

ОСОБЛИВОСТІ ТРОФІЧНИХ ЗВ'ЯЗКІВ ПОПУЛЯЦІЙ ГРИЗУНІВ У РАЗІ ЗМІНИ СТРАТЕГІЇ ВИЖИВАННЯ

Мякушко С.А.

Науково-навчальний інститут «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська, 64/13, 01601, м, Київ
aloizaloiz@ukr.net

У ході безперервних 50-річних спостережень за популяціями гризунів на території Канівського природного заповідника (Черкаська область, Україна) виявлено порушення трофічних зв'язків, що обумовлено антропогенним впливом. Польові спостереження проводили упродовж першої половини літа кожного року. Фоновими видами лісових біотопів заповідника є три види гризунів – руда (*Myodes glareolus*) і підземна (*Microtus subterraneus*) полівки, жовтогорла миша (*Sylvaemus flavicollis*). Період досліджень охопив різні етапи існування заповідної екосистеми. Невелика площа, розташування в густонаселеному районі України, взаємодія із сусідніми територіями, які залучені до господарської діяльності, завжди зумовлювали антропогенний тиск на заповідну територію. Його характер та інтенсивність визначали зміни режиму охорони і ліквідація статусу заповідника в 1951–1968 рр. Пізніше територія заповідника зазнавала зростаючого техногенного тиску, до якого додалося радіоактивне забруднення. У даній роботі для порівняння своїх характеристик обрані чотири повні цикли динаміки щільності популяції гризунів (від депресії до депресії), тривалість яких складала 4–5 років. Перші три цикли відповідають якісно відмінним періодам в існуванні екосистеми і популяції досліджуваного виду, а останній – поточній ситуації. Виявлено, що наявні у перші два десятиріччя взаємозалежності у системі «популяція – кормова база» зникають і упродовж останніх 30 років не відновлюються. Це супроводжується такими явищами як зниження сумарної біомаси гризунів, здрібнення особин та інтенсифікація розмноження. Встановлено, що у даний період кількісні та якісні показники кормової бази гризунів залишаються майже незмінними, проте порушуються взаємозв'язки з динамікою щільності популяцій. Доведено, що стан кормової бази сам по собі не може обумовлювати здрібнення. Висунуте припущення, що здрібнення особин на фоні стабільних трофічних умов є специфічною популяційною стратегією щодо підтримання екологічного балансу. Остання передбачає, що популяція зменшує частку енергії на підтримання біомаси власних елементів з метою зниження сукупних витрат або вивільнення ресурсів для подальшої інтенсифікації відтворення. **Ключові слова:** гризуни, динаміка популяцій, кормова база, екологічний баланс.

Peculiarities of trophic relations of rodent populations in case of change of survival strategy. Myakushko S.

Continuous 50-year observations of rodent populations in the Kaniv Nature Reserve (Cherkasy region, Ukraine) have revealed a violation of trophic relations due to anthropogenic influences. Field observations were carried out during the first half of summer every year. The background species of forest habitats of the reserve are three species of rodents – bank vole (*Myodes glareolus*), pine vole (*Microtus subterraneus*) and yellow-necked wood mouse (*Sylvaemus flavicollis*). The research period covered various stages of the existence of the protected ecosystem. The small area, location in the densely populated region of Ukraine, interaction with neighboring territories, which are involved in economic activities, have always caused anthropogenic pressure on the protected area. Its nature and intensity determined the changes in the protection regime and the elimination of the status of the reserve in 1951–1968. Later, the territory of the reserve experienced increasing technogenic pressure, to which radioactive contamination was added. In this work, to compare their characteristics, four complete cycles of the density dynamics of the rodent populations (from depression to depression) were selected, the duration of which was 4–5 years. The first three cycles correspond to qualitatively different periods in the existence of the ecosystem and the populations of the studied species, and the last one corresponds to the relatively current situation. It was found that the interdependencies in the "population – feed base" system existing in the first two decades are disappearing and have not been restored for the last 30 years. This is accompanied by such phenomena as the reduction of the total biomass of rodents, shrinking the size of individuals and the intensification of reproduction. It has been established that in this period, the quantitative and qualitative indicators of the rodent feed base remain almost unchanged, but the relationship with the dynamics of population density is disrupted. It is proved that the condition of the feed base by itself cannot cause shrinking. It has been suggested that the degradation of individuals against a background of stable trophic conditions is a specific population strategy for maintaining an ecological balance. It predicts that the population reduces the share of energy to maintain biomass of its own elements in order to reduce aggregate costs or release resources for further intensification of reproduction. **Key words:** rodents, population dynamics, feed base, ecological balance.

Постановка проблеми. Підтримання екологічного балансу слід вважати генеральною стратегією функціонування і виживання біосистем на різних рівнях організації [1–3]. На популяційному рівні це реалізується у вигляді максимально ефективного використання і перетворення усієї доступної енергії середовища. Останній факт обумовлює наявність чітких кількісних взаємозв'язків між популяційними показниками і параметрами ресурсної бази. Проте це повною мірою спра-

ведливо лише в нормальних (непорушених) і відносно стабільних природних умовах. В інших випадках кореляції можуть не простежуватися. Головна причина цього полягає у тому, що дослідження можуть охоплювати періоди, коли популяція здійснює пристосування до змінних умов середовища. На таких стадіях тимчасові порушення балансу неминучі, проте вони далеко не фатальні, якщо у подальшому супроводжуються відновленням збалансованості.

Актуальність дослідження. Антропогенна трансформація екосистем обумовлює суттєві і відносно швидкі популяційні реакції, які спрямовані на відновлення порушеного екологічного балансу. Предметом багатьох досліджень, як правило, є лише результат (наслідки) антропогенного впливу на популяцію або біосистему іншого рівня. Механізми такого перетворення найчастіше опиняються поза полем зору дослідників, оскільки потребують величезної кількості різнопланових даних і тривалих спостережень. Матеріали 50-річного моніторингу за популяціями гризунів Канівського природного заповідника, на якому базується дана робота, частково дозволяють зняти ці перешкоди.

Зв'язок авторського доробку із важливими науковими та практичними завданнями. У дослідженні використані дані багаторічних спостережень за популяціями лісових гризунів грабової діброви заповідника. Робота виконана у межах науково-дослідної теми «Моніторинг структурно-функціональної організації біотичних угруповань з метою оцінки стану екосистем у змінних умовах довкілля».

Аналіз останніх досліджень і публікацій. У разі досліджень динаміки популяцій гризунів дуже часто вдається довести і обґрунтувати зв'язок зі станом їх кормової бази [4–6]. Кількісні та якісні параметри кормової бази обумовлюють не лише чисельність (щільність) тварин, але й визначають специфіку різних типів популяційної структури [7, 8]. Більш того, часто виявляють узгодженість багаторічних коливань складових системи «споживач – ресурс» [9–11]. Така ситуація однозначно трактується як пряма залежність популяції від доступної енергії у вигляді кормів [12, 13]. Не припиняючи значення цього зовнішнього для популяції фактора, таку інтерпретацію слід розглядати як штучне спрощення реальної ситуації. Популяція не лише пасивно «підстроюється» під наявні ресурси, а шляхом перерозподілу енергії між своїми функціями, здатна змінювати свою стратегію виживання, здійснюючи активне пристосування до нових умов.

Виділення невирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття. Метою даної роботи був аналіз багаторічних змін зв'язку популяцій трьох видів лісових гризунів зі станом їх кормової бази, причин і механізмів змін популяційної стратегії виживання в умовах антропогенної трансформації середовища.

Новизна. У результаті багаторічних спостережень вперше досліджений комплекс популяційних реакцій на антропогенну трансформацію середовища, одним із проявів якого є порушення трофічних зв'язків і здрібнення особин.

Методологічне або загальнонаукове значення. Сформована та обґрунтована гіпотеза, яка пояснює, що здрібнення особин на фоні стабільних трофічних умов є специфічною популяційною стратегією щодо підтримання екологічного балансу.

Викладення основного матеріалу. Результати даного дослідження базуються на матеріалах безперервного моніторингу за станом популяцій лісових гризунів грабової діброви Канівського природного заповідника. Ці комплексні спостереження, які були розпочаті у 1971 р. і тривають до теперішнього часу, охоплюють різні періоди існування заповідної екосистеми. Останні обумовлені як суцесійними перетвореннями біоти, так і специфікою антропогенного впливу. Невелика площа, розташування у густонаселеному районі України, взаємодія із 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 тиску, до якого додалося радіоактивне забруднення [14]. Ситуацію погіршує синергічна дія хімічних токсикантів у зв'язку з розташуванням заповідника у зоні високої токсичності ґрунтів [15]. До фонових видів заповідної лісової екосистеми належать такі види: полівка підземна (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836), миша жовтогорла (*Sylvaeus flavicollis* Melchior, 1834) (за іншими уявленнями *Terricola subterraneus* і *Sylvaeus tauricus* [16]). Третій вид – полівка руда (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) – є домінантом в угрупованні, її чисельність складає у різні роки 75–80 % від загального населення гризунів.

Для порівняння своїх характеристик обрані чотири повні цикли динаміки щільності популяцій гризунів. Для різних видів цикли не завжди співпадають у часі, проте завжди охоплюють проміжок часу від депресії до депресії щільності популяції. Цикли динаміки можуть тривати 4–6 років і характеризуватися різним рівнем щільності, проте використання усереднених показників, робить можливим їх співвіднесення. Перший цикл припав на так званий інерційний період, який настав після відновлення у 1968 р. статусу заповідника на території учбово-дослідного лісового господарства. Його специфіка пов'язана з поступовим рухом грабової діброви до клімаксового стану після тривалого періоду рубок і розчистки лісу, різних лісотехнічних заходів і типів рекреації. Перші роки заповідання ще не стерли наслідки господарської діяльності і вони за інерцією впливали на населення гризунів. Другий цикл відповідає мінімальному антропогенному впливу на заповідну територію. Третій цикл припадає на період, який почався після аварії на Чорнобильській атомній електростанції у 1986 р., коли в популяціях гризунів був зафіксований комплекс реакцій, що свідчили про глибокі порушення динаміки. Детальніше періодизація стану середовища гризунів і відповідні популяційні ефекти наведені у наших попередніх роботах [17–20]. Останній цикл характеризує поточну ситуацію з популяціями 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. У межах даного дослідження проаналізовано розмірно-масові параметри 3993 особин ($n = 2604$ для рудої полівки, $n = 721$ для підземної і $n = 668$ для жовтогорлої миші). Крім традиційних екстер'єрних показників (маса тіла (W), довжина тіла (L), проаналізовано показник вгодованості (W/L), який являє собою індекс і тому є чутливішим для відображення будь-яких впливів [21]. Особливості відтворення у оцінювали за допомогою показників інтенсивності розмноження [22]. Показник реального популяційного відтворення (PRR) є добутком частки самок, що розмножуються, від загальної кількості тварин у виборці, середнього розміру їх виводка та відносної чисельності (або щільності) популяції. На відміну від цього, показник популяційного потенціалу відтворення (PPR) є добутком частки статевозрілих самок від загальної кількості тварин, багаторічного максимального розміру виводка та чисельності популяції на певний момент часу. Коефіцієнт репродукції (IR), який є відношенням PRR і PPR , свідчить про ступінь реалізації потенціалу відтворення.

Завдання польових спостережень включали також стеження за кормовою базою гризунів. Протягом першої половини літа на пробних ділянках, одночасно з обліком гризунів визначали запас насіння граба, біомасу та видове різноманіття трав'янистої рослинності. Для оцінки кормових ресурсів було використано низку абсолютних і розрахункових показників: m – маса нез'їденого насіння; i – відношення кількості нез'їденого насіння до з'їденого; $D = m \cdot i$ – доступність насіння; B – суха біомаса трав'янистих рослин; H – індекс Шеннона-Уівера; $F =$

BH – ефективна біомаса; $P = D + F = D + BH$ – сума доступності насіння та ефективної біомаси [2]. Ці параметри дають можливість оцінити стан кормової бази різних за спектром живлення видів гризунів.

На рис. 1 сумарна біомаса угруповання лісових гризунів упродовж чотирьох циклів динаміки показана на фоні змін кормової бази. Можна побачити, що останні два цикли виявляють чітку тенденцію до зменшення біомаси, у той же час комплексний показник кормової бази (P) не демонструє суттєвих змін. Іншими словами, на перший погляд скорочення біомаси споживачів не обумовлені відповідним зменшенням кількості та якості їх трофічних ресурсів. Проте такий висновок можна вважати передчасним, оскільки наведені узагальнюючі параметри не відображають трофічну специфіку окремих видів. Оскільки своєрідність трофічних зв'язків є однією з причин як схожості, так і відмінностей динаміки населення різних видів гризунів, буде правомірним вважати, що між щільністю популяцій і показниками кормової бази наявні характерні кореляції.

У табл. 1 наведені коефіцієнти кореляції між щільністю популяцій трьох видів гризунів, а також їх сумарного населення, з абсолютними і розрахунковими показниками, які характеризують стан кормової бази. Кореляційні зв'язки упродовж перших двох циклів дійсно відображають трофічну спеціалізацію видів.

Так, для насіннеїдної жовтогорлої миші наявні жорсткі зв'язки із запасом насіння у лісовій підстилці та їх доступністю (m і D), для зеленоїдної підземної полівки – з ефективною біомасою рослин (F), для рудої полівки, яка є вираженням поліфагом – з сумою доступності насіння та ефективної біомаси (P). Загалом ці періоди характеризуються великою кількістю достовірних трофічних зв'язків. На відміну від цього, упродовж останніх двох циклів дина-

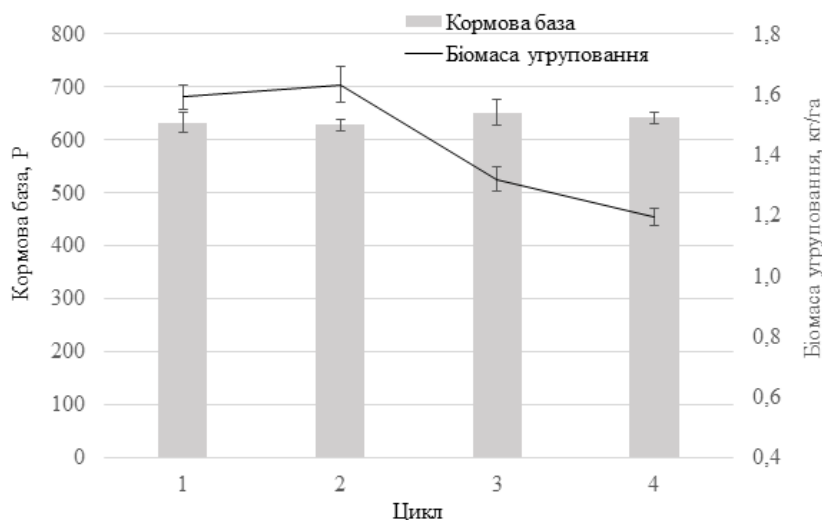


Рис. 1. Зміни сумарної біомаси угруповання гризунів і комплексного показника кормової бази (P)

міки колишні співвідношення зникають або стають недостовірними. Це надає підстав для висновку про порушення трофічних зв'язків і відсутність залежності кількості споживачів від наявних ресурсів. Даний ефект не можна вважати випадковим, оскільки крім циклів динаміки, які розглядаються у даній роботі, явище було зафіксоване упродовж усіх років трьох останніх десятиріч.

Таблиця 1

Скорельованість щільності популяцій гризунів з показниками кормової бази упродовж різних циклів динаміки

Цикл	Показник	<i>Myodes glareolus</i>	<i>Sylvaeus flavicollis</i>	<i>Microtus subterraneus</i>	Сумарна щільність
1-й	m	0,621	0,932	-0,221	0,684
	i	0,114	0,542	0,232	0,186
	D	0,697	0,966	-0,106	0,819
	B	0,822	0,531	0,514	0,834
	H	-0,614	-0,611	0,644	-0,460
	F	0,567	0,261	0,830	0,657
	P	0,806	0,987	-0,033	0,799
2-й	m	0,430	0,775	-0,533	-0,483
	i	0,764	0,299	0,503	0,623
	D	0,579	0,834	-0,243	0,739
	B	0,083	0,254	0,627	0,466
	H	0,542	0,046	0,669	0,044
	F	0,465	-0,026	0,856	0,645
	P	0,766	-0,335	-0,663	0,698
3-й	m	-0,022	0,224	0,108	0,055
	i	-0,433	0,098	-0,435	-0,201
	D	-0,311	0,134	0,010	-0,343
	B	0,502	0,398	0,556	0,511
	H	-0,234	0,222	-0,047	-0,116
	F	0,404	0,401	0,506	0,346
	P	-0,026	0,232	0,097	0,111
4-й	m	-0,305	0,116	0,180	0,233
	i	-0,233	0,113	-0,323	-0,405
	D	-0,217	0,264	0,111	-0,028
	B	0,425	0,429	0,438	0,459
	H	-0,204	0,274	-0,165	-0,215
	F	0,385	0,344	0,594	0,365
	P	-0,273	0,312	0,122	0,314

Пошук можливих причин і механізмів реалізації даного явища був здійснений на прикладі руді полівки, популяція якої у наших дослідженнях пред-

ставлена найбільшою вибіркою. У табл. 2 показники щільності населення і сумарної біомаси особин доповнені параметрами, які характеризують напруженість процесів розмноження. Аналіз цих даних дає можливість простежити принаймні дві важливі особливості. По-перше, середня щільність популяції та її біомаса, хоча і змінюються упродовж окремих циклів, проте не демонструють вираженої спрямованості своїх змін. По-друге, комплексні показники розмноження двох останніх циклів свідчать про інтенсифікацію цих процесів. Проте напружене відтворення у цей час не супроводжується ростом щільності популяції або збільшенням сумарної біомаси особин.

Матеріали табл. 3 допомагають з'ясувати причини такого явища. Можна побачити, що у проміжок часу від 2-го до 4-го циклу включно, в популяції одночасно відбуваються два процеси: здрібнення особин та інтенсифікація їх відтворення. Зробити такий висновок дають можливість комплексний показник вгодованості (відношення маси тіла до довжини) і коефіцієнт репродукції, який не тільки характеризує потенціал відтворення, але й ступінь його реалізації. Не менш характерним є той факт, що ці процеси відбуваються на фоні майже незмінної кормової бази.

Надати пояснення знайденим феноменам уявляється можливим лише за умов залучення усього комплексу подій та явищ, які відбулися з популяціями упродовж 50-річного періоду спостережень. За цей час були виявлені такі ефекти, як зміна типу динаміки усіх популяцій гризунів, порушення різних типів структури популяцій, стратегії розмноження, внутрішньо- і міжпопуляційних зв'язків [18, 23].

Упродовж останніх 30 років також зафіксовано зменшення розмірно-масових показників особин гризунів, що отримало назву явища здрібнення [20]. Процес здрібнення має стійку і виражену тенденцію до свого поглиблення, що не дозволяє вважати його випадковим явищем. Здрібнення відбувається на фоні численних порушень різних аспектів популяційної динаміки, що дає підстав пов'язувати його з антропогенними змінами середовища. Було висунуте припущення, що явище здрібнення може реалізуватися за допомогою різних механізмів. По-перше, у результаті смертності із популяції випадають найкрупніші особини і самки, що розмножуються, з їх найбільшими енергетичними потребами, по-друге, повільніше відбувається ріст і набір маси молодими тваринами. У кінцевому результаті зменшення екстер'єрних параметрів особин зменшує їх питомі енергетичні потреби і дає можливість краще переживати несприятливі умови. З цих позицій здрібнення своїх елементів було запропоновано розглядати у якості специфічної популяційної стратегії щодо підтримання екологічного балансу.

Зрозуміло, що здійснення таких масштабних популяційних трансформацій прямо або опосередковано пов'язано зі змінами доступних ресурсів.

Таблиця 2

Щільність населення, біомаса і показники інтенсивності відтворення в популяції рудої полівки упродовж різних циклів динаміки

Показник	Цикл динаміки щільності			
	1-й	2-й	3-й	4-й
Щільність популяції, ос/га	61,8 ± 2,03	43,7 ± 3,93	69,6 ± 2,91	59,8 ± 3,04
Біомаса, кг/га	1,21 ± 0,03	1,11 ± 0,14	1,23 ± 0,06	1,09 ± 0,09
Реальне відтворення (PPR · 10 ³)	6,14 ± 0,45	6,63 ± 0,51	7,14 ± 0,31	8,02 ± 0,30
Потенційне відтворення (PPR · 10 ³)	7,79 ± 0,51	7,72 ± 0,23	8,63 ± 0,38	8,86 ± 0,21

Таблиця 3

Зміни розрахункових показників популяції рудої полівки та її кормової бази

Показник	2-й цикл (M ± m)	4-й цикл (M ± m)	Напрямок і величина змін, %
Вгодованість (W/L), г/см	2,49 ± 0,04	1,92 ± 0,06	- 22,9
Коефіцієнт репродукції (IR)	0,83 ± 0,05	0,96 ± 0,04	+ 15,9
Комплексний показник кормової бази (P)	625,31 ± 3,91	641,73 ± 5,88	+ 2,6

Зв'язок щільності популяцій з кількістю та якістю їх кормової бази доведений багаторазово [24, 25]. Іноді навіть вважають, що широко вживане у популяційній екології поняття «ємність середовища», у першу чергу визначається трофічними ресурсами, а інші параметри (наприклад, результати міжвидових взаємодій, доступність сховищ та інші) за своїм значенням є вторинними [26]. Пріоритетна роль кормової бази підкреслюється багатьма дослідниками [27–29]. Проте кількість і якість кормів є зовнішнім для популяції фактором. Висновок, що популяція здатна лише пасивно слідувати за змінами доступності своїх ресурсів, слід вважати неприпустимим спрощенням. Насправді популяція має достатню кількість способів і механізмів для регуляції своєї взаємодії із середовищем [30].

На наш погляд, ситуація розвивалась у такій послідовності подій. Упродовж інерційного і доаварійного періодів (тобто перших двох циклів) між компонентами «споживач – кормова база» спостерігали чіткі кількісні співвідношення і взаємозв'язки. Кормова база у заповідній екосистемі ніколи не відігравала лімітуючої ролі, проте масштаби її використання закономірно змінювались у ході багаторічної динаміки щільності популяцій. Наприклад, за оцінками співвідношення минулорічного і поточного запасу насіння у лісовій підстилці, на фізі піка тварини використовували до 78 % кормів (насіння граба), а на фазі депресії – до 45 %. Наслідки антропогенного впливу спричинили каскад популяційних реакцій (зміни динаміки щільності, структури, порушення попередніх параметрів відтворення і збільшення смертності), результатом чого стала трансформація стратегії популяції щодо виживання і підтримання балансу. На цьому етапі (він відповідає 3-му і 4-му циклам) відбувається значний ріст інтенсивності розмноження [31], а також втрата

зв'язків з кормовою базою. За рахунок росту смертності у першу чергу найпліднішого маточного поголів'я, а також низької життєздатності нащадків, успішність відтворення виявляється низькою.

Можна припустити, що подальша інтенсифікація розмноження обумовлена необхідністю компенсувати підвищену смертність, як це часто спостерігають у нормальних (не трансформованих) природних умовах [32–35]. У будь-якому разі екологічний баланс виявляється порушеним. На жаль, спроби його відновлення у такий спосіб не тільки виявляються безуспішними, але й поглиблюють кризову ситуацію, оскільки енергетичні потреби популяції все більше переважають можливості середовища. Майже усі корелятивні зв'язки з параметрами кормової бази зникають, при цьому використання кормів становить 88–94 % незалежно від фази динаміки щільності населення. 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. Явище здрібнення вперше було зафіксоване у 2005 р. [21], проте на той час були відсутні дані щодо динаміки розмноження, тому загальний напрямок розвитку подій залишався нез'ясованим. Ретроспективний аналіз показав, що тенденція до здрібнення реалізується в популяціях гризунів вже майже три десятиріччя і все це відбувається на фоні майже незмінної кормової бази.

Відповідно до уявлень про екологічний баланс, енергетичні потреби популяції складаються з витрат на підтримання власної біомаси і витрат на відтворення, тобто забезпечення існування власного виду

[1]. Безперечно, така диференціація «статей» енергетичних витрат популяції є дуже наближеною, проте концептуально вона дуже вірно відбиває реальну ситуацію. Сукупні потреби популяції (включаючи підтримання біомаси і розмноження) повинні відповідати енергетичним можливостям середовища. Критерієм останніх можна вважати стан кормової бази [2]. У нашому дослідженні її параметри закономірно змінюються, відбиваючи свою циклічність, обумовлену, наприклад, коливаннями плодоносіння граба з періодом у 5–7 років. Проте усереднені показники стану кормової бази є дуже схожими. Тобто енергетичні можливості середовища упродовж усього часу спостережень залишаються майже незмінними. У протилежність цьому, енергетичні потреби популяцій у разі підсилення антропогенного впливу значно зростають. Причиною цього є посилення розмноження для компенсації високої смертності. Потреби, таким чином, перебільшують можливості їх задоволення, тобто баланс виявляється порушеним. Намагаючись його відновити, популяція з певного часу зменшує розмірно-масові показники своїх елементів, що виявляється в ефекті здрібнення особин. Принциповим є те, що особини зменшують свою вгодованість (по суті, худнуть) не у результаті голоду, а заздалегідь – повільніше набираючи масу і долучаючись до відтворення з мінімально достатніми для цього параметрами. Формулюючи простіше, можна зазначити, що особини худнуть не від чогось (наприклад, нестачі їжі, голоду), а для зменшення частки енергії, яка спрямована на підтримання біомаси. Іншими словами, популяція починає економити на собі. Така стратегія може мати дві причини: для підтримання балансу необхідно просто зменшити сукупні витрати або популяція намагається вивільнити певну кількість енергії, яку можна додатково спрямувати на розмноження. Останні положення поки залишаються

припущеннями, оскільки потребують додаткового обґрунтування. Проте можна стверджувати, що здрібнення особин на фоні стабільних трофічних умов є специфічною популяційною стратегією щодо підтримання екологічного балансу.

Головні висновки. Підтримання екологічного балансу слід вважати пріоритетною задачею для виживання популяції у ході її взаємодії зі змінним середовищем. Він може забезпечуватися різними механізмами, проте їх успішність визначається приведенням потреб популяції у відповідність до його можливостей. Упродовж останніх 30 років, які відповідають значному антропогенному навантаженню, зафіксовано зменшення розмірно-масових показників особин популяцій лісових гризунів, що отримало назву явища здрібнення. Встановлено, що у даний період кількісні та якісні показники кормової бази гризунів залишаються майже незмінними, проте порушуються взаємозв'язки з динамікою щільності популяцій. Одночасно виявлено, що все це супроводжується зростанням інтенсивності розмноження. Доведено, що стан кормової бази сам по собі не може обумовлювати здрібнення. Висунуте припущення, що здрібнення особин на фоні стабільних трофічних умов є специфічною популяційною стратегією щодо підтримання екологічного балансу. Остання передбачає, що популяція зменшує частку енергії на підтримання біомаси власних елементів для зниження сукупних витрат або вивільнення ресурсів для подальшої інтенсифікації відтворення.

Перспективи використання результатів дослідження. Результати даного дослідження сприяють розумінню реакцій популяцій тварин на антропогенну трансформацію екосистем. Враховуючи сучасні тенденції і масштаби цих процесів, вивчення стратегій виживання популяцій у змінних умовах середовища є необхідним елементом для розробки концепцій і підходів щодо збереження біологічного різноманіття.

Література

1. Межжерин В.А. Концепция энергетического баланса в современной экологии. *Экология*. 1987. № 5. С. 15–22.
2. Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. Киев: Наукова думка, 1991. 204 с.
3. Egerton F.N. History of ecological sciences. Animal population ecology. *The Bulletin of the Ecological Society of America*. 2015. Vol. 96, № 4. P. 560–626. doi: 10.1890/0012-9623-96.4.560
4. Krebs C.J. Population dynamics of large and small mammals: Graeme Caughley's grand vision. *Wildlife Research*. 2009. Vol. 36. № 1. P. 1–7. doi.org/10.1071/WR08004
5. Brouard M.J., Knowles S.C.L., Dressen S., Coulson T., Malo A.F. Factors affecting woodland rodent growth. *Journal of Zoology*. 2020. Vol. 312, № 3. P. 174–182. doi.org/10.1111/jzo.12822
6. Andreassen H.P., Sundell J., Eke F. et al. Population cycles and outbreaks of small rodents: ten essential questions we still need to solve. *Oecologia*. 2021. Vol. 195. P. 601–622. doi.org/10.1007/s00442-020-04810-w
7. Tkadlec E., Zejda J. Small rodent population fluctuations: The effects of age structure and seasonality. *Evolutionary Ecology*. 1998. Vol. 12. P. 191–210. doi.org/10.1023/A:1006583713042
8. Rémy A., Odden M., Richard M., Stene M.T., Le Galliard J.-F., Andreassen H.P. Food distribution influences social organization and population growth in a small rodent. *Behavioral Ecology*. 2013. Vol. 24, Is. 4. P. 832–841. doi.org/10.1093/beheco/art029
9. Turkington R. Top-down and bottom-up forces in mammalian herbivore – vegetation systems: an essay review. *Botany*. 2009. Vol. 87. P. 723–739. doi.org/10.1139/B09-035
10. Orland M.C., Kelt D.A. Responses of a heteromyid rodent community to large- and small-scale resource pulses: diversity, abundance, and home-range dynamics. *Journal of Mammalogy*. 2007. Vol. 88. P. 1280–1287. doi.org/10.1644/06-MAMM-A-408.1

11. Andreassen H.P., Glorvigen P., Remy A.M.J., Ims R.A. New views on how population-intrinsic and community-extrinsic processes interact during the vole population cycles. *Oikos*. 2013. Vol. 122. № 4. P. 507–515. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.00238.x
12. White T.C.R. The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2008. Vol. 83. P. 227–248. doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00041.x
13. Radchuk V., Ims R.A., Andreassen H.P. From individuals to population cycles: the role of extrinsic and intrinsic factors in rodent populations. *Ecology*. 2016. Vol. 97. № 3. P. 720–732. doi.org/10.1890/15-0756.1
14. Орлов О.О. Мета, завдання і методи радіоекологічних досліджень у природних заповідниках України, які зазнали радіоактивного забруднення внаслідок Чорнобильської катастрофи. *Заповідна справа в Україні*. 1998. Т. 4. № 2. С. 65–68.
15. Грищенко А.М., Остапенко В.Г., Грищенко С.А. 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*. 1993. № 1. С. 127–134.
16. Загороднюк І., Харчук С. Список ссавців України 2020: доповнення та уточнення. *Theriologia Ukrainica*. 2020. Т. 20. С. 10–28. doi: 10.15407/TU2004
17. Межжерин В.А., Мякушко С.А. Стратегии популяций мелких грызунов Каневского заповедника в условиях измененной среды обитания под воздействием техногенных загрязнений и аварии на ЧАЭС. *Известия АН. Серия биологическая*. 1998. Т. 3. С. 374–381.
18. Мякушко С.А. Изменение динамики популяций и сообщества грызунов в результате антропогенного воздействия на заповедную экосистему. *Вестник зоологии*. 1998. Т. 32. № 4. С. 76–85.
19. Мякушко С.А. Гетерогенність популяцій гризунів на термінальних фазах динаміки щільності. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2018. Vol. 8. № 1. С. 97–102. doi: 10.15421/2017_193.
20. Myakushko S.A. The phenomenon of the shrinking size of bank vole (*Myodes glareolus*) in an anthropogenic environment (experience of 50 years of observations). *Biosystems Diversity*. 2021. Vol. 29. № 3. P. 211–216
21. Мякушко С.А. Зміни маси та розмірів тіла гризунів в умовах різних форм антропогенного навантаження. *Заповідна справа в Україні*. 2005. Т. 11. С. 34–40.
22. Емельянов И.Г., Михалевич О.А. Популяционные показатели интенсивности размножения у грызунов. *Грызуны*. Т. 3. Свердловск, 1988. С. 77–78.
23. Мякушко С.А. Багаторічна динаміка популяцій гризунів як критерій стану середовища. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2002. Т. 30. С. 30–34.
24. Wolff J.O. The effects of density, food, and interspecific interference on home range size in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology*. 1985. Vol. 63. № 11. P. 2657–2662. doi.org/10.1139/z85-397
25. Sale M.G., Arnould J.P.Y. Inflated population density of island antechinus: a case of allochthonous marine inputs leading to increased food availability? *Australian Journal of Zoology*. 2013. Vol. 60. P. 343–351.
26. Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н. Теоретическая и прикладная экология. Нижневартовск: Изд-во Нижневартовского гос. ун-та, 2005. 292 с.
27. Hansson L., Henttonen H. Rodent dynamics as community processes. *Trends in Ecology & Evolution*. 1988. Vol. 3. P. 195–200. doi:10.1016/0169-5347(88)90006-7
28. Turchin P., Batzli G.O. Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology*. 2001. Vol. 82. № 6. P. 1521–1534. doi.org/10.2307/2679797
29. Huitu O., Koivula M., Korpimäki E., Klemola T., Norrdahl K. Winter food supply limits growth of northern vole populations in the absence of predation. *Ecology*. 2003. Vol. 84. P. 2108–2118. doi:10.1890/02-0040
30. Лобков В.А. Внутрипопуляционная регуляция численности млекопитающих. Одесса: Одесский нац. ун-т им. И.И. Мечникова, 2016. 237 с.
31. Мякушко С.А. Стратегии воспроизводства в популяциях грызунов. *Ученые записки Таврического нац. ун-та. Серия биологическая*. 2001. Т. 14. № 2. С. 129–133.
32. Kraus C., Thomson D.L., Künkele J., Trillmich F. Living slow and dying young? Life-history strategy and age-specific survival rates in a precocial small mammal. *Journal of Animal Ecology*. 2005. Vol. 74. P. 171–180. doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00910.x
33. Sibly R.M., Brown J.H. Mammal reproductive strategies driven by offspring mortality-size relationships. *The American naturalist*. 2009. Vol. 173. № 6. P. 185–199. doi.org/10.1086/598680
34. Novikov E., Kondratuk E., Titova T., Zadubrovsky P., Zadubrovskaya I., Potapov M., Potapova O., Proskurnyak L., Nazarova G. Reproduction and mortality rates in ecologically distinct species of murid rodents. *Biogerontology*. 2019. Vol. 20. № 2. P. 149–157. doi: 10.1007/s10522-018-9783-3
35. Trillmich F., Geißler E., Guenther A. Senescence and costs of reproduction in the life history of a small precocial species. *Ecology and evolution*. 2019. Vol. 9. № 12. P. 7069–7079. doi.org/10.1002/ece3.5272