

## ЧИСЛЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРЕДНЕРЕСТОВОЙ И НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЯ СЕМЕЙСТВА ТЕРПУГОВЫХ РЫБ (НА ПРИМЕРЕ ОДНОПЕРОВОГО ТЕРПУГА)

© 2023 г. А.Н. Четырбоцкий\*,\*, А.Н. Вдовин\*\*, В.А. Четырбоцкий\*\*\*

\*Дальневосточный геологический институт ДВО РАН,  
просп. 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022, Россия

\*\*Тихоокеанский филиал ВНИИ рыбного хозяйства и океанографии («ТИНРО»),  
пер. Шевченко, 4, Владивосток, 690091, Россия

\*\*\*Физический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,  
Ленинские горы, 1, Москва, 119991, Россия

#E-mail: chetyrbotsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.09.2022 г.

После доработки 25.10.2022 г.

Принята к публикации 27.10.2022 г.

Предложена пространственно-временная модель динамики терпуговых рыб в период их преднерестовых и нерестовых массовых миграций. Модель разработана на материале оригинальных верифицированных многолетних наблюдений и промышленных уловов в заливе Петра Великого (Японское море), запись уравнений динамики плотности самцов/самок и массовых суточных перемещений рыб выполнена в терминах уравнений переноса. Эти уравнения представлены в форме модифицированных уравнений Патлака–Келлера–Сегеля, согласно которым поток объектов/субстанции направлен вдоль градиентов введенных функций зон стимулов. Полагается, что в преднерестовый период происходят морфофизиологическая (биохимическая терморегуляция и ряд других эндогенных процессов) и поведенческая адаптации к достаточно длительному и энергозатратному нересту, где стимулом массовых перемещений рыб выступает их пребывание в комфортных для них в этот период условиях среды. При нересте стимул обуславливает поиск распределенных в прибрежной области дна водоема удобных и хорошо аэрированных выступов его рельефа. Моделирование связанных со стимулами действий выполнено на основании сведений о предпочтительных глубинах преднерестовой зоны рыб и особенностях распределений комфортных для них участков нереста. Полагается, что интенсивность суточных перемещений пропорциональна их линейному размеру (чем крупнее рыба, тем быстрее она движется). В уравнениях для этапа нереста учитывается пространственная конкуренция самцов, что в естественных условиях наблюдается только в окрестности нерестовых участков. Вне этих участков самцы продолжают поиски новых удобных для нереста участков. Для самок стимулом передвижений выступают скопления самцов, сигналом о скоплении которых могут выступать некоторые выделяемые самцами субстанции (например, выделяемая самцами слизь) или визуальный контакт. Учитывается диффузия распределения рыб и вязкость среды обитания (диффузия скорости). Начальное распределение рыб задается их усредненным за многолетний период наблюдений июльским распределением в заливе Петра Великого.

*Ключевые слова:* миграция рыб, нерест, уравнения Патлака–Келлера–Сегеля, зона адаптации.

DOI: 10.31857/S0006302923010155, EDN: OBCFQP

Характер пространственно-временной последовательности этапов жизненного цикла рыб отражает особенности их эволюционного пути развития. Так, в преднерестовый этап поколения нерестовых мигрирующих видов рыб регулярно преодолевают значительные расстояния, чтобы затем образовать нерестовые скопления. Для терпуговых рыб это область первой сотни метров морских глубин, которая обычно к моменту начала преднерестовой миграции уже достаточно для

них прогрета и аэрирована. Именно здесь происходит их приспособление к продолжительному энергозатратному периоду последующего нереста. К тому же повышенная температура этих глубин интенсифицирует процессы созревания их половых продуктов. И здесь же рыбы усиленно питаются, компенсируя затраты энергии на формирование половых продуктов.

Согласно наблюдениям, самцы первыми покидают преднерестовую зону и поднимаются к

местам нереста, что связано с расчисткой нерестового участка и подготовкой галечного грунта для строительства нерестового бугра [1]. Перед занятием нерестовых участков самцы прогоняют более или менее крупных рыб. Вслед за ними сюда отправляются и самки для откладывания икры, которую затем оплодотворяют самцы. Интересно заметить, что многократное спаривание и увеличение плотности в скоплениях обеспечивает репродуктивный успех в условиях идеального распределения самок [2, 3].

Постановка задач математического моделирования преднерестовых и нерестовых миграций морских рыб не является важной темой предметно ориентированных публикаций, что, по-видимому, обусловлено трудностями выбора универсальных (или относительно стандартных) схем из-за различий в стратегии размножения, этологии нереста и характера миграций. На наш взгляд, основная причина такой ситуации состоит в мобильности перемещений рыб и малости их размеров по сравнению с остальными характерными размерами. Количественные измерения показателей у плавающих рыб и обследование нерестилищ на порядок сложнее аналогичных исследований в сухопутной среде. Между тем актуальность таких исследований определяется теоретическими и прикладными аспектами. Во-первых, активные перемещения рыб дают искаженную оценку промысловых запасов, что может отразиться на рациональной эксплуатации промысловой части популяции. Кроме того, полученные результаты могут оказаться полезными для краткосрочного прогнозирования промысловой обстановки.

Цель работы состоит в разработке компактной численной 1D-модели преднерестовой и нерестовой миграций массовых самцов и самок, где в рамках единого механизма рассматриваются проблемы преднерестовой приспособляемости и таксис рыб, конкуренция самцов за место нерестового участка. Под таксисом здесь понимаются массовые направленные перемещения, обусловленные неоднородностью пространственного распределения некоторого стимула [4]. Для решения поставленных задач вводится понятие этапа адаптации, по завершения которого самцы и следующие за ними самки уходят на нерест. Для самок в качестве стимула их передвижений выступают скопления самцов, сигналом о таком скоплении могут являться выделяемые ими некоторые химические вещества (например, выделяемая самцами характерная слизь). Для оценки адекватности модели и понимания сущности результатов моделирования выполнен ряд вычислительных экспериментов на примере терпуга

*Pleurogrammus azonus*, который является наиболее массовым представителем семейства терпуговых Hexagrammidae, включающего в себя три рода и 9 видов [5].

## МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Количественным основанием для построения модели является система уравнений Патлака—Келлера—Сегеля [6, 7]. Суть положений ее механизма состоит в принятии положения о направленных массовых перемещениях особей в поле гетерогенного распределения некоторой функции, которая в терминах работ [7, 8] именуется стимулом или так называемым медленным таксисом. В частности, стимулом для насекомых выступают распределения концентрации их пищевого субстрата [7], а для бактерий водоносных пластов — распределение концентрации их питательных веществ [9]. Полагается, что поток непосредственно самих объектов пропорционален распределению стимула. Иная ситуация положена в основу моделей [10, 11], где интенсивность перемещений пропорциональна градиенту стимула. Подобным образом этот градиент «управляет» характером усредненных за сутки скоростей объектов изучения.

В системе уравнений Патлака—Келлера—Сегеля допускается, что объект наделен таксисом к некоторым характеристикам окружающей среды (такими как температура, соленость, рельеф местности и т. д.), то есть он способен воспринимать некоторый внешний сигнал [12]. Здесь рассматриваются четыре типа таких распределений, посредством которых моделируется направленное массовое перемещение нерестовых рыб: градиент зоны адаптации, градиент зоны нереста и распределение самцов уже непосредственно перед нерестовыми участками (в этот период самки перемещаются вслед за самцами и, кроме того, на этих участках самцы конкурируют между собой за оплодотворение икры).

При построении модели принимаются такие допущения:

1. Динамика распределения плотности рыб следует уравнению переноса, где еще дополнительно учитывается диффузия их плотности и естественная смертность.
2. Вводятся понятия зоны адаптации и зоны действия стимулов.
3. Динамика скорости перемещений пропорциональна градиенту зоны стимула и вязкости среды.

4. Длительность преднерестового адаптационного этапа  $t^*$ , по его завершению рыбы поднимаются в зону нереста.

5. Поскольку перед нерестом самцы прогоняют от нерестовых кладок других рыб, то на этом этапе самцы конкурируют между собой за участки мест кладок.

6. По сравнению с самцами у самок отмечается несколько иной переход из зоны адаптации на

нерест, после которого они направлено следуют за самцами.

7. На границах среды отсутствуют потоки компонентов системы.

8. Для динамических переменных заданы начальные распределения.

Согласно принятым допущениям, запись уравнений модели принимает вид

$$\left\{ \begin{array}{l} \partial_t M = \partial_x (U_M M) - \beta_M M + D_M \partial_{xx} M, \\ \partial_t F = \partial_x (U_F F) - \beta_F F + D_F \partial_{xx} F, \\ \partial_t U_M = \partial_x (k_{11} R - k_{12} M) + D_M^{(U)} \partial_{xx} U_M, \\ \partial_t U_F = \partial_x (k_{21} R + k_{22} M) + D_F^{(U)} \partial_{xx} U_F, \\ \partial_x M|_{a,b} = \partial_x F|_{a,b} = 0 \text{ и } \partial_x U_M|_{a,b} = \partial_x U_F|_{a,b} = 0, \\ M(x, 0) = M_0(x), F(x, 0) = F_0(x), U_M(x, 0) = U_F(x, 0) = U_0(x). \end{array} \right. \quad (1)$$

где  $x$  и  $t$  — пространственная и временная координаты;  $M(x, t)$ ,  $U_M(x, t)$ ,  $F(x, t)$ ,  $U_F(x, t)$  — плотности распределений, скорости самцов и самок;  $\beta_M$  и  $\beta_F$  — коэффициенты естественной смертности;  $R(x, t)$  — функция зоны стимулов;  $D_M$ ,  $D_F$ ,  $D_M^{(U)}$ ,  $D_F^{(U)}$  — коэффициенты диффузии (первый подстрочный индекс указывает на соответствующую переменную:  $M$  — самец,  $F$  — самка);  $\{k_{ij}, i, j = 1, 2\}$  — зависящие от времени неотрицательные коэффициенты пропорциональности. Их временная за-

висимость отражает неравномерность вклада стимулов в динамику системы уравнений (1). Коэффициенты  $k_{11}$  и  $k_{21}$  характеризуют степень «привлекательности» стимулов, а  $k_{12}$  и  $k_{22}$  — пространственную конкуренцию самцов за нерестовые участки и направленное движение самок вслед за самцами уже непосредственно при нересте.

Функции зоны стимулов  $\{R_i, i = 1 \div 3\}$  определяются таким представлением:

$$R(x) = \begin{cases} R_1(x), & \text{при } t < t^*, \\ R_2(x), & \text{самцы при } t > t^*, \\ R_3(x) = [R_1(x) + R_2(x)] / 2, & \text{самки при } t > t^*, \end{cases}$$

где характер распределения каждого из них в наибольшей степени соответствует наблюдениям;  $R_1(x)$  характеризует общую для самцов и самок зону стимула на этапе адаптации, а  $R_2(x)$  и  $R_3(x)$  — их зоны стимулов переходов на этап нереста. Отличное от нуля начальное движение рыб  $U_0(x) \neq 0$  обусловлено гормональным фоном их организма,

что обычно выражается в окраске отдельных частей тела рыб. В частности, у терпуга — это напоминающая поднятое забрало черная маска [13].

Численное решение системы уравнений (1) выполняется матричной прогонкой, вычислительная схема которой следует записи

$$A_i^{(t)} Y_{i-1}^{(t+1)} - B_i^{(t)} Y_i^{(t+1)} + C_i^{(t)} Y_{i+1}^{(t+1)} = -F_i^{(t)},$$

где  $i$  — номер узла схемы ( $I = 1 \div n$ ,  $N$  — число узлов);  $\{A_i^{(t)}, B_i^{(t)}, C_i^{(t)}; i = 2 \div N\}$  — набор матриц  $4 \times 4$ ;

$$Y_i^{(t+1)} = (M_{i,t+1}, F_{i,t+1}, U_{i,t+1}^{(M)}, U_{i,t+1}^{(F)})', i = 2 \div N.$$

Элементы матриц следуют выражениям

$$\left\{ \begin{array}{l} A_i^{(t)} = \text{diag} \left( \frac{\Delta t}{\Delta x} U_{i-1/2,t}^{(M)} + \frac{\Delta t}{\Delta x^2} D_M, \frac{\Delta t}{\Delta x} U_{i-1/2,t}^{(F)} + \frac{\Delta t}{\Delta x^2} D_F, \frac{\Delta t}{\Delta x^2} D_U^{(M)}, \frac{\Delta t}{\Delta x^2} D_U^{(F)} \right) \\ B_{1,1} = \frac{\Delta t}{\Delta x} U_{i+1/2,t}^{(M)} + 1 + 2 \frac{\Delta t}{\Delta x^2} D_M + \beta_M \Delta t, \quad B_{2,2} = \frac{\Delta t}{\Delta x} U_{i+1/2,t}^{(F)} + 1 + 2 \frac{\Delta t}{\Delta x^2} D_F + \beta_F \Delta t \\ B_{3,3} = 1 + 2 \frac{\Delta t}{\Delta x^2} D_U^{(M)}, \quad B_{4,4} = 1 + 2 \frac{\Delta t}{\Delta x^2} D_U^{(F)} \\ B_{3,3} = 1 + 2 \frac{\Delta t}{\Delta x^2} D_U^{(M)}, \quad B_{4,4} = 1 + 2 \frac{\Delta t}{\Delta x^2} D_U^{(F)} \\ A_{3,1} = \frac{\Delta t}{\Delta x} k_{1,2}, \quad B_{3,1} = -A_{3,1}, \quad A_{4,1} = -\frac{\Delta t}{\Delta x} k_{2,2}, \quad B_{4,1} = -A_{4,1} \\ F_i^{(t)} = (M_{i,t+1}, F_{i,t+1}, U_{i,t+1}^{(M)} + \frac{\Delta t}{\Delta x} k_{1,1} \Delta R_i, U_{i,t+1}^{(F)} + \frac{\Delta t}{\Delta x} k_{2,1} \Delta R_i) \end{array} \right. , \quad (2)$$

где функция  $\text{diag}(\cdot)$  – функция построения диагонали матрицы,  $\Delta t$  и  $\Delta x$  – размеры вычислительной сетки.

### ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Детализация функций и коэффициентов системы уравнений (1) здесь выполнена на основании усредненных многолетних наблюдений преднерестовых и нерестовых миграций однопервого терпуга. Учитываются также наблюдаемые условия его жизненного цикла. Так,  $R(x)$  из выражений (2) в зоне адаптации  $[x_1, x_2]$  оказывается близким к нормальному распределению, а в прибрежной зоне нереста  $[x_0, x_3]$  – близким ло-

гнормальному распределению [14, 15]. Применительно для  $R(x)$  здесь уместно особенно подчеркнуть именно смысловой характер указанных распределений: в первом случае это распределение обусловлено влиянием многих слабо взаимосвязанных случайных величин, каждая из которых вносит малый вклад относительно общей суммы; основание формирования логнормального распределения случайных величин составляет процесс, где действие каждого добавочного фактора на случайную величину пропорционально ее добавочному уровню [16]. По-видимому, такая ситуация отражает эволюцию рыб. Согласно сказанному, здесь принимается следующая аппроксимация этих функций

$$R(x, t) = \begin{cases} R_1(x) = A_1 \exp[-a \cdot (x - x_1)^2 (x_2 - x_1)^{-2}], & \text{при } t < t^*, \\ R_2(x) = A_2 x \exp(-bx), & \text{самцы при } t > t^*, \\ R_3(x) = [R_1(x) + R_2(x)] / 2, & \text{самки при } t > t^*, \end{cases} \quad (3)$$

где коэффициенты  $A_1$ ,  $A_2$  и  $a$  вычисляются на основании наблюдений. В частности, для терпуга интервал зоны нагула и адаптации рыб  $x_1 = 40$  м,  $x_2 = 90$  м, а зоны нереста  $x_0 = 5$  м,  $x_3 = 25$  м [17]; коэффициенты  $A_1 = 1$  ед. (единиц) и  $a = 0.25$  оценивали подбором; коэффициенты  $A_2 = 14.8147$  ед. · м<sup>-1</sup> и  $b = 0.085$  м<sup>-1</sup> оценивали методом наименьших квадратов на основании линейного соотношения, которое получено после взятия логарифма от обеих частей выражения для  $R_2(x)$ . Для представления  $R_2(x)$  вместо логнормального представления функции зоны стимула используется более простая кривая Рикера [18],

которая по своей форме во многом подобна этому представлению.

В последующих вычислениях для каждого из распределений  $\{R_i(x), i = 1 \div 3\}$  выполнена единичная нормировка (сумма его членов приведена к единице). Нормированные распределения зон стимулов модели (1) представлены на рис. 1.

Границы изменения аргументов функций зон стимулов расширены на весь диапазон глубин, что не соответствует принятым на практике представлениям (обычно указываются конкретные значения [13]). Такая ситуация обусловлена незначительными отличиями этих функций от нуля вне указанных интервалов, так и нахождения рыб в других глубинных пределах. Так, определенная

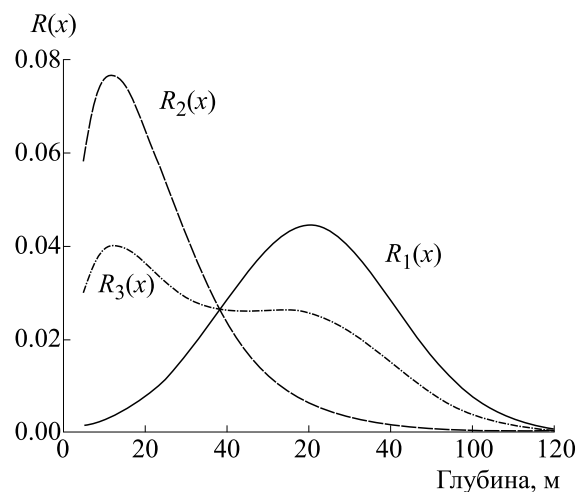


Рис. 1. Нормированные распределения зон стимулов в модели (1).

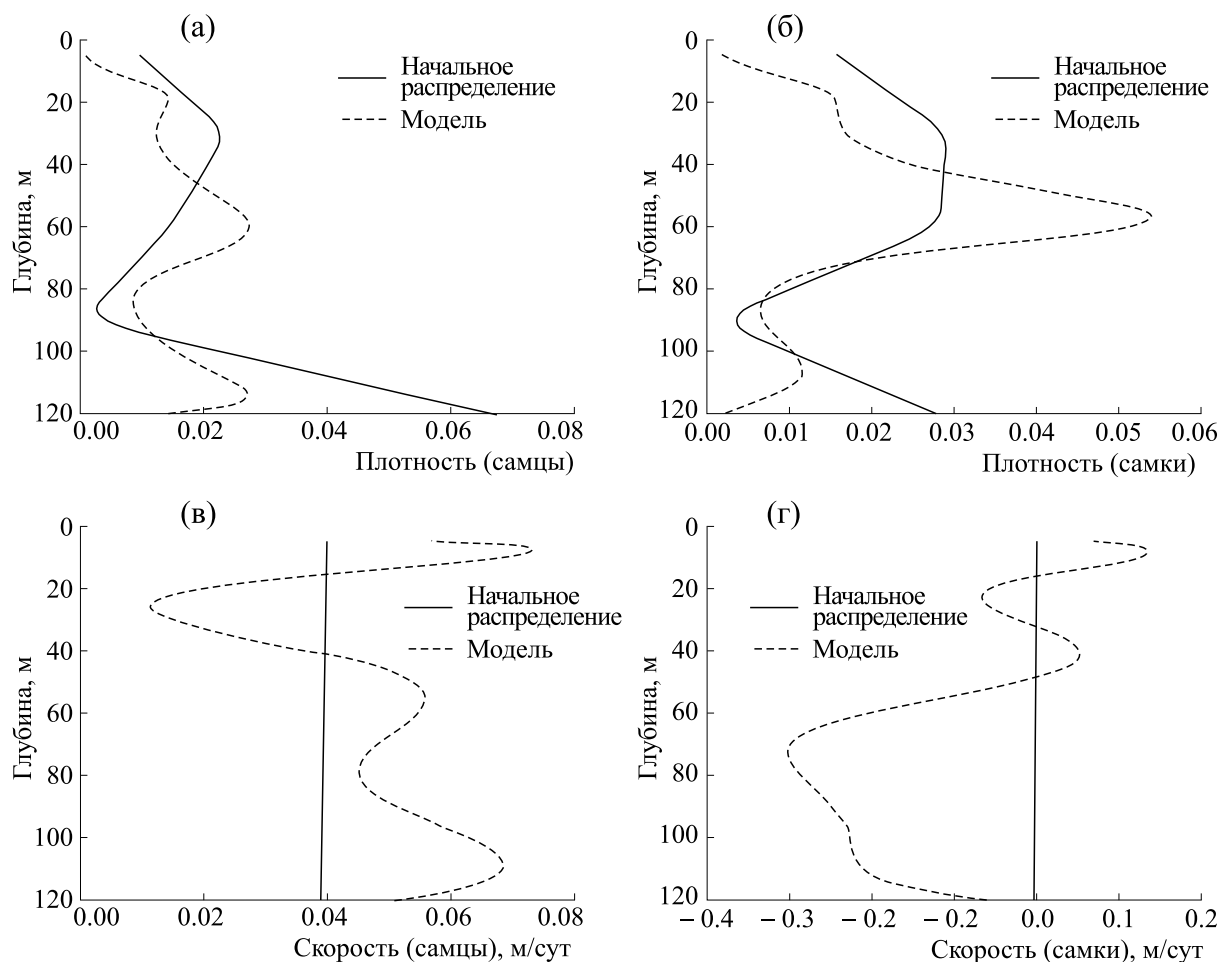


Рис. 2. (а)–(г) – Плотности модельных распределений и скорости перемещений: на 60-е сутки моделирования.

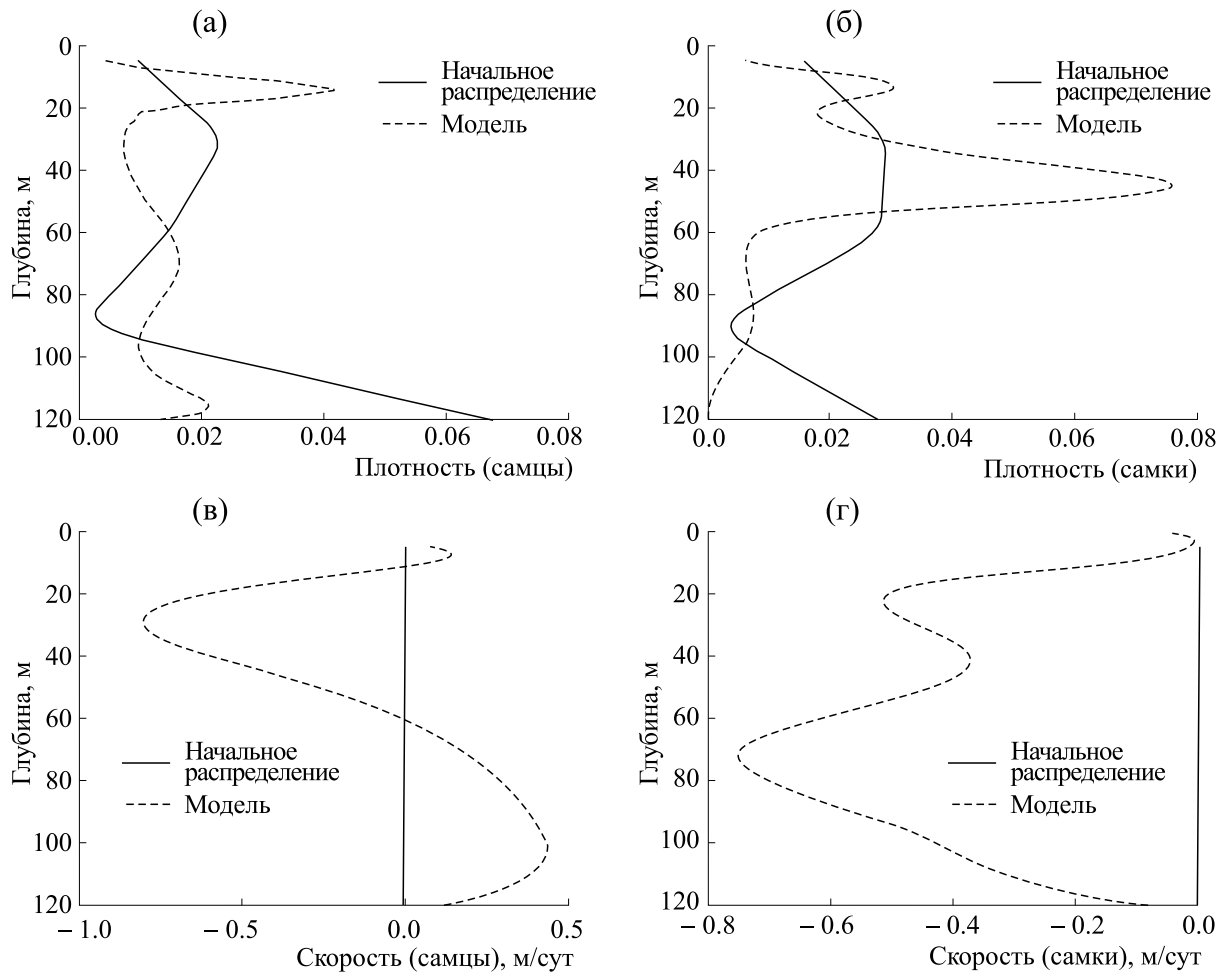


Рис. 3. (а)–(г) –Плотности модельных распределений и скорости перемещений: на на 110-е сутки моделирования.

доля половозрелых рыб не участвует в нересте, что связано с патологиями половых продуктов.

Численные значения параметров модели (1) представлены в табл. 1. Плотности модельных распределений и скорости перемещений, соответствующие разным периодам моделирования, представлены на рис. 2 и 3.

Анализ представленных на графиках кривых дает следующую предметную интерпретацию. Для самцов 60-е сутки (рис. 2а,в) являются продолжением их движения из зоны адаптации в зону нереста, на что указывает повышенное зна-

чение плотности в районе 20 м и направление суточных перемещений/скоростей самцов. На 60-е сутки самки в основном еще пребывают в зоне их преднерестовой адаптации (рис. 2б,г). Тогда же начинается их перемещение в зону нереста. На 110-е сутки (рис. 3) основная часть самцов находится в таком интервале глубин нереста, где отмечается низкая скорость их перемещений. Для самок отмечается аналогичная картина. Имеется также определенное запаздывание по временам следования самок на нерест.

Сопоставление кривых на рис. 2 и 3 показывает, что длительность введенного здесь адаптаци-

Таблица 1. Численные значения параметров модели

|                                        |                                             |                                                  |                                   |
|----------------------------------------|---------------------------------------------|--------------------------------------------------|-----------------------------------|
| $\Delta t = 1$ сутки                   | $D_M = 0.95 \text{ м}^2 \text{ сутки}^{-1}$ | $D_M^{(U)} = 2.1 \text{ м}^2 \text{ сутки}^{-1}$ | $k_{11} = 9.8 \text{ сутки}^{-1}$ |
| $\Delta x = 5$ м                       | $D_F = 0.9 \text{ м}^2 \text{ сутки}^{-1}$  | $D_F^{(U)} = 2.1 \text{ м}^2 \text{ сутки}^{-1}$ | $k_{21} = 9.8 \text{ сутки}^{-1}$ |
| $\beta_M = 10^{-3} \text{ сутки}^{-1}$ | $\beta_F = 10^{-3} \text{ сутки}^{-1}$      | $k_{12} = 10^{-5} \text{ сутки}^{-1}$            | $k_{22} = 0.7 \text{ сутки}^{-1}$ |

онного этапа для самок на 20–30% выше, чем у самцов. Представляется, что это связано с особенностями формирования половых продуктов самок, массы гонад которых в несколько раз превосходят массу гонад самцов [19].

Изменение направлений суточных скоростей (с плюса на минус и обратно) отражает рыскание рыб в зонах их адаптации и стимулов, которое вызвано неоднородностью морской среды и гетерогенностью популяционной структуры.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разработана компактная 1D численная модель преднерестовой и нерестовой миграций рыб, которая основана на уравнениях системы Патлака–Келлера–Сегеля, введен этап преднерестовой адаптации рыб, введена зон действия стимулов. В модели в рамках единого механизма реализуются следующие процессы: преднерестовая адаптация рыб, конкуренция самцов за участки нереста; на этапе нереста самки направлено следуют за самцами (таксис). Разработан механизм коммуникации, согласно которому самцы первыми следуют на нерестовые участки, что стимулирует последующее перемещение самок.

Следуя положениям модели, массовые перемещения рыб обусловлены фиксированными в водных глубинах градиентами зоны действий стимулов, в качестве которых выступают комфортные для преднерестовой адаптации глубины, хорошо аэрированные и удобные для нереста выступы участков дна, распределения самцов. Анализ результатов показывает: при нерестовой миграции самцы перемещаются быстрее самок, хотя и дольше на находятся на нерестилищах; самые медленные перемещения отмечены для промежуточной зоны, где проходит адаптация; непрерывность переходов между этапами; длительность введенного здесь адаптационного этапа на 20–30% выше, чем у самцов. Результаты численных экспериментов показали непрерывность переходов между этапом преднерестовой адаптации рыб и этапом нереста.

Согласно построенной модели функции зоны адаптации и зон стимулов нереста определены на всем интервале глубин. Такое допущение приводит к разнонаправленности суточных скоростей, которые интегрально обуславливают основное направление к нерестовой зоне. Принятия такого допущения оказывается отражением природного факта пропуска нереста части половозрелых рыб.

Представляется, что введение в рассмотрение функций распределений стимулов имеет определенное применение при моделировании пространственно-временной динамики биологических объектов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность д.б.н. В.В. Суханову и к.б.н. В.Е. Гомелюк за многочисленные обсуждения и консультации по рассматриваемым в работе вопросам.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. В. В. Абрамов, Зоологич. журн., **32** (6), 1198 (1953).
2. С. И. Павлов, Изв. Самарского науч. центра РАН, **11** (1), 34 (2009).
3. A. Toleuchanov, M. Panfilov, and A. Karatauev, in *Communications in Computer and Information Science. Mathematical Modeling in Technological Processes* (Springer, 2015), Vol. 549, pp. 177–189.
4. Ю. Н. Тютюнов, А. Д. Загребнева, Ф. А. Сурков и А. И. Азовский, Биофизика, **54**, (3), 508 (2009).
5. N. Takajoshi, Res. Popul. Ecd., **35** (1), 45 (1993).
6. В. Н. Говорухин, А. Б. Моргулис и Ю. В. Тютюнов, Докл. РАН, **372** (6), 730 (2000).
7. E. F. Keller and L. A. Segel, J. Theor. Biol., **30**, 225 (1971).
8. А. В. Никитина, Изв. ЮФУ. Технические науки, № 7 (96), 173 (2009).
9. Y. V. Tyutyunova, L. I. Titovab, and I. N. Senina, Ecol. Complexity **31**, 170 (2017).
10. В. Н. Говорухин и А. Д. Загребнева, Компьютерные исследования и моделирование, **12** (4), 831 (2020).
11. А. Б. Моргулис и К. К. Ильин, Вестн. ВГУ. Сер. Физика. Математика, № 2, 114 (2019).
12. А. Б. Моргулис, Вестн. ЮУрГУ. Сер. «Математика. Механика. Физика», **11** (3), 28 (2019).
13. В. Н. Гомелюк, Вопросы ихтиологии, **27** (6), 991 (1987).
14. R. De Graaf and P. Dam, in *Salish Sea Ecosystem Conf.* (2014) p. 6. <https://cedar.wvu.edu/ssec/2014ssec/Day1/6>.
15. W. E. Ricker, *Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. Bull.* 191 (Ottawa, 1975).
16. А. Н. Колмогоров, в сб. *Теория вероятностей и математическая статистика* (Наука, М., 1986).
17. А. Н. Вдовин, Изв. ТИНРО, **123**, 16 (1998).
18. M. D. Robarts and J. F. Piatt, J. Fish Biol., **54** (5), 1050 (2005).
19. А. Н. Вдовин и А. Н. Четырбоцкий, Труды ВНИРО, **170**, 26 (2018).

## Numerical Modeling of Pre-Spawning and Spawning Migrations of the Representative of the Family Hexagrammidae: The Case of the Arabesque Greenling

A.N. Chetirbotsky\*, A.N. Vdovin\*\*, and V.A. Chetirbotsky\*\*\*

*\*Far East Geological Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,  
prosp. 100-letiya Vladivostoka 159, Vladivostok, 690022 Russia*

*\*\*Pacific Branch of Research Institute of Fishery and Oceanography ("TINRO"),  
per. Shevchenko 4, Vladivostok, 690091 Russia*

*\*\*\*Faculty of Physics, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1/2, Moscow, 119991 Russia*

This paper presents a spatio-temporal model of greenling dynamics during pre-spawning and spawning mass migrations. The developed model is based on original verified long-term observations and data on industrial fishing in the Peter the Great Bay (Sea of Japan), and the equations of the dynamics of the density of males/females and the mass daily movements of fish are written in terms of the transfer equations. These equations are written in the form of the modified Patlak–Keller–Segel equations, according to which the flow of objects/substances is directed along the gradients of stimulus introduced. It is believed that in the pre-spawning season, adaptation in morpho-physiological (biochemical thermoregulation and a number of other endogenous processes) and behavioral responses of fish to sufficiently long and energy-consuming spawning can occur, where the stimulus for mass movements of fish is optimal environmental conditions for spawning events. During the spawning period, selected sites will be found in convenient and well-aerated embayments located at the bottom of reservoir in the coastal area. Modeling of stimuli-related movements is performed based on information about the preferred water depths of the fish's pre-spawning area and relevant features relating to a selection of suitable bedding sites. It is assumed that the intensity of daily motion is proportional to their linear size (the larger the fish becomes, the faster it is). The equations for the spawning stage take into account the spatial competition of males, but in natural conditions it is observed only in the vicinity of spawning areas. Being away from these areas, males continued to look for new sites good for the spawn. For females, their movement is provoked by males that assembled in schools, the signal of which can be certain chemical elements released by males (for example, mucus secretion from males) or visual contact. The diffusion of fish distribution and the viscosity of the habitat (velocity diffusion) are taken into account. The initial distribution of fish is given according to the average distribution of fish in July over a long-term observation period in the Peter the Great Bay.

*Keywords: fish migration, spawning, Patlak–Keller–Segel equations, adaptation zone*