



Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2022. Т. 30, № 3  
Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2022;30(3)

Научная статья

УДК 51-76

DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-3-276-298

### Построение функции приспособленности, зависящей от множества конкурирующих стратегий, на основе анализа популяционной динамики

О. А. Кузенков

Национальный исследовательский Нижегородский государственный  
университет имени Н. И. Лобачевского, Россия

E-mail: kuzenkov\_o@mail.ru

Поступила в редакцию 8.11.2021, принята к публикации 4.04.2022,  
опубликована 31.05.2022

**Аннотация.** Цель настоящей работы состоит в построении функции приспособленности, зависящей от множества сосуществующих конкурирующих наследственных элементов, на основе популяционной динамики в модели «хищник–жертва» с логистическим ростом жертв. **Материалы и методы.** В работе используется обобщенная модель Вольтерры. Роль хищника играет планктоноядная рыба. В качестве жертв рассматривается множество различных видов зоопланктона, которые отличаются друг от друга наследственными стратегиями ежедневных вертикальных миграций. Модель учитывает внутривидовую конкуренцию жертв. Особенность модели состоит в наличии пар наследственных стратегий, в которых носители первой могут вытеснять носителей второй и наоборот — носители второй вытесняют носителей первой, в зависимости от того, в каком множестве конкурирующих стратегий они сосуществуют. Для восстановления функции приспособленности применяется метод ранжирования, который сводится к классификации упорядоченных пар наследственных стратегий по двум классам «первая стратегия вытесняет вторую» и «вторая вытесняет первую». **Результаты.** В статье представлена новая методика построения функции приспособленности. Методика предполагает два этапа. Сначала восстанавливается функция приспособленности для некоторого конечного подмножества элементов на основе обработки данных долгосрочной динамики их численностей и сравнения их конкурентных преимуществ. На втором этапе выводится форма функции приспособленности для произвольного множества элементов. Здесь используются особенности межвидового взаимодействия, отраженные в модели. С помощью построенной функции приспособленности моделируется эволюционно устойчивый режим суточных вертикальных миграций зоопланктона путем численного решения минимаксной задачи. **Заключение.** Предложенная методика построения функции приспособленности, зависящей от множества конкурирующих стратегий, является достаточно общей и вполне может быть применена для широкого круга моделей популяционной динамики. Построенная в результате моделирования стратегия суточных вертикальных миграций зоопланктона хорошо согласуется с эмпирическими данными.

**Ключевые слова:** функция приспособленности, порядок предпочтительности, ранжирование, модель «хищник–жертва», зоопланктон, ежедневные вертикальные миграции, выживающая стратегия, оптимизация.

**Благодарности.** Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № 075-15-2021-634).

**Для цитирования:** Кузенков О. А. Построение функции приспособленности, зависящей от множества конкурирующих стратегий, на основе анализа популяционной динамики // Известия вузов. ПНД. 2022. Т. 30, № 3. С. 276–298. DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-3-276-298

Статья опубликована на условиях Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

## Construction of the fitness function depending on a set of competing strategies based on the analysis of population dynamics

O. A. Kuzenkov

National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Russia

E-mail: kuzenkov\_o@mail.ru

Received 8.11.2021, accepted 4.04.2022, published 31.05.2022

**Abstract.** The *purpose* of this work is to construct a fitness function that depends on the set of coexisting competing hereditary elements based on population dynamics in the “predator–prey” model with the logistic growth of prey. *Materials and methods.* The work uses the generalized Volterra model. The planktivorous fish plays the role of a predator. Many different species of zooplankton are considered as prey, which differ from each other in the hereditary strategies of daily vertical migrations. The model takes into account the intraspecific competition of prey. The peculiarity of the model consists of the presence of pairs of hereditary strategies in which the carriers of the first can displace the carriers of the second and vice versa — the carriers of the second can displace the carriers of the first, depending on the set of competing strategies in which they coexist. To restore the fitness function, the ranking method is used, which is reduced to the classification of ordered pairs of hereditary strategies into two classes “the first strategy displaces the second” and “the second displaces the first”. *Results.* The article presents a new methodology for constructing the fitness function. The technique involves two stages. First, the fitness function is reconstructed for a certain finite subset of elements on the basis of processing data on the long-term dynamics and comparing their competitive advantages. At the second stage, the form of the fitness function is derived for an arbitrary set of elements. It uses the features of interspecies interaction reflected in the model. With the help of the constructed fitness function, an evolutionarily stable regime of daily vertical migrations of zooplankton is modeled by numerically solving the minimax problem. *Conclusion.* The proposed method for constructing a fitness function that depends on a set of competing strategies is quite general and can be applied to a wide range of models of population dynamics. The strategy of diel vertical migrations of zooplankton constructed as a result of modeling is in good agreement with empirical data.

**Keywords:** fitness function, order, ranking, predator–prey model, zooplankton, daily vertical migrations, survival strategy, optimization.

**Acknowledgements.** The work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 075-15-2021-634).

**For citation:** Kuzenkov OA. Construction of the fitness function depending on a set of competing strategies based on the analysis of population dynamics. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics.* 2022;30(3):276–298.

DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-3-276-298

*This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).*

### Введение

В настоящее время методы математического моделирования широко используются для изучения биологических систем и процессов [1–4]. Математическое исследование сложной динамики наряду со средствами интеллектуального анализа данных позволяет находить объяснение наблюдаемым феноменам, предсказывать поведение реальной системы, осуществлять на нее целенаправленное воздействие [5–9].

Современные подходы к эволюционному моделированию в биологии часто опираются на максимизацию определенного критерия, отражающего конкурентные преимущества наследственных элементов в биологическом сообществе (например, генотипов, поведенческих стратегий и т. п.) [10–12]. Эта методология является математической реализацией фундаментальной дарвиновской идеи «выживания наиболее приспособленных» [13]. Соответствующий критерий называется функцией приспособленности. Сравнимая приспособленность разных наследственных

единиц, можно прогнозировать результаты эволюции, исследовать направленность изменения экологических систем. Максимизация функции приспособленности дает возможность выявлять эволюционно устойчивые наследственные стратегии поведения, то есть стратегии, которые сохраняются в сообществе неограниченно долго на фоне появления возможных мутаций [14].

Однако существует проблема математической формализации функции приспособленности в виде некоторого математического выражения. Разные авторы предлагают различное понимание функции приспособленности, например, ожидаемое индивидуальное репродуктивное значение, обобщенная энтропия, некоторый аналог функции Ляпунова и т. д. [15–19]. Разные определения функции приспособленности порой приводят к противоречивым предсказаниям эволюционных результатов [12, 16].

Один из наиболее общих подходов к формализации функции приспособленности был предложен А. Горбанем, который определил ее в уравнениях динамики мер с наследованием как среднее временное значение удельной скорости воспроизводства [20–22]. Использование такого определения позволило решить ряд задач, в частности, в общей терапии рака [23]. Этот подход позже был развит в работах [24–26], где предложены аналитические алгоритмы вывода функции приспособленности для широких классов моделей. Однако нередко параметры и коэффициенты, фигурирующие в модели, не могут быть измерены эмпирически, и сами по себе предполагают идентификацию, что затрудняет восстановление функции приспособленности. Поэтому представляется интересным построение функции приспособленности непосредственно на основании известной популяционной динамики.

Если приспособленность понимается как среднее временное значение удельной скорости воспроизводства, то ее можно формально рассчитать для каждого наследственного элемента по результатам долгосрочной динамики популяции. Но в этом случае прогностический эффект функции приспособленности будет невелик, поскольку она будет отражать уже известные результаты эволюции. Кроме того, получить данные долгосрочного изменения численности для всех возможных наследственных элементов априори практически невозможно, в действительности можно располагать информацией о численностях лишь для некоторого конечного подмножества таких элементов. Поэтому более содержательной представляется задача восстановления функции приспособленности для интересующего множества элементов на основе популяционной динамики в некотором подмножестве элементов.

Такая постановка проблемы является частным случаем задачи ранжирования, которая, в общем случае, заключается в следующем [27, 28]. задается конечное подмножество элементов из компактного метрического пространства, на нем некоторым образом определяется порядок предпочтительности. Цель состоит в том, чтобы продолжить введенный порядок на все пространство. Порядок может определяться путем задания функции сравнения  $J$ , большие значения которой соответствуют лучшим элементам (то есть  $J(v) > J(w)$  тогда и только тогда, когда  $v$  лучше  $w$ ). В этом случае решение задачи ранжирования сводится к идентификации функции сравнения  $J$ .

В настоящее время существует широкий набор различных алгоритмов ранжирования на основе методов машинного обучения [29–31]. Одним из наиболее популярных является попарный подход, который состоит в сведении задачи ранжирования к классификации упорядоченных пар наследственных элементов «первый, второй» по двум классам: «первый элемент лучше второго» и «второй элемент лучше первого» [32, 33].

Было показано, что такие алгоритмы можно успешно применять для реконструкции функции биологической приспособленности по наблюдаемой популяционной динамике для конечного подмножества конкурирующих элементов [34]. Эти элементы ранжируются в соответствии с их конкурентными преимуществами [25]. Функция приспособленности вводится как функция сравнения, отражающая установленный порядок конкурентных преимуществ.

Отметим, что задача ранжирования наследственных элементов решалась ранее при существенном предположении о том, что приспособленность не зависит ни от начального состояния популяции, ни от избранного множества конкурирующих элементов [34]. Однако, в общем случае, конкурентные преимущества и, соответственно, функция приспособленности, могут зависеть как от того, так и от другого. Например, возможна ситуация, когда в одной и той же паре наследственных элементов первый элемент может быть как лучше второго, так и хуже второго в зависимости от того, в каком множестве конкурирующих элементов они сосуществуют. Такая ситуация имеет место в модели «хищник — жертва» с логистическим ростом жертв [35]. Может происходить циклическое изменение порядка предпочтительности при соответствующем изменении множеств конкурирующих элементов [24, 26, 36]. Очевидно, что непосредственное применение технологий машинного обучения для решения задачи ранжирования в таких случаях невозможно, поскольку порядок конкурентных преимуществ, установленный для обучающей выборки, может не сохраняться при переходе к популяции с более богатым множеством наследственных элементов. Для установления зависимости порядка конкурентных преимуществ от множества сосуществующих элементов приходится учитывать особенности межвидового взаимодействия, которые отражаются в уравнениях математической модели.

Цель настоящей работы состоит в построении функции приспособленности, зависящей от множества сосуществующих конкурирующих наследственных элементов, на основе популяционной динамики и с учетом гипотез межвидового взаимодействия в модели «хищник–жертва» с логистическим ростом жертв. Разработанная методика применяется для моделирования эволюционно устойчивых стратегий суточных вертикальных миграций (СВМ) зоопланктона.

Феномен суточных вертикальных миграций (СВМ) водных организмов был открыт двести лет назад [15]. Было установлено, что большое количество видов зоопланктона ежедневно перемещается вверх и вниз между глубинными и приповерхностными слоями воды [37–39]. СВМ зоопланктона играет важную роль в динамике органического вещества океана. Этот феномен считается наиболее значимым синхронным движением биомассы на Земле, вносит существенный вклад в углеродный обмен и потенциально может влиять на климат в планетарном масштабе [40–45]. Выявление причин и механизмов СВМ зоопланктона является важной проблемой в современной экологии, однако многие аспекты СВМ до сих пор еще не поняты. Изучению особенностей наследственного поведения зоопланктона посвящено большое количество исследований [13, 46–54]. Привлечение концепции приспособленности позволяет объяснить ряд важных особенностей, в частности, зависимость поведения от возраста организма [55, 56]. Таким образом, задача построения функции приспособленности приобретает все большее значение для моделирования суточных вертикальных миграций.

## 1. Материалы и методы

**1.1. Математическая модель.** В настоящей работе закономерности СВМ зоопланктона исследованы в рамках обобщенной модели Вольтерры «хищник–жертва» с несколькими видами жертв и одним хищником [57]. Здесь роль хищника играет планктоноядная рыба. В качестве жертв рассматривается множество  $n$  различных видов зоопланктона, которые отличаются друг от друга наследственными стратегиями вертикальных миграций  $v_i, i = 1, \dots, n$ ;  $Q$  — соответствующее множество различных наследственных стратегий. Каждая стратегия  $v_i$  представляет собой режим периодического изменения вертикальной координаты  $x$  положения зоопланктона в течение суток, то есть функцию  $x(\tau)$ , где  $\tau = 0$  соответствует 12 часам дня,  $\tau = 0.5$  соответствует 24:00, а  $\tau = 1$  соответствует 12 часам следующего дня;  $x$  — глубина миграции, измеренная в метрах, уровень  $x = 0$  соответствует поверхности воды. Мы предполагаем, что  $x(\tau)$  — непрерывно дифференцируемая функция на отрезке  $[0, 1]$ , удовлетворяющая условиям  $x(0) = x(1)$ .

Обозначим  $n$  — количество различных видов зоопланктона в сообществе, реализующих различные наследственные стратегии поведения;  $\rho = \rho_i(t)$  — численность субпопуляции зоопланктона, реализующего стратегию  $v_i$ ,  $i = 1, \dots, n$ ;  $F(t)$  — численность популяции хищника,  $t$  — время динамики популяции. Рассматривается модель в виде следующей системы обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \rho'_i(t) &= r_i \rho_i(t) - c_i \rho_i(t) F(t) - \rho_i(t) \sum_{j=1}^n \rho_j(t), \quad i = 1, \dots, n \\ F' &= F(t) \sum_{j=1}^n c_j \rho_j(t) - F(t). \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь  $r_i$  — коэффициент размножения  $i$ -го вида жертвы в благоприятных условиях при отсутствии хищника и конкуренции,  $c_i$  — скорость атак хищников на  $i$ -й вид жертвы; последнее слагаемое в первом уравнении отражает конкуренцию зоопланктона. Здесь предполагается, что лимитирование роста сообщества зоопланктона подчиняется гипотезе Ферхюльста, согласно которой дополнительная смертность в результате конкуренции пропорциональна общей численности сообщества. Эта численность математически представляет собой сумму численностей субпопуляций жертв, где переменной суммирования служит номер соответствующей стратегии. Соответственно все коэффициенты конкуренции жертв (как внутривидовой, так и межвидовой) полагаются равными единице. Для простоты смертность хищника и коэффициент конверсии пищи в потомство хищника устанавливаются равными единице. Исследование популяционной динамики для модели «хищник — две жертвы» проводилось в [57]. Однако случай равенства коэффициентов конкуренции отдельно не рассматривался. В работе [58] было проведено более подробное исследование в том числе и этого случая. Было установлено, что в зависимости от соотношений коэффициентов модели могут наблюдаться различные качественные режимы поведения: выживание только одной жертвы из двух или неограниченно долгое сосуществование двух жертв. Аналогичные результаты будут справедливы и при большем количестве жертв. Чтобы установить, какая именно жертва или пара жертв будет выживать, нужно найти состояния равновесия системы и исследовать их устойчивость. В общем случае нужно исследовать устойчивость  $n + C_n^2 = n + n(n-1)/2$  состояний равновесия. При достаточно большом значении  $n$  решение этой задачи становится достаточно громоздким. Кроме того существует вторая, более важная, трудность. Дело в том, что непосредственно эмпирически измерить значения коэффициентов модели  $r_i$  и  $c_i$  практически невозможно. Эти характеристики являются следствиями реализации наследственных поведенческих стратегий. В связи с этим здесь развивается другой подход к исследованию предельного поведения модели, основанный на использовании функции приспособленности. Подробно теоретические основы для построения функции приспособленности описаны в [26]. Приведем здесь основные моменты, необходимые для дальнейшего исследования.

**1.2. Построение функции приспособленности.** Основная гипотеза сравнения приспособленности состоит в следующем. Вид  $i$  (и, соответственно, наследственная стратегия  $v_i$ ) считается более приспособленным, чем вид  $j$  (стратегия  $v_j$ ), если отношение  $\rho_j(t)/\rho_i(t)$  стремится к нулю с течением времени, то есть

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \rho_j(t)/\rho_i(t) = 0. \quad (2)$$

Преимущество такого подхода заключается в возможности эмпирического сравнения приспособленностей на основе наблюдаемой динамики численностей. В случае сообщества ограниченной численности (что в действительности всегда имеет место) из (2) следует, что численность  $j$ -го (худшего) вида будет стремиться к нулю, то есть худший вид будет вытесняться из сообщества.

Действительно, из соотношения (2) и ограниченности величины  $\rho_i(t)$  следует справедливость предельного перехода

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \rho_j(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \rho_i(t) \rho_j(t) / \rho_i(t) = 0. \quad (3)$$

Таким образом, субпопуляция, реализующая стратегию  $v_i$  будет вытеснять субпопуляцию, реализующую стратегию  $v_j$  [26].

Обратим внимание, что установленный порядок существенно зависит от множества  $Q$ : в одной и той же паре стратегий он может поменяться на противоположный при изменении множества  $Q$  [36].

В [26] было показано, что если существуют средние временные удельные скорости роста численности

$$J(v_i) \equiv \langle \rho'_i / \rho_i \rangle = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_{t_0}^T \rho'_i(t) / \rho_i(t) dt = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{\ln(\rho_i(T))}{T} \quad (4)$$

и  $J(v_i) > J(v_j)$ , то  $i$ -й вид будет лучше  $j$ -го. В самом деле, пусть

$$\langle \rho'_i / \rho_i \rangle - \langle \rho'_j / \rho_j \rangle > 0. \quad (5)$$

Неравенство (5) с учетом (4) можно переписать в виде

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{\ln(\rho_i(T)) - \ln(\rho_j(T))}{T} > 0. \quad (6)$$

Из (6) следует, что

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \ln(\rho_i(T) / \rho_j(T)) = +\infty, \quad (7)$$

откуда, согласно определению (2), вытекает, что  $i$ -й вид лучше  $j$ -го. Таким образом, функция  $J(v_i)$  играет роль функции сравнения или функции приспособленности: сравнивая значения этой функции для разных видов, можно узнать, какой вид будет более приспособленным.

Из уравнений модели (1) легко получить выражение для средней по времени удельной скорости роста численности жертвы  $\langle \rho'_i(t) / \rho_i(t) \rangle$ . Обратим внимание, что добавление одной и той же константы к функции приспособленности не меняет отражаемый ею порядок конкурентной предпочтительности. Соответственно, измененная таким образом функция будет сохранять свойства той же самой функции сравнения. Вследствие этого из полученного выражения можно исключить общее для всех видов среднее временное значение суммы численностей видов и использовать в дальнейшем более простое выражение для функции приспособленности

$$J(v_i, Q) = r_i - \langle F(t, Q) \rangle c_i. \quad (8)$$

Здесь  $\langle F(t, Q) \rangle$  обозначает среднее по времени значение численности хищника. Дальнейшее исследование проводится в предположении существования временного среднего  $\langle F(t, Q) \rangle$ . Если существует предел функции  $F(t)$  при  $t$ , стремящемся к бесконечности, то ее временное среднее  $\langle F(t, Q) \rangle$  совпадает с этим пределом. Этот предел легко найти, вычислив координаты устойчивого состояния равновесия модели. Обратим внимание, что  $\langle F(t, Q) \rangle$  определяется, исходя из выживающего вида жертвы, который в свою очередь определяется множеством  $Q$  конкурирующих стратегий. Если множество  $Q$  изменится, то лучшая (выживающая) стратегия, вообще говоря, будет другой, и это изменит как функцию приспособленности (1), так и задаваемый ею порядок конкурентной предпочтительности.

Эмпирические данные свидетельствуют о том, что СВМ зоопланктона в основном определяются следующими факторами окружающей среды: распределением пищи (фитопланктона)  $E(x)$



по глубине  $x$ , плотностью распределения хищников  $S_x(x)$ , распределением неблагоприятных факторов обитания (температуры и сероводорода)  $G(x)$ , а также суточной активностью хищника  $S_\tau(\tau)$  [15, 16]. Все эти факторы можно рассматривать как непрерывные функции вертикальной координаты  $x$  или времени суток  $\tau$ . Соответственно, следующие четыре макропараметра оказывают наибольшее влияние на выживание субпопуляции зоопланктона [55, 56].

$$\begin{aligned} M_1(v_i) &= \int_0^1 E(x(\tau)) d\tau, & M_2(v_i) &= - \int_0^1 S_x(x(\tau)) S_\tau(\tau) d\tau, \\ M_3(v_i) &= - \int_0^1 (\dot{x}(\tau))^2 d\tau, & M_4(v_i) &= - \int_0^1 G(x(\tau)) d\tau. \end{aligned} \quad (9)$$

Приведенные выше параметры имеют следующий биологический смысл:  $M_1$  — количество потребляемой пищи (фитопланктона) в сутки;  $M_2$  — суточная смертность от хищничества;  $M_3$  — метаболические затраты на осуществление вертикальных миграций (мы предполагаем, что они пропорциональны кинетической энергии движения);  $M_4$  — потери зоопланктона при входе в приповерхностные или глубинные воды, которые характеризуется неблагоприятными температурными и сероводородными условиями.

Коэффициенты модели  $r_i$  и  $c_i$  определяются этими параметрами. Будем использовать простейшие линейные аппроксимации коэффициентов  $c_i$  и  $r_i$

$$r_i = \lambda_1 M_1 + \lambda_3 M_3 + \lambda_4 M_4, \quad c_i = -\gamma M_2, \quad (10)$$

где весовые коэффициенты  $\lambda_k, \gamma$  отражают влияние каждого ключевого фактора и не зависят от стратегии  $v_i$  и множества  $Q$ .

В этом случае функция приспособленности имеет вид

$$J(v, \rho_0) = \lambda_1 M_1 + \lambda_3 M_3 + \lambda_4 M_4 + \langle F(Q) \rangle \gamma M_2 \quad (11)$$

или, если ввести обозначение  $\lambda_2 = \langle F(Q) \rangle \gamma$ , — вид линейной свертки вектора ключевых параметров  $M = (M_1, \dots, M_4)$ :

$$J(M, Q) = \sum_{k=1}^4 \lambda_k M_k. \quad (12)$$

Тогда задача идентификации функции приспособленности (11) при фиксированном множестве конкурирующих стратегий  $Q$  сводится к определению значений коэффициентов свертки (12). Эта задача может быть решена на основе данных наблюдений.

**1.3. Идентификация коэффициентов функции приспособленности.** Пусть имеются долгосрочные данные о поведении экосистемы «рыба–зоопланктон» с некоторым известным конечным множеством наследственных стратегий  $Q_0 = \{v_1, \dots, v_m\}$ , то есть данные о динамике численностей  $\rho_1(t), \dots, \rho_m(t)$  и  $F(t)$ . Кроме того, пусть известны функции внешней среды  $E(x)$ ,  $S_\tau(\tau)$ ,  $S_x(x)$ ,  $G(x)$ . Тогда можно найти значения ключевых параметров  $M(v_i)$  для всех стратегий. Далее, по этим данным можно оценить пределы отношений  $\rho_j(t)/\rho_i(t)$  для всех пар  $(v_j, v_i)$  и упорядочить стратегии в соответствии с их конкурентными преимуществами в рамках данного множества  $Q_0$ . В случае, когда  $v_i$  лучше чем  $v_j$ , должно выполняться неравенство  $J(M(v_i), Q_0) > J(M(v_j), Q_0)$ , соответственно коэффициенты  $\lambda_k$  должны удовлетворять неравенству

$$\sum_{k=1}^4 \lambda_k M_k(v_i) > \sum_{k=1}^4 \lambda_k M_k(v_j). \quad (13)$$

Каждая пара стратегий будет давать неравенство, аналогичное (13). Теперь можно оценить коэффициенты функции приспособленности, решая полученную систему линейных неравенств

относительно коэффициентов  $\lambda$ . После этого, зная предельное значение численности хищника, можно восстановить коэффициент  $\gamma$  по коэффициенту  $\lambda_2$ .

Для решения системы линейных неравенств вида (13) можно использовать методы линейного программирования [35]. Однако классические методы чрезвычайно чувствительны к точности значений ключевых параметров. Небольшая погрешность в ключевых параметрах, неизбежно возникающая из-за неточности измерений, может привести к несовместности системы линейных неравенств.

Здесь для устранения указанных трудностей мы используем попарный подход ранжирования для нахождения коэффициентов с помощью современных методов распознавания образов [59]. Поставим в соответствие паре  $(v_i, v_j)$  точку  $(M(v_i), M(v_j))$ , и паре  $(v_j, v_i)$  — точку  $(M(v_j), M(v_i))$  в четырехмерном пространстве параметров. Тогда гиперплоскость

$$\sum_{k=1}^4 \lambda_k M_k = 0 \quad (14)$$

должна отделять эти точки друг от друга. Рассмотрев всевозможные пары стратегий из множества  $Q_0$ , получаем два множества точек в четырехмерном пространстве, которые должны лежать по разные стороны от гиперплоскости (14). Таким образом, задача определения коэффициентов  $\lambda$  функции приспособленности сводится к нахождению компонент нормали гиперплоскости, разделяющей два множества точек в четырехмерном пространстве. Эта типичная задача бинарной классификации может быть решена с помощью хорошо зарекомендовавших себя методов [59]. В частности, могут быть применены технологии, использующие нейронные сети [34].

Предложенная методика позволяет восстановить функцию приспособленности для множества  $Q_0$ . Однако она не дает возможности продолжить эту функцию за пределы указанного множества. Известно, что в рамках рассматриваемой модели порядок конкурентных преимуществ может измениться при изменении множества конкурирующих стратегий  $Q$ . Таким образом, остается открытым вопрос о построении единой функции, которая выражала бы порядок конкурентной предпочтительности для любого множества сосуществующих конкурирующих стратегий  $Q$ . Построив такую функцию, можно находить выживающую, эволюционно устойчивую стратегию путем максимизации этой функции на множестве  $Q$ .

## 2. Результаты

**2.1. Восстановление функции приспособленности для фиксированного множества стратегий.** Решение задачи идентификации функции приспособленности для СВМ зоопланктона было проведено на основе эмпирических данных, собранных в результате многолетних наблюдений (июль 2011, июль 2014, октябрь 2016, ноябрь 2019) за поведением зоопланктона (*Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus* и др.) в акватории Черного моря. Обзоры данных приведены в источниках [38, 55, 60]. Для сравнения также использовались данные, представленные в [61]. Для пополнения обучающей выборки наследственных стратегий использовалась также методика, описанная в [34], в соответствии с которой генерировались дополнительные заведомо неоптимальные стратегии.

Кроме того, привлекались данные по поведению планктоноядных рыб (*Sprattus sprattus* и др.), данные по распределению фитопланктона и температурному распределению в слоях воды, уровням концентрации сероводорода [15, 16, 55]. Применялись два вида аппроксимаций функций внешних факторов  $E$ ,  $S_x$  и  $G$ . Самыми простыми являются линейные и квадратичные аппроксимации:  $E = \sigma_1(x + D)$ ,  $S_x = \sigma_2(x + D)$ ,  $-D < x < 0$ ;  $G = (x + D_0)^2$ . Здесь  $D$  — максимальная



глубина погружения, определяемая уровнем сероводородного слоя, на которой нет ни хищников, ни пищи;  $D_0$  — наиболее благоприятная глубина для существования зоопланктона, определяемая температурой и концентрацией сероводорода;  $\sigma_1$  и  $\sigma_2$  — константы, соответствующие скорости убывания количества пищи и хищников при увеличении глубины. Из эмпирических данных были найдены значения соответствующих констант:  $D = 140$  м,  $D_0 = 80$  м,  $\sigma_1 = 0.367$ ,  $\sigma_2 = 0.833$ .

Более точными являются аппроксимации гиперболическими функциями

$$E(x) = \sigma_1(\tanh(\xi_1(x + D_1)) + 1), \quad S_x(x) = \sigma_2(\tanh(\xi_2(x + D_1)) + 1), \\ G(x) = \cosh(\xi_3(x + D_0)).$$

Здесь  $D_1, D_0$  — характерные глубины,  $\sigma_1, \sigma_2, \xi_1, \xi_2, \xi_3$  — константы. Были использованы следующие значения параметров:  $D_0 = 80$  м,  $D_1 = 40$  м,  $\sigma_1 = 0.25$ ,  $\sigma_2 = 0.003$ ,  $\xi_1 = \xi_2 = 0.025$  1/м и  $\xi_3 = 0.2$  1/м.

В обоих случаях использовалась аппроксимация функции  $S_\tau(\tau)$  в виде синусоидальной зависимости:  $S_\tau(\tau) = \cos(2\pi\tau) + 1$ ,  $0 < \tau < 1$ .

Для решения задачи идентификации функции приспособленности был построен однослойный перцептрон [34]. При создании и работе с сетью использовалось следующее программное обеспечение: библиотека машинного обучения Scikit-learn для Python; библиотека Pandas (для обработки и анализа данных) и библиотека NumPy (для работы с большими многомерными массивами).

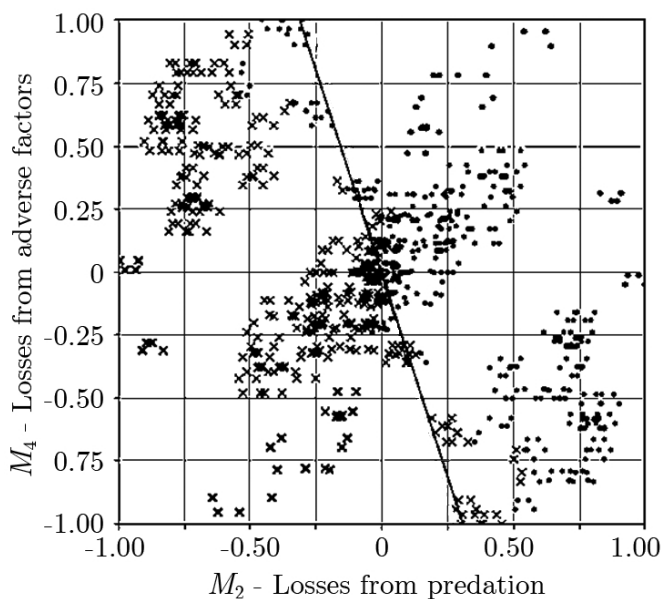


Рис. 1. Проекция точек обучающей выборки на плоскость переменных  $M_2, M_4$ . Крестиками отмечены точки, соответствующие упорядоченным парам стратегий, в которых первая стратегия  $v$  лучше второй  $w$ , черными кружками — пары, в которых вторая стратегия лучше первой. Прямая линия соответствует пересечению построенной классификатором разделяющей гиперплоскости и данной плоскости переменных  $M_2, M_4$

Fig. 1. Projections of the points of the training sample on the plane  $M_2, M_4$ . The crosses mark the points corresponding to the pairs  $(v, w)$  for which  $v$  is better than  $w$ ; the black circles mark the points for which  $v$  is worse than  $w$ . The straight line corresponds to the intersection of the separating hyperplane and the plane of parameters  $M_2$  and  $M_4$

Обучающая выборка содержала 202 различные стратегии. Рассматриваемая выборка была разделена на обучающую часть (70%) и часть, используемую для тестирования (30%), с помощью модуля `train_test` из библиотеки `sklearn.modelselection`. Для оценки эффективности обучения использовался модуль `Logloss`, который показал хороший результат (`logloss = 0.01701`). Использовался также другой способ проверки эффективности обучения с помощью модуля `sklearn.model`. В этом случае успешность обнаружения объекта 99.89%.

На рис. 1 проиллюстрирована процедура восстановления коэффициентов функции приспособленности путем решения задачи классификации. Здесь представлена построенная бинарным классификатором разделяющая гиперплоскость для двух классов пар стратегий. Коэффициенты этой гиперплоскости являются искомыми коэффициентами функции приспособленности.

Реализация искусственных нейронных сетей для линейно-квадратичной аппроксимации внешних факторов пара-

метризации дает следующие значения коэффициентов:  $\lambda_1 = 3$ ,  $\gamma = 0.0017$ ,  $\lambda_3 = 2.5e-5$ ,  $\lambda_4 = 0.01$ ; для гиперболической аппроксимации — следующие значения:  $\lambda_1 = 3$ ,  $\gamma = 1.2$ ,  $\lambda_3 = 7.5e-8$ ,  $\lambda_4 = 0.1e-4$ .

Обратим внимание, что хотя задача идентификации функции приспособленности решалась с помощью нейронной сети для фиксированного множества  $Q_0$  (обучающей выборки), полученные коэффициенты  $\lambda_1$ ,  $\gamma$ ,  $\lambda_3$ ,  $\lambda_4$  не зависят от этого множества. Их значения не изменятся при переходе к любому другому интересующему нас множеству стратегий  $Q$ . Покажем, как на основе полученной информации об идентифицированных коэффициентах можно предсказать лучшую стратегию  $v_0$  для любого множества  $Q$  конкурирующих стратегий. Заметим, что каждая стратегия  $v$  из  $Q$  характеризуется значениями двух коэффициентов  $r_v$  и  $c_v$ . Геометрически это соответствует точке на плоскости переменных  $r$  и  $c$ . Множеству стратегий  $Q$  будет соответствовать множество точек  $W$  на этой плоскости. При этом может иметь место случай, когда нескольким стратегиям из  $Q$  соответствует одна и та же точка в  $W$ . Функционал  $J$ , задаваемый формулой (8), можно рассматривать как линейную функцию двух переменных  $c$  и  $r$ , заданную в области  $W$ ; коэффициент  $\langle F \rangle$  этой линейной функции зависит от области  $W$ .

**2.2. Восстановление функции приспособленности в случае единственной выживающей стратегии.** Рассмотрим ситуацию, когда существует единственная точка  $(c_0, r_0)$  в  $W$ , соответствующая выживающим стратегиям  $v_0$ . Находя координаты единственного устойчивого состояния равновесия модели (1), получаем выражение для предельного значения количества хищника

$$\langle F(Q) \rangle = \frac{r_0}{c_0} - \frac{1}{c_0^2}. \quad (15)$$

Стратегия  $v_0$  будет лучшей в  $Q$  относительно другой стратегии  $w$  с соответствующими коэффициентами  $c_w, r_w$ , если выполняется неравенство  $J(w, Q) < J(v_0, Q)$ , то есть

$$r_w - c_w \left( \frac{r_{v_0}}{c_{v_0}} - \frac{1}{c_{v_0}^2} \right) < r_{v_0} - c_{v_0} \left( \frac{r_{v_0}}{c_{v_0}} - \frac{1}{c_{v_0}^2} \right) = \frac{1}{c_{v_0}}. \quad (16)$$

Из (16) следует, что для наилучшей стратегии  $v_0$  будет справедливо соотношение

$$\min_{w \in Q} \left( \frac{1}{c_w} - r_w + c_w \left( \frac{r_{v_0}}{c_{v_0}} - \frac{1}{c_{v_0}^2} \right) \right) = 0. \quad (17)$$

Если стратегия  $v$  не является наилучшей для множества  $Q$ , то найдется хотя бы одна стратегия  $w$  из  $Q$ , для которой выполнится неравенство

$$r_w - c_w \left( \frac{r_v}{c_v} - \frac{1}{c_v^2} \right) > \frac{1}{c_v}. \quad (18)$$

Неравенство (18) в свою очередь влечет справедливость следующего соотношения

$$\min_{w \in Q} \left( \frac{1}{c_w} - r_w + c_w \left( \frac{r_v}{c_v} - \frac{1}{c_v^2} \right) \right) < 0. \quad (19)$$

Объединяя (17) и (19), получаем, что для нахождения выживающей стратегии  $v_0$  в  $Q$ , нужно максимизировать выражение

$$J_0(v) = \min_{w \in Q} \left( \frac{1}{c_w} - r_w + c_w \left( \frac{r_v}{c_v} - \frac{1}{c_v^2} \right) \right) \quad (20)$$

по всем стратегиям  $v$  во множестве  $Q$ . Выражение (20) можно рассматривать как обобщенную функцию приспособленности для множества  $Q$ . Учитывая линейную зависимость коэффициентов  $c$  и  $r$  от ключевых параметров, можно выразить функцию (20) через них

$$J_0(v) = \min_{w \in Q} \left( \frac{1}{\gamma M_2(v)} - (\lambda_1 M_1(w) + \lambda_3 M_3(w) + \lambda_4 M_4(w)) + \right. \\ \left. + \gamma M_2(w) \left( \frac{\lambda_1 M_1(v) + \lambda_3 M_3(v) + \lambda_4 M_4(v)}{\gamma M_2(v)} - \frac{1}{(\gamma M_2(v))^2} \right) \right). \quad (21)$$

Очевидно, что обобщенная функция приспособленности будет меняться при изменении множества  $Q$ , но значения коэффициентов, фигурирующих в ее выражении, меняться не будут. Для нахождения эволюционно устойчивой стратегии, соответствующей выбранному множеству конкурирующих стратегий, нужно решить оптимизационную максиминную задачу.

Необходимо подчеркнуть еще одну очень важную особенность обобщенной функции приспособленности  $J_0$ : на выживающей стратегии ее значение равно нулю. Соответственно для всех неоптимальных стратегий ее значение отрицательно. Если при решении задачи максимизации обобщенной функции приспособленности получен ответ с отрицательным наибольшим значением, то это говорит о том, что единственной точки во множестве  $W$ , соответствующей выживающим стратегиям, не существует. В Таблице приведен пример множества из четырех конкурирующих стратегий с соответствующими значениями  $c$  и  $r$ . Для каждой стратегии рассчитано значение функции  $J_0$  по формуле (20). Отсюда видно, что ни на одной стратегии эта функция не принимает нулевого значения. В этом случае есть, по крайней мере, две различные точки в  $W$ , соответствующие различным выживающим стратегиям. Найти их путем оптимизации функционала  $J_0$  невозможно. Этот случай требует отдельного исследования.

Таблица. Пример системы с двумя выживающими стратегиями  
Table. Example of the system with two surviving strategies

	$c$	$r$	$J_0$	$J_2$
$v_1$	2	2	-0.125	0
$v_2$	4.5	4	-0.104	0
$v_3$	3	2.5	-0.433	0.3
$v_4$	5	4	-0.380	0.4

**2.3. Восстановление функции приспособленности в случае пары выживающих стратегий.** Пусть существуют, по крайней мере, две различные выживающие стратегии  $v_0$  и  $v^*$ , которым соответствуют две различные точки  $(c_0, r_0)$  и  $(c^*, r^*)$  во множестве  $W$ , и которые, тем не менее, имеют равные значения приспособленности, то есть

$$r^* - \langle F(Q) \rangle c^* = r_0 - \langle F(Q) \rangle c_0. \quad (22)$$

Из равенства (22) можно получить выражение для предельного значения количества хищника

$$\langle F(Q) \rangle = \frac{r^* - r_0}{c^* - c_0}. \quad (23)$$

Аналогично случаю выживания одной стратегии показывается, что для любой наилучшей стратегии  $v_0$  (или  $v^*$ ) будет справедливо соотношение

$$\min_{w \in Q} J_2(v_0, v^*, w) = \min_{w \in Q} \left( \frac{r_0 c^* - r^* c_0}{c^* - c_0} - r_w + \frac{r^* - r_0}{c^* - c_0} c_w \right) = 0. \quad (24)$$

Если пара стратегий  $v, u$  с соответствующими коэффициентами  $(c_v, r_v), (c_u, r_u)$  не является наилучшей для множества  $Q$ , то для нее будет справедливо следующее соотношение:

$$\min_{w \in Q} J_2(v, u, w) = \min_{w \in Q} \left( \frac{r_v c_u - r_u c_v}{c_u - c_v} - r_w + \frac{r_u - r_v}{c_u - c_v} c_w \right) < 0. \quad (25)$$

Сопоставляя (24) и (25), приходим к выводу, что для нахождения пары лучших стратегий в  $Q$ , нужно максимизировать выражение

$$J_1(v, u) = \min_{w \in Q} \left( \frac{r_v c_u - r_u c_v}{c_u - c_v} - r_w + \frac{r_u - r_v}{c_u - c_v} c_w \right) < 0 \quad (26)$$

по всем стратегиям  $v$  и  $u$  во множестве  $Q$  с соответствующими коэффициентами  $(c_v, r_v)$  и  $(c_u, r_u)$ , то есть максимизировать функционал  $J_1$ , заданный формулой (26), на декартовом произведении  $Q^2$ . Выражение (26) можно рассматривать как обобщенную функцию приспособленности для пар стратегий из множества  $Q$ . Учитывая линейную зависимость коэффициентов  $c$  и  $r$  от ключевых параметров, можно выразить функцию (26) через них аналогично (21).

Максимизация функционала  $J_1$  позволяет найти все возможные выживающие пары (даже если такая пара не единственна). Отметим, что для наилучшей пары значение функционала  $J_1$  равно нулю.

В Таблице приведено значение функционала  $J_2(w, v_1, v_2)$  при разных стратегиях  $w$  из рассматриваемого множества четырех стратегий. Из приведенных значений видно, что наименьшее значение функционала  $J_2$  достигается при  $w = v_1$  или  $w = v_2$ , где он равен нулю. Отсюда следует, что функционал  $J_1$  на паре  $(v_1, v_2)$  принимает значение 0. Но ноль является абсолютным максимумом этого функционала, большего значения он не принимает никогда. Поэтому пара  $(v_1, v_2)$  наилучшая.

Отметим, что если множество  $W$  содержит более двух разных точек, соответствующих выживающим стратегиям, то на всех этих точках функционал  $J$  принимает равное максимальное значение. Тогда в силу линейности функции  $J$  по переменным  $r$  и  $c$  все эти точки должны лежать на одной прямой. Все такие точки могут быть найдены путем максимизации функционала  $J_1$  и не требуют развития иной методики. Однако на практике такой случай представляется маловероятным. Ведь он требует точного линейного согласования значений коэффициентов (и ключевых параметров) для множества из более чем двух различных стратегий. Любое сколь угодно малое отклонение от этих значений приведет к разрушению согласования, что повлечет за собой вытеснение всех стратегий кроме двух или даже одной.

**2.4. Случай строго выпуклого множества конкурирующих стратегий.** Докажем еще одно важное свойство: если множество  $W$  строго выпуклое, в этом множестве существует единственная точка, соответствующая наилучшей (выживающей стратегии). Иными словами, при поиске выживающей стратегии для такого множества нужно решать только задачу максимизации функционала  $J_0$ .

Действительно, предположим, что в строго выпуклом множестве  $W$  существуют, по крайней мере, две различные точки  $(c_0, r_0)$  и  $(c^*, r^*)$ , соответствующие различным выживающим стратегиям  $v_0$  и  $v^*$ . В этом случае, как было показано выше, функция приспособленности имеет вид

$$J(w) = r_w - \frac{r^* - r_0}{c^* - c_0} c_w. \quad (27)$$

Функция (27) линейна по переменным  $r_w$  и  $c_w$ , поэтому она принимает одно и то же максимальное значение  $J(v_0)$  не только в точках  $(c_0, r_0)$  и  $(c^*, r^*)$ , но и во всех точках отрезка, соединяющего их. Поскольку множество  $W$  строго выпуклое, то все точки этого отрезка принадлежат  $W$ , а следовательно, соответствуют некоторым стратегиям из множества  $Q$ , которые также будут выживающими. Все точки этого отрезка, кроме концов, должны быть внутренними точками множества  $W$ , то есть у любой такой точки есть малая окрестность, целиком включенная в  $W$ . В силу линейности  $J$  как функции двух аргументов  $c$  и  $r$ , в этой окрестности есть точки с

большими значениями  $J$ , чем  $J(v_0)$ , а это противоречит тому, что  $J(v_0)$  — максимальное значение функции приспособленности в области  $W$ .

Рассмотрим вопрос о выживающей стратегии для максимально широкого множества  $Q$ , содержащего все возможные гладкие периодические функции времени  $x(\tau)$ . Функция приспособленности имеет вид (11). Здесь величина  $\langle F \rangle$  представляет некоторую неизвестную заранее константу. Для того чтобы найти выживающую стратегию, нужно найти гладкую функцию  $x(\tau)$ , удовлетворяющую условию  $x(0) = x(1)$ , на которой функционал (11) принимает наибольшее значение. Задачу максимизации функционала (11) можно рассматривать как классическую задачу вариационного исчисления (или оптимального управления). Тогда при условии строгой выпуклости функции  $G$  и выпуклости функций  $E$  и  $S_x$  существует единственное решение вариационной задачи. Соответственно, будет выживать всего лишь одна стратегия. В частности, это будет справедливо для линейно-квадратичных аппроксимаций функций окружающей среды. Если, кроме того, взять синусоидальную аппроксимацию функции активности хищника  $S_\tau(\tau) = \cos(2\pi\tau) + 1$ , то задачу оптимизации можно решить аналитически [14], единственная выживающая стратегия движения зоопланктона имеет вид синусоиды  $x(\tau) = A + B \cos(2\pi\tau)$ , где константы  $A$  и  $B$  явно выражаются через коэффициенты функции приспособленности и параметры внешних условий среды

$$A = \frac{\lambda_1 \sigma_1 - \langle F \rangle \gamma \sigma_2}{2\lambda_4} - D_0, \quad B = -\frac{\langle F \rangle \gamma \lambda_2}{8\lambda_3 \pi^2 + 2\lambda_4}. \quad (28)$$

Тогда, подставляя полученное решение (28) в формулы для вычисления ключевых параметров  $M$  (9), коэффициентов  $r$  и  $c$  (10), можно вычислить соответствующее стационарное значение  $F$  по формуле (15):

$$\langle F \rangle = \frac{\lambda_1 \sigma_1 (A + D) - 2\lambda_3 B^2 \pi^2 - \lambda_4 (A + D_0)^2 - \lambda_4 (B^2/2)}{\gamma \sigma_2 (A + B/2 + D)} - \frac{1}{(\gamma \sigma_2 (A + B/2 + D))^2}. \quad (29)$$

Решение полученной системы уравнений (28), (29) относительно  $A$ ,  $B$ ,  $\langle F \rangle$  позволяет находить выживающую стратегию.

**2.5. Сравнение с эмпирическими данными.** Для введенных ранее параметров линейно-квадратичных аппроксимаций функций среды и восстановленных коэффициентов функции приспособленности были найдены следующие значения констант:  $A = -55.2$ ,  $B = -27.6$ . График соответствующей стратегии приведен на рис. 2, *a*.

Для гиперболических аппроксимаций функций среды найти аналитическое решение вариационной задачи не представляется возможным. В этом случае осуществлялся численный поиск выживающей стратегии в форме отрезка тригонометрического ряда пятого порядка  $x(\tau) = A_0 + \sum_{k=1}^5 (A_k \cos(k2\pi\tau) + B_k \sin(k2\pi\tau))$ . Решалась задача максимизации значения обобщенной функции приспособленности (21) с предварительно восстановленными коэффициентами  $\lambda_1$ ,  $\lambda_3$ ,  $\lambda_4$ ,  $\gamma$  относительно коэффициентов ряда  $A_k$  и  $B_k$  методом глобальной оптимизации [62]. В результате были найдены следующие наилучшие значения коэффициентов:  $A_0 = -78.5$ ,  $A_1 = -57.6$ ,  $A_3 = 6.5$ ,  $A_5 = -0.2$ , остальные коэффициенты равны нулю. График соответствующей стратегии изображен на рис. 2, *b*. Также для сопоставления приведены наблюдаемые положения кладоцера *Calanuseuxinus* в северо-восточной части Черного моря летом 2011 г. Можно видеть, что построенная стратегия хорошо согласуется с эмпирическими данными.

Кроме этого была рассмотрена возможность неограниченно долгого сосуществования двух видов кладоцера. Наряду с полученной стратегией была рассмотрена стратегия с коэффициентами  $A_0 = -80.8$ ,  $A_1 = -49.5$ ,  $A_3 = 4.2$ ,  $A_5 = 0.2$ . Эта стратегия является аппроксимацией движения кладоцера *Pseudocalanus elongates* (представлена на рис. 3). Были рассмотрены следующие значения коэффициентов функции приспособленности:  $\lambda_1 = 2.5$ ,  $\lambda_3 = 2.5e - 7$ ,  $\lambda_4 = 1e - 6$ ,

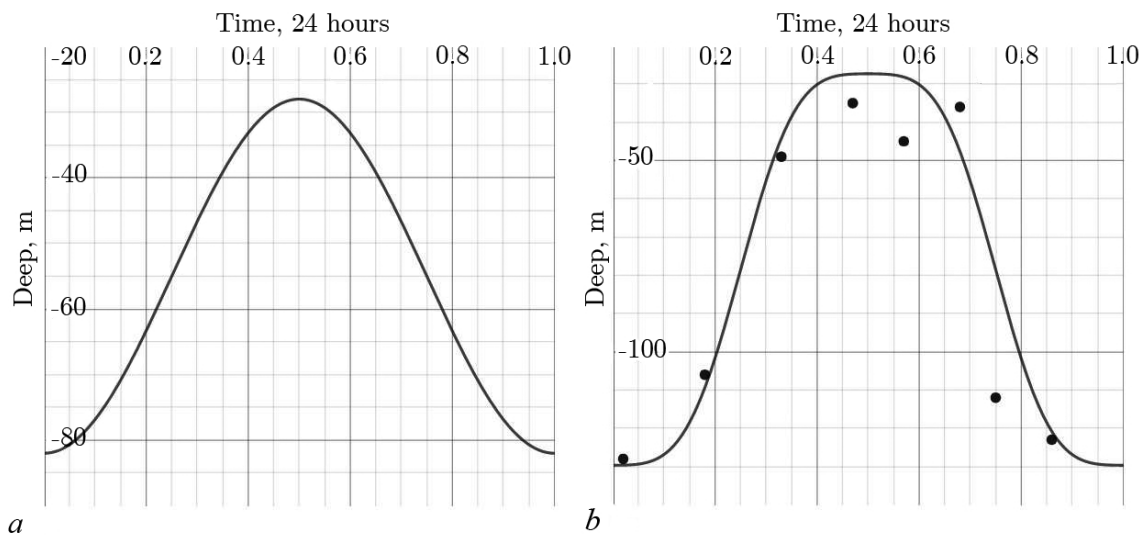


Рис. 2. Графики выживающих стратегий: *a* – график выживающей стратегии в случае линейно-квадратичных аппроксимаций факторов внешней среды; *b* – график выживающей стратегии в случае гиперболических аппроксимаций факторов внешней среды. Точками показаны наблюдаемые положения кладоцера *Calanus euxinus* 21.06.2011 в северо-восточной части акватории Черного моря

Fig. 2. Graphs of surviving strategies: *a* – graph of the surviving strategy in the case of linear-quadratic approximations of environmental factors; *b* – graph of the surviving strategy in the case of hyperbolic approximations of the environmental factors. The dots show the observed positions of the cladoceran *Calanus euxinus* on June 21, 2011 in the northeastern part of the Black Sea

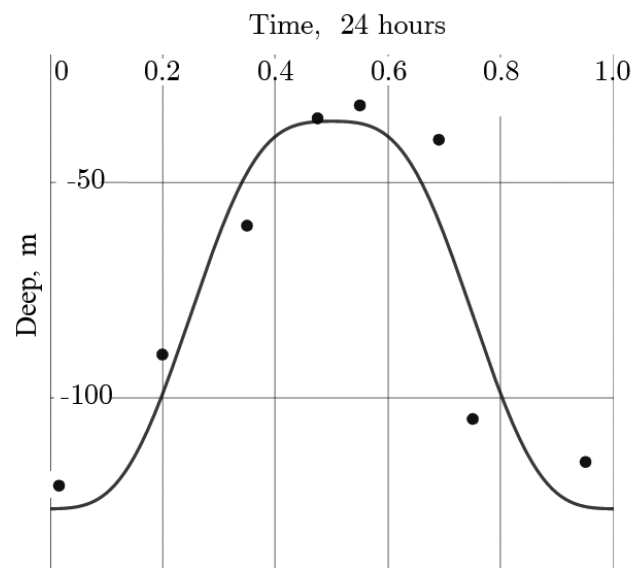


Рис. 3. Аппроксимация движения *Pseudocalanus elongatus*: Точками показаны наблюдаемые положения кладоцера *Pseudocalanus elongatus* 21.06.2011 в северо-восточной части акватории Черного моря

Fig. 3. Approximation of *Pseudocalanus Elongatus* motion. The dots show the observed positions of the cladoceran *Pseudocalanus elongates* on June 21, 2011 in the north-eastern part of the Black Sea



$\gamma = 1.2$  и система «хищник–две жертвы». При использовании описанной выше методики было установлено, что в данной системе выживают оба вида. Это соответствует наблюдаемому в природе наличию двух доминирующих видов клада *Calanus euxinus* и *Pseudocalanus elongatus* в северо-восточной части Черного моря.

### Заключение

В настоящей статье представлена новая методика построения функции приспособленности в случае ее зависимости от множества сосуществующих наследственных элементов — стратегий поведения. Методика предполагает два этапа вывода такой функции. Сначала восстанавливается функция приспособленности для некоторого конечного подмножества элементов на основе обработки данных долгосрочной динамики их численностей и сравнения их конкурентных преимуществ. При этом решается задача ранжирования на основе технологий машинного обучения, в результате чего идентифицируются значения коэффициентов функции приспособленности. На втором этапе выводится форма обобщенной функции приспособленности для произвольного множества элементов. Здесь используются уже найденные на предыдущем этапе значения коэффициентов, а также особенности межвидового взаимодействия, отраженные в модели, а именно, связь значений фазовых координат в устойчивом состоянии равновесия. Обобщенная функция приспособленности имеет две разные формы — для случая единственной выживающей стратегии и для случая нескольких выживающих стратегий. Приведен пример множества, в котором выживают две различные стратегии. Доказываются достаточные условия единственности наилучшей точки.

Предложенная методика построения функции приспособленности, зависящей от множества конкурирующих стратегий, хотя и использует частные особенности конкретной модели, но является достаточно общей и вполне может быть применена для широкого круга моделей популяционной динамики.

Построенная в результате моделирования стратегия суточных вертикальных миграций зоопланктона хорошо согласуется с эмпирическими данными.

Поиск выживающей стратегии фактически эквивалентен определению устойчивого состояния равновесия в модели. Если число сосуществующих наследственных стратегий жертвы в исследуемом сообществе достаточно велико (например, сотни тысяч), то число возможных состояний равновесия системы становится очень большим и решить задачу исследования их устойчивости классическими методами Ляпунова очень сложно. В этом случае поисковый алгоритм на основе максимизации функции приспособленности представляется удобной альтернативой для классического подхода.

С помощью построенной функции приспособленности можно моделировать эволюционно устойчивый режим суточных вертикальных миграций зоопланктона путем численного решения минимаксной задачи.

Предложенная методика построения функции приспособленности, зависящей от множества конкурирующих стратегий, является достаточно общей и вполне может быть применена для широкого круга моделей популяционной динамики.

Отметим, что решаемая здесь задача ранжирования связана с ключевой проблемой искусственного интеллекта — формирование собственной цели системы, определяющей ее поведение. В результате решения задачи ранжирования методами искусственного интеллекта может быть сформирована функция сравнения, которая позволяет находить наилучшую стратегию поведения. Однако в общей теории машинного обучения остается открытым вопрос об источнике порядка предпочтительности на обучающей выборке и предполагается, что этот порядок предъясняется системе внешним учителем. Кроме того, не всегда порядок предпочтительности, заданный на

некотором подмножестве, может быть распространен на более широкие множества. Настоящее исследование, проведенное для частного случая систем с целесообразным поведением — живых систем, показывает, как порядок предпочтительности возникает в виде результата конкуренции стратегий. Здесь фактически учителем является сам фактор выживания носителей той или иной стратегии. Кроме того, здесь показано, как формируется целевая функция даже в условиях зависимости порядка предпочтительности от множества конкурирующих стратегий.

### Список литературы

1. *Stucchi L., Pastor J. M., García-Algarra J., Galeano J.* A general model of population dynamics accounting for multiple kinds of interaction // *Complexity*. 2020. Vol. 2020. P. 7961327. DOI: 10.1155/2020/7961327.
2. *Victorov A. A., Kholodnov V. A.* The mathematical model of population dynamics // *Journal of Nanomedicine & Nanotechnology*. 2019. Vol. 5, no. 1. P. 009.
3. *Frisman E. Y., Zhdanova O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Revutskaya O. L.* Mathematical modeling of population dynamics based on recurrent equations: Results and prospects. Part I // *Biology Bulletin*. 2021. Vol. 48, no. 1. P. 1–15. DOI: 10.1134/S1062359021010064.
4. *McBride J. M., Nimphius S.* Biological system energy algorithm reflected in sub-system joint work distribution movement strategies: influence of strength and eccentric loading // *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10, no. 1. P. 12052. DOI: 10.1038/s41598-020-68714-8.
5. *Abiodun O. I., Jantan A., Omolara A. E., Dada K. V., Mohamed N. A. E., Arshad H.* State-of-the-art in artificial neural network applications: A survey // *Heliyon*. 2018. Vol. 4, no. 11. P. e00938. DOI: 10.1016/j.heliyon.2018.e00938.
6. *Gorban A. N., Zinovyev A.* Principal manifolds and graphs in practice: from molecular biology to dynamical systems // *International Journal of Neural Systems*. 2010. Vol. 20, no. 3. P. 219–232. DOI: 10.1142/S0129065710002383.
7. *Aynaud M.-M., Mirabeau O., Gruel N., Grossetête S., Boeva V., Durand S., Surdez D., Saulnier O., Zaïdi S., Gribkova S., Fouché A., Kairov U., Raynal V., Tirode F., Grünwald T. G. P., Bohec M., Baulande S., Janoueix-Lerosey I., Vert J.-P., Barillot E., Delattre O., Zinovyev A.* Transcriptional programs define intratumoral heterogeneity of ewing sarcoma at single-cell resolution // *Cell Reports*. 2020. Vol. 30, no. 6. P. 1767–1779. DOI: 10.1016/j.celrep.2020.01.049.
8. *Demidova A., Druzhinina O., Jaćimović M., Masina O., Mijajlović N.* Problems of synthesis, analysis and optimization of parameters for multidimensional mathematical models of interconnected populations dynamics // In: Jaćimović M., Khachay M., Malkova V., Posypkin M. (eds) *Optimization and Applications. OPTIMA 2019*. Vol. 1145 of Communications in Computer and Information Science. Cham: Springer, 2020. P. 56–71. DOI: 10.1007/978-3-030-38603-0\_5.
9. *Korobeinikov A., Shchepakina E., Sobolev V.* A black swan and canard cascades in an SIR infectious disease model // *Mathematical Biosciences and Engineering*. 2019. Vol. 17, no. 1. P. 725–736. DOI: 10.3934/mbe.2020037.
10. *Gavrilets S.* *Fitness Landscapes and the Origin of Species (MPB-41)*. Princeton: Princeton University Press, 2004. 480 p.
11. *Gyllenberg M., Metz J. A. J. H., Service R.* When do optimisation arguments make evolutionary sense? // In: Chalub F., Rodrigues J. (eds) *The Mathematics of Darwin's Legacy. Mathematics and Biosciences in Interaction*. Basel: Springer, 2011. P. 233–268. DOI: 10.1007/978-3-0348-0122-5\_12.
12. *Parvinen K., Dieckmann U., Heino M.* Function-valued adaptive dynamics and the calculus of variations // *Journal of Mathematical Biology*. 2006. Vol. 52, no. 1. P. 1–26. DOI: 10.1007/s00285-005-0329-3.
13. *Birch J.* Natural selection and the maximization of fitness // *Biological Reviews*. 2016. Vol. 91, no. 3. P. 712–727. DOI: 10.1111/brv.12190.

14. *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). 14-19 July 2019, Budapest, Hungary. New York: IEEE, 2019. DOI: 10.1109/IJCNN.2019.8852060.
15. *Clark C., Mangel M.* Dynamic State Variable Models in Ecology: Methods and Applications. Oxford: Oxford University Press, 2000. 289 p.
16. *Fiksen O., Giske J.* Vertical distribution and population dynamics of copepods by dynamic optimization // ICES Journal of Marine Science. 1995. Vol. 52, no. 3–4. P. 483–503. DOI: 10.1016/1054-3139(95)80062-X.
17. *Klimenko A. Y.* Entropy and equilibria in competitive systems // Entropy. 2014. Vol. 16, no. 1. P. 1–22. DOI: 10.3390/e16010001.
18. *Bratus A. S., Semenov Y. S., Novozhilov A. S.* Adaptive fitness landscape for replicator systems: to maximize or not to maximize // Mathematical Modelling of Natural Phenomena. 2018. Vol. 13, no. 3. P. 25–38. DOI: 10.1051/mmnp/2018040.
19. *Дрожжин С. В., Братусь А. С.* Математическая модель эволюции репликаторных систем // Вестник Московского университета. Сер. Вычислительная математика и кибернетика. 2018. № 3. С. 36–41.
20. *Горбань А. Н.* Обход равновесия. М.: Наука, 1984. 226 с.
21. *Gorban A. N.* Selection theorem for systems with inheritance // Mathematical Modelling of Natural Phenomena. 2007. Vol. 2, no. 4. P. 1–45. DOI: 10.1051/mmnp:2008024.
22. *Gorban A. N.* Self-simplification in Darwin's systems // In: Gorban A., Roose D. (eds) Coping with Complexity: Model Reduction and Data Analysis. Vol. 75 of Lecture Notes in Computational Science and Engineering. Berlin, Heidelberg: Springer, 2011. P. 311–344. DOI: 10.1007/978-3-642-14941-2\_17.
23. *Karev G. P., Kareva I. G.* Replicator equations and models of biological populations and communities // Mathematical Modelling of Natural Phenomena. 2014. Vol. 9, no. 3. P. 68–95. DOI: 10.1051/mmnp/20149305.
24. *Kuzenkov O., Ryabova E.* Variational principle for self-replicating systems // Mathematical Modelling of Natural Phenomena. 2015. Vol. 10, no. 2 P. 115–128. DOI: 10.1051/mmnp/201510208.
25. *Kuzenkov O. A., Ryabova E. A.* Limit possibilities of solution of a hereditary control system // Differential Equations. 2015. Vol. 51, no. 4. P. 523–532. DOI: 10.1134/S0012266115040096.
26. *Kuzenkov O., Morozov A.* Towards the construction of a mathematically rigorous framework for the modelling of evolutionary fitness // Bulletin of Mathematical Biology. 2019. Vol. 81, no. 11. P. 4675–4700. DOI: 10.1007/s11538-019-00602-3.
27. *Mohri M., Rostamizadeh A., Talwalkar A.* Foundations of Machine Learning. Cambridge: The MIT Press, 2012. 432 p.
28. *Liu T.-Y.* Learning to rank for information retrieval // Foundations and Trends in Information Retrieval. 2009. Vol. 3, no. 3. P. 225–331. DOI: 10.1561/15000000016.
29. *Tax N., Bockting S., Hiemstra D.* A cross-benchmark comparison of 87 learning to rank methods // Information Processing & Management. 2015. Vol. 51, no. 6. P. 757–772. DOI: 10.1016/j.ipm.2015.07.002.
30. *Rahangdale A., Raut S.* Machine learning methods for ranking // International Journal of Software Engineering and Knowledge Engineering. 2019. Vol. 29, no. 6. P. 729–761. DOI: 10.1142/S021819401930001X.
31. *Ibrahim O. A. S., Landa-Silva D.* An evolutionary strategy with machine learning for learning to rank in information retrieval // Soft Computing. 2018. Vol. 22, no. 10. P. 3171–3185. DOI: 10.1007/s00500-017-2988-6.

32. *Oliveira I. F. D., Ailon N., Davidov O.* A new and flexible approach to the analysis of paired comparison data // *Journal of Machine Learning Research*. 2018. Vol. 19, no. 60. P. 1–29.
33. *Ailon N.* An active learning algorithm for ranking from pairwise preferences with an almost optimal query complexity // *Journal of Machine Learning Research*. 2012. Vol. 13, no. 5. P. 137–164.
34. *Kuzenkov O., Morozov A., Kuzenkova G.* Exploring evolutionary fitness in biological systems using machine learning methods // *Entropy*. 2021. Vol. 23, no. 1. P. 35. DOI: 10.3390/e23010035.
35. *Sandhu S. K., Morozov A., Kuzenkov O.* Revealing evolutionarily optimal strategies in self-reproducing systems via a new computational approach // *Bulletin of Mathematical Biology*. 2019. Vol. 81, no. 11. P. 4701–4725. DOI: 10.1007/s11538-019-00663-4.
36. *Klimenko A. Y.* Intransitivity in theory and in the real world // *Entropy*. 2015. Vol. 17, no. 6. P. 4364–4412. DOI: 10.3390/e17064364.
37. *Ringelberg J.* *Diel Vertical Migration of Zooplankton in Lakes and Oceans*. Dordrecht: Springer, 2010. 356 p. DOI: 10.1007/978-90-481-3093-1.
38. *Ostrovskii A. G., Arashkevich E. G., Solovyev V. A., Shvoev D. A.* Seasonal variation of the sound-scattering zooplankton vertical distribution in the oxygen-deficient waters of the NE Black Sea // *Ocean Science*. 2021. Vol. 17, no. 4. P. 953–974. DOI: 10.5194/os-17-953-2021.
39. *Sakinan S., Gücü A. C.* Spatial distribution of the Black Sea copepod, *Calanus euxinus*, estimated using multi-frequency acoustic backscatter // *ICES Journal of Marine Science*. 2017. Vol. 74, no. 3. P. 832–846. DOI: 10.1093/icesjms/fsw183.
40. *Hays G. C.* A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 503, no. 1–3. P. 163–170. DOI: 10.1023/B:HYDR.0000008476.23617.b0.
41. *Kaiser M. J., Attrill M. J., Jennings S., Thomas D., Barnes D. K. A., Brierley A. S., Polunin N. V. C., Raffaelli D. G., Williams P. J. I. B.* *Marine Ecology: Processes, Systems, and Impacts*. Oxford: Oxford University Press, 2005. 557 p.
42. *Buesseler K. O., Lamborg C. H., Boyd P. W., Lam P. J., Trull T. W., Bidigare R. R., Bishop J. K. B., Casciotti K. L., Dehairs F., Elskens M., Honda M., Karl D. M., Siegel D. A., Silver M. W., Steinberg D. K., Valdes J., Mooy B. V., Wilson S.* Revisiting carbon flux through the ocean's twilight zone // *Science*. 2007. Vol. 316, no. 5824. P. 567–570. DOI: 10.1126/science.1137959.
43. *Ducklow H. W., Steinberg D. K., Buesseler K. O.* Upper ocean carbon export and the biological pump // *Oceanography*. 2001. Vol. 14, no. 4. P. 50–58. DOI: 10.5670/oceanog.2001.06.
44. *Isla A., Scharek R., Latasa M.* Zooplankton diel vertical migration and contribution to deep active carbon flux in the NW Mediterranean // *Journal of Marine Systems*. 2015. Vol. 143. P. 86–97. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2014.10.017.
45. *Archibald K. M., Siegel D. A., Doney S. C.* Modeling the impact of zooplankton diel vertical migration on the carbon export flux of the biological pump // *Global Biogeochemical Cycles*. 2019. Vol. 33, no. 2. P. 181–199. DOI: 10.1029/2018GB005983.
46. *Arcifa M. S., Peticarrari A., Bunioto T. C., Domingos A. R., Minto W. J.* Microcrustaceans and predators: diel migration in a tropical lake and comparison with shallow warm lakes // *Limnetica*. 2016. Vol. 35, no. 2. P. 281–296. DOI: 10.23818/limn.35.23.
47. *Häfker N. S., Meyer B., Last K. S., Pond D. W., Hüppe L., Teschke M.* Circadian clock involvement in zooplankton diel vertical migration // *Current Biology*. 2017. Vol. 27, no. 14. P. 2194–2201. DOI: 10.1016/j.cub.2017.06.025.
48. *Guerra D., Schroeder K., Borghini M., Camatti E., Pansera M., Schroeder A., Sparnocchia S., Chiggiato J.* Zooplankton diel vertical migration in the Corsica Channel (north-western Mediterranean Sea) detected by a moored acoustic Doppler current profiler // *Ocean Science*. 2019. Vol. 15, no. 3. P. 631–649. DOI: 10.5194/os-15-631-2019.

49. *Wishner K. F., Seibel B., Outram D.* Ocean deoxygenation and copepods: coping with oxygen minimum zone variability // *Biogeosciences*. 2020. Vol. 17, no. 8. P. 2315–2339. DOI: 10.5194/bg-17-2315-2020.
50. *Tutasi P., Escribano R.* Zooplankton diel vertical migration and downward C flux into the oxygen minimum zone in the highly productive upwelling region off northern Chile // *Biogeosciences*. 2020. Vol. 17, no. 2. P. 455–473. DOI: 10.5194/bg-17-455-2020.
51. *Baumgartner M. F., Tarrant A. M.* The physiology and ecology of diapause in marine copepods // *Annual Review of Marine Science*. 2017. Vol. 9. P. 387–411. DOI: 10.1146/annurev-marine-010816-060505.
52. *Тихонов Д. А., Медвинский А. Б.* Анализ взаимных корреляций между колебаниями обилия популяций планктона и корреляций между колебаниями планктонного обилия и вариациями температуры на примере экосистемы Нарочанских озер // *Биофизика*. 2019. № 4. С. 747–753. DOI: 10.1134/S0006302919040148.
53. *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.
54. *Сергеева В. М., Дриц А. В., Флинт М. В.* Особенности распределения и питания доминирующих видов зоопланктона в условиях осеннего развития кокколитофорид в восточной части Баренцева моря // *Океанология*. 2019. Т. 59, № 5. С. 734–745. DOI: 10.31857/S0030-1574595734-745.
55. *Morozov A., Kuzenkov O. A., Arashkevich E. G.* Modelling optimal behavioural strategies in structured populations using a novel theoretical framework // *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9, no. 1. P. 15020. DOI: 10.1038/s41598-019-51310-w.
56. *Morozov A. Y., Kuzenkov O. A.* Towards developing a general framework for modelling vertical migration in zooplankton // *Journal of Theoretical Biology*. 2016. Vol. 405. P. 17–28. DOI: 10.1016/j.jtbi.2016.01.011.
57. *Базыкин А. Д.* Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. 368 с.
58. *Ризниченко Г. Ю.* Лекции по математическим моделям в биологии. Москва-Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика, 2002. 232 с.
59. *Бишоп К. М.* Распознавание образов и машинное обучение. М.: Вильямс, 2020. 960 с.
60. *Danovaro R., Carugati L., Berzano M., Cahill A. E., Carvalho S., Chenuil A., Corinaldesi C., Cristina S., David R., Dell'Anno A., Dzhenbekova N., Garcés E., Gasol J. M., Goela P., Féral J.-P., Ferrera I., Forster R. M., Kurekin A. A., Rastelli E., Marinova V., Miller P. I., Moncheva S., Newton A., Pearman J. K., Pitois S. G., Reñé A., Rodríguez-Ezpeleta N., Saggiomo V., Simis S. G. H., Stefanova K., Wilson C., Martire M. L., Greco S., Cochrane S. K. J., Mangoni O., Borja A.* Implementing and innovating marine monitoring approaches for assessing marine environmental status // *Frontiers in Marine Science*. 2016. Vol. 3. P. 213. DOI: 10.3389/fmars.2016.00213.
61. *Sato M.* Variability in Diel Vertical Migration of Zooplankton and Physical Properties in Saanich Inlet, British Columbia. PhD Thesis. Victoria, Canada: University of Victoria, 2013. 122 p.
62. *Morozov A. Y., Kuzenkov O. A., Sandhu S. K.* Global optimisation in Hilbert spaces using the survival of the fittest algorithm // *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. 2021. Vol. 103. P. 106007. DOI: 10.1016/j.cnsns.2021.106007.

## References

1. *Stucchi L., Pastor JM, García-Algarra J, Galeano J.* A general model of population dynamics accounting for multiple kinds of interaction. *Complexity*. 2020;2020:7961327. DOI: 10.1155/2020/7961327.

2. Victorov AA, Kholodnov VA. The mathematical model of population dynamics. *Journal of Nanomedicine & Nanotechnology*. 2019;5(1):009.
3. Frisman EY, Zhdanova OL, Kulakov MP, Neverova GP, Revutskaya OL. Mathematical modeling of population dynamics based on recurrent equations: Results and prospects. Part I. *Biology Bulletin*. 2021;48(1):1–15. DOI: 10.1134/S1062359021010064.
4. McBride JM, Nimphius S. Biological system energy algorithm reflected in sub-system joint work distribution movement strategies: influence of strength and eccentric loading. *Scientific Reports*. 2020;10(1):12052. DOI: 10.1038/s41598-020-68714-8.
5. Abiodun OI, Jantan A, Omolara AE, Dada KV, Mohamed NAE, Arshad H. State-of-the-art in artificial neural network applications: A survey. *Heliyon*. 2018;4(11):e00938. DOI: 10.1016/j.heliyon.2018.e00938.
6. Gorban AN, Zinovyev A. Principal manifolds and graphs in practice: from molecular biology to dynamical systems. *International Journal of Neural Systems*. 2010;20(3):219–232. DOI: 10.1142/S0129065710002383.
7. Aynaud MM, Mirabeau O, Gruel N, Grossetête S, Boeva V, Durand S, Surdez D, Saulnier O, Zaïdi S, Gribkova S, Fouché A, Kairov U, Raynal V, Tirode F, Grünwald TGP, Bohec M, Baulande S, Janoueix-Lerosey I, Vert JP, Barillot E, Delattre O, Zinovyev A. Transcriptional programs define intratumoral heterogeneity of ewing sarcoma at single-cell resolution. *Cell Reports*. 2020;30(6):1767–1779. DOI: 10.1016/j.celrep.2020.01.049.
8. Demidova A, Druzhinina O, Jaćimović M, Masina O, Mijajlovic N. Problems of synthesis, analysis and optimization of parameters for multidimensional mathematical models of interconnected populations dynamics. In: Jaćimović M, Khachay M, Malkova V, Posypkin M, editors. *Optimization and Applications. OPTIMA 2019*. Vol. 1145 of *Communications in Computer and Information Science*. Cham: Springer; 2020. P. 56–71. DOI: 10.1007/978-3-030-38603-0\_5.
9. Korobeinikov A, Shchepakina E, Sobolev V. A black swan and canard cascades in an SIR infectious disease model. *Mathematical Biosciences and Engineering*. 2019;17(1):725–736. DOI: 10.3934/mbe.2020037.
10. Gavrilets S. *Fitness Landscapes and the Origin of Species (MPB-41)*. Princeton: Princeton University Press; 2004. 480 p.
11. Gyllenberg M, Metz JAJH, Service R. When do optimisation arguments make evolutionary sense? In: Chalub F, Rodrigues J, editors. *The Mathematics of Darwin's Legacy. Mathematics and Biosciences in Interaction*. Basel: Springer; 2011. P. 233–268. DOI: 10.1007/978-3-0348-0122-5\_12.
12. Parvinen K, Dieckmann U, Heino M. Function-valued adaptive dynamics and the calculus of variations. *Journal of Mathematical Biology*. 2006;52(1):1–26. DOI: 10.1007/s00285-005-0329-3.
13. Birch J. Natural selection and the maximization of fitness. *Biological Reviews*. 2016;91(3):712–727. DOI: 10.1111/brv.12190.
14. 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). 14-19 July 2019, Budapest, Hungary. New York: IEEE; 2019. DOI: 10.1109/IJCNN.2019.8852060.
15. Clark C, Mangel M. *Dynamic State Variable Models in Ecology: Methods and Applications*. Oxford: Oxford University Press; 2000. 289 p.
16. 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. DOI: 10.1016/1054-3139(95)80062-X.
17. Klimenko AY. Entropy and equilibria in competitive systems. *Entropy*. 2014;16(1):1–22. DOI: 10.3390/e16010001.
18. Bratus AS, Semenov YS, Novozhilov AS. Adaptive fitness landscape for replicator systems: to



- maximize or not to maximize. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2018;13(3):25–38. DOI: 10.1051/mmnp/2018040.
19. Drozhzhin SV, Bratus AS. Mathematical model of evolution of replicator systems. *Bulletin of Moscow University. Series: Computational Mathematics and Cybernetics*. 2018;(3):36–41 (in Russian).
  20. Gorban AN. *Equilibrium Bypass*. Moscow: Nauka; 1984. 226 p. (in Russian).
  21. Gorban AN. Selection theorem for systems with inheritance. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2007;2(4):1–45. DOI: 10.1051/mmnp:2008024.
  22. Gorban AN. Self-simplification in Darwin’s systems. In: Gorban A, Roose D, editors. *Coping with Complexity: Model Reduction and Data Analysis*. Vol. 75 of *Lecture Notes in Computational Science and Engineering*. Berlin, Heidelberg: Springer; 2011. P. 311–344. DOI: 10.1007/978-3-642-14941-2\_17.
  23. Karev GP, Kareva IG. Replicator equations and models of biological populations and communities. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2014;9(3):68–95. DOI: 10.1051/mmnp/20149305.
  24. Kuzenkov O, Ryabova E. Variational principle for self-replicating systems. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2015;10(2):115–128. DOI: 10.1051/mmnp/201510208.
  25. Kuzenkov OA, Ryabova EA. Limit possibilities of solution of a hereditary control system. *Differential Equations*. 2015;51(4):523–532. DOI: 10.1134/S0012266115040096.
  26. 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. DOI: 10.1007/s11538-019-00602-3.
  27. Mohri M, Rostamizadeh A, Talwalkar A. *Foundations of Machine Learning*. Cambridge: The MIT Press; 2012. 432 p.
  28. Liu TY. Learning to rank for information retrieval. *Foundations and Trends in Information Retrieval*. 2009;3(3):225–331. DOI: 10.1561/1500000016.
  29. Tax N, Bockting S, Hiemstra D. A cross-benchmark comparison of 87 learning to rank methods. *Information Processing & Management*. 2015;51(6):757–772. DOI: 10.1016/j.ipm.2015.07.002.
  30. Rahangdale A, Raut S. Machine learning methods for ranking. *International Journal of Software Engineering and Knowledge Engineering*. 2019;29(6):729–761. DOI: 10.1142/S021819401930001X.
  31. Ibrahim OAS, Landa-Silva D. An evolutionary strategy with machine learning for learning to rank in information retrieval. *Soft Computing*. 2018;22(10):3171–3185. DOI: 10.1007/s00500-017-2988-6.
  32. Oliveira IFD, Ailon N, Davidov O. A new and flexible approach to the analysis of paired comparison data. *Journal of Machine Learning Research*. 2018;19(60):1–29.
  33. Ailon N. An active learning algorithm for ranking from pairwise preferences with an almost optimal query complexity. *Journal of Machine Learning Research*. 2012;13(5):137–164.
  34. Kuzenkov O, Morozov A, Kuzenkova G. Exploring evolutionary fitness in biological systems using machine learning methods. *Entropy*. 2021;23(1):35. DOI: 10.3390/e23010035.
  35. Sandhu SK, Morozov A, Kuzenkov O. Revealing evolutionarily optimal strategies in self-reproducing systems via a new computational approach. *Bulletin of Mathematical Biology*. 2019;81(11):4701–4725. DOI: 10.1007/s11538-019-00663-4.
  36. Klimenko AY. Intransitivity in theory and in the real world. *Entropy*. 2015;17(6):4364–4412. DOI: 10.3390/e17064364.
  37. Ringelberg J. *Diel Vertical Migration of Zooplankton in Lakes and Oceans*. Dordrecht: Springer; 2010. 356 p. DOI: 10.1007/978-90-481-3093-1.
  38. Ostrovskii AG, Arashkevich EG, Solovyev VA, Shvoev DA. Seasonal variation of the sound-scattering zooplankton vertical distribution in the oxygen-deficient waters of the NE Black Sea. *Ocean Science*. 2021;17(4):953–974. DOI: 10.5194/os-17-953-2021.
  39. Sakinan S, Gücü AC. Spatial distribution of the Black Sea copepod, *Calanus euxinus*, estimated

- using multi-frequency acoustic backscatter. *ICES Journal of Marine Science*. 2017;74(3):832–846. DOI: 10.1093/icesjms/fsw183.
40. Hays GC. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*. 2003;503(1–3):163–170. DOI: 10.1023/B:HYDR.0000008476.23617.b0.
  41. Kaiser MJ, Attrill MJ, Jennings S, Thomas D, Barnes DKA, Brierley AS, Polunin NVC, Raffaelli DG, Williams PJIB. *Marine Ecology: Processes, Systems, and Impacts*. Oxford: Oxford University Press; 2005. 557 p.
  42. Buesseler KO, Lamborg CH, Boyd PW, Lam PJ, Trull TW, Bidigare RR, Bishop JKB, Casciotti KL, Dehairs F, Elskens M, Honda M, Karl DM, Siegel DA, Silver MW, Steinberg DK, Valdes J, Mooy BV, Wilson S. Revisiting carbon flux through the ocean’s twilight zone. *Science*. 2007; 316(5824):567–570. DOI: 10.1126/science.1137959.
  43. Ducklow HW, Steinberg DK, Buesseler KO. Upper ocean carbon export and the biological pump. *Oceanography*. 2001;14(4):50–58. DOI: 10.5670/oceanog.2001.06.
  44. Isla A, Scharek R, Latasa M. Zooplankton diel vertical migration and contribution to deep active carbon flux in the NW Mediterranean. *Journal of Marine Systems*. 2015;143:86–97. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2014.10.017.
  45. Archibald KM, Siegel DA, Doney SC. Modeling the impact of zooplankton diel vertical migration on the carbon export flux of the biological pump. *Global Biogeochemical Cycles*. 2019;33(2): 181–199. DOI: 10.1029/2018GB005983.
  46. Arcifa MS, Peticarrari A, Bunioto TC, Domingos AR, Minto WJ. Microcrustaceans and predators: diel migration in a tropical lake and comparison with shallow warm lakes. *Limnetica*. 2016;35(2):281–296. DOI: 10.23818/limn.35.23.
  47. Häfker NS, Meyer B, Last KS, Pond DW, Hüppe L, Teschke M. Circadian clock involvement in zooplankton diel vertical migration. *Current Biology*. 2017;27(14):2194–2201. DOI: 10.1016/j.cub.2017.06.025.
  48. Guerra D, Schroeder K, Borghini M, Camatti E, Pansera M, Schroeder A, Sparnocchia S, Chiggiato J. Zooplankton diel vertical migration in the Corsica Channel (north-western Mediterranean Sea) detected by a moored acoustic Doppler current profiler. *Ocean Science*. 2019;15(3): 631–649. DOI: 10.5194/os-15-631-2019.
  49. Wishner KF, Seibel B, Outram D. Ocean deoxygenation and copepods: coping with oxygen minimum zone variability. *Biogeosciences*. 2020;17(8):2315–2339. DOI: 10.5194/bg-17-2315-2020.
  50. Tutasi P, Escribano R. Zooplankton diel vertical migration and downward C flux into the oxygen minimum zone in the highly productive upwelling region off northern Chile. *Biogeosciences*. 2020;17(2):455–473. DOI: 10.5194/bg-17-455-2020.
  51. Baumgartner MF, Tarrant AM. The physiology and ecology of diapause in marine copepods. *Annual Review of Marine Science*. 2017;9:387–411. DOI: 10.1146/annurev-marine-010816-060505.
  52. Tikhonov DA, Medvinsky AB. An analysis of mutual correlations between fluctuations in plankton population abundances and temperature variations based on the example of the ecosystem of the Naroch lakes. *Biophysics*. 2019;64(4):593–598. DOI: 10.1134/S0006350919040201.
  53. Giricheva E. The influence of trophic interactions in the plankton community on its spatiotemporal dynamics. *Mathematical Biology and Bioinformatics*. 2019;14(2):393–405 (in Russian). DOI: 10.17537/2019.14.393.
  54. Sergeeva VM, Drits AV, Flint MV. Distribution and feeding of dominant zooplankton species

- under autumn coccolithophorid development in the eastern part of the Barents Sea. *Oceanology*. 2019;59(5):658–668. DOI: 10.1134/S0001437019050175.
55. Morozov A, Kuzenkov OA, Arashkevich EG. Modelling optimal behavioural strategies in structured populations using a novel theoretical framework. *Scientific Reports*. 2019;9(1):15020. DOI: 10.1038/s41598-019-51310-w.
  56. Morozov AY, Kuzenkov OA. Towards developing a general framework for modelling vertical migration in zooplankton. *Journal of Theoretical Biology*. 2016;405:17–28. DOI: 10.1016/j.jtbi.2016.01.011.
  57. Bazykin AD. *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*. Singapore: World Scientific; 1998. 216 p. DOI: 10.1142/2284.
  58. Riznichenko GY. *Lectures on Mathematical Models in Biology*. Moscow-Izhevsk: *Regulyarnaya i Haoticheskaya Dinamika*; 2002. 232 p. (in Russian).
  59. Bishop CM. *Pattern Recognition and Machine Learning*. New York: Springer-Verlag; 2006. 738 p.
  60. Danovaro R, Carugati L, Berzano M, Cahill AE, Carvalho S, Chenuil A, Corinaldesi C, Cristina S, David R, Dell'Anno A, Dzhenbekova N, Garcés E, Gasol JM, Goela P, Féral JP, Ferrera I, Forster RM, Kurekin AA, Rastelli E, Marinova V, Miller PI, Moncheva S, Newton A, Pearman JK, Pitois SG, Reñé A, Rodríguez-Ezpeleta N, Saggiomo V, Simis SGH, Stefanova K, Wilson C, Martire ML, Greco S, Cochrane SKJ, Mangoni O, Borja A. Implementing and innovating marine monitoring approaches for assessing marine environmental status. *Frontiers in Marine Science*. 2016;3:213. DOI: 10.3389/fmars.2016.00213.
  61. Sato M. *Variability in Diel Vertical Migration of Zooplankton and Physical Properties in Saanich Inlet, British Columbia*. PhD Thesis. Victoria, Canada: University of Victoria; 2013. 122 p.
  62. Morozov AY, Kuzenkov OA, Sandhu SK. Global optimisation in Hilbert spaces using the survival of the fittest algorithm. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. 2021;103:106007. DOI: 10.1016/j.cnsns.2021.106007.



*Кузенков Олег Анатольевич* — родился в Горьковской области (1961). Окончил с отличием факультет вычислительной математики и кибернетики Горьковского государственного университета им. Н. И. Лобачевского (1984). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук по специальности «Дифференциальные уравнения и математическая физика» (1989, ГГУ). С 2015 года работает на кафедре дифференциальных уравнений, математического и численного анализа Института информационных технологий, математики и механики Нижегородского государственного университета имени Н. И. Лобачевского. Научные интересы — теория меры, оптимизация и теория оптимального управления, математическое моделирование. Имеет более 120 публикаций по указанным направлениям.

Россия, 603022 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23  
 Нижегородский государственный университет имени Н. И. Лобачевского  
 E-mail: kuzenkov\_o@mail.ru  
 ORCID: 0000-0001-9407-0517  
 AuthorID (eLibrary.Ru): 12881