

УДК 004.9

DOI: 10.25559/SITITO.15.201904.916-923

Моделирование эволюционно устойчивого поведения зоопланктона с использованием технологий распознавания образов

О. А. Кузенков*, Г. В. Кузенкова

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского, г. Нижний Новгород, Россия
603950, Россия, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23

* kuzenkov_o@mail.ru

Аннотация

Решена задача построения эволюционно устойчивой стратегии ежедневных вертикальных миграций зоопланктона путем максимизации функции приспособленности к условиям окружающей среды. Для класса простейших данная задача решается аналитически методами классического вариационного исчисления. Используются кусочно-линейные и кусочно-квадратичные аппроксимации функций внешних факторов. Показано, как на основе максимизации функции фитнеса при сравнительно простых аппроксимациях входных факторов можно получить достаточно точное выражение для стратегии вертикальных миграций. Для обработки приближенных экспериментальных данных в общем случае создан программный комплекс распознавания качественных характеристик эволюционно устойчивой стратегии ежедневных вертикальных миграций зоопланктона по входной информации о факторах окружающей среды. Распознавание осуществляется с помощью искусственной четырехслойной нейронной сети. Входные данные для программного комплекса представляют собой дискретный набор значений четырех внешних функций состояния среды и четырех весовых коэффициентов, а также пороговое значение вертикальных перемещений. Выходная информация программного комплекса является ответом относительно наличия / отсутствия выраженных вертикальных перемещений зоопланктона в данных условиях окружающей среды относительно данного порогового значения. Осуществлено обучение сети на основе созданной базы образцов сравнения. Для построения обучающей выборки используется аналитическое решение задачи максимизации функции приспособленности при простейших аппроксимациях внешних факторов. Обучающая выборка содержит пять типов входных функций, соответствующих разным способам аппроксимации внешних факторов. Для проверки работы сети использовалась тестовая выборка. Тестовая проверка показывает высокий процент верных ответов обученной нейронной сети. Осуществлено сравнение расчетной стратегии с реальным наблюдаемым поведением зоопланктона.

Ключевые слова: эволюционно-устойчивая стратегия, функция приспособленности, зоопланктон, ежедневные вертикальные миграции, распознавание образов, искусственная нейронная сеть, обучающая выборка.

Финансирование: данная работа была подготовлена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках проекта № 14.Y26.31.0022 «Масштабируемые сети систем искусственного интеллекта для анализа данных растущей размерности».

Для цитирования: Кузенков О. А., Кузенкова Г. В. Моделирование эволюционно устойчивого поведения зоопланктона с использованием технологий распознавания образов // Современные информационные технологии и ИТ-образование. 2019. Т. 15, № 4. С. 916-923. DOI: 10.25559/SITITO.15.201904.916-923

© Кузенков О. А., Кузенкова Г. В., 2019



Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0 License.
The content is available under Creative Commons Attribution 4.0 License.



Modeling Evolutionarily Stable Behavior of Zooplankton Using Pattern Recognition Technologies

O. A. Kuzenkov*, G. V. Kuzenkova

National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia
23 Gagarin Av., Nizhny Novgorod 603950, Russia

* kuzenkov_o@mail.ru

Abstract

The problem of finding evolutionarily steady strategy of zooplankton daily vertical migrations is solved by maximizing fitness function. The problem for a class of the simplest data is solved analytically by methods of classical calculus of variations. Piecewise linear and piecewise quadratic approximations of functions of external factors are used. The exact expression of the vertical migration strategy is obtained on the basis of maximizing fitness function for rather simple approximations of input environmental factors. The program complex is created for recognition of qualitative characteristics of evolutionarily steady daily vertical strategy according to approximate data on environment factors (for processing of approximate experimental data generally). Recognition is carried out by means of artificial four-layer neural network. Input data for the program complex is the discrete values set of four external functions, four weight coefficients and also threshold value of vertical movements. Output information of the program complex is the answer concerning existence / lack of the expressed vertical movements of zooplankton for this environment with respect to this threshold value. Training of the network is carried out using the created samples base. The analytical solution of the problem of maximizing fitness function with the simplest approximations of external factors is used for the development of the training data. The training selection contains five types of the entrance functions corresponding to different ways of approximation of external factors. Test date was used for checking network. Test check shows high percent of the right answers of the trained neural network. Comparison of settlement strategy with real observed behavior of a zooplakton is carried out.

Keywords: Evolutionally sustainable strategy, fitness function, zooplankton, daily vertical migrations, pattern recognition, artificial neural network, training set.

Funding: This work was prepared with the financial support of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation in the framework of project No. 14.Y26.31.0022 "Scalable Artificial Intelligence Networks for Data Analysis in Growing Dimensions".

For citation: Kuzenkov O.A., Kuzenkova G.V. Modeling Evolutionarily Stable Behavior of Zooplankton Using Pattern Recognition Technologies. *Sovremennye informacionnye tehnologii i IT-obrazovanie* = Modern Information Technologies and IT-Education. 2019; 15(4):916-923. DOI: 10.25559/SITI-TO.15.201904.916-923



Введение

В настоящее время информационные технологии активно используются в моделировании биологических процессов [1, 2]. В частности, широкое распространение получают искусственные нейронные сети [3]. Одна из важнейших проблем эволюционного моделирования состоит в прогнозировании результатов биологической эволюции, решении вопроса, какие наследственные признаки остаются в популяции в ходе борьбы за существования, а какие теряются [4]. При этом большое значение имеет проблема нахождения эволюционно устойчивого наследственного поведения живых организмов [5]. Эволюционно устойчивым является такое поведение, которое сохраняется неограниченно долго среди всевозможных исходных способов поведения или случайных мутантных стратегий. Такое поведение становится доминирующим в ходе эволюции. Оно является приспособительной реакцией, адаптивным откликом на воздействия окружающей среды.

Методологическим базисом для поиска эволюционно устойчивой стратегии является Дарвиновская идея выживания «наиболее приспособленных» [6]. Математическая реализация этой идеи требует введения функции приспособленности (фитнеса), характеризующей приспособительный эффект каждой наследственной стратегии [7]. С течением времени в популяции остается только та стратегия, для которой функция приспособленности принимает наибольшее значение. Эволюционно устойчивым является то поведение, которое обеспечивает максимум функции фитнеса. Зная функцию фитнеса, можно найти эволюционно устойчивую стратегию классическими методами вариационного исчисления или оптимального управления [8].

В настоящее время для математического моделирования эволюционно устойчивого поведения широко используется метод адаптивной динамики [9, 10]. Кроме этого, существует несколько более общий подход, предложенный в [11], который опирается на рассмотрение долговременной динамики распределения численности популяции по пространству наследственных стратегий. Изучение свойств указанного распределения при неограниченно больших временах позволяет ввести порядок предпочтительности, отражающий селективные преимущества различных стратегий, и задать функцию фитнеса, соответствующую введенному порядку [12]. В работах [13, 14] было выведено аналитическое выражение функции фитнеса для ряда релевантных моделей динамики популяции. Проблема идентификации эволюционно устойчивого поведения имеет большое значение при изучении механизма ежедневных вертикальных суточных миграций зоопланктона [15]. Явление регулярных вертикальных перемещений, совершаемых самыми разнообразными видами пресноводного и морского зоопланктона в течение суток, было открыто более двухсот лет назад [15, 16]. Такие перемещения представляют собой эволюционно устойчивую стратегию поведения, механизм адаптации к условиям окружающей среды [17]. Они являются одним из самых значительных синхронных движений биомассы на Земле [18-20], вследствие чего представляют значимый фактор, потенциально влияющий не климат Земли [21,

22]. Наблюдение таких явлений, выявление причин и механизмов их формирования представляет актуальную задачу современной экологии. Обширные данные наблюдений за поведением зоопланктона собраны в [15]. Некоторые сравнительно недавние результаты наблюдений приведены на ресурсах “Ocean Networks Canada”¹ и Electronic Theses and Dissertations². Были выявлены основные факторы внешней среды, влияющие на поведение зоопланктона: плотность насыщения слоя воды пищей (фитопланктоном), плотность хищников (рыб) в слое воды, активность хищника в зависимости от времени суток, температура, уровень радиации, насыщенность кислородом слоя воды и т.п. [15, 23-28]. Экспериментально установлены некоторые закономерности изменения этих факторов в зависимости от вертикальной координаты и времени дня [15, 23]. Но приспособительный эффект вертикальных миграций относительно факторов внешней среды ясен еще не до конца. Сложность проблемы усугубляется большим разнообразием режимов наследственного поведения зоопланктона. В частности, известно, что одни виды могут осуществлять выраженные вертикальные миграции, другие – нет [15].

Различные математические модели, позволяющие описать эффект ежедневных суточных миграций зоопланктона, рассматривались широким кругом исследователей [23-32]. В работе [33] эволюционно устойчивое поведение зоопланктона моделировалось численно путем максимизации функции фитнеса. Это позволяет найти режим вертикального перемещения по заданным факторам окружающей среды, влияющим на поведение зоопланктона: Для численного моделирования применялся один из возможных способов аппроксимации факторов окружающей среды, использующий логистические зависимости (гиперболические функции). В то же время остается открытым вопрос об идентификации параметров модели для получения релевантных результатов математического моделирования.

Актуальной также остается проблема предсказания важнейших качественных характеристик эволюционно устойчивого поведения по неполным и приближенным данным о факторах окружающей среды. Они всегда неточны и имеют дискретный выборочный характер, доступны лишь их оценки в некотором диапазоне. Вместе с тем и синхронное движение популяции всегда допускает лишь статистическое описание; неизбежно имеет место случайный разброс в поведении отдельных особей. С этой точки зрения представляет интерес не построение точной функции эволюционно устойчивого движения, а лишь прогнозирование ее основных качественных характеристик, таких как наличие или отсутствие выраженных вертикальных перемещений.

Цель настоящей работы состоит в распознавании наличия или отсутствия выраженных вертикальных миграций зоопланктона по приближенно заданным факторам внешней среды и оценке зависимости характеристик эволюционно устойчивой стратегии от значений параметров модели.

¹ ZAP Data from Saanich Inlet. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.oceannetworks.ca/zap-data-saanich-inlet> (дата обращения: 14.08.2019)

² Sato M. Variability in Diel Vertical Migration of Zooplankton and Physical Properties in Saanich Inlet, British Columbia / B.Sc., Tokyo University of Fisheries, 2004, M.Sc., University of Maine, 2006. [Электронный ресурс]. URL: <https://dspace.library.uvic.ca/handle/1828/4630> (дата обращения: 14.08.2019)



Методика исследования

В основе настоящего исследования лежит методология вывода функции приспособленности, которая опирается на исследования уравнений динамики меры [34, 35]. Приемы и методы получения функции приспособленности, объясняющей наличие вертикальных миграций водных организмов, изложены в [36, 37]. В работе [33] было показано, что в простейшей модели динамики численности зоопланктона, удовлетворяющей гипотезам Ферхюльста относительно лимитирования роста биомассы, функция фитнеса совпадает со среднесуточным коэффициентом размножения зоопланктона. Пусть x – координата вертикального положения зоопланктона; t – время суток, изменяющееся от 0 до 1; $v = x(t)$ – наследственная стратегия поведения зоопланктона, представляющая собой непрерывную функцию времени, принимающую равные значения на концах отрезка $[0, 1]$; $x(0) = x(1)$; $E(x)$ – количество пищи (фитопланктона), зависящее от глубины погружения; $S(x)$ – потери в результате хищничества, определяемые количеством хищника в слое воды $S_x(x)$ и активностью хищника в течение дня $S_t(t)$; $G(x)$ – функция дополнительных потерь из-за неблагоприятных условий обитания – температуры, количества кислорода, повышенной радиации и т.п. В этом случае среднесуточный коэффициент размножения имеет вид

$$J(v) = \int_0^1 (\alpha E(x(t)) - \gamma S(x(t), t) - \beta (x'(t))^2 - \delta G(x(t))) dt.$$

Здесь предполагается, что энергетические затраты на осуществление вертикальных перемещений пропорциональны квадрату скорости перемещения $x'(t)$. Весовые коэффициенты $\alpha, \gamma, \beta, \delta$ отражают относительный вклад различных внешних факторов в общий коэффициент размножения. Эти коэффициенты, показывают степень влияния указанных факторов на приспособленность организмов.

Если функции внешних факторов и весовые коэффициенты известны, то можно численно получить эволюционно устойчивую стратегию, решая задачу максимизации функционала J методами вариационного исчисления. Такой подход реализован численно в [38].

Однако значения весовых коэффициентов непосредственно из наблюдений получить невозможно. Их значения приходится оценивать по косвенной информации и подбирать так, чтобы сохранить адекватность модели. Для идентификации параметров модели приходится осуществлять перебор значений весовых коэффициентов с решением оптимизационной задачи на каждом шаге. Порой для поиска адекватных значений весовых коэффициентов приходится проводить решение оптимизационной задачи десятки тысяч раз.

Для успешного решения задач математического моделирования и идентификации параметров модели важно исследовать зависимость искомого решения от параметров внешнего воздействия. Такую зависимость можно получить численно методом перебора. Но численно полученная функция зависимости не всегда является достаточно информативной и наглядной. Хотя внешние факторы могут быть аппроксимированы достаточно сложными функциями, полезно в качестве первого шага изучить интересующие нас зависимости для наиболее простых приближений, для которых они наиболее прозрачны и

для которых они имеют аналитическое выражение. Использование достаточно простых аппроксимаций может быть вполне оправдано, если при этом получается хорошее приближение результата.

Если мы располагаем приближенной и неполной информацией о внешних факторах, то для получения ответа о наличии или отсутствии выраженных колебаний зоопланктона целесообразно прибегнуть к современным технологиям распознавания образов, в частности, с помощью обучающихся нейронных сетей [39]. Но для эффективного обучения нейронной сети необходима релевантная обучающая выборка образцов. Формирование ее представляет сложную проблему. Существующих на сегодняшний день данных наблюдений недостаточно, чтобы по ним достичь приемлемый результат обучения. В этом случае для формирования обучающей выборки целесообразно использовать результаты аналитического и численного поиска эволюционно устойчивой стратегии поведения при разнообразных факторах окружающей среды.

Полученные результаты

Рассмотрим простейшие гипотезы относительно факторов внешней среды. Пусть зоопланктон обитает в слое воды со значениями вертикальной координаты от $-C$ до 0. Предположим, что внизу при $x = -C$ отсутствует как пища, так и хищник. Будем использовать линейную аппроксимацию функций плотности фитопланктона и плотности хищника в зависимости от вертикальной координаты слоя воды $S(x)$, где σ и ρ – некоторые положительные константы, характеризующие интенсивность нарастания фактора по мере передвижения вверх.

Пусть дополнительная смертность в результате приближения к границе рассматриваемого слоя квадратично возрастает пропорционально $(x + C/2)^2$. Это означает, что функция G имеет вид $G = -(x + C/2)^2$. Пусть активность хищника $S_t(t)$ синусоидально меняется в течение дня (в связи с изменением освещенности): $S_t(t) = \cos 2\pi t$.

Тогда методами вариационного исчисления устанавливается, что эволюционно устойчивая стратегия представляет собой синусоиду

$$x = A + B \cos 2\pi t \quad B = \frac{\gamma \rho}{6\beta\pi^2 + 2\delta} \quad A = (\alpha\sigma - \delta C - \gamma\rho) / 2\delta$$

Мы получаем гармонические колебания зоопланктона с периодом одни сутки. Можно сравнить полученный результат с реально наблюдаемым процессом вертикальных миграций зоопланктона (ресурс "Ocean Networks Canada"). В этом случае $C=100$. Если разложить наблюдаемую функцию вертикальных перемещений в ряд Фурье, то будем иметь

$x = -55 - 70 \cos 2\pi t + 0,42 \cos 6\pi t + \dots$ Согласно данным [23] фактор пищи меняется от 20 на верхнем уровне до нуля на нижнем, фактор хищника меняется от 70 до 0 соответственно. В этом случае легко подобрать весовые коэффициенты, чтобы результат соответствовал наблюдаемому поведению. Например, при $\alpha\sigma = 100, \delta = 0.1, \beta = 0.001, \gamma\rho = 29$ мы имеем $x = -51.5 - 72.7 \cos 2\pi t$, что почти совпадает с суммой первых двух членов разложения реального колебания.

Рассмотрим более точную аппроксимацию функции $S_t(t)$



$$S_i(t) = \cos 2\pi t - \varepsilon \cos 6\pi t.$$

Тогда решение вариационной задачи дает следующий результат

$$x = \frac{-\rho\gamma}{8\beta\pi^2 + 2\delta} \cos 2\pi t + \frac{\varepsilon\gamma\rho}{2(36\beta\pi^2 + \delta)} \cos 6\pi t + (\alpha\sigma - \xi - \gamma\rho) / 2\delta$$

Если взять $\varepsilon = 0.013$, что согласуется с данными об активности хищника, приведенными в [15], а также все остальные значения параметров предыдущего примера, то решение будет иметь вид $x = -51.5 - 72.7 \cos 2\pi t + 0.41 \cos 6\pi t$, что согласуется с наблюдаемым движением.

Будем использовать кусочно-линейную аппроксимацию функций плотности фитопланктона и плотности хищника в зависимости от вертикальной координаты слоя воды. Рассмотрим более широкий слой обитания зоопланктона с вертикальной координатой от 0 до $D < -C$. Предположим, как и прежде, что хищники и пища находятся в слое воды $0 > x > -C$, а на большей глубине при $x < -C$ нет ни хищников, ни еды. Тогда функции $E(x)$ и $S_x(x)$ имеют следующий вид: $E(x) = \sigma(x + C)$, при $x > -C$; $E(x) = 0$, при $x < -C$; $S_x(x) = \rho(x + C)$, при $x > -C$; $S_x(x) = 0$, при $x < -C$.

Предполагается, что находясь на определенном уровне, зоопланктон тратит некоторую энергию для поддержания жизнеспособности. Эта энергия линейно убывает при убывании вертикальной координаты следующим образом: $\xi(x + D)$ (что соответствует линейному убыванию температуры воды). Пусть дополнительная смертность в результате приближения к границе полосы обитания пропорциональна квадрату координаты: $G(x) = (x + D/2)^2$.

В этом случае решение оптимизационной задачи имеет следующий вид: при $x > -C$

$$x = \frac{-\rho\gamma}{8\beta\pi^2 + 2\delta} \cos 2\pi t + (\alpha\sigma - \xi - \gamma\rho) / 2\delta$$

при $x < -C$

$$x = c \operatorname{ch} \left(\sqrt{\frac{\delta}{\beta}} t \right) + (-\xi - \delta D) / 2\delta$$

$$x = c \operatorname{ch} \left(\sqrt{\frac{\delta}{\beta}} (t-1) \right) + (-\xi - \delta D) / 2\delta$$

Здесь константа A подбирается из условия непрерывности решения.

Проведенное исследование показывает, что даже простейшее линейное и квадратичное приближение данных функций позволяет получить довольно близкое к наблюдаемому модельное поведение зоопланктона. Полученные зависимости дают возможность для эффективного подбора весовых коэффициентов модели. Полученные аналитические результаты в дальнейшем эффективно используются для построения обучающей выборки искусственной нейронной сети, разработка которой составляла следующую часть исследования.

Можно заметить, что при разных функциях внешних факторов и при разных весовых коэффициентах амплитуда колебания будет разной. В одних случаях будут иметь место заметные вертикальные перемещения зоопланктона в течение суток, в других случаях они будут практически неразличимы на фоне постоянных случайных флуктуаций. Для исследователя наиболее важным является ответ на вопрос не столько о точном профиле полученных перемещений, сколько о наличии или отсутствии выраженных вертикальных миграций. Для ответа на этот вопрос нужно задать пороговое значение вертикального перемещения, начиная с которого перемещение считается заметным. Затем сравнить амплитуду полученного перемещения с пороговым значением. Если амплитуда превысит пороговое значение, то перемещения будут значимыми. Все наборы внешних факторов можно разделить на два класса – при одних будут иметь место выраженные миграции, при других – не будут. Большое практическое значение имеет распознавание наличия или отсутствия таких перемещений по известным внешним факторам даже без точного определения оптимальной траектории движения. Значимость этой задачи усугубляется тем, что наши знания о внешних факторах всегда неполны и приближены, и в силу этого точное решение построить, как правило, невозможно.

Вторая часть работы состояла в создании программного комплекса, позволяющего распознавать наличие или отсутствие выраженных колебаний зоопланктона, используя только приблизительные характеристики среды. Была построена четырехслойная нейронная сеть с использованием библиотеки Keras³ на основе Python Tensorflow⁴. Входные данные для программного комплекса представляют собой дискретный набор значений четырех внешних функций состояния среды и четырех весовых коэффициентов, а также пороговое значение вертикальных перемещений. Выходная информация программного комплекса является ответом относительно наличия / отсутствия выраженных вертикальных перемещений зоопланктона в данных условиях окружающей среды относительно данного порогового значения. Основная сложность при этом состоит в построении адекватной обучающей выборки. Для этого использовались уже известные аналитические результаты.

Обучающая выборка строится следующим образом: поочередно задается серия четверок исходных функций, с помощью оптимизационных процедур находится режим эволюционно устойчивый миграций, затем амплитуда найденных колебаний сравнивается с заданным пороговым значением. Если значение амплитуды выше порогового, то данный прецедент рассматривается как случай наличия выраженного колебания. Если нет, то считается, что колебание не выражено на фоне неизбежных случайных перемещений зоопланктона. Каждой четверке внешних факторов ставится в соответствие логическое значение «да/нет» – наличие/отсутствие выраженных колебаний. Соответственно, четверки внешних факторов разбиваются на два непересекающихся класса.

Созданная база содержит 1385 выборок весовых коэффициентов и входных функций пяти типов (см. таблицу 1), соответствующих разным способам их аппроксимации. Пороговое значение равно 10 (метрам). Можно пополнить базу образцов, добавив информацию о новых прецедентах.

³ Keras: The Python Deep Learning library. [Электронный ресурс]. URL: <https://keras.io/> (дата обращения: 14.08.2019).

⁴ An end-to-end open source machine learning platform. [Электронный ресурс]. URL: [HYPERLINK»http://www.tensorflow.org» www.tensorflow.org](http://www.tensorflow.org) (дата обращения: 14.08.2019).



Таблица 1. Наборы функций внешних факторов для обучающей выборки
Table 1. External Factor Sets for Training Sample

	1	2	3	4	5
$S_t(t)$	$\cos(2\pi t)+1$	$\cos(2\pi t)+1$	$\cos(2\pi t)+1$	$\cos^7(2\sin^{11}(\pi t))$	$\cos(2\pi t)-\varepsilon \cos 6\pi t$
$S_x(x)$	$\sigma(x+C)$	$\tanh(\sigma x)+1$	$0.25(\tanh(0.125x+40))+1$	$39 \tanh(0.15(x+15))+39$	$S_x(x)=\rho(x+C)$, при $x > -C$; $S_x(x)=0$, при $x < -C$.
$E(x)$	$\rho(x+C)$	$\tanh(\sigma x)+1$	$\frac{1.1\rho(x)}{1.0+0.05\rho(x)}$, $\rho(x)=15(\tanh(0.125(x+40))+1)$	$-0.005(x+12.5)^{\frac{12}{11}}+0.18$	$\sigma(x+C)$ при $x > -C$ 0, при $x < -C$
$G(x)$	$(x+C/2)^2$	$\cosh(\xi x)$	$10 \cos(0.02x)+5$	$0.13(x+12.5)-0.1(x+12.5)^{\frac{12}{11}}+15$	$(x+C/2)^2$

Созданное программное обеспечение позволяет распознавать качественные характеристики колебания по приближенным (реально снимаемым) характеристикам окружающей среды. Обеспечивается ввод снимаемых значений факторов окружающей среды в отдельных точках с некоторыми допусками (разбросом). По итогам распознавания производится отнесение рассматриваемого случая к одному из двух классов образов – отсутствия или наличия выраженных колебаний для соответствующего эволюционно устойчивого поведения.

Работу сети проверялась на тестовых образцах. Созданная тестовая база содержит 114 образцов. Сеть дает 98,7% правильных ответов и 1,3 % ошибок. Некоторые результаты приведены в таблице 2. Ошибки появляются из-за небольшой разницы между амплитудой колебаний и пороговым значением. Например, мы можем увидеть ошибку в третьем примере (строке). В этом случае амплитуда DVM равна 10,02 м. Однако разница между порогом (10 м) и этой амплитудой относительно невелика. Это фактическая причина ошибки.

Таблица 2. Выборочные результаты работы нейронной сети
Table 2. Selected Neural Network Results

Номер набора функций	α	β	γ	δ	наличие / отсутствие обнаруживаемых колебаний	Результат нейронной сети
1 C=100, $\sigma = \rho = 1$	0.1	0.001	10	0.001	Нет	Нет
1 C=100 $\sigma = \rho = 1$	1000	0.001	0.001	1000	Нет	Нет
1 C=60 $\sigma = \rho = 1$	1.5	0.001	0.14	0.01	Да	Нет
1 C=100 $\sigma = \rho = 1$	10	0.001	1000	10	Да	Да
2 $\sigma = \xi = 1$	1000	0.001	10	1	Нет	Нет
2 $\sigma = \xi = 1$	0.1	0.001	10	1	Нет	Нет
3	1	0.001	1000	0.1	Нет	Нет
3	0.1	0.001	0.001	1000	Нет	Нет
4	1	0.001	0.001	0.001	Нет	Да
4	10	0.001	10	0.1	Да	Да
4	10	0.001	1000	0.001	Да	Да



Заключение

В результате проведенного исследования решена задача построения эволюционно устойчивой стратегии ежедневных вертикальных миграций зоопланктона путем максимизации функции приспособленности к условиям окружающей среды. Показано, как на основе максимизации функции фитнеса при сравнительно простых аппроксимациях входных факторов можно получить достаточно точное выражение для стратегии вертикальных миграций. Для этого случая получены аналитические зависимости характеристик решения от параметров модели.

Для случая приближенных и неполных данных о внешних факторах решается задача распознаванию наличия или отсутствия выраженных вертикальных миграций на фоне случайных перемещений зоопланктона по приближенно заданным факторам внешней среды. Для обеспечения распознавания сформирована обучающая выборка из результатов численного решения оптимизационной задачи. Построена нейронная сеть, которая позволяет определить наличие или отсутствие выраженных наследственных суточных миграций водных организмов в зависимости от наблюдаемой информации о факторах окружающей среды (распределения пищи и хищников в слоях воды, поведенческих реакций хищника, температурного распределения воды). Осуществлено обучение сети на основе созданной базы образцов сравнения. Тестовая проверка показывает высокий процент верных ответов обученной нейронной сети.

References

- [1] Hellweger F.L., Clegg R.J., Clark J.R., Plugge C.M., Kreft J.U. Advancing microbial sciences by individual-based modeling. *Nature Reviews Microbiology*. 2016; 14(7):461-471. (In Eng.) DOI: 10.1038/nrmicro.2016.62
- [2] Broom M., Rychtár J. *Game-Theoretical Models in Biology*. Imprint Chapman and Hall/CRC, New York, 2013. (In Eng.) DOI: 10.1201/b14069
- [3] Abiodun O.I., Jantan A., Omolara A. E., Dada K.V., Mohamed N.A., Arshad H. State-of-the-art in artificial neural network applications: A survey. *Heliyon*. 2018; 4(11):e00938. (In Eng.) DOI: 10.1016/j.heliyon.2018.e00938
- [4] Birch J. Natural selection and the maximization of fitness. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2016; 91(3):712-727. (In Eng.) DOI: 10.1111/brv.12190
- [5] Sainmont J., Andersen K.H., Thygesen U.H., Fiksen O., Visser A.W. An effective algorithm for approximating adaptive behavior in seasonal environments. *Ecological Modelling*. 2015; 311(C):20-30. (In Eng.) DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2015.04.016
- [6] Gyllenberg M., Metz J.H., Service R. When do optimisation arguments make evolutionary sense? In: Chalub F.A.C.C., Rodrigues J.F. (Eds.) *The Mathematics of Darwin's Legacy*. Birkhauser, Basel, 2011, pp. 233-268. Available at: <https://www.bio.vu.nl/thb/course/ecol/GyllMetz2011.pdf> (accessed 14.08.2019). (In Eng.)
- [7] Gavrillets S. *Fitness landscapes and the origin of species (MPB-41)*. Princeton University Press, 2004. (In Eng.)
- [8] Kuzenkov O., Ryabova E. Variational Principle for Self-replicating Systems. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2015; 10(2):115-128. (In Eng.) DOI: 10.1051/mmnp/201510208
- [9] Dieckmann U., Heino M., Parvinen K. The adaptive dynamics of function-valued traits. *Journal of Theoretical Biology*. 2006; 241(2):370-389. (In Eng.) DOI: 10.1016/j.jtbi.2005.12.002
- [10] Parvinen K., Dieckmann U., Heino M. Function-valued adaptive dynamics and the calculus of variations. *Journal of Mathematical Biology*. 2006; 52(1):1-26. (In Eng.) DOI: 10.1007/s00285-005-0329-3
- [11] Gorban A.N. Selection Theorem for Systems with Inheritance. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2007; 2(4):1-45. (In Eng.) DOI: 10.1051/mmnp:2008024
- [12] Kuzenkov O.A., Ryabova E.A. Limit possibilities of solution a hereditary control system. *Differential Equations*. 2015; 51(4):523-532. (In Eng.) DOI: 10.1134/S0012266115040096
- [13] Kuzenkov O.A., Kuzenkova G.V. Optimal control of self-reproduction systems. *Journal of Computer and Systems Sciences International*. 2012; 51(4):500-511. (In Eng.) DOI: 10.1016/j.cnsns.2014.08.024
- [14] Kuzenkov O., Morozov A. Towards the construction of a mathematically rigorous framework for the modelling of evolutionary fitness. *Bulletin of Mathematical Biology*. 2019; 81(11):4675-4700. (In Eng.) DOI: 10.1007/s11538-019-00602-3
- [15] Clark C.W., Mangel M. *Dynamic State Variable Models in Ecology: Methods and Applications*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford: Oxford University Press, 2000. (In Eng.)
- [16] Ohman M.D. The Demographic Benefits of Diel Vertical Migration by Zooplankton. *Ecological Monographs*. 1990; 60(3):257-281. (In Eng.) DOI: 10.2307/1943058
- [17] Wilfried G., Bernhard Th. Vertical Migration of Zooplankton as an Evolutionarily Stable Strategy. *The American Naturalist*. 1988; 132(2):199-216. (In Eng.) DOI: 10.1086/284845
- [18] Hays G. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*. 2003; 503(1-3):163-170. (In Eng.) DOI: 10.1023/B:HYDR.0000008476.23617.b0
- [19] Kaiser M.J., Attrill M.J., et al. *Marine Ecology: Processes, Symptoms and Impacts*. Oxford: Oxford University Press, 2005. (In Eng.)
- [20] Hansen A.N., Visser A.W. Carbon export by vertically migrating zooplankton: an optimal behavior model. *Limnology and Oceanography*. 2016; 61(2):701-710. (In Eng.) DOI: 10.1002/lno.10249
- [21] Ducklow H.W., Steinberg D.K., Buesseler K.O. Upper Ocean Carbon Export and the Biological Pump. *Oceanography*. 2001; 14(4):50-58. (In Eng.) DOI: 10.5670/oceanog.2001.06
- [22] Buesseler K.O., Lamborg C.H., Boyd P.W., et al. Revisiting Carbon Flux Through the Ocean's Twilight Zone. *Science*. 2007; 316(5824):567-570. (In Eng.) DOI: 10.1126/science.1137959
- [23] Fiksen O., Giske J., Vertical distribution and population dynamics of copepods by dynamic optimization. *ICES Journal of Marine Science*. 1995; 52(3-4):483-503. (In Eng.) DOI: 10.1016/1054-3139(95)80062-X
- [24] Bollens S.M., Frost B.W. Predator-induced diel vertical migration a planktonic copepod. *Journal of Plankton Re-*



- search. 1989; 11(5):1047-1065. (In Eng.) DOI: 10.1093/plankt/11.5.1047
- [25] McLaren I.A. Effects of Temperature on Growth of Zooplankton, and the Adaptive Value of Vertical Migration. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1963; 20(3):685-727. (In Eng.) DOI: 10.1139/f63-046
- [26] Pearre Jr. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: History, evidence and consequences. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2003; 78(1):1-79. (In Eng.) DOI: 10.1017/s146479310200595x
- [27] Ringelberg J. Changes in Light Intensity and Diel Vertical Migration: A Comparison of Marine and Freshwater Environments. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1995; 75(1):15-25. (In Eng.) DOI: 10.1017/S0025315400015162
- [28] Iwasa Y. Vertical Migration of Zooplankton: A Game Between Predator and Prey. *The American Naturalist*. 1982; 120(2):171-180. Available at: <https://www.jstor.org/stable/2461215> (accessed 14.08.2019). (In Eng.)
- [29] Morozov A.Yu., Arashkevich E.G. Towards a correct description of zooplankton feeding in models: Taking into account food-mediated unsynchronized vertical migration. *Journal of Theoretical Biology*. 2009; 262(2):346-360. (In Eng.) DOI: 10.1016/j.jtbi.2009.09.023
- [30] Morozov A., Arashkevich E., Nikishina A., Solovyev K. Nutrient-rich plankton communities stabilized via predator-prey interactions: revisiting the role of vertical heterogeneity. *Mathematical Medicine and Biology*. 2011; 28(2):185-215. (In Eng.) DOI: 10.1093/imammb/dqq010
- [31] Morozov A., Best A. Predation on infected host promotes evolutionary branching of virulence and pathogens' biodiversity. *Journal of Theoretical Biology*. 2012; 307:29-36. (In Eng.) DOI: 10.1016/j.jtbi.2012.04.023
- [32] Amelina A., Sergeeva V.M., Arashkevich E.G., Drits A.V., Loupova N.E., Solovyev K.A. Feeding of the Dominant Herbivorous Plankton Species in the Black Sea and Their Role in Cocolithophorid Consumption. *Oceanology*. 2017; 57(6):806-816. (In Eng.) DOI: 10.1134/S000143701706011X
- [33] Morozov A.Y., Kuzenkov O.A. Towards developing a general framework for modelling vertical migration in zooplankton. *Journal of Theoretical Biology*. 2016; 405:17-28. (In Eng.) DOI: 10.1007/s11538-019-00602-3
- [34] Kuzenkov O. A. Investigation of a dynamical system of Radon probability measures. *Differential Equations*. 1996; 4:549-554. (In Eng.)
- [35] Kuzenkov O.A., Novozhenin A.V. Optimal control of measure dynamics. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. 2015; 21(1-3):159-171. (In Eng.) DOI: 10.1016/j.cnsns.2014.08.024
- [36] Kuzenkov O.A. *Variacionnyj podhod v modelirovanii kolebanij zhivykh sistem* [The variational approach in modeling vibrations of living systems]. In: V.N. Tkhai (Ed.) *Proceedings of the XIV International Scientific Conference "Stability and vibrations of nonlinear control systems" (Pyatnitsky conference)*. IPU RAS, Moscow, 2018, pp. 247-250. Available at: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36370883> (accessed 14.08.2019). (In Russ.)
- [37] Kuzenkov O.A., Ryabova E.A., Sokolov M.S. *Opredelenie robustno-optimal'nykh periodicheskikh migracij vodnykh organizmov na osnove variacionnogo principa otbora* [Determination of robust-optimal periodic migrations of aquatic organisms based on the variational selection principle]. In: *Proceedings of the XIII International Scientific Conference "Stability and vibrations of nonlinear control systems" (Pyatnitsky conference)*. IPU RAS, Moscow, 2016, pp. 226-228. Available at: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28299619> (accessed 14.08.2019). (In Russ.)
- [38] Kuzenkov O.A., Ryabova E.A., Ryabov V.I. *Informacionno-komp'yuternaya podderzhka raspoznavaniya evolyucionno ustojchivyyh vertikal'nykh migracij planktona* [Information and computer support for the recognition of evolutionarily stable vertical plankton migrations]. In: *Proceedings of International Scientific Conference "Actual problems of applied mathematics, computer science and mechanics"*. Voronezh, VSU, 2018, pp. 814-817. Available at: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37036660> (accessed 14.08.2019). (In Russ.)
- [39] Kuzenkov O., Morozov A., Kuzenkova G. Recognition of patterns of optimal diel vertical migration of zooplankton using neural networks. In: *2019 International Joint Conference on Neural Networks (IJCNN)*, Budapest, Hungary, 2019, pp. 1-6. (In Eng.) DOI: 10.1109/IJCNN.2019.8852060

Поступила 14.08.2019; принята к публикации 12.10.2019;
опубликована онлайн 23.12.2019.
Submitted 14.08.2019; revised 12.10.2019;
published online 23.12.2019.

Об авторах:

Кузенков Олег Анатольевич, заместитель директора Института информационных технологий, математики и механики, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (603950, Россия, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23), кандидат физико-математических наук, доцент, ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-9407-0517>, kuzenkov_o@mail.ru

Кузенкова Галина Владимировна, доцент кафедры программной инженерии, Институт информационных технологий, математики и механики, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (603950, Россия, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23), кандидат химических наук, ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-4966-2200>, kuzenkovagv@mail.ru

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

About the authors:

Oleg A. Kuzenkov, Deputy Director of the Institute of Information Technology, Mathematics and Mechanics, National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (23 Gagarin Av., Nizhny Novgorod 603950, Russia), Ph.D. (Phys.-Math.), Associate Professor, ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-9407-0517>, kuzenkov_o@mail.ru

Galina A. Kuzenkova, Associate Professor of the Department of Software Engineering, Institute of Information Technology, Mathematics and Mechanics, National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (23 Gagarin Av., Nizhny Novgorod 603950, Russia), Ph.D. Chem., ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-4966-2200>, kuzenkovagv@mail.ru

All authors have read and approved the final manuscript.

