной работы продемонстрировали, что средняя скорость потребления водорослей *Calanus glacialis* описывается функцией Холлинга III типа, а не I или II типов, как это было обнаружено в лабораторных экспериментах [27]. В соответствии с этим, мы считаем целесообразным рассмотреть модель (1) с функцией Холлинга III типа в качестве функционального отклика. В этом случае система (1) принимает вид:

$$\begin{aligned} P_{n+1} &= rP_n \left(1 - \frac{P_n}{K}\right) - \frac{\alpha' P_n^2 Z_n}{P^* + P_n^2} \\ Z_{n+1} &= \frac{\beta P_n^2 Z_n}{P^* + P_n^2} + v \frac{P_n^2 Z_n}{P^* + P_n^2} \left(1 - \frac{Z_n}{M}\right) \end{aligned} \quad (10)$$

где α' – средняя плотность биомассы фитопланктона, потребляемая единицей плотности зоопланктона, β – скорость роста зоопланктона с учетом переработки потребленной хищником биомассы жертвы в собственную биомассу [15]. P^* – константа полунасыщения зоопланктона. Функция Холлинга III типа отражает нелинейный характер зависимости скорости выедания хищником жертвы как от плотности популяции жертвы при малой плотности, так и насыщения хищника при больших плотностях популяции жертвы [15].

Замена переменных $P/K \rightarrow p$, $Z/M \rightarrow z$ и параметров $\alpha'M/K \rightarrow \alpha$, $P^*/K^2 \rightarrow p^*$, позволяет свести модель (10) к системе с 5 параметрами:

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= rp_n (1 - p_n) - \frac{\alpha p_n^2 z_n}{p^* + p_n^2} \\ z_{n+1} &= \frac{\beta p_n^2 z_n}{p^* + p_n^2} + \frac{vp_n^2 z_n}{p^* + p_n^2} (1 - z_n) \end{aligned} \quad (11)$$

Тривиальное решение системы (11) $\{\bar{p} = 0, \bar{z} = 0\}$ устойчиво при $r < 1$. Полутривиальное решение модели (11) $\{\bar{p} = 1 - 1/r, \bar{z} = 0\}$ совпадает с полутривиальными неподвижными точками предыдущих моделей. Оно устойчиво при $r > 1$, $r < (\beta + v - 1 + \sqrt{p^*(\beta + v - 1)}) / (\beta + v - 1 - p)$, $r < 3$, и теряет устойчивость через каскад бифуркаций удвоения периода. При переходе через кривую $r < (\beta + v - 1 + \sqrt{p^*(\beta + v - 1)}) / (\beta + v - 1 - p)$ происходит обмен устойчивостью между полутривиальным и нетривиальным равновесиями. Нетривиальная неподвижная точка может быть найдена из системы:

$$\begin{cases} f(\bar{p}) = r\bar{p}^4 + \bar{p}^3(v - rv) + \bar{p}^2(rvp^* + \alpha(\beta + v - 1)) + \bar{p}vp^*(1 - r) - p^*\alpha = 0 \\ \bar{z} = \frac{\bar{p}^2(\beta + v - 1) - p^*}{v\bar{p}^2} \end{cases} \quad (12)$$

Исходя из того, что модель сохраняет биологический смысл при $0 < \bar{z} < 1$, то нетрудно показать, что \bar{p} лежит в интервале $(\sqrt{p^*/(\beta + v - 1)}, \sqrt{p^*/(\beta - 1)})$ и, следовательно, $\beta > 1$ и $p^* < (\beta - 1)$. При этом константа полунасыщения зоопланктона p^* должна быть значительно меньше максимально возможного значения относительной численности фитопланктона ($\bar{p} = 1$), так как в экосистеме должны быть благоприятные условия для сосуществования видов, или, другими словами, зоопланктон не должен голодать.

Система (12) может иметь либо два, либо четыре действительных решения. Для того чтобы определить число нетривиальных неподвижных точек в системе (11) преобразуем $f(\bar{p}) = 0$ к следующему виду:

$$\begin{aligned} r\bar{p}^4 + \bar{p}^3(v - rv) + \bar{p}^2rvp^* + \bar{p}vp^*(1 - r) + \bar{p}^2\alpha(\beta + v - 1) - p^*\alpha = \\ = v\bar{p}(\bar{p}r - r + 1)(\bar{p}^2 + p^*) + \bar{p}^2\alpha(\beta + v - 1) - p^*\alpha = 0 \Rightarrow \\ \Rightarrow v\bar{p}(\bar{p}r - r + 1)(\bar{p}^2 + p^*) = p^*\alpha - \bar{p}^2\alpha(\beta + v - 1). \end{aligned} \quad (13)$$

Рассматривая левую часть уравнения (13), можно говорить о том, что график функции $v\bar{p}(\bar{p}r - r + 1)(\bar{p}^2 + p^*)$ имеет две точки пересечения с осью абсцисс при $\bar{p} = 0$ и $\bar{p} = 1 - 1/r$, и его ветви направлены вверх. Отметим, что функция $g(\bar{p}) = v\bar{p}(\bar{p}r - r + 1)(\bar{p}^2 + p^*)$ имеет хотя бы одну точку экстремума, поскольку кубическое уравнение $g'(\bar{p}) = 0$ всегда имеет один действительный корень. Для неполного кубического уравнения $x^3 + kx + q = 0$ знак $D = k^2/4 + g^3/27$ позволяет определить тип его корней, D для $g'(\bar{p})$ находится по формуле:

$$r^4(32p^{*2} - 9p^* + 27) + r^3(18p^* - 108) + r^2(162 - 9p^*) - 108r + 27. \quad (14)$$

Используя стандартную методологию исследования функции нескольких переменных на экстремум, нетрудно показать, что выражение (14) принимает положительные значения при $0 < p^* < 1$ и $r > 1$. Таким образом, $g'(\bar{p}) = 0$ имеет один действительный и два комплексно сопряженных корня, и, следовательно, $g(\bar{p}) = v\bar{p}(\bar{p}r - r + 1)(\bar{p}^2 + p^*)$ – унимодальна, т.е. характеризуется только одной точкой экстремума, при этом ее ордината отрицательна.

Теперь рассмотрим правую часть уравнения (13). Как видно, это – парабола с вершиной в точке $(0, p^*\alpha)$, ветви которой направлены вниз. Соответственно графики левой и правой частей уравнения (13) всегда пересекаются в двух точках, и, следовательно, уравнение (12) $f(\bar{p}) = 0$ имеет два действительных корня. Таким образом, график функции $f(\bar{p})$ пересекает ось абсцисс в двух точках и проходит через точку $(0, -p^*\alpha)$. Поскольку ветви направлены вверх, то $f(\bar{p})$ пересекает как положительную, так и отрицательную полуось. Следовательно, из двух действительных корней уравнения $f(\bar{p}) = 0$ один положительный, а другой отрицательный. Таким образом, исходная модель в области содержательных значений параметров имеет единственную положительную нетривиальную неподвижную точку, которая соответствует развитию полного сообщества.

Карты динамических режимов, позволяющие получить представление об эволюции динамических режимов модели (11), при изменении значений параметров представлены на рисунке 4. Также рисунок 4 дополнен бифуркационными линиями, ограничивающими области устойчивости полутривиальной и нетривиальной неподвижных точек, и линиями, при переходе через которые модель теряет смысл, т.е. могут возникать отрицательные численности. Как и в ранее рассмотренных моделях, это можно интерпретировать как гибель сообщества или его части в результате подрыва экологической ниши. На рисунке 4 видно, что результаты аналитического исследования тривиального и полутривиального решений модели (11) совпадают с результатами численных экспериментов. Построенные карты динамических режимов демонстрируют, что потеря устойчивости нетривиальной неподвижной точки реализуется через каскад бифуркаций удвоения периода и бифуркацию Неймарка-Сакера, ведущую к возможности возникновения длиннопериодических колебаний.

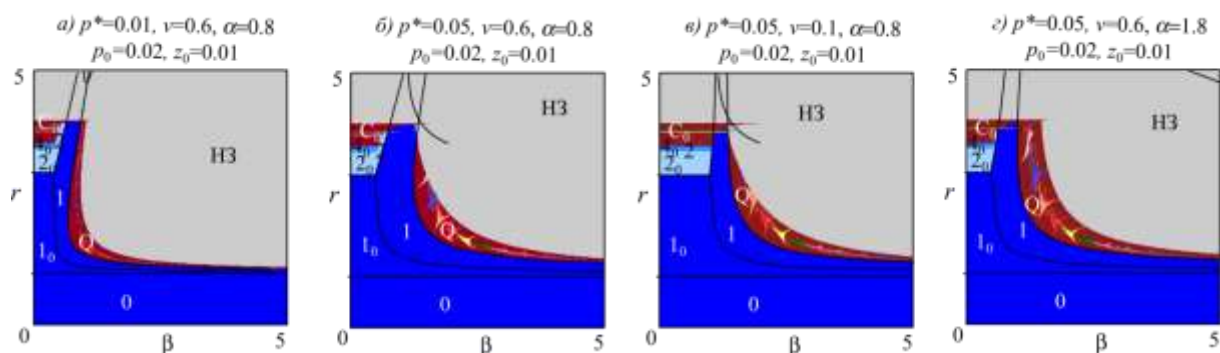


Рис. 4. Карты динамических режимов модели (11) Числа соответствуют периоду наблюдаемых колебаний. 0 – сообщество гибнет. Индекс 0 соответствует гибели зоопланктона. С – хаотические колебания, Q – квазипериодические колебания. НЗ – недопустимые значения.

Анализ влияния вариации значений параметров на динамическое поведение системы (11) показал, что с ростом константы полунасыщения область устойчивости нетривиального равновесия расширяется, в то время как область квазипериодических колебаний сужается из-за гибели сообщества в результате подрыва экологической ниши (рис. 4,а и 4,б). Увеличение выживаемости зоопланктона сопровождается сужением зоны устойчивости полутривиальной неподвижной точки и незначительным расширением области, где наблюдается устойчивое развитие полного сообщества (рис. 4,а,в). В свою очередь рост «аппетита» зоопланктона, т.е. средней плотности биомассы фитопланктона, потребляемой единицей плотности зоопланктона, ведет к значительному расширению областей значений параметров, при которых возникают квазипериодические колебания за счет уменьшения зоны устойчивого существования полного сообщества (рис. 4,б и 4,г). Также в системе (11) наблюдается условное сосуществование, когда виды, составляющие сообщество либо сосуществуют, либо гибнут из-за изменения текущей плотности одного или обоих видов в результате воздействия факторов внешней среды.

Отметим, что на картах рисунка 4 в области устойчивости нетривиальной неподвижной точки видны зоны мультистабильности, в которых устойчивое нетривиальное равновесие сосуществует с нерегулярной динамикой, возникшей в результате потери устойчивости полутривиального равновесия через бифуркацию удвоения периода, и какое из них окажется притягивающим определяется начальным условием. Однако в области неустойчивости нетривиального равновесия при более высокой скорости роста зоопланктона данная нерегулярная динамика продолжает существовать и перемешивается с квазипериодическими колебаниями, возникающими в полном сообществе (рис. 4,г), другими словами вариация текущих численностей в сообществе может привести к гибели зоопланктона. Если же в экосистеме

наблюдаются благоприятные условия для сосуществования видов, т.е. константа полунасыщения зоопланктона намного меньше максимально возможного значения относительной численности фитопланктона, то с увеличением скорости роста фитопланктона в полном сообществе возможен переход от устойчивости к квазипериодическим колебаниям и потом обратно к устойчивости, как и в модели (3).

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во многих работах, основанных на результаты натуральных наблюдений, было показано, что используемые в данном исследовании трофические функции описывают особенности трофических взаимоотношений в планктонном сообществе в зависимости от взаимодействующих видов и условий обитания. Исследование, проведенное в рамках данной работы, позволяет заключить, что предложенная модель с разными трофическими функциями демонстрирует схожее динамическое поведение. Потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующая сосуществованию фито и зоопланктона, может происходить как через каскад бифуркаций удвоения периода, так и по сценарию Неймарка – Сакера, т.е. в каждой из рассмотренных моделей возникает бифуркация Неймарка – Сакера. Кроме того, присутствуют области мультистабильности, в которых возможна смена динамического режима за счет изменения начальных условий. Разработанные модели динамики сообщества фито и зоопланктона позволяют наблюдать возникновение длиннопериодических колебаний, представляющих собой чередование пиков и снижения численностей видов в результате взаимодействия «хищник – жертва». Такое поведение хорошо согласуется с гипотезой, выдвинутой на основе анализа натуральных наблюдений [28], о том, что цветущие виды – это виды способные избежать хищничества со стороны микрозоопланктона в начале цветения. Показано, что при высокой скорости роста фитопланктона и достаточно низкой зоопланктона каждая из моделей демонстрирует условное сосуществование, когда вариация текущей структуры сообщества может привести к гибели всего сообщества или его части. Исходя из того, что динамику экосистемы можно рассматривать как совокупность переходных процессов между сосуществующими устойчивыми аттракторами, траектория развития сообщества может быть представлена чередованием фаз роста с фазами депрессии.

Если ориентироваться на видовой состав сообщества, в котором возможно цветение, то на наш взгляд, наиболее подходящей оказывается функция Холлинга II типа. Поскольку именно эта модель наиболее близко отражает, тот факт, что фитопланктон является быстрой переменной, а динамика хищника медленной [29], и именно длиннопериодические колебания возникают при высокой скорости роста фитопланктона и низкой – зоопланктона (рис. 5,б). Модель с трофической функцией Ардити – Гинзбурга демонстрирует квазипериодические колебания в узкой области параметрического пространства (при высокой скорости роста хищника и низкой – жертвы) (рис. 5,а) и, по-видимому, может применяться к описанию и анализу динамики специфичных сообществ в условиях лабораторных экспериментов, что и отмечается в работе [27]. Области возникновения квазипериодической динамики в модели с трофической функцией Холлинга III типа соответствуют особенностям поведения быстрых и медленных переменных, однако при этом происходит повышение стабильности системы (рис. 5,б и 5,в), и бифуркация Неймарка – Сакера возникает уже при более высокой скорости роста зоопланктона.

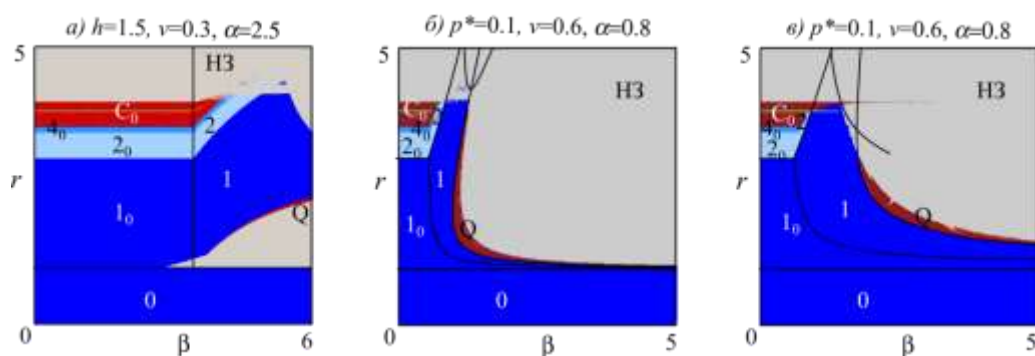


Рис. 5. Карты динамических режимов модели с трофической функцией Ардити – Гинзбурга (а), Холлинга II типа (б) и Холлинга III типа (в) при $p_0 = 0.02$, $z_0 = 0.01$. 0 – сообщество гибнет. Индекс 0 соответствует гибели зоопланктона. С – хаотические колебания, Q – квазипериодические колебания. НЗ – недопустимые значения.

В модели с трофической функцией Холлинга II типа вариация значений внутривидовых параметров допускает значительное разнообразие сценариев потери устойчивости. Также возможна стабилизация динамики сообщества: при достаточно больших значениях константы полунасыщения зоопланктона потеря устойчивости реализуется по сценарию Фейгенбаума, и, следовательно, при наличии колебаний увеличение значений параметра, характеризующего плотность биомассы фитопланктона, потребляемую единицей плотности зоопланктона, нивелирует колебания, и динамика сообщества стабилизируется. По-видимому, такой сценарий не достижим в сообществе с доминированием токсичных видов фитопланктона, где может возникать его цветение [6]. Поскольку именно в таких условиях константа полунасыщения зоопланктона должна быть очень небольшой, тогда подавление роста популяции зоопланктона происходит не за счет ограничения питания, а за счет процессов самолимитирования, в которых учтено влияние токсичности фитопланктона. В результате в сообществе «зоопланктон – токсичный фитопланктон» можно ожидать реализацию сценария Неймарка – Сакера и возникновение длиннопериодических колебаний. В целом же результаты, представленные в данной работе, могут быть использованы для анализа и выявления ключевых факторов, контролирующих динамику планктона.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Carlotti F., Giske J., Werner F. Modeling zooplankton dynamics. In: *ICES zooplankton methodology manual*. Academic Press, 2000. P. 571–667.
2. 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. V. 88. P. 1971–1991.
3. Бердников С.В., Селютин В.В., Сурков Ф.А., Тютюнов Ю.В. Моделирование морских экосистем: опыт, современные подходы, направления развития (обзор). Часть 2. Модели популяций и трофодинамики. *Морской гидрофизический журнал*. 2022. Т. 38. № 2. С. 196–217. doi: [10.22449/0233-7584-2022-2-196-217](https://doi.org/10.22449/0233-7584-2022-2-196-217)
4. Scheffer M., Rinaldi S., Kuznetsov Y.A. Effects of fish on plankton dynamics: a theoretical analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2000. V. 57. № 6. P. 1208–1219.
5. 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. V. 64. № 2. P. 021915. doi: [10.1103/PhysRevE.64.021915](https://doi.org/10.1103/PhysRevE.64.021915)

6. 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. V. 215. № 3. P. 333–344.
7. Zhang Z., Rehim M. Global qualitative analysis of a phytoplankton–zooplankton model in the presence of toxicity. *International Journal of Dynamics and Control*. 2017. V. 5. № 3. P. 799–810.
8. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука, 1978. 352 с.
9. Svirezhev Yu.M. Nonlinearities in mathematical ecology: Phenomena and models. Would we live in Volterra’s world? *Ecological Modelling*. 2008. V. 216. P. 89–101.
10. 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.
11. Adamson M.W., Morozov A.Y. When can we trust our model predictions? Unearthing structural sensitivity in biological systems. *Proceedings of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 2013. T. 469. № 2149. P. 20120500. doi: [10.1098/rspa.2012.0500](https://doi.org/10.1098/rspa.2012.0500)
12. Тютюнов Ю.В., Титова Л.И. От Лотки–Вольтерра к Ардити–Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций. *Журнал общей биологии*. 2018. Т. 79. № 6. С. 428–448.
13. Гиричева Е.Е. Влияние трофических отношений в сообществе планктона на его пространственно-временную динамику. *Математическая биология и биоинформатика*. 2019. Т. 14. № 2. С. 393–405. doi: [10.17537/2019.14.393](https://doi.org/10.17537/2019.14.393)
14. Медвинский А.Б., Адамович Б.В., Русаков А.В., Тихонов Д.А., Нуриева Н.И., Терешко В.М. Динамика популяций: математическое моделирование и реальность. *Биофизика*. 2019. Т. 64. № 6. С. 1169–1192.
15. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985. 182 с.
16. Abrams P.A., Ginzburg L.R. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology & Evolution*. 2000. V. 15. № 8. P. 337–341.
17. Абакумов А.И., Пак С.Я., Морозов М.А., Тыныбеков А.К. Модельная оценка биомассы фитопланктона оз. Иссык-Куль по данным дистанционного зондирования. *Биология внутренних вод*. 2019. Т. 4. С. 90–97. doi: [10.1134/S0320965219060020](https://doi.org/10.1134/S0320965219060020)
18. Шамбарова Ю.В., Стёпочкин И.Е., Захарков С.П. Верификация VGPM и K&I моделей первичной продукции в северо-западной части Японского моря по судовым и спутниковым данным. *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2019. Т. 16. № 2. С. 186–195.
19. Абакумов А.И., Израильский Ю.Г. Модели распределения фитопланктона по хлорофиллу в разных условиях среды обитания. Оценка биопродуктивности водной экосистемы. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2021. Т. 13. № 6. С. 1177–1190. doi: [10.20537/2076-7633-2021-13-6-1177-1190](https://doi.org/10.20537/2076-7633-2021-13-6-1177-1190)
20. Фрисман Е.Я., Кулаков М.П., Ревуцкая О.Л., Жданова О.Л., Неверова Г.П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2019. Т. 11. № 1. С. 119–151.
21. 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](https://doi.org/10.17537/2020.15.235)
22. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л. Математическое моделирование популяционной динамики на основе

- рекуррентных уравнений: результаты и перспективы. Часть I. *Известия РАН. Серия биологическая*. 2021. № 1. С. 3–18.
23. Arditi R., Ginzburg L.R. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. *J. Theor. Biol.* 1989. V. 139. № 3. P. 311–326.
 24. Fan Y.H., Li W.T. Permanence for a delayed discrete ratio-dependent predator-prey system with Holling type functional response. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*. 2004. V. 299. № 2. P. 357–374.
 25. Liu R., Gao J. Permanence for a delayed discrete ratio-dependent N-species predator-prey system with Holling-type II functional response. *Mathematical and Computer Modelling*. 2010. doi: [10.1016/j.mcm.2010.11.085](https://doi.org/10.1016/j.mcm.2010.11.085)
 26. Berezovskaya F., Karev G., Arditi R. Parametric analysis of the ratio-dependent predator-prey model. *Journal of Mathematical Biology*. 2001. V. 43. № 3. P. 221–246.
 27. Morozov A., Arashkevich E., Reigstad M., Falk-Petersen S. Influence of spatial heterogeneity on the type of zooplankton functional response: a study based on field observations. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2008. V. 55. № 20–21. P. 2285–2291.
 28. Irigoien X., Flynn K.J., Harris R.P. Phytoplankton blooms: a ‘loophole’ in microzooplankton grazing impact? *Journal of Plankton Research*. 2005. V. 27. № 4. P. 313–321.
 29. Morozov A., Abbott K.C., Cuddington K., Francis T., Gellner G., Hastings A., Lai Y.C., Petrovskii S.V., Scranton K., Zeeman M.L. Long transients in ecology: Theory and applications. *Physics of Life Reviews*. 2020. V. 32. P. 1–40.

Рукопись поступила в редакцию 24.11.2022, переработанный вариант поступил 12.12.2022.
Дата опубликования 19.12.2022.

Comparative Dynamics Analysis of Simple Mathematical Models of the Plankton Communities Considering Various Types of Response Function

Neverova G.P., Zhdanova O.L.

Institute for Automation and Control Processes FEB RAS, Vladivostok, Russia

Abstract. The paper proposes a two-component discrete-time model of the plankton community, taking into account features of the development and interaction of phytoplankton and zooplankton. To describe the interaction between these species and to compare the system dynamics, we use the following set of response functions: type II and III Holling function and the Arditi–Ginzburg response function, each of which describes trophic interactions between phytoplankton and zooplankton. An analytical and numerical study of the model proposed is made. The analysis shows that the variation of trophic functions does not change the dynamic behavior of the model fundamentally. The stability loss of nontrivial fixed point corresponding to the coexistence of phytoplankton and zooplankton can occur through a cascade of period-doubling bifurcations and according to the Neimark–Saker scenario, which allows us to observe the appearance of long-period oscillations representing the alternation of peaks and reduction in the number of species as a result of the predator-prey interaction. As well, the model has multistability areas, where a variation in initial conditions with the unchanged values of all model parameters can result in a shift of the current dynamic mode. Each of the models is shown to demonstrate conditional coexistence when a variation of the current community structure can lead to the extinction of the entire community or its part. Considering the characteristics of the species composition, the model with the type II Holling function seems a more suitable for describing the dynamics of the plankton community. Such a system is consistent with the idea that phytoplankton is a fast variable and predator dynamics is slow; thus, long-period fluctuations occur at high phytoplankton growth rates and low zooplankton ones. The model with the Arditi–Ginzburg functional response demonstrates quasi-periodic fluctuations in a narrow parametric area with a high predator growth rate and low prey growth rate. The quasi-periodic dynamics regions in the model with the Holling type III functional response correspond to the conception of fast and slow variables, however in this case, the stability of the system increases, and the Neimark-Sacker bifurcation occurs even at a higher growth rate of zooplankton.

Key words: *phytoplankton, zooplankton, predator-prey community, Arditi–Ginzburg response function, type II and III Holling function, dynamics modes, multistability.*