= МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ==

Численная модель динамики роста рыб (на примере южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*)

Четырбоцкий А.Н.^{1*}, Вдовин А.Н.^{2†}, Четырбоцкий В.А.^{3‡}

¹Дальневосточный геологический институт Дальневосточного отделения Российской академии наук, г. Владивосток, Приморский край, Россия ²Тихоокеанский филиал ФГБНУ "Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии", г. Владивосток, Приморский край, Россия

³Российский химико-технологический университет им. Д.И. Менделеева, Москва,

Россия

Аннотация. Предлагается комплексная модель системы, динамическими переменными которой выступают длина, вес рыбы и вес ее пищевого комка. Математическая формализация модели выполнена в терминах аппарата обыкновенных дифференциальных уравнений. Решение залачи параметрической идентификации модели выполнено на основании авторской репрезентативной выборки многолетних наблюдений. Вычислительные эксперименты показывают, что представление динамики указанных показателей длины, веса рыбы и веса пищевого комка определяется некоторыми функциями составляющих из этого набора. Структура этих функций определяется иерархией связей между показателями. Оказалось, что динамика длины практически не зависит от веса пищевого комка, который в энергетическим данном случае является внешним источником жизнедеятельности организма.

В качестве энергетического «посредника» выступает вес тела. Динамику веса тела определяют вес пищевого комка и собственно вес тела. Вычисленный при решении задачи параметрической идентификации отрицательный коэффициент при весе тела снижает интенсивность его динамики. Представляется, что этот коэффициент отражает траты организма на процессы его метаболизма. Динамика длины имеет кумулятивный характер (только положительные приросты). Динамика веса тела определяется накоплением и потерями на жизнедеятельность органического вещества (положительные и отрицательные приросты). Скачкообразность динамики обусловлена высокими энергетическими затратами рыб веса лля интенсивного формирования половых продуктов в преднерестовый период и энергетических затрат последующего нереста. Динамика пищевого комка зависит от веса рыбы и регулируется сезонными эндогенными и экзогенными ритмами жизненного цикла рыбы. Весовой прирост в большей степени обусловливает интенсивность питания, чем рацион определяет темпы весового роста. Мерой адекватности между модельными и выборочными распределениями здесь выступает коэффициент корреляции между ними. В рассматриваемом случае он близок к своему максимальному (единичному) значению, что указывает на их высокую близость.

Ключевые слова: репрезентативная выборка, анализ данных, логистическая модель роста, параметрическая идентификация, адекватность модели.

^{*}chetyrbotsky@yandex.ru

[†]vdovinan1955@mail.ru

[‡]vel4232@gmail.com

введение

Численное моделирование динамики роста рыб, как правило, рассматривается в рамках временного изменения ее линейных размеров. Остальные метрические и весовые характеристики следуют так называемым аллометрическим зависимостям, которые характеризуют неравномерный рост частей тела и априори определяются степенной зависимостью [1–5]. В рамках такого рассмотрения не учитывается механизм связей переменных модели. Как правило, для оценки их связей выступают корреляции между ними. Однако корреляции отражают только парные линейные связи переменных и не отражают отличные от таковых отношения.

Вне рамок подобных исследований остается анализ объекта изучения именно как иерархической системы взаимодействующих элементов. Цель и актуальность выполненных здесь исследований определяется знанием механизма связей, которое позволяет оценить состояния объекта и степень воздействия на него внешних условий.

Для решения поставленных здесь задач использовались выборочные временные распределения длины и веса тела, а также веса пищевого комка. Их количественные характеристики оценивались на базе многолетних выборочных распределений. Затем на основании их анализа выполнена численная формализация соответствующей комплексной модели совместной динамики.

1. ВЫБОРОЧНЫЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Оценка механизма связей была выявлена на основании анализа выборочных распределений из одного района (Приморский край России, Японское море) показателей длины L (см), веса W (г) и веса пищевого комка K (г). Объем всей выборки (с личинками) составляет 7155 рыб. На биологический анализ было взято 6928 особей. Из них 3284 экз. характеризуют параметры жизненного цикла самцов (81 месяц, 6.75 года), а 3644 экз. – самок (97 месяцев, 8.1 года). Методы сбора материала и его первичной обработки представлены в [6].

При построении модели полагается, что функциональные связи показателей и их совместная динамика характеризуют структуру организма рыбы, как динамической системы. Представленные в таблице 1 высокие корреляции указывают на тесные связи показателей. Ее верхняя часть (над единичной диагональю) – корреляции для самцов, нижняя – для самок.

Показатель	L	W	K
L	1	0.887	0.582
W	0.812	1	0.684
K	0.713	0.849	1

Таблица 1. Матрица корреляции переменных

Сопоставление элементов ее верхней и нижней частей показывает значимость статистических различий между соответствующими корреляциями для самок и самцов. Если r_1 и r_2 элементы из верхней и нижней частей (здесь $r = \{r(L_i, W_i), r(L_i, K_i), r(W_i, K_i)\}, i = 1 \div 2\}$, то для оценки достоверности гипотезы $H: r_1 = r_2$ используется статистика $t_z = \frac{Z_1 - Z_2}{\sigma}$, где $Z_i = \frac{1}{2} ln \left(\frac{1 + r_i}{1 - r_i}\right)$ так называемое

Z-преобразование Фишера, $\sigma = \left[\sum_{1}^{2} \left(\frac{1}{n_{i}-1} + \frac{2}{(n_{i}-1)^{2}}\right)\right]^{1/2}$ и n_{i} число наблюдений при

ЧЕТЫРБОЦКИЙ и др.

расчетах [7]. Следуя положениям этой работы, статистика t_z имеет нормальное распределение с нулевым средним и дисперсией σ^2 . Тогда при больших значениях статистики t_z гипотеза равенства соответствующих корреляций отвергается [8]. Такая ситуация отвечает значению аргумента функции $\Phi(|t_z|)$, при котором

$$P(U > |t_z|) + P(U\langle -|t_z|) = 2\Phi(|t_z|),$$

где $\Phi(|t_z|)$ нормально распределенная величина. Здесь $\sigma = 0.154$, $t_z = (1.784, 1.479, 2.701)$ и $2\Phi(|t_z|)$ для всех t_z равно 2. Проведенное сравнение показывает различия у самцов и самок терпуга корреляционных связей между выбранными показателями. Это обусловлено, в основном, различиями предельных возрастов и, как следствие, различием экстремальных и средних значений (таблица 2), где нижний индекс "max" – выборочное предельное значение, а черта над переменной – выборочное среднее.

Таблица 2. Выборочные средние значения показателей

	Возраст,	<i>L</i> , см		<i>W</i> , г		К, г	
	месяц	$L_{ m max}$	\overline{L}	W _{max}	\overline{W}	K _{max}	\overline{K}
Самки	96	47.8	32.1	1509.1	548.7	78.4	16.2
Самцы	79	42.1	28.4	935.1	363.9	48.5	11.5

Различия распределений для самцов и самок проявляются при анализе совместного изменения относительных различий длин и весов на плоскости выборочных точках

$$\left\{X_{i}, Y_{i}: X_{i} = \frac{L_{i,1} - L_{i,2}}{L_{\max,1} - L_{\max,2}} \cdot 100, \quad Y_{i} = \frac{W_{i,1} - W_{i,2}}{W_{\max,1} - W_{\max,2}} \cdot 100, \quad i = 1 \div 79\right\}. \quad \Gamma \text{de} \quad L_{i,j} \quad \text{M} \quad W_{i,j}$$

 $(i = 1 \div 79, j = 1 \div 2)$ представляют собой длину и вес рыб соответственно. Индексы 1 и 2 обозначают соответственно самцов и самок, i – возраст рыбы. На рисунке 1 представлено совместное распределение этих различий.



Рис. 1. Совместное изменение различий длин и весов самок и самцов (буквами латинского алфавита отмечены особые точки кривой, цифрами в квадратных скобках – возраст особей в месяцах)

120

Характер следования кривой находится в положительном октанте плоскости, что указывает на превышение значений параметров самок над их значениями для самцов, или для любого возраста самки крупнее самцов.

Далее, на участке AB отмечается их совместный рост (отдельные изломы кривой отражают гетерогенность выборочного материала). При этом угол наклона отрезка AB отражает разный темп изменения соответствующих значений $\{X_i\}$ и $\{Y_i\}$. Действительно, при угле в $\pi/4$ оба темпа на этой биссектрисе совпадают. А здесь угол наклона кривой меньше $\pi/4$, поэтому различия длин превосходят различия весов. Такая ситуация согласуется с выборочными наблюдениями.

В начале участка ВС имеет рост различий весов при некотором снижении различий длин. Затем он переходит в равномерное снижение. Обусловлено это тем, что первые два года темпы линейного и весового роста у самок выше. На третьем году жизни с началом полового созревания скорость роста самцов (вначале *L*, а потом *W*) начинает опережать скорость роста самок. Изменения эти идут относительно равномерно: угол наклона линейного тренда близок к $\frac{3}{4}\pi$, а соответствующий вектор ориентирован в

противоположную сторону.

На участке CD продолжается снижение различий длин и весов с опережением по первому показателю и с изменением направления вектора и уменьшением угла примерно до $\pi/6$.

Конфигурация нелинейного участка DEFGH характеризуется спорадической изменчивостью и низкой корреляцией –0.182 между различиями длины и веса, что говорит об отсутствии выраженных линейных тенденций.

Наибольшие различия наблюдаются в возрастном промежутке 20–50 месяцев, когда идет процесс активного генеративного роста и полового созревания. С пятого года жизни, когда практически все особи становятся половозрелыми, различия становятся минимальными.

Представленная логическая цепочка рассуждения о различиях корреляций (линейных связей) у самцов и самок обусловлены нелинейностью функциональных связей показателей. Для построения численных моделей показателей следует указать характер их временной динамики. Обычно он вытекает из опыта самих исследователей и анализа графического преставления отдельных распределений (рис. 2).



Рис. 2. Выборочные распределения: а) длина тела; б) вес тела; в) вес пищевого комка.

121

Кривая распределения длины L состоит из трех участков. Из них первый и третий следуют линейным зависимостям, а промежуточный (1–1.75 года) – нелинейной зависимости. Именно здесь находится точка перегиба кривой длины. Отличия распределений длины самок и самцов отмечаются на втором и начале третьего участков составляющих их распределений. Первый год – это стремительная фаза роста. Со второго года начинается активизация генеративного роста, а с третьего – половое созревание, приводящее к первому нересту у части особей.

Характер распределения веса *W* указывает близкий к параболе рост на фоне заметных регулярных скачков веса. Их длительность порядка 8–9 месяцев, а их амплитуды с возрастом увеличиваются. Анализ распределения кривой веса показывает, что скачки имеют место у рыб, которые достигли половой зрелости. По-видимому, это связано с высокими энергетическими затратами на формирование половых продуктов и последующий нерест.

Характер распределения веса пищевого комка *К* близок к линейному росту на фоне возрастающих по амплитуде колебаний. Период таких колебаний совпадает с периодами колебаний для веса, но они не синхронные. Различие самцов и самок по наполнению желудка незначительное.

2. МОДЕЛЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Рассмотренные в данной работе цепочки рассуждений выполнялись на основании выявленных в предыдущем пункте особенностей и того основополагающего для построения моделей факта важности пищевого комка.

Оценивание параметров моделей следует решению задачи [9, 10]:

$$\Phi(P) = \sum_{i=1}^{N} \left[Y_i - F\left(t_i, P\right) \right]^2 \to \min$$
(1)

поиска экстремума нелинейного функционала, где $\{Y_i, i = 1 \div N\}$ совокупность выборочных наблюдений (длины *L*, веса *W* и пищевого комка *K*) в момент времени t_i ;

 $F(t_i, P)$ его значение; $P = \{P_m, m = 1 \div M\}$ набор искомых значений.

Поскольку рассматриваемые здесь модели линейны по своим параметрам, то оценка их значений выполняется стандартным методом наименьших квадратов.

2.1 Численная модель динамики длины

Для представления динамики L в [11] использовалась модификация модели Ферхюльста [12]

$$\dot{L} = \varphi(t) (L_{\text{max}} - L)^{\gamma} L, \qquad (2)$$

где $\varphi(t), L_{\max}, \gamma$ – соответственно некоторая функция, наибольшая длина и параметр модели. Они подлежат оцениванию на основании выборочных данных. Если размерность длины [L] = cm, то размерность $[\varphi(t)] = [месяц \cdot cm^{\gamma}]^{-1}$. Нелинейность правой части (2) отражает определенную скачкообразность кривой динамики (она следует из анализа рис. 2,а). Показатель степени γ характеризуют интенсивность «трансформации ресурса» $\varphi(t)(L_{\max} - L)^{\gamma}$ длины в динамику ln L и определяет различия ее темпов у молодых (следуя рис. 2,а, полутора лет) и более взрослых рыб. Действительно, при $\varphi(t) = const$, чем выше γ , тем ближе точка перегиба кривой l(t)расположена к началу координат. Иными словами, тем выше темп роста длины молодых особей. С возрастом он снижается, вплоть до его прекращения у самых крупных рыб.

Несмотря на высокую степень соответствия выборочных и модельных распределений (корреляция между ними 0.942) модель (2) не отражает известную физическую стратегию роста рыб. А именно, длина рыб в течение всего жизненного цикла только увеличивается без скачкообразного характера. Согласно же модели (2) длина рыбы выходит на свое плато. Кроме того, динамика L определяется ей самой и воздействием $\varphi(t)$ внешней среды. То есть принимается независимость динамики L от остальных показателей рыбы, или ее автономность, что не соответствует принятой в данной работе установке выявления системных свойств показателей динамики роста рыб.

Здесь, как и в модели Ферхюльста, принимается разделение влияющих на динамику L факторов на «ресурсы» и «потребителей». Если полагается постоянство «ресурса», то прирост длины рыбы в единицу времени пропорционален самой длине, а соответствующий коэффициент – так называемый мальтузианский параметр [13]. Так же полагается, что «строительный» материал для длины определяется весом рыбы. При этом часть «ресурса» расходуется на ее внутреннее потребление. В этом контексте «потребителем» выступает сама длина. В связи со сказанным запись модели динамики L принимает вид:

$$\dot{L} = \left(a_0 + a_W W - a_L L\right)L,\tag{2a}$$

где a_0, a_W и a_L подлежащие определению на основании серии вычислительных экспериментов неотрицательные константы.

В рамках принятых положений первые два члена в правой части (2а) определяют «ресурс» длины, а последний – его расход на внутреннее потребление. Однако известно, что с возрастом эти расходы значительно падают [14–16]. Если полагать их пропорциональными возрасту и самой длине, то ее динамика следует такой модификации (2а)

$$\dot{L} = [b_0 + b_W W - (b_L - b_t t)L]L, \qquad (26)$$

где b_0, b_w, b_t и b_L – подлежащие определению на основании серии вычислительных экспериментов неотрицательные константы.

Оценки параметров моделей раздельно для самок и самцов представлены в таблице 3. Ее верхняя и нижняя части каждой стоки– это значения параметра и длина его доверительного полуинтервала; R – корреляция между выборочным и модельным распределением длины.

Модель (2а)	$a_0 \cdot 10^{-1}$	$a_W \cdot 10^{-4}$	$a_L \cdot 10^{-2}$	_	R	
Самки	6.640	4.650	2.691	_	0.984	
	0.968	1.221	0.459			
Самцы	6.802 0.978	7.504 2.049	3.119 0.542	_	0.988	
Модель (2б)	b_0	$b_{\scriptscriptstyle W}$	b_L	$b_t \cdot 10^{-3}$	R	
Самки	7.018	1.071	3.404	7.969	0.002	
	0.947	2.438	0.611	4.775	0.995	
Самцы	6.919	2.741	3.654	7.828	0.004	
	0.964	4.954	0.736	7.450	0.994	

Таблица З. Параметры моделей (2а) и (2б)

ЧЕТЫРБОЦКИЙ и др.

Гипотеза совпадения коэффициентов моделей для самок и самцов статистически достоверна [15–17]. Для этого достаточно оценить попадание значений параметров модели для самцов в доверительные интервалы параметров модели для самок. Выборочные и модельные распределения параметров рыб представлены на рисунке 3. Анализ модельных распределений показывает хороший уровень их адекватности выборочным распределениям (здесь его мерой выступает корреляция между ними). Достаточно отметить, что соответствующие корреляции близки к единице. С другой стороны, модель 2а также имеет свои преимущества. Она позволяет определить колебания приростов длины, которые проявляются к концу третьего года жизни (время первого нереста).



Рис. 3. Выборочные и модельные распределения параметров рыб.

2.2 Модель динамики веса

Согласно принятым допущениям, запись уравнения модели принимает вид:

$$\dot{W} = c_{\kappa} K - c_{w} W , \qquad (3a)$$

где c_K и c_W – подлежащие определению на основании серии вычислительных экспериментов неотрицательные константы. В представлении динамики веса используется тот факт, что она определяется количеством пищи в организме рыбы. А далее эта пища трансформируется в вес, частично утилизируется в обменных процессах и частично удаляется из организма в виде отходов жизнедеятельности. При этом между весом рыбы и ее пищевым комком имеется определенная нелинейная связь.

Согласно перечисленным фактам, для построения модели динамики веса принимаются такие положения: «строительный материал» для веса пропорционален весу пищевого комка, а траты на обмен и отходы жизнедеятельности пропорциональны весу.

Для численных расчетов в биологии широко применяется так называемая аллометрическая формула, где само понятие аллометрия указывает на неравномерный рост и в большей степени относится к морфологическим признакам [18]. Применительно к оценке связи длины и веса рыб ее запись принимает вид

$$W = \alpha L^{\beta}, \qquad (36)$$

где α и β – подлежащие определению на основании серии вычислительных экспериментов неотрицательные константы. В таблице 4 приведены оценки параметров моделей и степени их адекватности выборочному распределению.

	\mathcal{C}_K	\mathcal{C}_W	R	α	β	R
Самки	5.737 0.806	-0.155 0.036	0.952	0.0049 0.0007	3.253 0.057	0.992
Самцы	4.332 0.691	-0.133 0.035	0.955	0.0054 0.0009	3.215 0.056	0.991

Таблица 4. Параметры моделей (3а) и (3б)

Поскольку для модели (3а) области коэффициентов и доверительные интервалы ее параметров для самок не попадают в те же области модели для самцов, то по этой модели имеет место определенное отличие характера изменения веса у самцов и самок. Вместе с тем для модели (3б) такое отличие не выявлено.

Анализ выборочных и модельных распределений на рисунке 3,с (динамика веса самок) и рисунке 3,d (динамика веса самцов) показывает, что реальность находится посередине между ними. Действительно, модель (За) (кривая со стрелкой 2) хорошо отражает сезонные колебания веса, а модель (Зб) (кривая со стрелкой 3) – общую тенденцию динамики. При этом модель (За) ближе к эмпирическому распределению для половозрелых рыб, а модель (Зб) для неполовозрелых и впервые созревающих (первые три года).

2.3. Модель динамики веса комка

Анализ выборочных распределений пищевого комка *К* показывает присутствие нескольких составляющих. Так, на фоне возрастающих по амплитуде колебаний присутствует линейный с возрастом рост. Период колебаний совпадает с периодом изменения веса рыбы. Кроме того, следует учитывать статистически значимую корреляцию *К* и *W*. Согласно представленным фактам, запись модели пищевого комка принимает вид:

$$K = d_1 W + d_2 t \cdot \cos\left(\omega t + d_3 + d_4 t\right), \tag{4}$$

где d_1, d_2, d_3 и d_4 – подлежащие определению на основании серии вычислительных экспериментов неотрицательные константы. При этом отсутствует полное совпадение колебаний W и K.

В таблице 5 приведены оценки параметров моделей и оценки степени их адекватности выборочному распределению.

	$d_1 \cdot 10^{-2}$	$d_2 \cdot 10^{-1}$	d_3	$d_4 \cdot 10^{-2}$	R
Самки	2.862 0.046	$-1.906 \\ 0.046$	5.266 0.181	-6.566 0.228	0.985
Самцы	2.585 0.221	-1.227 0.221	5.228 0.629	-6.858 0.978	0.931

T	аблица	a 5. I	Тарамет	гры м	юдели	(4))
---	--------	--------	---------	-------	-------	-----	---

Поскольку для модели (4) в доверительные интервалы ее параметров для самок не попадают параметры модели для самцов, то по этой модели имеет место определенное отличие характера изменения веса у самцов и самок.

Выборочные и модельные распределения веса пищевого комка представлены на рисунке 3,е (самки) и рисунке 3,f (самцы). Анализ модельных распределений показывает их хороший уровень адекватности выборочному распределению (здесь его мерой выступает корреляция между ними). Достаточно отметить, что соответствующие корреляции близки к единице.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вычислительные эксперименты показывают, что представление динамики рассматриваемых показателей *L*, *W* и *K* определяются различными функциональными комбинациями составляющих из этого набора. Такая ситуация обусловлена определенной иерархией их связей. В частности, следуя (2а) и (2б), в представлении динамики длины отсутствует непосредственный внешний энергетический источник жизнедеятельности организма. Вместе с тем здесь присутствует вес тела, который выступает в качестве энергетического «посредника».

Вес пищевого комка и вес тела выступают составляющими динамики веса тела. Получается, что вес комка «трансформируется» в вес тела. Поскольку коэффициент при *W* отрицательный, то второй член в правой части снижает динамику веса. Представляется, что подобное явление представляет собой трату на обмен веществ.

Отличие процессов изменение длины и веса в единицу времени состоит в следующем. Динамика длины имеет кумулятивный характер (длина рыбы только растет). Динамика веса определяется накоплением и потерями на жизнедеятельность органического вещества (вес тела может уменьшаться, а рыба худеть). При этом скачкообразность динамики веса обусловлена высокими энергетическими затратами рыб для формирования половых продуктов и последующего нереста.

Согласно (5) вес пищевого комка частично определяется весом рыбы и связанными некоторым образом эндогенными и экзогенными ритмами [19, 20]. Весовой прирост в большей степени обусловливает интенсивность питания, чем рацион определяет темпы весового роста. Именно такая ситуация имеет место для модели (4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Ricker W.E. *Computation and interpretation of biological of fish population*. Ottawa: The Blackburn Press, 1975. 401 p.
- 2. Ricker W.E. *Growth rates and model. Fish physiology.* San Francisco: Academic Press, 1979. 743 p.
- 3. Bertalanfy L. *Fundamental aspects of normal and malignant growth*. Amsterdam: Elsevier, 1960. 137–259 p.
- 4. Enberg K., Dunlop E.S., Jørgensen C. *Ecological models*. Oxford: Princeton University Pr., 2008. P. 1564–1572.
- 5. Akamaine T. Non-linear and graphical method for fish stock analysis with statistical modeling. *Aqua-BioSci. Monogr.* V. 2. № 3. P. 1–45.
- 6. Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н. Рост и стадийность онтогенеза южного. Однопёрого терпуга в водах. Приморья (Японское море). *Труды ВНИРО*. 2018. Т. 170. С. 26–46.
- 7. Kendall M.G., Stuart A. *The Advanced Theory of Statistics*. New York: Wiley Press, 2010. 700 p.
- 8. Боровиков В. Statistica: Искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. СПб: Питер, 2003. 688 с.

- 9. Бард Й. Нелинейное оценивание параметров. Москва: Статистика, 1979. 349 с.
- 10. Болч Б., Хуань К.Дж. Многомерные статистические связи для экономики. Москва: Статистика, 1979. 317 с.
- 11. Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Четырбоцкий В.А. Компьютерное моделирование динамики роста рыб (на примере южного одноперого терпуга Pleurogrammus azonus). Часть 1. Информационные технологии. 2015. Т. 21. № 2. С. 116–120.
- 12. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. *Математические модели биологических* продукционных процессов. Москва: Изд. МГУ, 1993. С. 300.
- 13. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. Москва: Наука, 1978. 352 с.
- 14. Brett D.R., Grows T.D.D. *Physological energetics*. *In fish physology*. San Francisco: Academic Press, 1979. P. 280–352.
- 15. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. Москва: Наука, 1988. 276 с.
- 16. Яржомбек А.А. Закономерности роста промысловых рыб. Владивосток: Издательство ВНИРО, 2011. 182 с.
- 17. Суханов В.В. Математическая модель сезонной динамики весового роста молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*, Walb.). *Вопр. Ихтиологии*. 1974. Т. 14. № 4. С. 575–580.
- 18. Brody S. Bioenergetics and growth. New-York: Hafner, 1945. 1023 p.
- 19. Mina M. V., Klevezal. *Animal growth. Analysis at the level of the body.* New-York: Science, 1976. 291 p.
- 20. Полуэктов Р.А. Динамическая теория биологических популяции. Москва: Наука, 1974. 286 с.

Рукопись поступила в редакцию 31.10.2019, переработанный вариант поступил 22.03.2020. Дата опубликования 22.07.2020.

The Numerical Model of Fish Growth Dynamics (On the Example of Okhotsk Atka Mackerel *Pleurogrammus Azonus*)

Chetyrbotskiy A.N.¹, Vdovin A.N.², Chetyrbotskiy V.A.³

¹Far East Geological Institute of FEB RAS, Vladivostok, Russia
 ²Pacific Fisheries Research Centre, Vladivostok, Russia
 ³Dmitry Mendeleev University of Chemical Technology of Russia, Moscow, Russia

Abstract. A complex model of the system is proposed, the dynamic variables of which are the length, fish's weight and the weight of its food lump. The model's mathematical formalization is performed in terms of the ordinary differential equations apparatus. The solution to the parametric identification problem of the model is based on the author's representative sample for long-term observations. Computational experiments show that the representation of the indicators dynamics fish's weight, length and the weight of the food lump is determined by some functions of the components from this set. The hierarchy of relationships between indicators determines the structure of these functions. It turned out that the dynamics of length is practically independent of the food lump's weight, which in this case is an external energy source of the body's vital activity.

The energy "mediator" is body weight. The dynamics of body weight is determined by the weight of the food lump and the actual body weight. The negative

ЧЕТЫРБОЦКИЙ и др.

coefficient calculated when solving the problem of parametric identification with body weight reduces the intensity of its dynamics. It seems that this coefficient reflects the expenditure of the body on the processes of its metabolism. The dynamics of length has a cumulative character (only positive gains). The body weight dynamics is determined by the accumulation and loss of vital activity of organic matter (positive and negative gains). The jump in the dynamics of weight is due to the high energy costs of fish for the intensive formation of reproductive products in the pre-spawning period and the energy costs of subsequent spawning. The dynamics of the food lump depends on the weight of the fish and is regulated by seasonal endogenous and exogenous rhythms of the fish's life cycle. Weight gain largely determines the intensity of nutrition than the diet determines the rate of weight growth. A measure of the adequacy between the model and sample distributions here is the correlation coefficient between them. In the case under consideration, it is close to its maximum (single) value, which indicates their high proximity.

Key words: representative sampling, data analysis, logistic growth model, parametric identification, model adequacy.