

Математическое моделирование сценариев развития планктонного сообщества в процессе эволюции

Неверова Г.П., Жданова О.Л.

Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

galina.nev@gmail.com, axanka@iacp.dvo.ru

В работе исследуется модель эволюционной динамики планктонного сообщества. Предполагается, что фитопланктон представлен двумя генетически группами, которые конкурируют за ресурсы и отличаются наличием признака токсичности. При этом зоопланктон проявляет избирательность при выборе пищи и потребляет нетоксичный фитопланктон. Проведено исследование предложенной модели. Показано, что потеря устойчивости нетривиального равновесия, соответствующего полному сообществу, происходит через бифуркацию удвоения периода, также возникает бифуркация Неймарка – Сакера, ведущая к возникновению квазипериодических колебаний. Вариация внутривидовых параметров фито- или зоопланктона может изменить динамику сообщества. В областях мультистабильности возможна смена как динамического режима, так и состава сообщества. Рассмотрение генетической неоднородности фитопланктона позволяет наблюдать в модели как длиннопериодические противофазные циклы хищника и жертвы, так и скрытые циклы, при которых плотность хищника колеблется, а плотность жертв остается практически постоянной, в результате влияние быстрой эволюции, маскирующей трофическое взаимодействие видов.

Ключевые слова: система «хищник-жертва», конкуренция, функция Холлинга II типа, модель Рикера, режимы динамики.

Mathematical Modeling of Development Scenarios of Plankton Community During Evolution

G.P. Neverova, O.L. Zhdanova

Institute for Automation and Control Processes FEB RAS, 690041, Vladivostok, st. Radio, 5

The paper studies a model of the evolutionary dynamics of the plankton community. We assume phytoplankton is represented by two genetic groups that differ in the trait of toxicity and compete for resources. Zooplankton consumes non-toxic phytoplankton. A study of the proposed model has been carried out. The stability loss of the non-trivial fixed point corresponding to the complete community is shown to occur due to the period-doubling bifurcation, and the Neimark-Sacker bifurcation leading to the appearance of quasi-periodic oscillations also emerges. A variation in intrapopulation parameters of phytoplankton or zooplankton can change community dynamics. In areas of multistability, changing the current composition of the community can shift both the dynamic mode and the community composition. Considering the phytoplankton genetic heterogeneity, in the simplest case of two genetically different forms: toxic and non-toxic ones, allows the model to demonstrate both long-period antiphase oscillations of predator and prey and cryptic cycles. During the cryptic cycle, the prey density remains almost constant with fluctuating predators, which corresponds to the influence of rapid evolution masking the trophic interaction.

Key words: predator-prey system, competition, Holling type-II function, Ricker model, dynamics modes.

1. Введение

Модели динамики планктонного сообщества, как правило, представляют собой модификации уравнений хищник-жертва, которые демонстрируют популяционные циклы, ключевую роль в возникновении которых может играть эволюция. Например, в работе [1] показано, что непрерывная адаптация одного из видов способствует возникновению циклов в сообществе ресурс-

потребитель. Интересным результатом, полученным в ходе исследования подобных моделей, является то, что фазу цикла между взаимодействующими видами можно рассматривать как индикатор эволюционной динамики [2]. В случаях, не связанных с эволюцией, пики добычи предшествуют пикам хищников примерно на четверть цикла. В свою очередь зависимость динамики от эволюционных процессов нередко

приводит к «обратному» циклу по часовой стрелке, когда пик численности потребителя предшествует пику ресурса. В частности, в экспериментах с популяциями водорослей было показано, что их динамика находится в противофазе их потребителю, при этом межвидовые циклы, двигались по часовой стрелке, когда механизмы защиты водорослей эволюционировали в ущерб их конкурентоспособности [3]. Данное явление, называемое «обратным» циклом, происходит примерно в половине временных рядов о динамике простейших, составляющих системы «ресурс-потребитель» [4]. В целом необходимо отметить, что хотя не все циклы по часовой стрелке управляются эволюцией [4], эволюция может быть отдельной самостоятельной причиной циклического поведения в природных системах, особенно для организмов, имеющих потенциал для быстрой эволюции [2].

При моделировании эволюции водорослей наиболее адекватны модели отбора клонов [5], естественным образом описывающие бесполое размножение водорослей [6]. Подобные модели способны улавливать основные свойства экспериментальной динамики: возникновение 1) длиннопериодических противофазных циклов хищника и жертвы на фоне эволюции жертвы в хемостатах с множеством различных генотипов водорослей, и 2) обычной динамики для модели хищник-жертва без учёта эволюции [6] – с отставанием динамики хищника от жертвы на четверть периода в хемостатах с генетически однородными водорослями. Помимо противофазных циклов были обнаружены так называемые «скрытые» циклы [7], при которых плотность жертв остается практически постоянной, а плотность хищников колеблется. Оказывается, что быстро меняющийся генетический состав видов-жертв может поддерживать подобные скрытые циклы в случае, когда защита не сопровождается резким снижением скорости роста водорослей. Таким образом проявляется маскирующий эффект быстрой эволюции – она способна скрывать трофическое взаимодействие видов. Аналогичная динамика ранее была обнаружена экспериментально в бактериофаговых сообществах [8], что может указывать на присутствие скрытых циклов в различных природных системах с возможностью быстрой эволюции.

2. Уравнения динамики

В данной работе, используя классическую для области моделирования планктонных сообществ идеологию [9–12], мы предлагаем модель с минимальным количеством уравнений с дискретным временем. Аргументом в пользу применения подобных моделей к анализу динамики фитопланктонного сообщества является суточный ритм, поскольку многие процессы, протекающие в фитопланктонном сообществе, согласуются с

циркадными ритмами – циклическими колебаниями интенсивности различных биологических процессов, связанных со сменой дня и ночи. Для описания динамики генетически различных групп (фенотипов) одного вида фитопланктона будем использовать Рикеровскую модель конкуренции двух видов, которая учитывает не только межвидовую конкуренцию взаимодействующих видов, но и внутривидовую конкуренцию в виде самолимитирования [13].

Отметим, что в рамках эколого-эволюционного направления моделирования [5, 14] токсичные свойства фитопланктона рассматриваются как его адаптивный признак «защиты от хищника». Считается, что фитопланктон может быстро эволюционировать в ответ на хищничество зоопланктона [15]. В предлагаемой нами эволюционной модели в качестве изменчивого признака рассматривается защитный механизм фитопланктона от воздействия зоопланктона, который ведет к снижению потребления токсичного фитопланктона зоопланктоном. Соответственно фитопланктон представлен двумя генетически различными группами (фенотипами): токсичным и нетоксичным. Отметим, что изменение токсичности зависит от взаимодействия между фитопланктоном и поедающим его зоопланктоном. Фитопланктон выпускает токсичные химические вещества, когда ощущает присутствие популяции зоопланктона вокруг. В ответ на эти химические вещества зоопланктон снижает уровень хищничества, что связано с неблагоприятным воздействием химических веществ на популяцию зоопланктона. Такое воздействие ведет к уменьшению потребления фитопланктона, снижению яйценоскости и выживаемости зоопланктона. Снижение уровня хищничества также может быть связано с защитным механизмом популяции зоопланктона, который включает в себя отбор или отказ от пищи. Например, *Copepods* проявляют избирательность при выборе пищи и избегают употреблять фитопланктон, продуцирующий токсины. В этом контексте, «отказ зоопланктона от потребления» или малое потребление токсичного фенотипа, практически не сказывающееся на плотности фитопланктона и зоопланктона, как раз ведет к закреплению «признака токсичности» в данной группе, эволюция и развитие которой по большей части определяется процессами саморегуляции и конкуренцией за ресурсы со вторым фенотипом, у которого отсутствует «признак токсичности». В свою очередь эволюция и развитие второго генотипа фитопланктона определяется трофическими взаимодействиями с зоопланктоном: для описания процесса питания зоопланктона будем использовать функцию, учитывающую насыщение хищника, а именно трофическую функцию Холлинга второго типа. Таким образом, эколого-генетическая модель, описывающая эволюционную динамику такой системы, имеет вид:

$$\begin{cases} x_a(n+1) = B_a x_a(n) \exp(-g_a x_a(n) - d_A x_A(n) \cdot (1 - \frac{\alpha_0 \cdot y(n)}{X_A^* + x_A(n)})) \\ x_A(n+1) = B_A \cdot (1 - \frac{\alpha_0 \cdot y(n)}{X_A^* + x_A(n)}) \cdot x_A(n) \exp(-d_a x_a(n) - g_A x_A(n) \cdot (1 - \frac{\alpha_0 \cdot y(n)}{X_A^* + x_A(n)})), \\ y(n+1) = \frac{w \cdot x_A(n)}{X_A^* + x_A(n)} y(n) \exp(-\omega \cdot y(n)) \end{cases}$$

где x_a – плотность первой генотипической группы фитопланктона с «признаком токсичности», x_A – плотность второго генотипа без «признака токсичности». Естественно предположить, что в рамках группы нетоксичного фенотипа в процессе эволюции при делении клеток возникают мутации, ведущие к повышению защитных механизмов, т.е. токсичности. Однако в данной модели мы не рассматриваем мутационные процессы, поскольку они очень медленные и их влияние на коротких временах не значительно. n – номер суток, B_a и B_A – скорости роста фенотипов x_a и x_A , соответственно. Отметим, что параметр B можно рассматривать как приспособленность фенотипа. g_a и g_A – где x_a – плотность первой генотипической группы фитопланктона с «признаком токсичности», x_A – плотность второго генотипа без «признака токсичности». Естественно предположить, что в рамках группы нетоксичного фенотипа в процессе эволюции при делении клеток возникают мутации, ведущие к повышению защитных механизмов, т.е. токсичности. Однако в данной модели мы не рассматриваем мутационные процессы, поскольку они очень медленные и их влияние на коротких временах не значительно. n – номер суток, B_a и B_A – скорости роста фенотипов x_a и x_A , соответственно. Отметим, что параметр B можно рассматривать как приспособленность фенотипа. g_a и g_A – коэффициенты самолимитирования, d_a и d_A – параметры, характеризующие интенсивность конкурентных взаимоотношений между группами генотипов x_a и x_A . $\alpha_0 y(n)/(X_A^* + x_A(n))$ – доля численности нетоксичного фитопланктона, потребляемая зоопланктоном, α_0 – коэффициент преобразования биомассы ($\alpha_0 \gg 1$), X_A^* – численность нетоксичного фитопланктона, при которой репродуктивный потенциал хищника будет равен половине от максимально возможного. y – плотность зоопланктона, ω – коэффициент его самолимитирования, w – максимально возможное значение скорости роста зоопланктона.

Отметим, что применение данной модели к описанию динамики планктонного сообщества в случае сильного пресса хищничества может привести к появлению отрицательных значений. В связи с этим, на параметры исследуемой модели и ее начальные условия накладываются дополнительные условия, обеспечивающие неотрицательность и ограниченность решений. В частности, если выражение $\alpha_0 y(n) / (X_A^* + x_A(n))$ превысит единицу, то из-за перепотребления жертвы хищником произойдет гибель нетоксичного

коэффициенты самолимитирования, d_a и d_A – параметры, характеризующие интенсивность конкурентных взаимоотношений между группами генотипов x_a и x_A . $\alpha_0 y(n)/(X_A^* + x_A(n))$ – доля численности нетоксичного фитопланктона, потребляемая зоопланктоном, α_0 – коэффициент преобразования биомассы ($\alpha_0 \gg 1$), X_A^* – численность нетоксичного фитопланктона, при которой репродуктивный потенциал хищника будет равен половине от максимально возможного. y – плотность зоопланктона, ω – коэффициент его самолимитирования, w – максимально возможное значение скорости роста зоопланктона.

фитопланктона, ведущая к гибели зоопланктона от голода.

Система уравнений имеет шесть неподвижных точек: тривиальную, соответствует вымиранию всех популяций; четыре полутривиальные: две описывают свободное существование одной из групп фитопланктона в отсутствие конкурента и хищника; две другие – сосуществование конкурирующих генотипических групп фитопланктона или же сосуществование нетоксичного фенотипа фитопланктона и зоопланктона; одну нетривиальную соответствующую устойчивому существованию полного сообщества.

Модель исследовалась как аналитически, так и численно. Устойчивость ее неподвижных точек анализировалась на основе собственных чисел Якобиана. Нулевая неподвижная точка существует при любых значениях параметров, и границы ее области устойчивости задаются линиями транскритических бифуркаций, ограничивающих единичный квадрат. Другими словами если скорости роста популяций, составляющих сообщество, меньше 1, тогда оно со временем вырождается. С точки зрения эволюционных процессов наибольший интерес представляют устойчивость и механизмы ее потери полутривиальной неподвижной точкой, представляющей собой сосуществование двух конкурирующих генотипов, и нетривиального равновесия. Далее мы сосредоточимся на этих двух случаях; более того, их сопоставление позволяет изучить влияние зоопланктона на эволюцию фитопланктона в зависимости от параметров, характеризующих трофические взаимоотношения.

3. Эволюция конкурирующих генотипов фитопланктона в сообществе

Представление о возникающих бифуркациях и виде областей устойчивости неподвижных точек модели при изменении значений параметров позволяют получить карты динамических режимов. Карты построены следующим образом: в каждой точке плоскости параметров выполнялось 5000 итераций отображения, по результатам последних 500 шагов определялся период колебаний траектории, и эта точка окрашивалась в заданный цвет в соответствии с полученным периодом. Картина динамического поведения, представленная на рис. 1, отражает все аспекты аналитического исследования модели. Как видно при $w = 0$ в отсутствие зоопланктона ($y = 0$) при $\rho_{ARa} < 1$, где $\rho_A = d_A/g_A$, $\rho_a = d_a/g_a$, система имеет 4 неподвижные точки, которые разделены между собой линиями транскритических бифуркаций, переход через которые сопровождается обменом устойчивостью между соседними равновесиями (рис. 1а-в). Потеря устойчивости неподвижных точек, соответствующих вытеснению одного из генотипов или же их сосуществованию, происходит

по сценарию удвоения периода, когда возникают 2-циклы с последующим каскадом бифуркаций удвоения периода вплоть до хаоса. Уменьшение значения ρ_{ARa} расширяет область сосуществования двух конкурирующих генотипов. Однако, при малых ρ_{ARa} в области нерегулярной динамики наблюдается область устойчивого 2-цикла, которая с уменьшением ρ_{ARa} вклинивается в область 2-цикла, рожденного в результате потери устойчивости нетривиального равновесия через бифуркацию удвоения периода. Возникающий 2-цикл нарушает ожидаемую картину динамического поведения и приводит к мультистабильности [13]. Более того, видно, что возникший противофазный 2-цикл теряет устойчивость по сценарию Неймарка-Сакера, когда вокруг каждого элемента 2-цикла рождается инвариантная кривая. Ключевым моментом здесь является то, что при малой конкуренции между двумя конкурирующими генотипами, динамика которых может быть описана предложенными уравнениями, одновременно может существовать 4 разных 2-цикла, и какой из них будет реализован зависит от начальных (текущих) плотностей генотипов (рис. 1г).

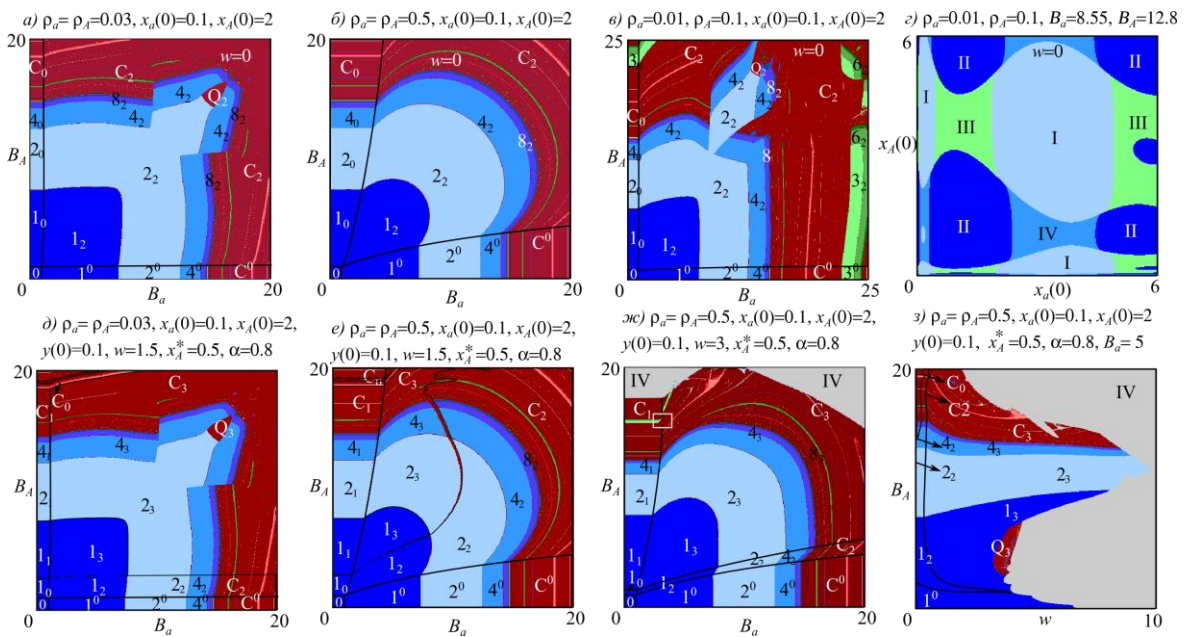


Рис. 1. а-в, д-з) Карты динамических режимов, где $\rho_A = d_A/g_A$, $\rho_a = d_a/g_a$, $x_A^* = g_A X_A^*$, $\alpha = g_A \alpha_0$. Числа соответствуют длинам наблюдаемых циклов. С и Q – хаотическая и квазипериодическая динамика, соответственно. 0 – сообщество гибнет. Нижний и верхний индексы 0 соответствуют вытеснению генотипа x_a и x_A , соответственно. Индекс 3 – существование полного сообщества. Существование редуцированного сообщества: индекс 1 – без токсичного фитопланктона, 2 – без зоопланктона. IV – область недопустимых значений. з) Бассейны притяжения двух противофазных 2-циклов (I и III) и им асинхронных (II и IV), соответствующих сосуществованию генотипов x_a и x_A .

Карты с учетом потребления нетоксичного фитопланктона зоопланктоном демонстрируют, что характер динамического поведения не изменился, однако появилась обширная область значений параметров, где развивается полное сообщество (рис. 1д-з). Увеличение скорости роста зоопланктона расширяет параметрическую область равновесия, соответствующего полному

сообществу, которое эволюционирует по сценарию Фейгенбаума при высоких репродуктивных потенциалах фитопланктона. При этом видно, что рост значений параметра w сужает область параметров, где развивается редуцированное сообщество, состоящее из нетоксичного фитопланктона и зоопланктона. Соответственно жизнедеятельность зоопланктона способствует

закреплению признака токсичности фитопланктона, ослабляя конкурентную борьбу между разными генотипами фитопланктона. В частности, в области мультистабильности, выделенной прямоугольником на рис. 1ж, в зависимости от текущего соотношения генотипов фитопланктона, признак токсичности может быть либо вытеснен, либо закрепится. При этом увеличение скорости роста зоопланктона может привести к возникновению квазипериодических колебаний. Отметим, что данный сценарий не возможен в редуцированном сообществе, исключая хищника.

4. Заключение

Предложенная трёхкомпонентная модель динамики сообщества с дискретным временем, являясь достаточно простой, позволяет получить адекватную динамику взаимодействующих видов. В ней возникают динамические режимы, отражающие основные свойства экспериментальной динамики: можно наблюдать динамику характерную для планктонного сообщества без учёта эволюции – с отставанием динамики хищника от жертвы

примерно на четверть периода (рис. 2а). Рассмотрение генетической неоднородности фитопланктона, даже в случае выделения всего двух генетических различных форм: токсичного и нетоксичного, позволяет наблюдать в модели как длиннопериодические противофазные циклы хищника и жертвы (рис. 2б), так и скрытые циклы (рис. 2в), при которых плотность жертв остается практически постоянной, а плотность хищников колеблется, демонстрируя влияние быстрой эволюции, маскирующей трофическое взаимодействие видов.

Показано, что изменение соотношения текущих плотностей разных генотипов фитопланктона в результате влияния факторов внешней среды или же потребления зоопланктоном, может привести к смене направления эволюции, которое может сопровождаться сменой режима динамики. В этом контексте потребление фитопланктона зоопланктоном и его избирательность при выборе пищи может играть ключевую роль в процессе эволюции планктонного сообщества.

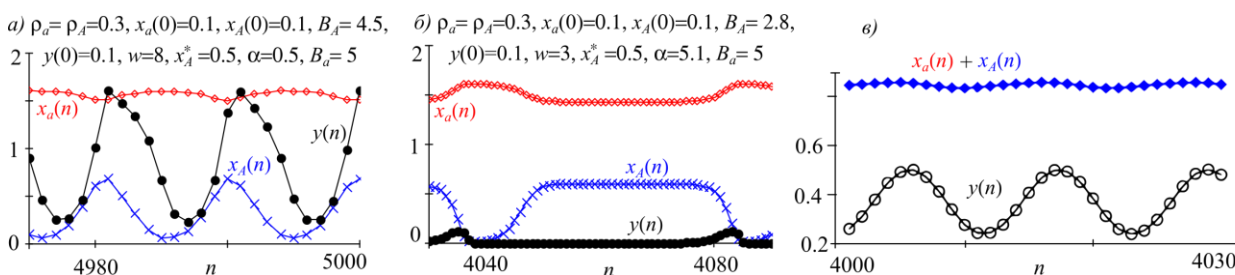


Рис. 2. Примеры динамики фитопланктона и зоопланктона. в) Динамика представлена в абсолютных плотностях: $x \rightarrow x/a$, $y \rightarrow y/d$, $z \rightarrow z/\omega$, где $a = 2$, $d = 6$, $\omega = 1$. Параметры модели совпадают с фрагментом б.

5. Благодарности

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

6. Список литературы

1. Abrams P.A., Matsuda H. Prey adaptation as a cause of predator-prey cycles. *Evolution*. 1997. V. 51. № 6. P. 1742–1750.
2. Barraquand F., Louca S., Abbott K.C. et al. Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles. *Ecology Letters*. 2017. V. 20. № 8. P. 1074–1092.
3. Cortez M.H., Weitz J.S. Coevolution can reverse predator-prey cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. V. 111. № 20. P. 7486–7491.
4. Hiltunen T., Hairston N.G., Hooker G. et al. A newly discovered role of evolution in previously published consumer–resource dynamics. *Ecol. Lett.* 2014. V. 17. P. 915–923.

5. Fussmann G.F., Ellner S.P., Hairston Jr.N.G., et al. Ecological and evolutionary dynamics of experimental plankton communities. *Advances in Ecological Research*. 2005. V. 37. P. 221–243.
6. Yoshida T., Hairston N.G.Jr., Ellner S.P. Evolutionary trade-off between defence against grazing and competitive ability in a simple unicellular alga, *Chlorella vulgaris*. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2004. V. 271. P. 1947–1953.
7. Yoshida T., Ellner S.P., Jones L.E., et al. Cryptic population dynamics: rapid evolution masks trophic interactions. *PLoS. Biol.* 2007. V. 5. P. 1868–1879.
8. Bohannan B.J.M., Lenski R.E. Effect of prey heterogeneity on the response of a model food chain to resource enrichment. *Am. Nat.* 1999. V. 153. P. 73–82.
9. Chatterjee S., Venturino E., Chakraborty S., Chattopadhyay J. A simple mathematical model for seasonal planktonic blooms. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*. 2009. V. 32. № 13. P. 1738–1750. doi: [10.1002/mma.1109](https://doi.org/10.1002/mma.1109)
10. Rehim M., Wu W., Muhammadhaji A. On the dynamical behavior of toxic-phytoplankton-

- zooplankton model with delay. *Discrete Dynamics in Nature and Society*. 2015. Article ID 756315. doi: [10.1155/2015/756315](https://doi.org/10.1155/2015/756315)
11. Rehim M., Zhang Z., Muhammadhaji A. Mathematical analysis of a nutrient–plankton system with delay. *Springer Plus*. 2016. V. 5. No. 1. P. 1–22.
 12. 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)
 13. Kulakov M., Neverova G., Frisman E. The Ricker competition model of two species: dynamic modes and phase multistability. *Mathematics*. 2022. V. 10. No. 7. doi: [10.3390/math10071076](https://doi.org/10.3390/math10071076)
 14. Yamamichi M. Diversity of functional traits and interactions. In: *Effects of rapid evolution on population cycles and extinction in predator–prey systems*. Singapore: Springer, 2020. P. 19–49.
 15. Shertzer K.W., Ellner S.P., Fussmann G.F., Hairston N.G.Jr. Predator- prey cycles in an aquatic microcosm: Testing hypotheses of mechanism. *J. Anim. Ecol.* 2002. V. 71. P. 802–815.