

ARTICLE

УДК 591.525

ЕМКОСТЬ СРЕДЫ КАК ПРЕДПОСЫЛКА ДЛЯ УПРАВЛЕНИЯ СОСТОЯНИЕМ ПОПУЛЯЦИЙ

А.П. Корж¹, И.А. Акимов², Т.В. Заховалко³

¹Запорожский областной институт последипломного педагогического образования. Запорожье, Украина

E-mail: 312922@rambler.ru

²Институт зоологии им. П.П. Шмальгаузена НАН Украины. Киев, Украина

³Запорожский национальный университет. Запорожье Украина

В работе представлены результаты исследования применения емкости среды для управления состоянием популяций значимых для человека видов. Поскольку популяции могут иметь несколько равновесных состояний, обусловленных совокупностью действующих факторов, для управления их состоянием следует адекватно оценивать возможные равновесные состояния и причины перехода между ними. По нашему мнению, механизмы управления следует разделить на две группы: «rise» (улучшения состояния популяции) и «decline» (ухудшения состояния). Обе группы воздействуют на организмы одновременно. В ходе когнитивного моделирования установлено наличие естественных ограничителей возрастания популяции охотничьего фазана в угодьях: ни запрет охоты, ни проводимые биотехнические мероприятия не позволяют добиться повышения численности. Если прекратить ежегодные выпуски данного вида в угодья, то его численность сойдет к минимуму, а в отдельных районах он полностью исчезнет. Доказано, что в рамках биотического сообщества каждой экосистемы происходит определенная аддитивная суммация емкостей среды отдельных видов – формируется интегрированная емкость. Попытки довести емкость среды отдельных желательных видов до интегрированной емкости могут способствовать деградации всей биосистемы.

Ключевые слова: емкость среды, управление популяциями, равновесное состояние, когнитивное моделирование.

POPULATION MANAGEMENT AND CARRYING CAPACITY

A.P. Korzh¹, I.A. Akimov², T.V. Zahovalko³

¹Zaporizhzhya Regional Institute of Postgraduate Education. Zaporizhzhya, Ukraine

E-mail: 312922@rambler.ru

²Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine. Kiev, Ukraine

³Zaporizhzhya National University. Zaporizhzhya, Ukraine

We study the possibility of using the carrying capacity for the state control of species populations important for human. The populations can have multiple states of equilibrium caused by the cumulative effects of the factors. Therefore, it is necessary to appreciate adequately the possible equilibrium states and the reasons for the transition between them. Management arrangements should be divided into two groups: «rise» (improvement of population status) and «decline» (its deterioration). Both groups effects on the organism at the same time. In the course of cognitive modeling it was revealed the existence of the natural restrictions of increasing of the Ring-necked pheasant population in the grounds: neither the hunting ban, nor conducted biotechnical measures do not allow to achieve the increasing of number. In the case of cessation of annual releases of this kind in the land, its number will come down to a minimum, and in some areas it will completely disappear. In the bounds of the biotic community of each ecosystem a certain additive summation of carrying capacities of environment of certain types takes place – an integrated capacity is formed. The attempts to increase the carrying capacity of the medium to separate the desired types to integrated capacity may promote degradation of all biological systems.

Key words: carrying capacity, population management, equilibrium, cognitive modeling.

Citation:

Korzh, A.P., Akimov, I.A., Zahovalko, T.V. (2016). Population management and carrying capacity.

Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University, 6 (3), 132–140.

Поступило в редакцию / Submitted: 04.10.2016

Принято к публикации / Accepted: 01.11.2016

crossref <http://dx.doi.org/10.15421/201679>

© Korzh, Akimov, Zahovalko, 2016

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0. License

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы рационального природопользования в последнее время приобретают первоочередное значение для оптимизации взаимодействия человека и биосферы. Многие экосистемы, преобразованные либо деятельностью человека, либо в результате глобальных изменений климата, постепенно утрачивают способность к поддержанию своего гомеостаза. Даже природоохранные территории без вмешательства человека не справляются со своими задачами. По мнению некоторых авторов, в связи с климатическими изменениями, под угрозой исчезновения в ближайшие 50 лет находится около половины обитающих сейчас на Земле видов (Хански, 2010). Все чаще возникает практическая потребность в разработке методов управления отдельными популяциями, как необходимым ресурсом, и процессами формирования антропогенно измененных (квазиестественных) экосистем. Это, в первую очередь, является следствием перехода от констатации фактов состояния популяций разных видов к направленному формированию их численности в отдельных экосистемах.

Учитывая экологическую некорректность таких определений, как «полезные» и «вредные» виды, более уместным при рассмотрении этого вопроса является использование терминов «желательные» и «нежелательные» с конкретно прагматической точки зрения вида. Но и эти понятия условны, поскольку один и тот же вид может иметь и позитивные и негативные последствия для практической деятельности человека – в большинстве случаев одно из этих последствий может преобладать. По умолчанию, любое управление состоянием популяций имеет прагматическую цель – использование их в качестве ресурса.

Ранее нами отмечалось, что для любого биологического вида емкость среды определяется совокупным действием многих лимитирующих факторов, из которых, в зависимости от условий, некоторые выступают определяющими (Корж, 2013). Существующая емкость среды оказывает своеобразное давление на соответствующую группу организмов, которое может определенным образом ограничивать разные жизненные проявления (распространение, численность, размножение и т.д.). Только очень узкие рамки диапазона факторов формируют постоянную емкость, часть которой полностью соответствует адаптивным возможностям данного вида. При этом часть животных подвергается возможному негативному воздействию. Иными словами, емкость среды связана с понятием жизнеобеспеченности, формирующей потенциальную возможность реализации организмом своих жизненных функций, т.е. обеспечивающей возможность существования определенного количества организмов в имеющихся условиях. Поэтому возникают предпосылки для использования емкости среды в определенном регулировании внутривидовых процессов (Ullah & Wolkenhauer, 2011).

В последнее время состояние биоразнообразия Украины в результате воздействия антропогенных факторов признается критическим и таким, что находится на грани достижения фазы необратимости (Мовчан, 2009). Целью работы является анализ возможности использования емкости среды для управления состоянием отдельных популяций.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы результаты многолетних исследований на разных видах животных в естественной и искусственной среде. Для оценки влияния природных и антропогенных факторов на развитие популяции охотничьего фазана (*Phasianus colchicus*) было использовано когнитивное моделирование (Axelrod, 1976) – при нем сложнейшие проблемы и тенденции развития системы отображаются в упрощенном виде в модели, что позволяет исследовать возможные сценарии возникновения кризисных ситуаций, найти пути и условия их решения (Горелова и др., 2005; Заболотский и др., 2005; Нуй, 2015; Berck et al., 2012).

Была проведена серия импульсных экспериментов, при которой подавались воздействия на управляемые вершины (охота, биотехния, выпуск фазанов) и отслеживалось состояние результирующей вершины – состояние популяции. Для проведения расчетов в когнитивном моделировании была использована программа Vensim PLE. Перечень факторов и их относительный вес указаны в математическом описании модели и проанализированных сценариев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Практически для всех видов, как в искусственных, так и естественных условиях обитания емкость среды является результирующей имеющихся влияний (в том числе взаимных) с механизмом обратной связи. Предыдущее состояние популяции влияет на ее последующие условия существования. Для любого вида оценка относительного вклада каждого фактора в поддержание емкости крайне затруднена. В то же время, в связи с постоянными изменениями этого вклада, подобная оценка и не имеет большой ценности – мы не знаем всех процессов, происходящих при формировании емкости среды. С другой стороны, для нас и не важны сами эти процессы – нам нужен результат, состоящий в определении последующей тенденции изменений этой емкости.

Знание подобных тенденций позволяет осуществлять корректирующие влияния на отдельные факторы, поддерживающие или изменяющие обнаруженные тенденции. Так, для охотничьего фазана подобная схема может иметь следующий вид (рис. 1).



Рис. 1. Упрощенная схема формирования емкости среды охотничьего фазана

Изменения состояния популяции могут иметь три основных тенденции: стабильность (в случае отсутствия изменений в емкости среды), улучшение (при ее увеличении) и ухудшение (в случае ее сокращения). Поэтому механизмы управления следует поделить на две группы: «rise» – улучшения состояния популяции и «decline» – ухудшения состояния популяции. Обе группы воздействуют на популяцию одновременно: при их уравновешенности достигается стабильное состояние; при преобладании одного из типов воздействий популяция переходит к качественным изменениям.

Равновесное состояние может иметь несколько реализованных вариантов, что зависит от совокупности имеющихся естественных и искусственных влияний. При отсутствии позитивных влияний факторов группы «rise» формируется исходное равновесное состояние – существование популяции невозможно. В случае отсутствия негативных влияний факторов группы «decline» формируется итоговое равновесное состояние – полное занятие популяцией имеющейся емкости среды. Однако в природе эти состояния достигаются крайне редко (особенно второе): популяция не может бесконечно увеличиваться или уменьшаться. Поэтому практическое значение имеют промежуточные равновесные состояния популяций.

«Включение» или «выключение» отдельных факторов из обеих групп влияния позволяет переводить популяцию из одного состояния в другое. Для достижения этих состояний требуется включение разных искусственных факторов. Однако природа этих факторов будет принципиально противоположна у «желательных» и «нежелательных» для нашей деятельности видов (Hirzel & Lay, 2008). «Желательные» виды требуют увеличения численности в сравнении с естественной, из-за чего искусственные факторы входят преимущественно в группу «rise». В зависимости от необходимого нам уровня равновесного состояния

популяции потребуются включение определенных методов, обеспечивающих его достижение. В этом случае факторы, входящие в группу «decline» будут сходными для разных состояний популяции, хотя значение их влияния будет кардинально отличаться. Так, негативное воздействие неблагоприятных погодных условий будет значительно более ощутимым при высокой плотности популяции. В то же время, искусственные факторы могут отличаться для разных состояний: так, нарушение зоокультуры фазана ощутимо лишь на уровне использования методов его массового разведения.

Совсем иная картина наблюдается для «нежелательных» видов – с практической точки зрения возникает необходимость уменьшить их численность в сравнении с фактической. Поэтому искусственные факторы будут относиться преимущественно к группе «decline». Разные равновесные состояния популяций «нежелательных» видов будут зависеть от применения соответствующих методов этой группы, обеспечивающих их достижение. Так, при выпуске дичи в уголья предусматривается полное уничтожение хищников (Искусственное..., 1987). Для достижения и поддержания подобного состояния используются неприемлемые в других случаях методы (охота вне охотничьего сезона, уничтожение на разных стадиях развития и т.д.). Группа «rise» имеет преимущественно косвенное влияние (в первую очередь, искусственное улучшение условий для нежелательных видов) и будет слабо отличаться для разных равновесных состояний.

В отдельных случаях мы можем столкнуться с явлением аддитивности (суммирования) емкостей среды конкретных видов в некую абстрактную величину. Возможно предположение о том, что все биотические сообщества в рамках экосистем будут иметь подобную суммацию отдельных видовых емкостей среды в интегрированную. При этом следует отметить, что интегрированная емкость не является простой суммацией емкостей каждого вида. В отдельных случаях метод суммации применим – когда несколько видов обитают в пределах практически одной экологической ниши, ее общая емкость, по сути, распределяется между ними. Ярким примером может быть насыщенный видами влажный тропический лес (в котором срабатывает правило Уоллеса). Однако в большинстве случаев линейные закономерности между количеством видов и размерами интегрированной емкости среды отсутствуют – на передний план выступает ее эмерджентность.

В большинстве случаев перед нами возникает необходимость максимального повышения численности «желательных» для нашей деятельности видов – вплоть до использования всей интегрированной емкости соответствующей экосистемы (культivar в понимании В.Е. Заики (1981)). Однако такой уровень насыщения практически недостижим в связи с утратой емкостью одного вида свойств эмерджентности сообщества.

Для управления численностью и другими характеристиками популяций необходимо правильно оценивать возможные равновесные состояния и причины перехода между ними. Конечно, равновесное состояние не имеет четко выраженной числовой характеристики (только ориентировочная), однако популяция будет осуществлять флуктуации вокруг точки равновесия. Резкие негативные или позитивные влияния могут способствовать изменению численности, включая резкие перепады – в последнем случае будет формироваться эруптивный тип динамики численности. Во всех случаях сами показатели численности являются не только недостаточными для полноценного прогноза дальнейшего развития популяции, но могут дать ложные представления о происходящих процессах (Hui, 2015; Ayllon et al., 2012; Gaillard et al., 2010).

По нашему мнению, перспективно использование модели черного или скорее серого (Liu, 2011) ящика для управления состоянием популяций. Данная модель максимально отражает специфику формирования емкости среды. В целом, следует отметить эффективное применение подобных моделей для решения многих теоретических вопросов биологии (Berck et al., 2012; Sinclair et al., 2005).

Одним из ярких примеров является изучение организации экологических ниш: правило конкурентного исключения или биологической избыточности (Rodríguez et al., 2015; Hui, 2015; Holechek et al., 2010).

Конечно же, в модели учтены только наиболее значимые на наш взгляд факторы. Часть факторов (хищники, паразиты, охота, браконьерство, сельское хозяйство) негативно сказываются на результирующей – снижают численность популяции. Такие же факторы как биотехния, выпуск фазанов, рождаемость, ресурсная обеспеченность повышают численность данного вида. Кроме этого, отдельные факторы еще влияют друг на друга – сельское хозяйство, помимо негативного влияния на саму численность популяции, снижает рождаемость, ухудшает ресурсную обеспеченность и пригодность угодий, а также может иметь некоторое негативное влияние на хищников. Биотехнические мероприятия способствуют повышению рождаемости, выживанию интродуцентов, снижают вероятность заражения паразитами и негативное влияние хищников. Таким образом, модель предусматривает оценку аддитивного влияния учтенных факторов на состояние популяции (рис. 2).

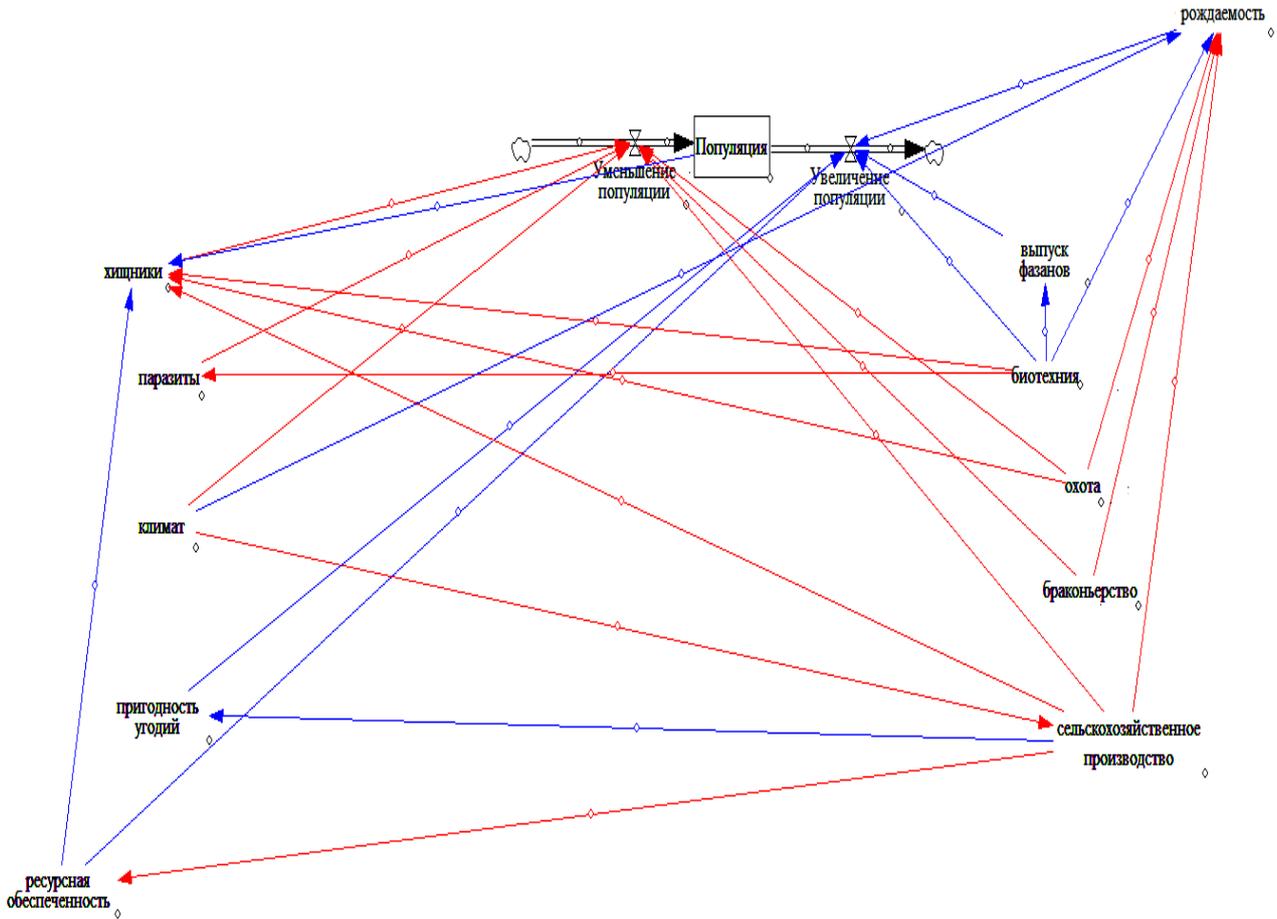


Рис. 2. Когнитивная карта модели.

Динамическую модель влияния факторов можно представить в следующем математическом виде:

$$\begin{aligned}
 x_1(t+1) &= x_1(t) + x_2(t) - x_3(t) \\
 x_2(t+1) &= x_2(t) + 4 \cdot x_6(t) + x_7(t) + x_4(t) + 4 \cdot x_8(t) + x_9(t) \\
 x_3(t+1) &= x_3(t) + x_{10}(t) + 3 \cdot x_{11}(t) + x_{12}(t) + 3 \cdot x_{13}(t) + x_{14}(t) + 3 \cdot x_5(t) \\
 x_4(t+1) &= x_4(t) - x_5(t) \\
 x_5(t+1) &= x_5(t) - 2 \cdot x_{12}(t) \\
 x_7(t+1) &= x_7(t) + x_5(t) \\
 x_9(t+1) &= x_9(t) + x_{13}(t) - x_{10}(t) - 3 \cdot x_5(t) - x_{12}(t) + 3 \cdot x_6(t) \\
 x_{10}(t) &\sim N(0, 1) \\
 x_{11}(t+1) &= x_{11}(t) - x_5(t) + x_4(t) - x_{13}(t) + 3 \cdot x_1(t) - x_6(t) \\
 x_{12}(t) &\sim N(0, 1) \\
 x_{14}(t+1) &= x_{14}(t) - x_6(t),
 \end{aligned}$$

где: x_1 – состояние популяции (численность), x_2 – увеличение популяции, x_3 – уменьшение популяции, x_4 – обеспеченность ресурсами, x_5 – влияние сельскохозяйственного производства, x_6 – биотехнические мероприятия, x_7 – пригодность угодий, x_8 – выпуск искусственно выращенных фазанов, x_9 – рождаемость, x_{10} – браконьерство, x_{11} – влияние хищников, x_{12} – влияние климата, x_{13} – охота, x_{14} – влияние паразитов.

Импульсные эксперименты предусматривали изменения отдельных вершин (факторов, действующих на популяцию) и последующую оценку вызванных ими изменений численности популяции.

В первом сценарии исследовалось воздействие единичных импульсов на управляемые вершины – содержательно такой эксперимент описывает проведение выпуска фазанов, биотехники и охоты однократно в первый год.

Первый сценарий имеет следующий математический вид:

$$x_6(t) = \begin{cases} 1, & t = 0 \\ 0, & t > 0 \end{cases}$$

$$x_8(t+1) = x_8(t) + 2x_6(t) + \begin{cases} 1, & t = 0 \\ 0, & t > 0 \end{cases}$$

$$x_{13}(t) = \begin{cases} 1, & t = 0 \\ 0, & t > 0 \end{cases}$$

Во втором сценарии каждый год проводятся мероприятия по биотехнии и выпуски фазанов, охота при этом отсутствует. Второй сценарий:

$$x_6(t) = 1$$

$$x_8(t+1) = x_8(t) + 2x_6(t) + 1$$

$$x_{13}(t) = 0$$

В третьем сценарии ежегодно выполняются мероприятия биотехнии, периодически (раз в 2 года) производятся выпуски фазанов, ведется охота, со сдвигом на год относительно выпуска птицы: по нечетным годам производится выпуск, по четным – проводится охота. Третий сценарий:

$$x_6(t) = 1$$

$$x_8(t+1) = x_8(t) + 2x_6(t) + \begin{cases} 1, & t = 0, 2, 4, 6, 8, 10 \\ 0, & t = 1, 3, 5, 7, 9 \end{cases}$$

$$x_{13}(t) = \begin{cases} 1, & t = 1, 3, 5, 7, 9 \\ 0, & t = 0, 2, 4, 6, 8, 10 \end{cases}$$

Следует отметить, что во всех трех сценариях получена схожая картина (рис. 3). Первые несколько лет наблюдается относительное постоянство численности популяции (колебания преимущественно незначительны), после чего происходит ее повышение на 20 – 30% и последующее резкое падение в 3 – 4 раза. Результаты анализа сценариев отличаются только интенсивностью происходящих процессов при сохранении общей тенденции.

Результаты моделирования свидетельствуют о наличии естественных ограничителей численности охотничьего фазана в угодьях. По нашему мнению, ни запрет охоты, ни проводимые биотехнические мероприятия не позволяют добиться повышения численности (эффект оказывается кратковременным и заканчивается резким продолжительным спадом). То есть, если прекратить ежегодные выпуски данного вида в угодья, то его численность не только перестанет расти, но достаточно быстро сойдет к минимуму, а в отдельных районах (особенно в северной части Украины, где снежный покров превышает критический уровень для фазана) он полностью исчезнет.

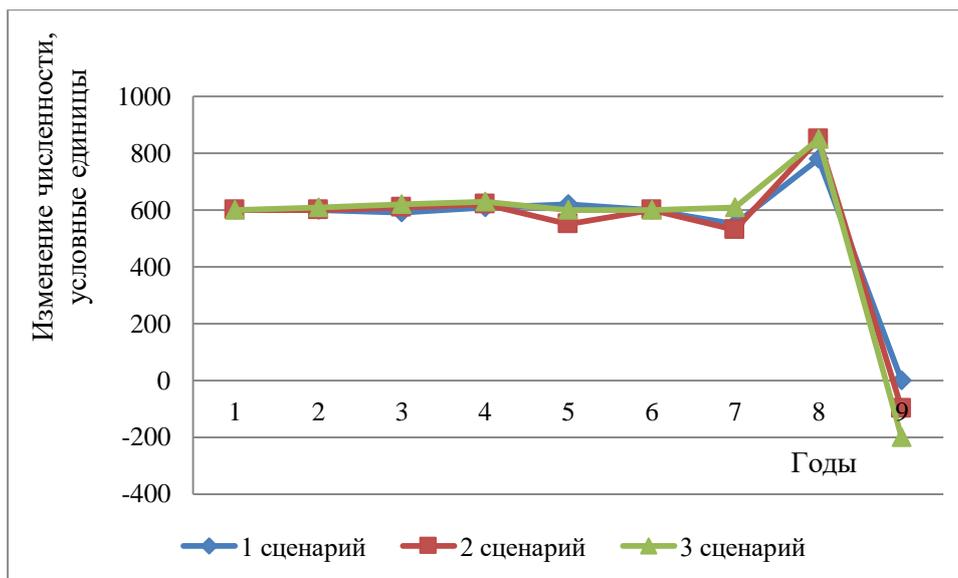


Рис. 3. Результаты импульсных экспериментов

Результаты моделирования подтверждаются данными о современном состоянии популяции охотничьего фазана в Украине.

Так численность данного вида с 2012 по 2014 год уменьшилась с более 350 тыс. до 278803 особей (Ведення..., 2015; Статистичний..., 2012). При этом почти в два раза упал объём выпускаемой дичи, а отстрел остался практически на прежнем уровне (более 30000 особей в год).

По всей видимости, использованную модель следует рассматривать считать не серым, а черным ящиком, поскольку для нас не важны истинные причины ограничения возможности самоподдержания популяции фазана в каждом конкретном случае. Это может быть недостаток мест гнездования, плохие погодные условия в период размножения, нехватка пищи для молодняка в результате сельскохозяйственной деятельности или фактор беспокойства – во всех этих случаях мы практически не можем противодействовать лимитирующим влияниям. Эффективное регулирование может касаться только объемов отстреливаемых птиц и борьбы с браконьерством, что недостаточно для исправления общей ситуации. Как результат, на отдельных территориях естественный коэффициент прироста популяции фазана не превышает 0,5% (Ниннов, 1974).

По нашему мнению, улучшить данную ситуацию может только массовый выпуск фазана в природу, который будет значительно превышать естественную смертность. Так, для эффективности мероприятий по поддержанию популяции фазана считается, что в каждом месте выпуска одноразово следует выпускать партии численностью не менее 500 особей (Искусственное..., 1987). В этом случае искусственное дичеразведение подменяет процесс естественного воспроизводства вида и не требует кардинальной перестройки существующей ситуации в угодьях (Габузов, 1992). Именно таким образом решается проблема насыщения угодий дичью в мире и это справедливо не только для охотничьего фазана, но и многих других видов.

Следует отметить, что когнитивное моделирование уже нашло применение в биологии и экологии (Переварюха, 2014; Столбов и др. 2013; Ayllon et al., 2012; Berck et al., 2012; Hirzel & Lay, 2008; Hebblewhite et al., 2008). Ранее нами был применен метод когнитивного моделирования для анализа состояния амфибий в городских и загородных условиях (Корж, Заховалко, 2015). Это свидетельствует о том, что предложенные подходы носят универсальный характер и могут использоваться для решения разнообразных задач, в частности по управлению численностью интересующих нас видов.

ВЫВОДЫ

В рамках биотического сообщества каждой экосистемы происходит определенная аддитивная суммация емкостей среды отдельных видов – формируется интегрированная емкость. Между количеством видов и размерами интегрированной емкости среды прямая связь может отсутствовать.

Популяции могут иметь несколько равновесных состояний, обусловленных совокупностью действующих факторов. Для управления состоянием популяций необходимо правильно оценивать возможные равновесные состояния и причины перехода между ними.

Механизмы управления следует разделить на две группы: «rise» (улучшения состояния популяции) и «decline» (его ухудшения). Обе группы воздействуют на организмы одновременно: при их уравниваемости достигается стабильное состояние; при преобладании одного из типов воздействий популяция переходит к качественным изменениям.

Попытки перестройки экосистем для увеличения численности желательных с практической точки зрения видов до интегрированной емкости могут способствовать деградации этих экосистем.

ПЕРЕЧЕНЬ ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ:

Ведення мисливського господарства у 2014 році. Статистичний бюллетень. / Відп. за вип. Прокопенко О.М. – К., 2015. – 17 с.

Габузов О.С. Основы искусственного дичеразведения и разведения редких видов животных (теоретические и прикладные аспекты) / О.С. Габузов // Автореф. дис. ... д.б.н.: 06.02.06 – Звероводство и охотоведение (охотоведение) – М., 1992. – 44 с.

Горелова Г.В. Когнитивный анализ и моделирование устойчивого развития социально-экономических систем / Горелова Г.В., Захарова Е.Н., Гинис Л.А. – Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 2005. – 288 с.

Заболотский М.А. Когнитивное моделирование – уникальный инструмент для анализа и управления сложными системами (регион, отрасль промышленности, крупное предприятие) / Заболотский М.А., Полякова И.А., Тихонин А.В. // Успехи современного естествознания – 2005. – № 2. – С. 28–34.

Заика В.Е. Емкость среды – содержание понятия и его применение в экологии / В. Е. Заика // Экология моря. – 1981. – Вып. 7. – С. 3–9.

Искусственное разведение фазанов / Под об. ред. О.С. Габузова. – М.: Из-во ЦНИЛ Главохоты, 1987. – 141 с.

Когнитивное моделирование в системах информационного обеспечения задач современной биотехнологии и биомедицины / [Столбов Л.А., Дубавов Д.С., Лисица А.В., Филаретова О.А.] // Прикладная информатика. – 2013. – № 3. – С. 69.

- Корж А.П. Емкость среды: развитие понятия и его содержание / А.П. Корж // Экология и ноосферология. – 2013. – Т. 24, № 1–2. – С. 94–101.
- Корж А.П. Урбанизация фауны на примере озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) / А.П. Корж, Т.В. Заховалко // Экология и ноосферология. – 2015. – Т. 26, № 3–4. – С. 127–134.
- Мовчан Я.І. Збереження біотичного різноманіття України (методологія, теорія, практика) / Я.І. Мовчан // Автореф. дис. ...д.б.н.: 03.00.16. – екологія. – Дніпропетровськ, 2009. – 54 с.
- Нинов Н.П. Предварителни проучвания въерху расовата чистота и естествения прираст на семиреченския фазана в Русенски окръг / Н.П. Нинов // Симпозиум с международно участие «Проблеми на ловното и рибното стопанство в Народна Република България». – Варна, 1974. – С. 66–71.
- Переварюха А.Ю. Когнитивное моделирование в анализе структурного взаимодействия экологических процессов Северного Каспия / А.Ю. Переварюха // Journal of applied Informatics. – 2014. – № 5(53). – P. 108–117.
- Статистичний збірник «Довкілля України» 2011 / Державний комітет статистики України: за редакцією Н. С. Власенко. – К., 2012. – 195 с.
- Хански И. Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний / И. Хански. Пер. с англ. В. И. Ланцова. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – 340 с.
- Axelrod R. The Structure of Decision: Cognitive Maps of Political Elites / R. Axelrod – Princeton. University Press, 1976. – 395 p.
- Liu Yi. Grey-box Identification of Distributed Parameter Systems / Yi. Liu // Doctoral Thesis, Automatic Ayllon, D., Almodovar, A., Nicola, G.G., Parra, I., Elvira, B., 2012. Modelling carrying capacity dynamics for the conservation and management of territorial salmonids. Fisheries Research 134–136, 95–103.
- Berck, P., Levy, A., Chowdhury, K., 2012. An analysis of the world's environment and population dynamics with varying carrying capacity, concerns and scepticism. Ecological Economics 73, 103–112
- Control Department of Signal, Sensors and Systems. Royal Institute of Technology. Stockholm, Sweden. – 2005. – 305 p.
- Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M. (2010). Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 365, 2255–2265.
- Hebblewhite, M., Merrill, E., McDermid, G. (2008). A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. Ecol Monogr, 78, 141–166
- Hirzel, A.H., Lay, G.L. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. J Appl Ecol, 45, 1372–1381.
- Holechek, J.L., Pieper, R.D., Herbel, C.H. (2010). Range management: principles and practices. New York: Prentice Hall.
- Hui, C. (2015). Carrying Capacity of the Environment, International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences, Second Edition, 155–160 DOI: 10.1016/B978-0-08-097086-8.91002-X\
- Rodríguez, R.A., Herrera, A.M., Santander, J. (2015). Uncertainty principle in niche assessment: A solution to the dilemma redundancy vs. competitive exclusion, and some analytical consequences. Ecological Modelling, 316, 87–110.
- Sinclair, A.R.E., Fryxell, J., Caughley, G. (2005). Wildlife ecology and management. Second Edition ed London: Blackwell Science.
- Ullah M. Stochastic Approaches for Systems Biology / M. Ullah, O. Wolkenhauer. – Springer New York Dordrecht Heidelberg London. – 2011. – 290 p.
- Uncertainty principle in niche assessment: A solution to the dilemma redundancy vs. competitive exclusion, and some analytical consequences / [R.A. Rodríguez, A.M. Herrera, J. Santander et al.] // Ecological Modelling. – 2015. – V. 316. – P. 87–110.
- Vensim Personnal Learning Edition, Ventana Systems Inc., online: <http://vensim.com/vensim-software>

REFERENCES

- Axelrod, R. (1976). The Structure of Decision: Cognitive Maps of Political Elites. Princeton: University Press.
- Ayllon, D., Almodovar, A., Nicola, G.G., Parra, I., Elvira, B. (2012). Modelling carrying capacity dynamics for the conservation and management of territorial salmonids. Fisheries Research 134–136, 95–103.
- Berck, P., Levy, A., Chowdhury, K. (2012). An analysis of the world's environment and population dynamics with varying carrying capacity, concerns and scepticism. Ecological Economics 73, 103–112
- Gabuzov, O.S. (1981). Iskusstvennoye razvedeniye fazanov. Moscow: Glavokhota (in Russian).
- Gabuzov, O.S. (1992). Osnovi iskusstvennogo dicherazvedeniya i razvedeniya redkich vidov zhivotnich (teoreticheskie i prikladnie aspekti). Thesis of Doctoral Dissertation. Moscow (in Russian).

- Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M. (2010). Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2255–2265.
- Gorelova, G.V., Zakharova, E.N., Ginis, L.A. (2005). Kognitivnij analiz i modelirovanie ustoychivogo razvitiya sozialno-economicheskikh system. Izdatelstvo Rostov University. (in Russian).
- Hebblewhite, M., Merrill, E., McDermid, G. (2008). A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecol Monogr*, 78, 141–166
- Hirzel, A.H., Lay, G.L. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *J Appl Ecol*, 45, 1372–1381.
- Holechek, J.L., Pieper, R.D., Herbel, C.H. (2010). Range management: principles and practices. New York: Prentice Hall.
- Hui, C. (2015). Carrying Capacity of the Environment, *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences*, Second Edition, 155–160. DOI: 10.1016/B978-0-08-097086-8.91002-X
- Khanskiy, I. (2010). Uskolzayushiy mir: Ekologicheskiye posledstviya utрати mestoobitaniy. Moscow: KMK (in Russian).
- Korzh, A.P. (2013). Emkost sredi: razvitiye ponyatiya i ego sodержaniye. *Ekologiya i noosferologiya*, 24(1–2), 94–101 (in Russian).
- Korzh, A.P., Zachovalko, T.V. Urbanizatsiya fauni nf primere ozernoy lyagushki (*Pelophylax ridibundus*). *Ekologiya i noosferologiya*, 26(3–4), 127–134 (in Russian).
- Liu, Yi. (2005). Grey-box Identification of Distributed Parameter Systems. Thesis of Doctoral Dissertation. Automatic Control Department of Signal, Sensors and Systems. Royal Institute of Technology.
- Movchan, Ya.I. (2009). Zberezhennya biotichnogo riznomanitya Ukrainy (metodologiya, teoriya, praktika). Thesis of Doctoral Dissertation. Kiev (in Ukrainian).
- Niniv N.P. (1974). Predvaritelni prouchvaniya v'erchu rasovata chistota i estestvnnia prirast na semirechenskiya fasana v Rusenski okrug. *Proceed. Int. Conf. Problemi na lovnoto i ribnoto stopanstvo v Narodna Republika B'lgaria*. Varna (in Bulgarian).
- Perevaryukha, A.Yu. (2014). Kognitivnoye modelirovaniye v analise strukturnogo vzaimodeisnviya ekologicheskikh processov Severnogo Kaspiya. *Journal of Applied Informatics*, 5(53), 108–117 (in Russian).
- Prokopenko, O.M. (2015). Vedennja mislivskogo gospodarstva u 2014. *Statistical Bulletin*. Kiev (in Ukrainian).
- Rodríguez, R.A., Herrera, A.M., Santander, J. (2015). Uncertainty principle in niche assessment: A solution to the dilemma redundancy vs. competitive exclusion, and some analytical consequences. *Ecological Modelling*, 316, 87–110.
- Sinclair, A.R.E., Fryxell, J., Caughley, G. (2005). *Wildlife ecology and management*. Second Edition ed London: Blackwell Science.
- Stolbov, L.A., Dubravov, D.S., Lisiza, A.V., Filaretova, O.A. (2013). Kognitivnoye modelirovaniye v sistemakh informacionogo obespecheniya zadach sovremenoy biotekhnologii i biomeditsini. *Prikladnaya informatika*, 3, 69 (in Russian).
- Ullah, M., Wolkenhauer, O. (2011). *Stochastic Approaches for Systems Biology*. Springer, New York, Dordrecht, Heidelberg, London.
- Vensim Personnal Learning Edition, Ventana Systems Inc.
- Vlasenko, N.S. (2012). *Statistichniy zbirnik Dovkillya Ukrainy 2011*. Kiev (in Ukrainian).
- Zabolotskiy, M.A., Polyakova, I.A., Tichonin, A.V. (2005). Kognitivnoye modelirovaniye – unikalniy instrument dla analiza i upravleniya slozhnymi sistemami (region, otrasl promishlennosty, krupnoye predpriyatiye). *Uspechi sovremennogo estestvoznaniya*, 2, 28–34 (in Russian).
- Zayka, V.E. (1981). Emkost sredi – sodержaniye ponyatiya i ego primenenie v ekologii. *Ekologiya morya*, 7, 3–9 (in Russian).