

УДК 51.76

РАЗРАБОТКА ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫХ МОДЕЛЕЙ ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБ ДЛЯ СЦЕНАРНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ¹

© А. Ю. Переварюха

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ИНСТИТУТ ИНФОРМАТИКИ И АВТОМАТИЗАЦИИ РАН

ЛАБОРАТОРИЯ ПРИКЛАДНОЙ ИНФОРМАТИКИ

14-линия, 39, г. САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, 199178, РОССИЯ

E-MAIL: *madelf@pisem.net*

**THE DEVELOPMENT OF COMPUTATIONAL MODELS FOR FISH REPRODUCTION TO
SCENARIO RESEARCH.**

Perevaryukha A. Yu.

Abstract. The article considers new computational model of population dynamics, which is designed for application in the specialized software tools and supports event-driven simulation. The basis of the model is the original formalization of changes in mortality rate of annual generations, which depends on its density and growth rate. Proposed implementation of iterative mode by numerical solution of differential equations on the time interval is due to practical needs of the fishery. For example, this would allow assessing the effectiveness of artificial replenishment of commercial stocks at cultivation juveniles of different age or weight. Representation of the model most corresponds to the problem of formation of scenarios and analysis of various variants of continuation for situations in the fishery. Algorithmic structure allows you to dynamically change the specified set of control actions and detect signs of threatening the regime of fishing withdrawal.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность совершенствования методов математической экологии подтверждается регулярно объявляемыми временными мораториями на промысел видов рыб, которые вызваны истощением нерационально эксплуатировавшихся запасов. Трудности при формировании долгосрочных промысловых прогнозов не преодолены, несмотря на предлагавшиеся различными заинтересованными организациями многочисленные способы расчета допустимого улова по статистическим данным. Решаемые компьютерным моделированием динамики промысловых популяций практические задачи имеют ряд специфических особенностей. Традиционные для подобных задач дискретные матричные системы считаются простыми и адаптируемыми к применению на любой ЭВМ. Их свойства могут оказаться весьма нетривиальными, что было установлено почти случайно еще в середине 1970-х гг. в [1]. Качественное описание

¹Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 14-07-00066.

реакции моделей на параметрические изменения вызывает продолжающиеся дискуссии среди специалистов. Часто проблемы связаны с тем, что в завершении модельных исследований необходимо представлять биологам непротиворечивую интерпретацию всем возможным метаморфозам в их качественном поведении. Разнообразии нелинейных эффектов предполагает выявление некоторых результатов экспериментов, логически отбрасываемых при переходе от математического к биологическому описанию ситуации.

Современные вычислительные средства помогают использовать недоступные ранее приемы моделирования, например предикативное переопределение правых частей уравнений. Различные алгоритмические формализмы, такие как динамические карты состояний и гибридные автоматы, позволят при должном обосновании расширять классические представления математической биологии о факторах саморегуляции репродуктивной активности.

В настоящей статье обсуждается разработка популяционной модели, наиболее естественно описывающей свойства процесса восполнения биоресурсов и последствия антропогенного воздействия. Анализируются параметрические диапазоны поведения и прогностические возможности популярных в биологии моделей. Полностью непрерывные моделирующие системы несут большее сущностной интерпретации, но не могут учесть резкие изменения факторов, которые свойственны популяционным процессам у рыб. Обосновывается перспективный по нашему мнению сценарный подход, объединяющий возможности аппарата дифференциальных уравнений и дискретно-событийного компьютерного моделирования. Приводится пример использования данного подхода при попарном сопоставлении динамики развития модельной ситуации с последствиями «перелова» (так называют состояние после значительного превышения норм промыслового изъятия вида, распространяющего действие по пищевым цепям экосистемы) волжских осетровых, поддерживаемых в настоящее время в большей степени искусственным воспроизводством.

1. ПРОБЛЕМЫ ДИСКРЕТНЫХ СИСТЕМ В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ МОДЕЛИРОВАНИИ

Систематической концепцией, которую можно использовать для развития методов моделирования в ихтиологических исследованиях, представляется теория формирования пополнения запасов рыб. Ее изначальные основные идеи изложены У. Рикером в [2]. Принципы подхода опираются на реальные наблюдения и до сих пор интересны для внимательного читателя, так как не все описанные в [2] явления получили в дальнейшем попытки модельного описания. Примеры реализации крупномасштабных экосистемных модельных комплексов показывают особую роль в их структуре

функционального компонента описания воспроизводства. В некоторых случаях можно увидеть, как стремление к улучшению прогностических характеристик приводило разработчиков к постоянному усложнению формулы расчета пополнения за счет различных корректирующих поправок.

Проблема математической формализации в рамках концепции о регулирующей зависимости между нерестовым запасом и формирующимся пополнением актуальна для исследования популяционных изменений рыб, мигрирующих из морей в реки для размножения. Тогда точнее подсчитывается численность родительского стада. Можно определить площадь постоянно пригодных нерестилищ при известном уровне реки. Для зарегулированной реки сток и температура в половодье измеряются точно. Систематические мониторинговые наблюдения ЦНИОРХ за скатом молоди осетровых в створе Волги в 1980-е гг. позволяют оценить начальную численность их поколений.

Теория допускает развитие методов моделирования, абстрагируясь от специфических особенностей миграции взрослых рыб, так как ее основе лежит классификация механизмов, которые определяют смертность молоди в зависимости от уровня внутривидовой конкуренции в местах размножения.

У. Рикер обосновал ставшую популярной функцию $R = f(S)$ связи «запас \rightarrow пополнение», которая позволяет учесть негативное действие на выживаемость поколения повышенной плотности запаса. Будем рассматривать его модель как дискретную систему при вычислении итераций $\{\psi^{(j)}\}_{j \geq 0}$, где $R_0, R_1, R_2 \dots$ последовательность точек траектории, определенных условием эволюции системы: $R_{j+1} = aR_j \exp(-bR_j)$.

Сущностные свойства модели можно раскрыть при переходе к дифференциальному уравнению убыли текущей численности $N(t)$:

$$\frac{dN}{dt} = -(\alpha N(0) + \beta)N(t), t \in [0, \vartheta]. \quad (1)$$

Константы заданного на промежутке времени ОДУ соотносятся с константами формулы Рикера: $a = \lambda \exp(-\beta\vartheta)$, $b = \alpha\vartheta$, λ – средняя плодовитость популяции. Согласно его теории повышенная плотность на нерестилищах становится негативным фактором, увеличивающим смертность. Предполагается, что на коэффициент мгновенной смертности влияет начальная численность: $N(0) = \lambda S$. Длительность интервала ϑ задает период уязвимости поколения по отношению к основным факторам смертности. Для вариативности в оценках параметров можно использовать модель воспроизводства в виде численного решения задачи Коши (1) [3]. В (1) скорость убыли численности во многом задается исходным количеством икры, что является весьма

специфичным предположением (больше всего подходит замкнутый водоем, где обитает один существующий за счет каннибализма вид рыб) и большинстве случаев оно не подтверждается.

Итерационная система для любых $j > 0$ обладает аттрактором A таким, что для $\forall R_0 \lim_{j \rightarrow \infty} \{\psi^{(j)}\} = A$. Для нашего случая аттрактор глобальный и является устойчивым состоянием равновесия: $A \equiv R^* = \psi(R^*)$. Первый метаморфоз A определен условием нарушения критерия устойчивости неподвижной точки $|\psi'(R^*)| < 1$, следующего из теоремы, независимо доказанной Д. Гробманом и Ф. Хартманом [4]. При значении производной $\psi'(R^*) = -1$, когда $a = e^2$ происходит бифуркация удвоения периода. У функциональной итерации возникают две новые циклические точки $\psi^n(R^*) = \psi^{n+2}(R^*)$, являющиеся неподвижными точками второй итерации $\psi^2(R)$. При дальнейшем увеличении параметра две неподвижные точки $\psi^2(R)$ аналогично потеряют устойчивость и появятся $n = 4$ точек $\psi^4(R)$. Любая ранее устойчивая R^* становится репеллером и делит область притяжения образовавшегося цикла на субинтервалы Υ_1, Υ_2 . Для $R_0 \approx \hat{R}_0, R_0 \in \Upsilon_1, \hat{R}_0 \in \Upsilon_2$ отличается порядок обхода цикла $\lim_{n \rightarrow \infty} \psi(R_0)^n = R_1^*$ при $n = 2^i$ и соответственно $\lim_{n \rightarrow \infty} \psi(\hat{R}_0)^n = R_1^*$ при $n \neq 2^i$. При изменении управляющего параметра в диапазоне значений $e^2 < a < \hat{a}$ реализуется каскад бифуркаций удвоения периода, происходящих при $\psi^{2^n}(R^*) = -1$.

Существует значение \hat{a} , когда период цикла становится бесконечным и образуется странный аттрактор гомеоморфный канторовскому множеству [5]. Действие оператора удвоения периода цикла описывается установленными М. Фейгенбаумом двумя универсальными константами [6]. Из-за бесконечного количества малых субинтервалов наблюдается чувствительная зависимость от точности начальных условий.

Практические цели предметной области диктуют необходимость биологической интерпретации сценария хаотизации учитывая, что амплитуда таких флуктуаций очень велика. Бифуркационный параметр a в записи (1) пропорционален репродуктивному потенциалу популяции, что приведет к предположению о связи высокой плодовитости λ и скорости прохождения периода ϑ с неустойчивостью колебаний численности. Отметим, что сценарий каскада удвоений связан с возникновением ряда других нелинейных эффектов при уже при $a > \hat{a}$. Некоторым подобным явлениям трудно подобрать популяционную интерпретацию. Известны модели пополнения, в которых хаотизация происходит при увеличении иначе трактуемых параметров, и по нашему мнению необходимо пересмотреть подходы к классификации дискретных систем в биологической проблематике.

Сценарий хаотизации свойство определенного класса дискретных систем, называемых SU -отображения. Нам неизвестны работы, где была бы дана биологическая интерпретация критериям теоремы Д. Сингера [7]. Так задачи промысловой ихтиологии пересекаются с фундаментальными и еще не полностью разрешенными проблемами, т. к. в модельных комплексах управления биоресурсами, включающих компонент (1), должно присутствовать более одного бифуркационного параметра.

2. УРАВНЕНИЯ НОВОЙ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНОЙ МОДЕЛИ

Особенность зависимости между запасом и пополнением по решению (1) с резко выраженным единственным экстремумом далеко не всегда согласуется с данными наблюдений ихтиологов. С точки зрения теории дискретных итераций характер такой кривой означает возможность появления циклов всевозможных периодов вплоть до появления периода $p = 3$ в соответствии с порядком теоремы А. Н. Шарковского [8].

Опубликованные результаты наблюдений [9] свидетельствуют о возможности появления различных экстремумов S_{m1}, S_{m2} на графике зависимости нерестового запаса и пополнения. Самый простой способ описания сложной формы кривой воспользоваться второй итерацией формулы Рикера $f(f(S)) \equiv f^2(S)$. Подобные попытки моделирования известны. Однако, трудно представить, что выполнится $f(S_{m1}) = f(S_{m2})$, более того данный способ некорректен из-за свойств функции $R = f(S)$:

$$\frac{df(S)}{dS} = ae^{-bS}(1 - bS), \lim_{S \rightarrow 0} \frac{df(S)}{dS} = a,$$

$$\frac{df^2(S)}{dS} = a^2 \exp(-bS - abSe^{-bS})(1 - abSe^{-bS} - bS + ab^2S^2e^{-bS}), \lim_{S \rightarrow 0} \frac{df^2(S)}{dS} = a^2.$$

подразумевающих, что при деградации запаса скорость воспроизводства стремиться к предельному значению a , но в f^2 возрастает уже до a^2 .

Неоднократно отмечалось по данным о нересте осетровых рыб, что при существенном снижении плотности запаса эффективность воспроизводства резко уменьшается. Иначе происходят бифуркации $R_{n+1} = f(f(R_n)), f(R) = aRe^{-bR}$. После потери устойчивости возникает не цикл, а аттракторы A_1, A_2 , с которыми происходят удвоения периода. Задачу описания разнообразных сложных форм зависимости мы предлагаем решать при помощи введения функционалов с подобранной ограниченной областью значений $E(\Theta) = [l, 1), l > 0$ в правую часть (1).

Анализ опубликованных данных о воспроизводстве находящейся на грани выживании популяции волжского осетра позволил сделать вывод о сильном действии эффекта Олли [10]. Словесно описанное зоологами нелинейное явление выражается в том, что если плотность популяции в большом ареале обитания становится ниже

оптимальной, то непропорционально резко падает эффективность воспроизводства. Оценка смещения максимума распределения веса молоди в прудах при увеличенной сверхнорматива плотности позволил нам предложить модель в виде системы уравнений первого порядка с функционалом $\Theta(S)$, описывающую убыль поколения на интервале уязвимости $t \in [0, T]$.

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -(\alpha w(t)N(t) + \Theta(S)\beta) N(t) \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{N^k + \zeta}, \Theta(S) = \frac{1}{1 - \exp(-cS)}, \end{cases} \quad (2)$$

где: S – величина нерестового запаса; $w(t)$ – отражает условный уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей; g – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных кормовых объектов; убывающая функция $\Theta(S) \rightarrow 1$ при $S \rightarrow \infty$ и не влияет на вычисление $N(T)$ (возьмем $T = 40$ сут.) если численность запаса достаточно велика. Введение в систему ОДУ быстро убывающей функции $\Theta(S)$ отражает снижение эффективности воспроизводства при деградации популяции, связанное с уменьшением вероятности встречи особей в местах размножения. Влияние данного эффект можно оценить по имеющимся данным о состоянии осетровых [11]. Необходимый параметр ζ должен учесть ограничение темпов развития, не зависящее от $N(t)$; c – характеризующий степень выраженности эффекта Олли коэффициент; α – мгновенный коэффициент компенсационной смертности; β – мгновенный коэффициент декомпенсационной смертности. По мнению некоторых биологов начальный размер икринки должен уменьшаться при большей плодовитости, потому начальные условия (2) можно определять $N(0) = \lambda S$, $w(0) = \bar{w}/\sqrt{\lambda}$, где λ – средняя плодовитость популяции. В дальнейшем можно усложнить определение задачи Коши установлением связи плодовитости и введенного в модель показателя размерного развития $\lambda \sim w(T)$.

График моделируемой зависимости $R = f(S) = N(T)$ запаса и пополнения (рис. 1), полученный при численном решении задачи Коши (2) в инструментальной среде *AnyLogic* является унимодальной кривой с двумя нетривиальными пересечениями R_1^*, R_2^* с биссектрисой $N(T) = S$. Кривая отличается пологой ниспадающей правой ветвью с ненулевой горизонтальной асимптотой и крутой восходящей ветвью только при $R_1^* < R < R_{max}$.

(2) разработана для применения в форме дискретно-непрерывной системы в вычислительной среде, поддерживающей помимо библиотеки многошаговых численных методов и средства имитационного моделирования. Так получена последовательность непрерывных систем, связанных в момент переопределения начальных

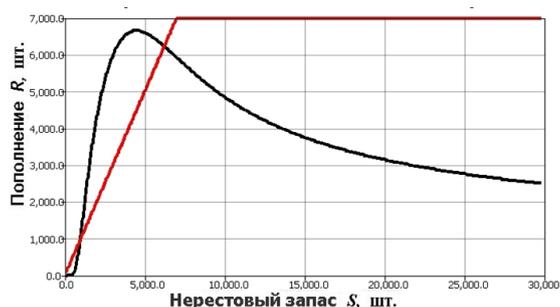


Рис. 1. $f(S), S \in \mathbb{N}^+$ по численному решению задачи Коши (2) для $t = T$.

условий: $N_{i+1}(0) = N_i(T)\lambda, w(0) = const$, и задающих дискретную траекторию. При организации модельных экспериментов необходимо вводить соответствие условного модельного времени отрезков $t \in \{[0, T]_i\}$ календарному. Использование событийно-управляемого подхода позволяет выделить некое особое и приводящее к переменам состояние итерационной системы, что в сочетании с непрерывным описанием популяционного процесса актуально для задачи рассмотрения последствий изменяющегося по некоторым условиям внешнего воздействия.

3. СВОЙСТВА НОВОЙ ИТЕРАЦИОННОЙ СИСТЕМЫ

Особенности разработанной модели удобно использовать для новых методов оценки последствий различных антропогенных воздействий на благополучие популяций, которые имеют несколько возможных вариантов. Для получения сравнительных характеристик различных стратегий эксплуатации биоресурсов мы предлагаем исследовать в вычислительной среде парные наборы модельных сценариев вмешательства в саморегулируемые популяционные процессы. Качественный сценарий будет отражать алгоритм изменений управляющего воздействия, решение о котором может быть принято в реальности контролирующим уровень воздействия экспертом.

Интересна последовательность решений и ответных реакций на них, приводящих к деградации эксплуатируемых биоресурсов. Так можно выделять динамику состояния с тогда момента, когда давление промысловой эксплуатации начинает превышать некоторый «неистощительный» уровень изъятия. Развитие моделируемой ситуации при изменении режима промысла зависит от свойств фазового портрета итерационной системы с адекватным статистическим данным законом эволюции. Для анализа данных мониторинга применяются специальные методы [12].

Поведение дискретно-непрерывной модели с законом эволюции на основе численного решения (2) качественно отличаются от итераций функций Рикера или

Шепарда разделением фазового пространства на две области притяжения. Граница областей $\partial\Omega_1$ представляет простой случай для мультистабильных систем, являясь неустойчивой точкой равновесия $\partial\Omega_1 \equiv R_1^*$, называемой репеллером. Анализ устойчивости неподвижных точек итерационной системы, реализованной в инструментальной среде моделирования, можно проводить с использованием свойства второй итерации $\psi^2(x)$. Необходимым и достаточным условием устойчивости неподвижной точки x^* одномерного отображения является неравенство $\psi^2(x) > x$ при $x < x^*$ и $\psi^2(x) < x$ при $x > x^*$.

Устойчивым является тривиальное состояние равновесия. Таким образом, модель подразумевает наличие критически низкой численности для существования биологического вида. Интересным представляется поведение траектории в окрестности точки репеллера $R_1^* \pm \epsilon$, когда под действием внешнего воздействия, характеризующегося некоторой неопределенностью, траектория медленно покидает эту окрестность.

4. ПРИМЕР СЦЕНАРНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МОДЕЛИ (2)

Рассмотрим сценарий, когда после длительного периода получения стабильных уловов у рыболовецких организаций возникает предположение, что запасы популяции S_{st} недоиспользуются промыслом. Подобное мнение победило при организации промысла волжских осетровых в начале 80-х гг. Пусть разрешенная доля изъятия H в момент \bar{t} увеличивается: $H_1 = H_0 + \Delta H$, $\Delta H \approx 0.15$. В дискретно-непрерывной итерационной системе начальные условия сопрягаются так:

$$N_{i+1}|_{t=0} = (1 - H)\lambda N_i|_{t=T_i}.$$

Несколько следующих сезонов уловы превышают среднемноголетние за предыдущий период. Эксперты, обосновавшие возможность увеличения уровня эксплуатации, утверждают в своей правоте.

В сцепленных имитационных сценариях будем сравнивать популяции с различной введенной дополнительной промысловой нагрузкой и последующим её изменением в некоторый момент, визуализируя на графике две временных диаграммы величины уловов. К диаграммам под осью t выводится пересчет модельного времени в нумерованные календарные сезоны Y_i . Далее принятие решений и развитие процесса может происходить разными путями, отраженными в предикативно заданных условиях двух модельных экспериментов.

После кратковременного увеличения уловы снижаются до прежних значений и продолжают медленно уменьшаться со скоростью, зависящей от ΔH . Эксперты предполагают стабилизацию популяции, не вносят изменений в режим промысла и далее происходит резкое падение уловов. После такого падения остановка лова не спасает

от деградации (рис. 2) $R_i \ll S_{st}$. Длительный сценарий деградации растянулся на 33 модельных сезона. Предположим, для второй популяции H_1 значительно превышает оптимальный уровень эксплуатации. Объемы вылова падают быстрее и эксперты смогут осмыслить негативные последствия. Тогда наиболее очевидное их решение в сезоне Y_{21} вернуться к уровню H_0 , когда состояние популяции в ϵ окрестности репеллера R_1^* (назовем его псевдостабильным). Некоторое время уловы постоянны и промысловики не хотят уменьшать H . Незначительные изменения смертности неожиданно резко выведут из псевдостабильного равновесия и произойдет деградация (синяя кривая рис. 2). Поведение популяции низкой численности перестает удовлетворительно описываться детерминированной динамикой средних величин. Ученые имеют очень мало сведений о реальном состоянии потерявших промысловое значение биоресурсов.

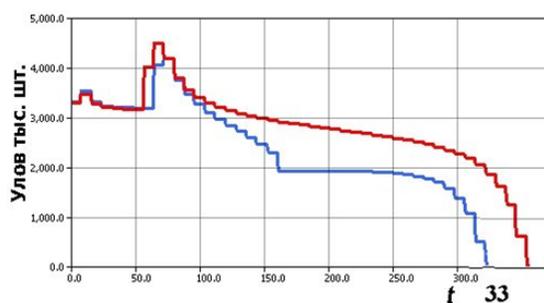


Рис. 2. Сценарии деградации при различном уровне перелома.

В случае, когда эксперты после получения данных о сокращении уловов за предыдущие три сезона своевременно переводят промысловый режим $H_2 = H_0 - \Delta H$ при $R_j > R_1^*$ обе имитированные популяции за 39 сезонов восстанавливают свои промысловые запасы (рис. 3).

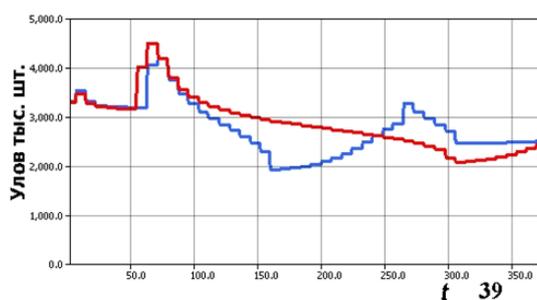


Рис. 3. Сценарии восстановления после перелома.

Длительный сценарий деградации (подобный красной кривой рис. 2) реализовался для популяций осетровых Каспийского моря. В 1979 г. уловы достигли рекордных 27 тыс. тонн в 1988-89 гг. произошло резкое падение уловов. Промысел не был приостановлен вовремя, эксперты рассчитывали на успех технологии искусственного воспроизводства [13]. Только в ноябре 2010 г. главы пяти государств Каспийского бассейна одобрили введение пятилетнего моратория на промышленный лов всех осетровых рыб. Три вида включены в список Конвенции по международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой уничтожения (CITES). Однако, остановить незаконный промысел несмотря на декларируемые усилия не удается, т. к. браконьерство часть системной социальной проблемы [14].

Известны примеры успешного преодоления риска деградации. За счет гибкой системы регулирования удалось предотвратить истощение запасов горбуши тихоокеанского побережья Канады, где установился баланс промысел–пополнение. Падение уловов привело к уменьшению из-за низкой рентабельности промысла числа купивших лицензию на лов рыболовецких судов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе предложена вычислительная модель воспроизводства водных биоресурсов, учитывающая ряд нелинейных эффектов. В системе ОДУ описано резкое снижение эффективности воспроизводства в ограниченном диапазоне низкой численности нерестового стада. Получена итерационная система для анализа управляемой популяционной динамики с двумя нетривиальными состояниями равновесия и имеющая точку критической численности. Развиваемый метод моделирования последствий эксплуатации популяций основан на формировании и сравнении модельных сценариев, для чего наиболее подходит предлагаемая дискретно-непрерывная структура.

Сценарный подход предполагает формализацию логики принятия экспертных решений по управлению промыслом. Особый интерес представляет выявление с помощью сценарных экспериментов характерных признаков начинающейся деградации биоресурсов из-за продолжающегося их перелова. Последствия перелова ощущают очень долго многие водные экосистемы. Постоянно отдыхающие в Крыму с начала 90-х гг. могли время от времени наблюдать буквально заполненные медузами бухты. К середине 80-х гг. турецкий промысел подорвал запасы хамсы, доминирующего планктоноядного вида и кормовой базы крупных хищников, что привело к вспышке численности питающихся планктоном медуз. Размножившиеся медузы поедают личинки рыб, и это препятствует восстановлению популяций черноморской хамсы и

шпрота. Очевидно численность мелких рыб рода *Clupeonella* не вернется к прежнему уровню. Как свидетельствует Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона в XIX веке кильку вылавливали в огромном количестве и использовали в качестве удобрения для полей. В нынешних условиях действуют несколько другие механизмы регулирования численности массовых биологических видов, и требуется постоянное совершенствование методов их компьютерного моделирования.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 14-07-00066.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *May R.M.* Simple mathematical model with very complicated dynamics // *Nature*, 1976, № 5560, P. 459–467.
2. *Ricker W.* Stock and recruitment // *J. of the Fisheries research board of Canada*, 1954, Vol. 5, P. 559–623.
3. *Perevaryukha A. Yu.* Hybrid model of bioresources' dynamics: Equilibrium, cycle, and transitional chaos // *Automatic Control and Computer Sciences*, 2011, №4, P. 223–232.
4. *Hartman Ph.* On the local linearization of differential equations // *Proceedings of the American Mathematical Society*, 1963, Vol. 4, P. 568–573.
5. *Misiurewicz M.* Structure of mappings of an interval with zero entropy // *Publ. Math. IHES*, 1981, Vol. 53, P. 5–16.
6. *Feigenbaum M. J.* Universal behavior in nonlinear systems // *Physica D*, 1983, Iss. 1–3, P. 16–39.
7. *Singer D.* Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // *SIAM journal of applied math*, 1978, Iss. 35, P. 206–268.
8. *Sharkovskii A.N.* Coexistence cycles of continuous map of the line into itself // *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 1995, Vol. 5, P. 1263–1273.
9. *Shepard M.P., Withler F. C.* Spawning stock size and resultant production for Skeena sockeye // *J. of the Fisheries research board of Canada*, 1958, №5, P. 1007–1025.
10. *Allee W., Bowen E.* Studies in animal aggregations: mass protection against colloidal silver among goldfishes // *Journal of Experimental Zoology*, 1932, №2, P. 185–207.
11. *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.
12. *Garvey J. E., Wright R. A.* Searching for threshold shifts in spawner-recruit data // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2009, Iss. 2, P. 312–320.
13. *Zhuravleva O.L., Ivanova L.A.* Structural changes in the Russian sturgeon spawning stock under the regulated Volga flow // *Journal of Applied Ichthyology*, 1997, Vol. 15, P. 305–310.
14. *Matishov G.G., Raspopov V.M., Ponomareva E.N.* Contemporary state of the Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* population of the Volga-Caspian basin // *Problems of fisheries*, 2010, Vol. 11, №2, P. 263–279.

Статья поступила в редакцию 17.01.2014