

## ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ КРИТИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

**А. Ю. Переварюха**

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН

14-линия 39, г. Санкт-Петербург, 197110, Российская Федерация, E-mail: madelf@pisem.net

В статье рассмотрено моделирование популяционного процесса с точки зрения мультистабильности динамических систем. Системой уравнений формализована убыль численности в раннем онтогенезе рыб, которая определяет эффективность воспроизводства и формирование взрослого поколения. В модель включено предположение об увеличении скорости роста при разреженной плотности. Проблема описания резкого снижения воспроизводства, наблюдавшегося для каспийских популяций после перелова, решена методом функционального дополнения. Модель исследована как дискретно-непрерывная структура в вычислительной среде. Получена бистабильная динамическая система, имеющая помимо пары устойчивых равновесий неустойчивую стационарную точку – состояние с критической численностью нерестового запаса, уменьшение которой ставит вид под угрозу вымирания. Эффективность воспроизводства популяции находящейся в надкритическом диапазоне весьма велика, что может послужить поводом для ошибочных оптимистичных промысловых прогнозов.

**Ключевые слова:** моделирование экологических процессов, особые состояния в динамике популяций.

## ДИНАМІЧНА МОДЕЛЬ КРИТИЧНОГО СТАНУ ПОПУЛЯЦІЇ

**А. Ю. Переварюха**

Санкт-Петербурзький інститут інформатики та автоматизації РАН

14-лінія 39, м. Санкт-Петербург, 197110, Російська Федерація, E-mail: madelf@pisem.net

У статті розглянуто моделювання популяційного процесу з точки зору мультистабільності динамічних систем. Системою рівнянь формалізована убуток чисельності в ранньому онтогенезі риб, яка визначає ефективність відтворення та формування дорослого покоління. У модель увімкнено вистава про збільшення швидкості росту при розрідженню щільності. Проблема методів описи різкого зниження відтворювання, що спостерігалось для каспійських популяцій після перелову, вирішена функціональним доповненням. Модель розглянута як дискретно-безперервна структура в обчислювальному засобі. Досліджена динамічна система, що має крім пари стійких рівноваг нестійку стаціонарну точку – стан з критичною чисельністю нерестового запасу, зменшення якої ставить вид під загрозу вимирання. Ефективність відтворення популяції в надкритичному стані весьма велика, що може послужити приводом для хибних оптимістичніших промыслових прогнозів.

**Ключові слова:** моделювання екологічних процесів, особливі стани в динаміці популяцій.

**АКТУАЛЬНОСТЬ РАБОТЫ.** Для задач экологии и природопользования развивались модели, ориентированные на определение механизмов саморегуляции численности при ограничивающем влиянии факторов среды. При наличии арсенала моделей практическая организация рационального использования биоресурсов на основе прогностической математического аппарата оценивается как сложная. Перелов, приведший к угрозе исчезновения осетровых рыб Нижней Волги, можно объяснить слабостью мер контроля эксплуатации. Коллапс рыбных запасов отмечался в регионах с действующей научно-обоснованной системой регулирования эксплуатации, как например с промыслом трески на атлантическом побережье Канады [1]. Запоздалым решением об остановке оскудевшего промысла иногда не удается своевременно предотвращать дальнейшие необратимые последствия деградации биоресурсов.

Теоретическая экология формулируется на уровне качественных принципов, а не строгих законов. Заимствованные из механики методы описания процессов в отсутствие строго формализованных законов оказались не столь эффективны в новой области применения. Начиная с уравнения П. Ферхюльста предполагалось, что популяция характеризуется некоторым репродуктивным потенциалом,  $r$ -параметром, что выразилось в том числе в представлении о  $K$ - и  $r$ -стратегиях выживания ви-

дов. Однако, наблюдения свидетельствуют, что  $r$ -параметр постоянен только в усредненных условиях [2].

**Цель работы** – разработка модели репродуктивного процесса, описывающей скорость убыли численности в раннем онтогенезе рыб при формирование поколений. Подобная формализация должна строиться на основе гибкого подхода. Предлагаем рассматривать жизненный цикл поколений как дискретную последовательность непрерывных этапов. Сначала целесообразно обсудить сложности интерпретации динамики применявшихся ранее в промысловых расчетах функциональных итераций.

**МАТЕРИАЛ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.** Службами учета неоднократно отмечался нестабильный характер воспроизводства облавливаемых популяций лососевых рыб, мигрирующих для размножения в реки. Фиксировалось отсутствие пропорциональной зависимости  $R \approx \delta S$  между нерестовым запасом и сезонным пополнением. Возникла теория о роли различных факторов смертности в зависимости от плотности рыб на нерестилищах [3]. Личиночные стадии крупных осетровых и лососевых протекают при высокой плотности, даже если взрослых рыб не так много. Канадский биолог У.Е. Рикер, рассматривая причины уменьшения пополнения при возрастании нерестового стада, предложил теоретическую концепцию о существовании

зависимости запаса и пополнения, и роли её свойств при долговременной эксплуатации [4]. Он предложил так же «простую» формулу расчета ожидаемой величины пополнения  $R = f(S)$ :

$$f(S) = aS \exp(-bS), \quad (1)$$

где  $S$  – от английского «stock» величина нерестового запаса,  $b$  – коэффициент, отражающий величину, обратную количеству производителей, при котором число выжившей молодежи максимально,  $b \leq 1$ ;  $a$  – параметр характеристика репродуктивного потенциала. График зависимости пополнения от численности производителей называется «кривой воспроизводства». (1) задает несимметричную куполообразную кривую с асимптотой  $\lim_{S \rightarrow \infty} f(S) = 0$  и одним нетривиальным пересечением  $R^*$  с биссектрисой координатного угла  $R = S$ .

При применении модели (1) возникает ряд сложностей. С увеличением количества отложенной икры выживаемость молодежи должна уменьшаться до неразличимых значений, что противоречит наблюдениям над аквариумными популяциями, где пополнение уменьшается до некоторого  $Q \neq 0 = const$ . (1) при моделировании на ЭВМ сообщества гидробионтов часто использовалась как кусочно-гладкая, до некоторого критического количества, где при  $S \leq S_c$  значение  $R$  устанавливалось постоянным.

При низких численностях производителей (1) предсказывает увеличение скорости воспроизводства. При стремящемся к нулю количестве отложенной икры, удельная эффективность пополнения стремится к предельному значению:

$$\frac{dR}{dS} = a \exp(-bS)(1-bS), \lim_{S \rightarrow 0} a \exp(-bS)(1-bS) = a.$$

Свойство исключает использование (1) для моделирования деградировавших из-за нерационального промысла популяций рыб, и в частности интересующей нас динамики численности волжских осетровых. Более того, это не соответствует концепции экологии, известной как «принцип Олли» [5].

Модель (1) обладает интересными свойствами, о которых не имели представлений применявшие её экологи, и потому не предложили для них адекватной биологической интерпретации.

Рассмотрим процесс изменения состояния популяции, определяемый зависимостью запаса-пополнение в виде динамической системы, математического объекта, для которого можно указать набор величин: динамических переменных, характеризующих состояние системы. Значения таких переменных в последующий момент времени рассчитываются из текущих значений по закону, называемому оператором эволюции. Динамическая система представляется тройкой  $\langle M, T, \psi \rangle$ , состоящей из фазового пространства  $M$ , времени  $T$ , оператора эволюции  $\psi$ . Для  $\forall x \in M$  и  $\forall t, s \in T$  выполняется условие:  $\psi(\psi(x, t), s) = \psi(x, s+t)$ .

Множество  $\{\psi^{(t)}(x)\}_{t \in T}$  фазовая траектория точки  $x$ . Графически эволюция диссипативной динамической системы во времени представляется движе-

нием точек в фазовом пространстве к аттрактору, подмножеству фазового пространства  $A \subseteq M$  инвариантному относительно эволюции:  $\psi^{(t)}(A) = A$  для всех  $t \in T$  и такое, что существует окрестность  $U$  множества  $A$ , в которой для всех  $y \in U$  выполняется  $\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = A$ . Регулярными аттракторами для отображения интервала  $\psi: \mathbf{I} \rightarrow \mathbf{I}$  считаются состояние равновесия с неподвижной точкой  $x^*$ :  $\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = x^*$  и устойчивый цикл, соответствующий режиму периодических автоколебаний.

Стремящиеся к одному аттрактору множество точек есть его область притяжения, которая может быть непрерывным подинтервалом  $\Omega \subset \mathbf{I}$ , так и образовывать фрактальное множество [6]. Рассмотрим динамическую систему как полугруппу итераций  $\{\psi^{(j)}\}_{j \geq 0}$ . Пусть  $R_0, R_1, R_2, \dots$  последовательность точек эволюции системы, определённых условием  $R_{j+1} = \psi(R_j)$  при всех  $j \geq 0$ . Качественное поведение зависит от параметра  $a$ , он является управляющим. До определённого значения  $a$ , не превышающего бифуркационное, система стремится к точечному аттрактору  $R^* = \ln a/b$ . Первый метаморфоз поведения системы происходит, когда производная, вычисленная в неподвижной точке, перестаёт удовлетворять критерию устойчивости  $|\psi'(R^*)| < 1$ . Для

(1) это происходит при выполнении условия  $a > e^2$ :

$$\psi'(R) = a e^{-bR} - b R a e^{-bR},$$

$$\psi'(R^*) = a e^{-b \frac{\ln a}{b}} - b \frac{\ln a}{b} a e^{-b \frac{\ln a}{b}} = \frac{a(1 - \ln a)}{e^{\ln a}} = 1 - \ln a.$$

$$1 - \ln a = -1, \quad a = e^2.$$

Параметр  $b$  не влияет на топологические характеристики фазового портрета. Динамическая система стремится в устойчивое циклическое состояние с периодом 2: глобальный аттрактор, состоящий из двух периодических точек. Факт, что  $x_{n+1} = a x_n e^{-b x_n}$  имеет в большом диапазоне параметра цикл, говорит о том, что не стоит от построенного по эмпирическим данным графика ожидать удачной аппроксимации с применением куполообразной кривой (1).

Далее увеличивая  $a$ , будем наблюдать рост амплитуды колебаний, и по достижению порогового значения  $a > 12.51$ , произойдёт бифуркация удвоения периода и установится цикл  $p = 4$ . При дальнейшем увеличении  $a$  все быстрее реализуется каскад бифуркаций удвоения периода. Около  $a > 14.8$  невозможно выделить устойчивых точек или замкнутого цикла. Происходит детерминированный хаос, напоминающий стохастический процесс и очень чувствительный к начальным условиям. Траектория притягивается к подмножеству фазового пространства, получившему из-за своих фрактальных свойств название «странный аттрактор». Важно знать, что спектр нелинейных эффектов не ограничивается сценарием хаотизации через бесконечный каскад удвоений, универсальность которого описана на

примере  $x_{n+1} = \eta x_n (1 - x_n)$  М. Фейгенбаумом в работе [7]. В ограниченных диапазонах при  $a > 14,8$  наблюдаются «окна периодичности» устойчивых циклов  $p \neq 2^i$ , далее вновь испытывающих удвоения.

В  $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$  наблюдаем последовательность касательных бифуркаций с появлением устойчивых циклов периодов  $p \neq 2^i$ . Ли и Йорк в 1975 г. показали, если одномерное отображение  $R_{j+1} = \psi(R_j)$  при значении параметра  $a = \bar{a}$  имеет цикл периода  $p = 3$ , то оно при  $\bar{a}$  имеет и бесконечное множество циклов всех других периодов. Ранее в 1964 г. киевский математик А.Н. Шарковский доказал, что если одномерное отображение  $\psi: \mathbf{I} \rightarrow \mathbf{I}$  имеет цикл  $p = n$ , то оно также имеет циклы со всевозможными периодами  $\tilde{n}_i$ , предшествующими числу  $n$ , среди целых чисел, выписанных в специальном порядке Шарковского, который завершает число три [8].

Появлению окон предшествует явление «перемежаемости». Перемежаемостью считается режим чередования во времени почти регулярных колебаний (ламинарная фаза) с интервалами хаотического поведения (турбулентная фаза). Перед появлением циклических точек график третьей итерации функции  $f^3(S) \equiv f(f(f(S)))$  образует каналы, по которым в строгой последовательности траектория движется довольно долго. Выход точки траектории из канала определяет короткую турбулентную фазу. Такое поведение при настройке параметров может служить индикатором скорых резких изменений.

**ОБСУЖДЕНИЕ.** Появление хаоса интерпретировалось в биологическом контексте как последствие повышения репродуктивного потенциала популяции. В (1) это параметр  $a$ , но для динамики подобных унимодальных отображений при  $[a, \bar{a}]$  мы увидим набор резких изменений поведения, для которых нам трудно найти рациональное толкование. При использовании более сложных нелинейных дискретных моделей практические выводы будут определяться свойствами критерия устойчивости аттрактора уже как функции нескольких переменных. Рассматривая различные воздействия на популяцию, подчиняющуюся (1), мы получим, например, что искусственное воспроизводство хаотизирует динамику, а промысел наоборот уменьшает амплитуду колебаний. Однако, выводы будут универсальны для целого семейства итераций функций, удовлетворяющих критериям теоремы Д. Сингера, называемых *SU*-отображения.

Для построения куполообразных кривых запаса популяции были предложены довольно сложные преобразования исходных данных наблюдений. Актуален вопрос: имеют ли смысл методы построения кривой, если эмпирические данные о воспроизводстве не прошедшей все стадии деградации популяций и для которых справедлива (1), будут представлены в виде сгущений точек на графике, а не ожидаемой кривой с явным максимумом. Интересен пример построения кривой воспроизводства в [4] по данным наблюдений за численностью тихоокеан-

ской горбуши с двухлетним жизненным на рис. 1.

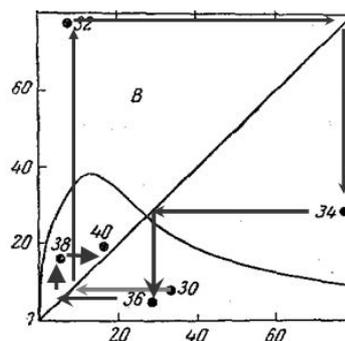


Рисунок 1 – Попытка аппроксимации данных кривой (1).

Динамика популяции начиная с 1930 г. как видно по построенной нами траектории аperiodическая с неустойчивым равновесием, но аппроксимационная кривая обладает одной стационарной точкой, которая, судя по наклону касательной, устойчива.

*Решаемая популяционная проблема.* Не для всех видов рыб актуальна теория пополнения. В большей степени ее методы обоснованы для анадромных видов, заходящих из морей для нереста на речном грунте. Изучение ретроспективных данных о популяциях анадромных рыб Нижней Волги позволило выявить нелинейные особенности в формировании пополнения. Общей задачей наших исследований является анализ на основе вычислительных модельных сценариев антропогенно-обусловленных процессов деградации биоресурсов экосистемы Волго-Каспия. К прогнозированию уловов осетровых методы динамической теории пополнения У. Рикера ранее не применялись, основным фактором считался гидрологический режим реки.

Среди разнообразной опубликованной информации интересны сведения о количестве молоди осетра, полученной от некоторой запаса, обработанные нами методом скользящей средней (рис. 2). Количество пропущенных на нерест в Волгу производителей за период наблюдений изменялась существенно: от 2500 тыс. экз. в 1979-81 гг. до 25 тыс. в 2000-х гг. [9]. В настоящее время мы не имеем достоверной информации о состоянии нерестовой части популяции *Acipenser gueldenstaedtii*. С 2010 г. три вида осетровых внесены в «Красную книгу» и промысел запрещен. Имеющиеся сведения с 1968 г. об общей численности осетровых Каспия по данным тралового учета [10] многими специалистами оцениваются как менее достоверные [11], чем информация о проходе производителей на нерестилища в створе реки.

Кривая воспроизводства осетра (на рис. 2 усреднение по трем) характеризуется как скошенная куполообразная. Мы можем увидеть отчетливо гладкую кривую, а не сгущение точек. Следовательно, состояние популяции определялось промысловой смертностью сильнее, чем зависимостью  $f(S)$ . Отметим важный момент, при пропуске менее  $350 \cdot 10^3$  шт. непропорционально резко уменьшается количество скатывающейся в море молоди. Выявлен статистически достоверный пороговый эффект

скачкообразного перехода эффективности воспроизводства на некий отличный от нуля минимальный диапазон, более чувствительный к условиям среды.

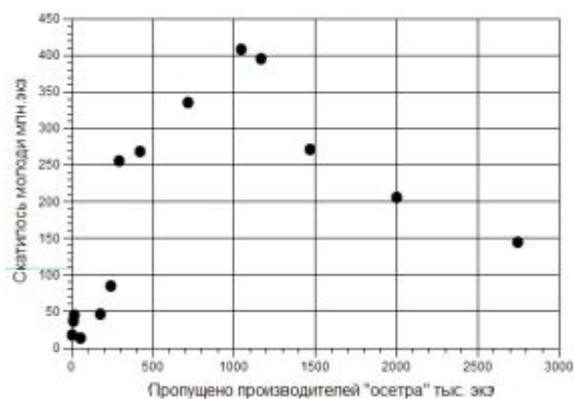


Рисунок 2 – Данные о воспроизводстве волжского осетра

Подобное явление оказалось характерно не только для единственной волжской популяции. Сам У. Рикер не рассматривал (1) как единственно возможную нелинейную форму зависимости между запасом и пополнением. В работе [12] он описал неожиданный для промысла эффект резкого падения воспроизводства, нарисовав для его объяснения кривую воспроизводства как подобие ступенчатой функции. Рикер назвал эффект «лезвием ножа», т.к. даже небольшой перелов 5% может подорвать запасы такой популяции и потому оптимальная стратегия промысла, изымающая весь излишний прирост нерестового стада, крайне опасна для практики в плане стабильной долговременной эксплуатации.

Зоологами отмечалось для не заботящихся о потомстве видов, что существует оптимальный для воспроизводства диапазон численности репродуктивной части популяции [13]. При уменьшении численности эффективность воспроизводства рыб должна снижаться, так как уменьшается вероятность встречи особей разного пола пригодных для размножения участках рек. Ожидаемое снижение может оказаться непредвиденно резким, когда существенно нарушено соотношение полового состава популяции. По причине разного возраста достижения половой зрелости и незаконного селективного «предпочтения» икраных самок промыслом для осетровых наблюдалось в отдельные годы непропорциональность соотношения самцов и самок [14].

Модельное описание быстрого изменения репродуктивного потенциала, с сохранением гладкого характера зависимости, предлагаем провести с применением современного подхода к вычислительному исследованию гибридных динамических систем.

*Описание новой модели.* Наличие ограниченных пищевых ресурсов в неявном виде учитывалось известными моделями, но общим недостатком функциональных итераций нужно считать игнорирование проявления декомпенсационного фактора смертности. Не учитывался фактор изменения пищевых потребностей по мере развития молоди, которое происходит синхронно с началом сезонного уменьшения кормовой базы. Увеличивающие смертность

при уменьшении плотности особей декомпенсационные факторы снижают эффективность нереста из-за уменьшения количества икры реально вступившей в репродуктивный процесс при  $S \square R^*$ . Прямой учет такой зависимости становится необходимым при моделировании динамики популяций подвергающихся перелову. Задачей разработки новой модели запас-пополнение стало создание гибкого математического аппарата для согласования качественного характера поведения имитационной модели промысловой популяции с ретроспективными данными о численности молоди волжских анадромных рыб в различные годы и объеме вылова.

Очевидно, что динамика модели зависит от математических особенностей выбранной функции воспроизводства, особенно вне диапазона оптимальной численности нерестового стада. Важны как относительные положения минимума и максимума зависимости, так количество точек перегиба.

Формализуем увеличение пищевых потребностей молоди исходя из факта, что скорость роста находится в обратной зависимости от численности поколения, но не в обратно пропорциональной. Это согласуется с данными наблюдений биологов в частности, с результатами экспериментов над ростом рыб при различной их плотности. Согласно наблюдениям, при увеличении плотности возникает асимметричное распределение размерной структуры популяции в сторону преобладания особей с меньшими размерами. Описывать убыль численности поколения  $N(t)$  на интервале модельного времени  $[0, T]$  будут следующие объединённые в систему дифференциальные уравнения ( $\alpha, \beta, c$  – константы):

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -(\alpha w(t)N(t) + \Theta(S)\beta)N(t) \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{\sqrt{N^k(t) + \zeta}}, \quad w(0) = w_0, \quad N(0) = \lambda S. \end{cases} \quad (2)$$

где:  $S$  – величина нерестового запаса;  $w(t)$  – отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей;  $g$  – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных для молоди кормовых объектов.  $\zeta$  – параметр ограничивающий темп развития вне зависимости от  $N(t)$ ;  $\lambda$  – средняя плодовитость особей;  $\alpha$  – коэффициент компенсационной смертности;  $\beta$  – коэффициент декомпенсационной смертности;  $k \in [1, 2]$ ; интервал уязвимости  $t \in [0, T]$  специфичен для вида, в некоторых случаях зависит от водности.

$\Theta(S) = 1 + \exp(-cS^2)$ ,  $\lim_{S \rightarrow \infty} \Theta(S) \rightarrow 1$  и данная убывающая функция отражает действие известного эффекта, называемого обычно в честь американского эколога W.C. Allee, а точнее «эффекта агрегированной группы». Отмечалось неоднократно, что для животных ведущих стадный образ жизни выживаемость молоди в группе повышается, хотя такое существование увеличивает пищевую конкуренцию у взрослых. Когда численность нерестового стада низка, то большая протяженность русловых нерестилищ становится уже негативным фактором.

Функция эффекта Олли  $\Theta(S)$  введена в уравнение для  $N(t)$ , а не в переопределение начальных условий  $N(0) = f(\lambda S)$  т.к. даже не вступившие в репродуктивный процесс кладки икры после их гибели ухудшает токсикологическую обстановку на нерестилище.  $s$  характеризует степень действия эффекта, который не проявляется если численность взрослой части популяции осетровых достаточно велика. При незначительном количестве повторно нерестующих рыб численно вычисляем  $S = N(T)$ .

**ВЫВОДЫ.** Графиком исследованной с применением численного решения в инструментальной среде последовательности задач Коши (2) для вычисления численности выживших особей поколения к моменту времени  $T$  новой модели является унимодальная кривая с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви. Кривая (рис. 3) имеет ненулевую горизонтальную асимптоту, две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла  $R=S$  и характеризуется при двух точках перегиба незнакопостоянным дифференциальным инвариантом Шварца. Фазовое пространство динамической системы  $\psi''(R_0)$  на основе системы (2) разделяется на две области притяжения:  $\Omega_1$  и  $\Omega_2$ . Границей между областями является неустойчивая стационарная точка  $R_1^*$  первого пересечения кривой с биссектрисой  $R=S$ . Второе равновесие  $R_2^*$  устойчиво и бифуркаций не наблюдается.

Анализ устойчивости неподвижных точек дискретно-непрерывной системы в инструментальной среде можно проводить с использованием свойства второй итерации  $\psi(\psi(x))$ . Необходимым и достаточным условием устойчивости неподвижной точки одномерного отображения  $x^*$  является неравенство:  $\psi^2(x) > x$  при  $x < x^*$ ,  $\psi^2(x) < x$  при  $x > x^*$ .

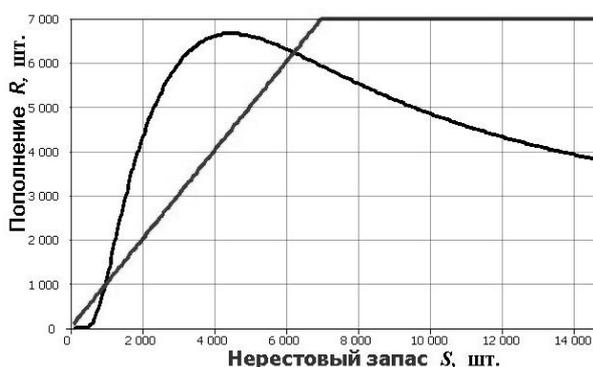


Рисунок 3 – Зависимость  $R = f(S) = N(T)$  решения (2).

(2) исследовалась с применением инструментальной среды моделирования *AmyLogic*, предоставляющей выбор численных методов с изменяющимся шагом интегрирования для работы с системами ОДУ первого порядка записанными в форме Коши.

**ВЫВОДЫ.** Поведение траектории дискретно-непрерывной динамической системы, с использованием в качестве оператора эволюции решение зада-

чи Коши (2), качественно отличается от итераций (1) возможностью притяжения к двум аттракторам. Соответственно присутствуют две области притяжения, границей которых служит репеллер, неустойчивая особая точка первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Траектории с начальными условиями, разделёнными репеллером, покидают его окрестность и приближаются к разным аттракторам. Один из аттракторов точка (0,0) на плоскости  $R \times S$ . Если численность популяции соответствует области притяжения этого аттрактора, произойдёт вымирание. Данное свойство отражает наличие минимально допустимой численности для благополучного существования вида.

Для промысла кривая подобного рис. 3 вида означает, что популяция долго способна поддерживать высокий процент изъятия, но потом произойдет резкое снижение уловов, которое очень сложно предвидеть экспертам. Деградация может растянуться на длительный период, когда численность популяции будет колебаться около неустойчивого равновесия. В подобной ситуации главное вовремя оценить, что действительно происходит с запасами и своевременно ввести трехлетний мораторий на промысел.

**Работа поддержана грантом РФФИ (14-07-00066).**

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Hutchings J.A. Spatial and temporal variation in the density of northern cod a review of hypotheses for the stock's collapse // Canadian Journal of Aquatic Science. – 1996. – Vol. 53. – P. 943–962.
2. Odum E. Basic Ecology. – Saunders College Pub, 1983. – 613 pp.
3. Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon population in British Columbia // Journal of the fisheries research board of Canada. – 1953. – Vol. 9. – №9. – P. 450–491.
4. Ricker W. Stock and recruitment // J. Fisheries research board of Canada. – 1954. – №.11. – С. 559–623.
5. Leviton D.A. McGovern T.M. The Allee effect in the sea // Marine conservation biology: the science of maintaining the sea's biodiversity. – Island Press: Washington D.C., 2005. – P. 47–58.
6. Perevaryukha A.Yu. Uncertainty of asymptotic dynamics in bioresource management simulation // Journal of Computer and Systems Sciences International. – 2011. – Vol. 50. – №. 3. – P. 491–498.
7. Feigenbaum M. Universal behavior in nonlinear systems // Physica D. – 1983. – Vol. 7. – P. 16–39.
8. Sharkovskii A.N. Coexistence cycles of continuous map of the line into itself // International Journal of Bifurcation & Chaos. – 1995. – Vol. 5. – P. 1263–1273.
9. Veshchev P.V., Guteneva G.I. Efficiency of natural reproduction of sturgeons in the lower Volga under current conditions // Russian Journal of Ecology. – 2012. – Vol. 43. – Iss. 2. – P. 142–147.
10. Панин Г.Н., Мамедов Р.М., Митрофанов И.В. Современное состояние Каспийского моря. – М.: Наука, 2005. – 281 с.
11. Лерега М.И., Маилян Р.А. К методике исследования численности осетровых в Каспийском море // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань,

1974. – C. 82–83.

12. Ricker W.E. Big effect from small causes: two examples from fish population dynamics // Journal Fisheries research board of Canada. – 1963. – Vol. 20. – №2. – P. 257–264.

13. Courchamp F. Ludek B. Gascoigne J. Allee Ef-

fects in Ecology and Conservation. – Oxford University Press, New York, 2008. – 266 pp.

14. Artyukhin E.N. On biogeography and relationships within the *Acipenser* // The Sturgeon quarterly. – 1995. – Vol. 3. – №2. – P. 6–8.

## DYNAMIC MODEL OF CRITICAL STATE OF POPULATION

### A. Perevaryukha

St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of the Russian Academy of Sciences

14 Line, 39, St.Petersburg, 199178, Russia. E-mail: madelf@pisem.net

The paper considers the simulation of the reproductive process in terms of multistability of dynamical systems. We have formalized in the system of equations decline of fish abundance in early ontogenesis, which determines the efficiency of reproduction and formation of the older generation. Into the model included the assumption that the growth rate increases with the sparseness. The problem of describing a sharp decline in reproduction, which was observed for Caspian populations after overfishing, was solved by functional addition. The model is considered as a discrete-continuous structure in a computing environment. Obtained bistable dynamical system which has besides a couple of stable equilibriums an unstable stationary point - a state with a number of critical spawning stock. Further reduction of the number endangers biological species extinction. Behavior of the trajectory of a new discrete-continuous dynamical system is qualitatively different from iterations of the Ricker model. There are two domains of attraction and the boundary of domains is an unstable singular point of the first intersection of the curve with the bisector of the coordinate angle. Reproduction efficiency of population located in the supercritical state is quite large, which may give rise to erroneous optimistic forecasts of successful fishing. Degradation can be stretched for a long period when the population size will be fluctuating around an unstable equilibrium.

**Key words:** modeling of environmental processes, the special states in the population dynamics.

### REFERENCES

1. Hutchings, J.A. (1996) "Spatial and temporal variation in the density of northern cod a review of hypotheses for the stock's collapse", Canadian Journal of Aquatic Science, Vol. 53, pp. 943–962.

2. Odum E. Basic Ecology (1983) Saunders College Pub, 613 pp.

3. Neave, F. (1953) "Principles affecting the size of pink and chum salmon population in British Columbia", Journal of the fisheries research board of Canada, Vol. 9, no. 9, pp. 450–491.

4. Ricker W. (1954) "Stock and recruitment, J. Fisheries research board of Canada", №.11, pp. 559–623.

5. Leviton, D.A. McGovern, T.M. (2005) "The Allee effect in the sea", Marine conservation biology: the science of maintaining the sea's biodiversity. Island Press: Washington D.C., pp. 47–58.

6. Perevaryukha, A.Yu. (2011) "Uncertainty of asymptotic dynamics in bioresource management simulation", Journal of Computer and Systems Sciences International, Vol. 50 no. 3, pp. 491–498.

7. Feigenbaum, M. (1983) "Universal behavior in nonlinear systems", Physica D., Vol. 7, no. 1, pp. 16–39.

8. Sharkovskii, A.N. (1995) "Coexistence of cycles of a continuous map of the line into itself", International

Journal of Bifurcation and Chaos", Vol. 5, pp. 1263–1273.

9. Veshchev, P.V., Guteneva, G.I. (2012) "Efficiency of natural reproduction of sturgeons in the lower Volga under current conditions", Russian Journal of Ecology, Vol. 43, Iss. 2, pp.142–147.

10. Panin, G.N., Vamedov, R.M., Mitrofonov, I.V. (2005), Contemporary state of the Caspian Sea, Nauka, Moscow, Russia.

11. Legkeza, M.I., Maylian, R.A. (1974) "On the methods of research of sturgeon abundance in the Caspian Sea", Theses of reporting session of the Central Institute sturgeon farm, Astrakhan, pp. 82–83.

12. Ricker, W.E. (1963) "Big effect from small causes: two examples from fish population dynamics", Journal Fisheries research board of Canada, Vol. 20, no. 2, pp. 257–264.

13. Courchamp, F. Ludek, B. Gascoigne, J. (2008) "Allee Effects in Ecology and Conservation", Oxford University Press, New York.

14. Artyukhin, E.N. (1995) "On biogeography and relationships within the *Acipenser*", The Sturgeon quarterly, Vol. 3, no. 2, pp. 6–8.