



- Ардамацкая Т.Б. 1987. Влияние облесения Нижнеднепровских песков на орнитофауну Северного Причерноморья. - Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. Тезисы Всесоюзного совещания. Москва. 2: 124-125.
- Белик В.П. 2000. Птицы Степного Придонья. Формирование фауны, ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов-на-Дону: Изд-во РГПУ. 376 с.
- Воинственский М.А. 1960. Птицы степной европейской части СССР. Современное состояние орнитофауны и ее происхождение. К.: Изд-во АН УССР. 292 с.
- Кириков С.В. 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. Москва: Наука. 348 с.
- Матанцев В.А. 2004. Влияние фрагментации местообитаний на структуру населения и экологию птиц: обзор исследований. - Вестник Удмуртского университета. 10: 3-38.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. Москва: Наука. 223 с.
- Москаленко Ю.О. 2008. Історія вивчення орнітофауни Нижньодніпровських піщаних масивів. - Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". 10: 103-111.
- Москаленко Ю.О. 2012. Проблемні аспекти ретроспективного аналізу складу орнітофауни Нижньодніпровських піщаних масивів. - Природничий альманах. Біологічні науки. 18: 51-61.
- Петров В.С. 1954. К орнитофауне поймы Нижнего Днепра. - Труды научно-исследовательского института биологии и биологического факультета Харьковского гос. ун-та. Харьков: Изд-во Харьковского гос. ун-та. 20: 105-130.
- Пирогов Н.Г. 1993. Изменения орнитофауны Черноморского заповедника и факторы их определяющие. - Мат-ли. науч.-практ. конф., посвящ. 25-річчю Карпатського біосферного заповідника. (Рахів, 11-15 жовтня 1993 р.) Рахів. 195-197.
- Пирогов Н.Г. 1995. Новые данные о встречах и гнездовании птиц в Херсонской области. - Беркут. 4 (1-2): 91-92.
- Потапов Р.Л. 1987. Отряд курообразные. - Птицы СССР. Ленинград: Наука. 7-260.
- Рибачук К.І. 1999. Про деякі зміни в гніздовій фауні дендрофільного комплексу Чорноморського біосферного заповідника. - Заповідна справа: стан, проблеми, перспективи. Херсон: Айлант. 94-97.
- Семенов С.М., Ардамацкая Т.Б. 1992. Смена видового состава и структуры населения птиц Вольжина леса за 35 лет (1954-1989). - Природные комплексы Черноморского государственного биосферного заповедника. К. 142-151.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M. et al. 2019. vegan: Community Ecology Package. Available from the Internet. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- R Core Team 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from the Internet. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Yablonovska-Grishchenko E.D., Grishchenko V.N. 2021. Archaic Dialect of Chaffinch, *Fringilla coelebs* (Passeriformes, Fringillidae), Song in the Lower-Dnipro Area (South Ukraine) and Its Territorial Relations. - Zoodiversity. 55 (3): 265-276.

## МЕХАНІЗМИ РЕАГУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ ГРИЗУНІВ НА ЗМІНИ СЕРЕДОВИЩА

С.А. Мякушко

*Київський національний університет імені Тараса Шевченка,  
Навчально-науковий центр "Інститут біології та медицини"*  
stanislavm@knu.ua

В екології вже майже сотню років широко використовується поняття "біотичний потенціал". Його автор, Роял Чепмен, розглядав його як показник здатності організмів протистояти супротиву зовнішнього середовища. Сучасні уявлення про потенціал біосистем, хоча і формуються в інших термінах, по суті, мало відрізняються від вихідних положень. Зміни плодю-



чості та виживання відбуваються не лише під впливом зовнішніх факторів, але й у результаті реалізації внутрішніх механізмів, що забезпечують активну реакцію популяції на зміни умов. Безперечно, все це є вірним, але на сьогодні цього недостатньо. На нашу думку, такі уявлення повинні бути розширеними у наступному напрямку: біотичний потенціал біосистеми не варто пов'язувати виключно з репродукцією, він є мірою ефективності використання доступної в середовищі енергії. Зрозуміло, що ефективність не може бути стовідсотковою, проте біосистеми (у нашому випадку популяційного рівня) мають можливість задіяти різні механізми, змінювати стратегії виживання і функціонування для максимізації ефективності використання енергії. Проте, кількість і якість ресурсів (мірило доступної енергії) змінюється у часі і просторі, на що популяції вимушені реагувати пристосувальними реакціями.

Метою даної роботи є спроба узагальнення та осмислення причин, механізмів і наслідків популяційних реакцій гризунів у відповідь на зміни середовища.

### Матеріал і методи

Дослідження проводили в Канівському природному заповіднику (Черкаська область), де з 1971 р. відбувається моніторинг за станом популяції лісових гризунів грабової діброви. Ці роботи були започатковані науковою групою під керівництвом В.О. Межжеріна. З того часу й до 2019 р. протягом першої половини літа відбувався збір польових даних. Крім результатів 30-річних особистих спостережень, у роботі використані матеріали, зібрані великим колективом дослідників і студентів, яким автор висловлює вдячність.

Тривалий період досліджень надав можливість виявити такі аспекти популяційних стратегій, які найчастіше не потрапляють у поле зору дослідників. Обумовлено це тим, що час спостережень охопив різні періоди існування заповідної екосистеми. Останні обумовлені як суцесійними перетвореннями біоти, так і специфікою антропогенного впливу. Невелика площа, розташування в густонаселеному районі України, взаємодія з сусідніми територіями, які залучені до господарської діяльності, обумовлювали антропогенний тиск на заповідну територію. Його характер та інтенсивність визначали зміни режиму охорони й ліквідація статусу заповідника в 1951–1968 рр. Пізніше територія зазнавала зростаючого техногенного навантаження, до якого додалося радіоактивне забруднення. Ситуацію погіршує синергічна дія хімічних токсикантів у зв'язку з розташуванням заповідника у зоні високої токсичності ґрунтів (Грищенко и др., 1993; Орлов, 1998). До фонових видів заповідної лісової екосистеми належать такі види: полівка підземна (*Microtus subterraneus* (de Selys-Longchamps, 1836)), миша жовтогорла (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834) (за іншими уявленнями – *Terricola subterraneus* і *Sylvaemus tauricus* (Загороднюк, Харчук, 2020)). Третій вид – полівка руда (*Myodes glareolus* (Schreber, 1780)) – є домінантом в угрупованні, її чисельність складає у різні роки до 80% від загального населення гризунів.

Відлови тварин проводили за допомогою традиційного методу облікових ділянок. У грабовому лісі ділянки розташовували на схилах із різною експозицією і вирівняних плато, охоплюючи території з різним ступенем розвитку підліску, трав'янистої рослинності та лісової підстилки. Завдання польових спостережень включали також стеження за кормовою базою гризунів. Одночасно з обліком гризунів на спеціальних пробних ділянках визначали запас насіння граба, біомасу та видове різноманіття трав'янистої рослинності. Використано низку абсолютних і розрахункових показників, які дають можливість оцінити стан кормової бази різних за спектром живлення видів гризунів (Межжерин и др., 1991).

Періодизація стану середовища мешкання гризунів і відповідні популяційні ефекти наведені в наших попередніх роботах (Межжерин, Мякушко, 1998; Мякушко, 1998). Для задач даного дослідження були проаналізовані й порівняні параметри популяції і кормової бази гризунів упродовж трьох 5-річних інтервалів часу, що припадають на три якісно відмінні ста-



ни середовища, які умовно можна позначити так: “І, до впливу”, “ІІ, після впливу” і “ІІІ, поточна ситуація”. Періоди мають різну тривалість і охоплюють другу половину 1970-х, 1990-х років, а також 2001–2015 рр. Цикли динаміки різних видів можуть тривати 4–6 років і характеризуватися різним рівнем щільності, проте використання усереднених показників робить можливим їх порівняння. Обов’язковою умовою для обрання даних часових відрізків була наявність у його межах повного циклу динаміки щільності домінуючого виду, що переважно і визначає сумарні показники угруповання лісових гризунів.

### Результати й обговорення

Ретроспективний аналіз стану популяції гризунів за період, що охоплює майже півстоліття, дає підстави виокремити три етапи, які чітко відрізняються специфікою популяційних реакцій на зміни середовища. Підкреслимо, що поняття “періоди” позначають у даній роботі різні часи існування екосистеми (переважно це обумовлено особливостями антропогенного впливу), а “етапи” мають відношення до стадій існування популяцій з характерними ознаками і механізмами реагування. Зрозуміло, що в силу специфіки популяційних процесів чіткі межі етапів визначити неможливо, тому нижче наведені лише орієнтовні часові характеристики.

*Етап 1 – дестабілізація динаміки* (з 1987 р. до приблизно 1995 р.). Цьому проміжку часу передує період мінімального антропогенного впливу на заповідну територію (І). Його специфіка пов’язана з поступовим рухом грабової діброви до клімаксного стану після тривалого періоду рубок і розчистки лісу, різних лісотехнічних заходів і типів рекреації, що мало місце в часи існування на даній території учбово-дослідного лісового господарства. Роки заповідання ще не стерли наслідки господарської діяльності й вони за інерцією впливали на населення гризунів. Динаміка всіх популяцій гризунів була відносно стабільною, рівні щільності не досягали високих значень, зберігалось закономірне чергування окремих фаз у популяційних циклах.

Ситуація кардинально змінилася після 1986 р., що, власне, й надало підстави для виділення наступного періоду (ІІ). В популяціях гризунів був зафіксований комплекс реакцій, що свідчили про глибокі порушення динаміки. Крім значного зростання середніх для циклів рівнів щільності (від 25 до 43 % у різних видів), відбулося порушення ритміки чергування популяційних фаз. Найпримітнішим виявилось випадіння фази спаду, коли щільність знижується не поступово упродовж двох і більше років, а катастрофічно падає, в результаті чого пік щільності на наступний рік замінюється глибокою депресією. Суттєво зросли межі та амплітуда коливань показників щільності населення всіх трьох видів (Мякушко, 1998). Загалом порушення ритміки і розширення меж коливань щільності можна розцінювати як один із проявів дестабілізації динаміки та набуття нею стохастичних рис (табл. 1).

Таблиця 1

Параметри динаміки щільності популяції (ос/га) рудої полівки і сумарного населення угруповання лісових гризунів протягом різних етапів

Вид (угруповання)	Етап 1				Етап 2				Етап 3			
	M ± m	A	P	Cv, %	M ± m	A	P	Cv, %	M ± m	A	P	Cv, %
<i>Myodes glareolus</i>	67,3±9,1	13,4	99,7	75,5	51,2±6,3	9,1	64,2	50,4	60,1±3,9	7,2	69,8	44,5
Сумарне населення	98,4±3,9	11,2	112,1	82,4	78,4±5,1	8,5	84,5	47,1	80,1±5,6	7,4	88,2	38,4

A – амплітуда (max/min), P – розмах (max-min) коливань показників.



Не менш значні зміни були зафіксовані в системі “кормова база – споживач”. Останнє знайшло відображення у зникненні наявних раніше кореляційних зв’язків між щільністю й біомасою популяцій гризунів і показниками, що характеризують стан кормових ресурсів. У цій ситуації звертає увагу, що за всі роки спостережень у середовищі не зафіксовано зменшення об’єму кормів. Параметри кормової бази закономірно змінюються, відбиваючи свою циклічність, обумовлену, наприклад, коливаннями плодоносіння граба, але їх усереднені показники є схожими. На цьому фоні зникнення попередньої узгодженості та збалансованості з кількістю споживачів (особин) можна розглядати як негативний прояв.

*Етап 2 – інтенсифікація розмноження як спосіб відновлення екологічного балансу* (з 1996 р. й орієнтовно до 2001–2005 рр.). Упродовж цього етапу в усіх трьох видів відбулася інша спроба відновлення екологічного балансу між популяціями й середовищем за рахунок зміни стратегії відтворення (Мякушко, 2002). Регуляцію інтенсивності розмноження можна вважати одним із найпростіших і, одночасно, найефективніших засобів приведення у відповідність потреб популяції до можливостей середовища. Включення саме такого механізму багаторазово спостерігали у випадках різких змін кількості або якості кормових ресурсів (Batzli, 2022). У наших дослідженнях було зафіксоване значне підсилення репродуктивних процесів. Причому відбувалося це одночасно за двома напрямками – розширення частки залучених до розмноження особин (по суті, це можна назвати екстенсифікацією) і росту індивідуальної плодючості (власне інтенсифікація, яка виражалась у збільшенні розміру виводків та їх кількості за сезон розмноження). Для різних етапів усереднені репродуктивні показники популяції рудої полівки наведені в таблиці 2.

Регуляція розмноження (його підсилення або уповільнення) є не тільки ефективним, але й відносно швидким механізмом приведення чисельності (щільності) населення у відповідність до ємності середовища. Безперечно, зміни величини смертності в популяції певною мірою можна розглядати як не менш швидкий механізм реагування. Проте такі втрати частини своєї біомаси не свідчать про ефективність функціонування популяції як біосистеми.

Дана стратегія, яка полягала в підсиленні розмноження, реалізувалась як мінімум протягом одного десятиріччя. Найбільш несподіваними виявилися її результати й наслідки, які не можна назвати позитивними. По-перше, відновлення скорельованості з показниками кормової бази не відбулося (іншими словами, екологічний баланс не був відновлений). По-друге, був зафіксований цілий каскад негативних явищ, який у результаті визначив невисокий рівень успішності реалізації репродуктивного потенціалу.

Широке і швидке залучення до відтворення особин за рахунок більш раннього дозрівання, напружена репродукція обумовили високу смертність. У першу чергу з популяції почали випадати або найкрупніші, або найплодючіші індивіди (за нашим даними – це самки, які перезимували, їх відносна кількість зменшується майже на третину). Саме це маткове поголів’я страждає найсильніше, і втрати серед цієї групи обумовлюють пе-

Таблиця 2  
Репродуктивні показники популяції рудої полівки упродовж різних етапів

Етап	M ± m	Lim (min–max)	Cv, %
	<b>Частка самок, що розмножуються, від їх загальної кількості (%)</b>		
1	43,2 ± 4,6	17,1 – 58,4	67,6
2	65,2 ± 3,4	34,0 – 78,9	33,8
3	57,7 ± 6,7	30,4 – 71,1	29,7
<b>Розмір виводків (кількість виводків)</b>			
1	5,28 ± 0,21 (1,13 ± 0,03)	2 – 8 (1 – 2)	34,7 (12,7)
2	6,75 ± 0,34 (1,45 ± 0,11)	3 – 9 (1 – 3)	66,2 (23,9)
3	6,09 ± 0,51 (1,33 ± 0,14)	3 – 7 (1 – 2)	45,0 (18,4)



перозподіл представленості розмірних і функціональних груп у популяції. Варто підкреслити, що безпосередньо у природних умовах досліджувати зміни смертності різних груп особин практично неможливо. Єдиним джерелом даних для аналізу є порушення характерних співвідношень між групами живих особин, що найчастіше й використовують у популяційній демографії (Krebs, 1996). Така сукупність ефектів не сприяла стабілізації динаміки населення, а останні закономірності, наприклад, у представленості в популяції різних функціональних груп, були втрачені.

*Етап 3 – явище здрібнення особин як популяційна стратегія* (з 2002–2005 рр. до нашого часу). Було встановлено, що в межах циклів динаміки (від фази депресії до депресії) упродовж різних періодів популяція рудої полівки досягає схожих показників біомаси (Мякушко, 2021). Можна вважати, що вона відповідає ємності конкретного середовища в поточний проміжок часу. Іншими словами, популяція на різних фазах своїх циклів засвоює всю доступну їй кількість енергії, проте ефективність її використання може суттєво відрізнятись. На попередньому етапі використання енергії не можна визнати ефективним: через напруження репродуктивних процесів зростає смертність і втрачається значна частка біомаси, а також пов'язані з нею ресурси та енергія. Подальша реакція популяції уявляється закономірною в інших схожих умовах, але є абсолютно безперспективною в даній ситуації. З метою компенсувати високу смертність, популяція ще більше інтенсифікує розмноження, чим остаточно формує “замкнене коло”, в якому смертність і відтворення виступають взаємостимулюючими процесами. Спроби відновлення екологічного балансу в такий спосіб не тільки виявляються безуспішними, але й поглиблюють кризову ситуацію, оскільки енергетичні потреби популяції все більше переважають можливості середовища.

Реалізація стратегії на підсилення розмноження могла виявитися успішною в разі появи у середовищі додаткової енергії, наприклад, у вигляді збільшення кормової бази. Руда полівка є вираженим поліфагом, здатна використовувати широкий спектр кормів і, в разі необхідності, швидко переходити з одних елементів раціону на інші, що у принципі й обумовлює її домінування в багатьох угрупованнях гризунів. За наявними даними, кормова база може здійснювати лімітуючий вплив, тому зв'язок між щільністю та параметрами трофічної бази є цілком нормальним явищем (Bian et al., 2015; Soininen et al., 2018), що багаторазово зафіксовано в самих різних умовах (Wolff, 1985; Adler, Levins, 1994). Поширена навіть думка, що одне з фундаментальних екологічних понять “ємність середовища” в першу чергу визначається трофічними ресурсами, а інші параметри (наприклад, результати міжвидових взаємодій, доступність сховищ) за своїм значенням є вторинними. Пріоритетна роль кормової бази підкреслюється багатьма дослідниками (Saitoh et al., 2003; Rémy et al., 2013). Проте кількість і якість кормів є зовнішнім для популяції фактором. Висновок, що популяція здатна лише пасивно слідувати за змінами своїх ресурсів, варто вважати невиправданим спрощенням. Насправді популяція має достатню кількість способів і механізмів для регуляції своєї взаємодії із середовищем (Bian et al., 2015).

Упродовж 3-го етапу для всіх видів гризунів зафіксоване явище здрібнення особин – зниження ґродованості (відношення маси тіла до його довжини), яке відбувається на фоні зменшення екстер'єрних показників – довжини тіла, хвоста, стопи, а також маси тіла. Здрібнення зафіксоване в абсолютно всіх статевих і вікових групах гризунів, а його масштаби коливаються від 21 до 33% від колишніх значень. У різних видів і окремих статевих, вікових і функціональних груп здрібнення має свою специфіку, але загальною закономірністю є його максимальне вираження серед самок, причому старших вікових груп (Myakushko, 2021). Важливим, з нашої точки зору, є факт наявності здрібнення у групі ювенільних тварин. На жаль, відсутність точних даних про вік тварин виключає можливість встановити механізм і початок процесів здрібнення, проте елементарна логіка підказує, що існує два варіанти або їх комбінація – тварини вже народжуються з меншими розмірно-масовими показниками або повільніше ростуть і набирають масу тіла (Мякушко, 2021).



Можна припустити, що дане явище реалізується за допомогою різних механізмів. По-перше, в результаті смертності з популяції випадають найкрупніші особини й самки, що розмножуються, з їх найбільшими енергетичними потребами, по-друге, повільніше відбувається ріст і досягнення певного рівня вгодованості. У кінцевому результаті зменшення екстер'єрних параметрів особин зменшує їх питомі енергетичні потреби й дає можливість краще пережити несприятливі умови. З цих позицій здрібнення своїх елементів варто розглядати як специфічну популяційну стратегію щодо підтримання екологічного балансу. Крім зменшення енергетичних потреб, не менш важливим наслідком нової стратегії є уповільнення розмноження, що було детально досліджено в популяції підземної полівки (Мякушко, 2023).

Найбільша кількість питань виникає про первинну причину таких виражених реакцій і неодноразову заміну популяційної стратегії. Немає жодних сумнівів, що вона пов'язана з показниками наявних трофічних ресурсів. Встановлено, що раніше кормова база в заповідній екосистемі не відігравала лімітуючої ролі, проте масштаби її використання закономірно змінювались у ході багаторічної динаміки щільності популяцій. Наприклад, за оцінками співвідношення минулорічного й поточного запасу насіння в лісовій підстилці, на фазі піку тварини використовували до 78% кормів (насіння граба), а на фазі депресії – до 45%. Підкреслимо, що саме тоді були відмічені численні кореляції між щільністю популяцій, їх біомасою й параметрами кормової бази. Проте вже на 1-му етапі майже всі корелятивні зв'язки зникають, при цьому використання кормів становить 88–94% незалежно від фази динаміки щільності. Іншими словами, трофічні ресурси використовуються з максимальною інтенсивністю, проте це не супроводжується очікуваним результатом у вигляді збільшення біомаси або щільності популяцій, оскільки він нівелюється ростом смертності. З певного моменту популяція вимушена скорочувати свої енергетичні потреби, зменшуючи біомасу особин, тобто витрати на її підтримання. Можливо балансові відношення між популяціями та їх ресурсами мають більш тонкий характер, ніж ті, які ми виявляємо у вигляді простих кількісних співвідношень. Так, доступність ресурсів може мати важливіше значення, ніж їх абсолютна кількість, приклади чого відомі у популяційній екології гризунів (Stephens et al., 2019). Поки що дати відповідь на запитання про вихідну причину описаних явищ не уявляється можливим, а деякі наші логічні конструкції існують у статусі гіпотез. Незаперечним, на нашу думку, є лише той факт, що зникнення узгодженості між змінами населення гризунів та їх ресурсами, а також нездатність популяцій до відновлення балансу, є тривожним сигналом.

## Висновки

Антропогенні зміни середовища для популяцій є неспецифічними, сценарії реагування, які були вироблені у процесі еволюції та використовувалися раніше, далеко не завжди спрацьовують. Певною мірою популяціям доводиться рухатися “наосліп”, перебираючи доступні варіанти. Як приклад можна розглядати інтенсифікацію розмноження у ході 2-го етапу. Така стратегія, судячи з усього, себе не виправдала, оскільки супроводжувалася підвищеною смертністю і лише поглиблювала дестабілізацію. Згодом відбулася зміна стратегії і в останні 20–25 років її риси полягають у наступному. Здрібнення особин призводить до скорочення енергетичних витрат як окремих індивідів, так і популяції загалом. Мінімізація витрат на підтримання власної біомаси, пригнічення або відмова від розмноження (принаймні окремих особин) дає можливість збільшувати частку енергії, яка забезпечує виживання у несприятливих умовах. Базисом для таких міркувань є концепція екологічного балансу, яка постулює альтернативність двох “статей витрат” енергії біосистемами – підтримання існування індивіда та забезпечення ефективного відтворення.



## Література

- Грищенко А.М., Остапенко В.Г., Грищенко С.А. 1993. Картографические данные определения уровней суммарного техногенного загрязнения окружающей среды по эмбриотоксичности и тератогенности донных отложений и почв части территории Украины до и после аварии на Чернобыльской АЭС. - Доклады АН Украины. 1: 127-134.
- Загороднюк І., Харчук С. 2020. Список ссавців України 2020: доповнення та уточнення. - *Theriologia Ukrainica*. 20: 10-28. doi: 10.15407/TU2004
- Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. 1991. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. К.: Наук. думка. 204 с.
- Межжерин В.А., Мякушко С.А. 1998. Стратегии популяций мелких грызунов Каневского заповедника в условиях измененной среды обитания под воздействием техногенных загрязнений и аварии на ЧАЭС. - *Известия АН. Серия биологическая*. 3: 374-381.
- Мякушко С.А. 1998. Изменение динамики популяций и сообщества грызунов в результате антропогенного воздействия на заповедную экосистему. - *Вестн. зоологии*. 32 (4): 76-85.
- Мякушко С.А. 2002. Багаторічна динаміка популяції гризунів як критерій стану середовища. - *Вісн. Львівського університету. Серія біологічна*. 30: 30–34.
- Мякушко С.А. 2021. Здрібнення особин як стратегія популяцій в антропогенних умовах (досвід 50-річного вивчення популяцій гризунів). - *Theriologia Ukrainica*. 22: 133–143. doi: 10.15407/TU2214.
- Мякушко С.А. 2023. Пристосувальні реакції популяції підземної полівки (*Microtus subterraneus*) до антропогенних змін середовища. - *Екологічні науки*. 46 (1): 125-131. doi.org/10.32846/2306-9716/2023.eco.1-46.21
- Орлов О.О. 1998. Мета, завдання і методи радіоекологічних досліджень у природних заповідниках України, які зазнали радіоактивного забруднення внаслідок Чорнобильської катастрофи. - *Запов. справа в Україні*. 4 (2): 65-68.
- Adler G.H., Levins R. 1994. The island syndrome in rodent populations. - *The Quarterly Review of Biology*. 69: 473-490. doi: 10.1086/418744
- Batzli G.O. 2022. Reproduction, relative abundance, and variability in North American arvicoline rodent populations. - *Therya*. 13 (1): 21-32. doi: 10.12933/therya-22-1182
- Bian J.-H., Du S.-Y., Wu Y., Cao Y.-F., Nie X.-H., He H., You Z.-B. 2015. Maternal effects and population regulation: maternal density-induced reproduction suppression impairs offspring capacity in response to immediate environment in root voles *Microtus oeconomus*. - *Journal of Animal Ecology*. 84: 326-336. doi: 10.1111/1365-2656.12307.
- Krebs C. 1996. Population cycles revisited. - *Journal of Mammalogy*, 77 (1): 8-24. doi: 10.2307/1382705/
- Myakushko S. 2021. The phenomenon of the shrinking size of bank vole (*Myodes glareolus*) in an anthropogenic environment (experience of 50 years of observations). - *Biosystems Diversity*. 29 (3): 211-216. doi:10.15421/012126
- Rémy A., Odden M., Murielle R., Tyr Stene M, Le Galliard J.-F., Andreassen H.P. 2013. Food distribution influences social organization and population growth in a small rodent. - *Behavioral Ecology*. 24 (4): 832-841. doi: 10.1093/beheco/art029
- Saitoh T., Stenseth N.Chr., Viljugrein H., Kittilsen M.O. 2003. Mechanisms of density dependence in fluctuating vole populations: deducing annual density dependence from seasonal processes. - *Population ecology*. 45 (3): 165-173. doi: 10.1007/s10144-003-0164-6
- Soininen E.M., Henden J.A., Ravolaine, V.T., Yoccoz N.G., Bråthen K.A., Killengreen S.T., Ims R.A. 2018. Transferability of biotic interactions: Temporal consistency of arctic plant-rodent relationships is poor. - *Ecology and evolution*. 8 (19): 9697-9711. doi: 10.1002/ece3.4399
- Stephens R.B., Hobbie E.A., Lee T.D., Rowe R.J. 2019. Pulsed resource availability changes dietary niche breadth and partitioning between generalist rodent consumers. - *Ecology and Evolution*. - 9 (18): 10681-10693. doi: 10.1002/ece3.5587.
- Wolff J.O. 1985. The effects of density, food, and interspecific interference on home range size in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. - *Canadian Journal of Zoology*. - 63 (11): 2657-2662. doi.org/10.1139/z85-397.