

ПРИСТОСУВАЛЬНІ РЕАКЦІЇ ПОПУЛЯЦІЇ ПІДЗЕМНОЇ ПОЛІВКИ (*MICROTUS SUBTERRANEUS*) ДО АНТРОПОГЕННИХ ЗМІН СЕРЕДОВИЩА

Мякушко С.А.

Навчально-науковий центр «Інститут біології та медицини»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка,
ул. Володимирська, 64/13, 01601, м. Київ
aloizaloiz@ukr.net

На матеріалах багаторічних спостережень за популяцією підземної полівки (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836) досліджені перетворення репродуктивної стратегії в умовах антропогенно змінного середовища. Дослідження проводили у Канівському природному заповіднику, а їх період охопив різні етапи існування екосистеми, обумовлені антропогенним впливом. Для аналізу обрано два цикли динаміки щільності популяції підземної полівки, один з яких припадає на період мінімального впливу (1980–1984 рр.), а інший – відповідає сучасній ситуації (2008–2013 рр.). Порівняння ключових параметрів за ці інтервали часу найконтрастніше демонструють зміни популяційної стратегії, які відбулися за останні три десятиріччя. Показано, що тривале існування в антропогенно трансформованому середовищі обумовило ряд пристосувальних реакцій на популяційному рівні. На фоні зафіксованого раніше явища здрібнення (зменшення розмірно-масових показників особин гризунів) відбулися значні зміни репродуктивної стратегії популяції. Здрібнення обумовлює скорочення енергетичних витрат як окремих індивідів, так і популяції в цілому. Пригнічення або відмова від розмноження (принаймні окремих особин) дає можливість збільшувати частку енергії, яка забезпечує виживання у несприятливих умовах. Серед дорослих самок підземної полівки відбулася диференціація двох груп особин з, ймовірно, різними функціональними задачами: групи крупних індивідів (забезпечують відтворення) і групи дрібних тварин (переважно забезпечують переживання популяцією несприятливих умов). Порівняння поточних результатів з нашими попередніми даними показало, що інтенсифікація розмноження, яка відмічалася у перші 15 років після впливу, судячи з усього, себе не виправдала, оскільки супроводжувалася підвищеною смертністю і лише поглиблювала дестабілізацію. З позицій концепції екологічного (енергетичного) балансу зроблена спроба теоретичного обґрунтування наведених феноменів. Зазначена концепція постулює альтернативність двох «статей витрат» енергії біосистемами – підтримання власного існування і забезпечення відтворення. Останнє обумовлює, що зменшення витрат на розмноження відкриває можливість для росту частки енергії, яку можна витратити на переживання несприятливих умов і забезпечення життєздатності. *Ключові слова:* підземна полівка, динаміка популяції, розмноження, здрібнення, екологічний баланс.

Adaptive responses of the pine vole (*Microtus subterraneus*) population to anthropogenic environmental changes. Myakushko S.

Based on the materials of long-term observations of the pine vole population (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836), the transformation of the reproductive strategy in the conditions of an anthropogenically changing environment was studied. Research was carried out in the Kaniv Nature Reserve, and their period covered various stages of the ecosystem, due to anthropogenic influence. For the analysis, two cycles of population density dynamics of the pine vole were selected, one of which falls during the period of minimal influence (1980–1984), and the other corresponds to the current situation (2008–2013). A comparison of the main parameters for these periods most contrasts the changes in the population strategy that have taken place over the past three decades. It is shown that the prolonged existence in an anthropogenically transformed environment caused several adaptive reactions at the population level. Against the background of the previously recorded phenomenon of the shrinking (decrease in the size and mass indicators of rodents), significant changes in the reproductive strategy of the population occurred. Shrinking causes a reduction in the energy costs of both individual individuals and the population as a whole. Suppression or refusal of reproduction (at least some individuals) makes it possible to increase the share of energy that ensures survival in adverse conditions. Among adult pine vole females, there is a differentiation of two groups of individuals with probably different functional tasks: groups of large individuals (ensure reproduction) and a group of small animals (mainly ensure that the population survives adverse conditions). A comparison of the current results with our previous data showed that the intensification of reproduction, which was noted in the first 15 years after exposure, did not justify itself, as it was accompanied by increased mortality and only deepened the destabilization. From the standpoint of the concept of the ecological (energy) balance, a theoretical justification of the above phenomena has been attempted. This concept postulates the alternative of two "cost items" of energy by biosystems – maintaining its own existence and ensuring reproduction. This determines that reducing the cost of reproduction opens up the opportunity for the growth of the share of energy that can be spent on experiencing adverse conditions and ensuring viability. *Key words:* pine vole, population dynamics, reproduction, shrinking, ecological balance.

Постановка проблеми. Повсюдна антропогенна трансформація природного середовища потребує від популяцій тварин відповідних пристосовувань до змінних умов. Проте дана ситуація ускладнюється тим, що антропогенний фактор для популяції є неспецифічним. Він був відсутнім упро-

довж тривалої еволюції видів, тому існуючі у популяції схеми реагувань далеко не завжди виявляються адекватними та успішними. У таких умовах іноді доводиться неодноразово змінювати стратегію виживання, по суті перебираючи сукупність доступних варіантів реагування.

Актуальність дослідження. Зараз можна вважати безальтернативним твердження, що антропогенний вплив має свої специфічні прояви на різних рівнях організації біосистем – від особин до популяції та їх сукупностей у межах екосистеми. Проте, у першу чергу, увагу дослідників привертають наслідки такого впливу. Не має сумнівів, що роботи у даному напрямку є важливими, але без знання механізмів впливу та зворотної реакції біосистем, отримати адекватне уявлення про такі процеси неможливо.

Зв'язок авторського доробку із важливими науковими та практичними завданнями. У дослідженні використані дані моніторингових спостережень за популяцією одного із фонових видів лісових гризунів грабової діброви Канівського природного заповідника. Робота виконана у межах науково-дослідних тем КНУ імені Тараса Шевченка «Комплексна оцінка стану екосистем, їх складових та адаптацій біосистем до умов навколишнього середовища» та «Моніторинг структурно-функціональної організації біотичних угруповань з метою оцінки стану екосистем у змінних умовах довкілля».

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Динаміка популяцій гризунів є дуже чутливою до змін середовища, що доволі часто використовують для індикації якості довкілля, визначення спрямованості та глибини порушень [1–3]. Між тим нерідко відмічають абсолютно різні популяційні реакції на ідентичні зовнішні впливи [4–5]. Для пояснення цього слід враховувати, що перед популяцією, як і будь-якою іншою біосистемою, постають дві першочергові задачі – виживання і відтворення у часі [6]. В конкретному часі і просторі ці задачі є альтернативними, оскільки передбачають для свого розв'язання компромісного розподілу певної кількості доступної енергії. Проте компроміс завжди є ситуативним рішенням, тому зміна обставин може супроводжуватися перерозподілом і перенаправленням потоків енергії, що надходить до популяції. Саме такі зміни пристосувальних процесів на популяційному рівні знаходяться у центрі уваги в даному дослідженні.

Виділення невирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття. Метою даного дослідження був аналіз змін репродуктивної стратегії, як одної із форм пристосувальних реакцій популяції у відповідь на антропогенну трансформацію середовища.

Новизна. На підставі матеріалів багаторічних спостережень вперше досліджені зміни стратегії розмноження, що пов'язано з необхідністю відновлення і підтримання екологічного балансу у перетвореному середовищі.

Методологічне або загальнонаукове значення. Обґрунтована гіпотеза, яка пояснює, що здрібнення особин є своєрідною популяційною стратегією щодо підтримання екологічного балансу. Це супроводжується зміною репродуктивної стратегії популяції, кінцевою метою чого є скорочення енергетичних

витрат як окремих індивідів, так і популяції у цілому. Пригнічення або відмова від розмноження (принаймні окремих груп особин) дає можливість збільшувати частку енергії, яка забезпечує виживання у несприятливих умовах.

Викладення основного матеріалу. Дослідження базується на матеріалах моніторингу за станом популяції лісових гризунів грабової діброви Канівського природного заповідника. Дані спостереження, які були розпочаті у 1971 р. і тривають до теперішнього часу, охоплюють різні періоди існування заповідної екосистеми. Відокремлення періодів обумовлені, з одного боку, суцесійними перетвореннями біоти, а з іншого – специфічними формами антропогенного впливу упродовж зазначеного часу. Невелика площа, розташування у густонаселеному районі України, взаємодія із сусідніми територіями, які залучені до господарської діяльності, завжди 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 [7]. Ситуацію погіршує синергічна дія хімічних токсикантів у зв'язку з розташуванням заповідника у зоні високої токсичності ґрунтів [8]. До фонових видів заповідної лісової екосистеми належать такі види: полівка руда (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), миша жовтогорла (*Sylvemus flavicollis* Melchior, 1834) і полівка підземна (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836) (за іншими уявленнями *Terricola subterraneus* [9]). Останній вид є субдомінантом в угрупованні лісових гризунів, поступаючись у чисельності лише рудій полівці. Саме популяція цього виду є об'єктом даного дослідження.

Загалом для аналізу і порівняння своїх характеристик виділені чотири періоди існування екосистеми. Перший період отримав назву інерційного, його початок припадає на відновлення у 1968 р. статусу заповідника на території учбово-дослідного лісового господарства. Специфіка періоду пов'язана з поступовим рухом грабової діброви до клімаксного 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 період (доаварійний) відповідає мінімальному антропогенному впливу на заповідну територію. Третій – післяаварійний – припадає на етап, 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 мешкання гризунів і відповідні популяційні ефекти наведені у наших попередніх роботах [10–12]. Останній період триває до нашого часу і характеризує поточну ситуацію з популяціями гризунів.

Для даного дослідження обрано два цикли динаміки популяції підземної полівки, один з яких припадає на другий, а інший – на четвертий період. Відповідно у роботі використовуються назви – другий (1980–1984 рр.) і четвертий цикли (2008–2013 рр.). Порівняння показників саме у ці часи найконтрастніше демонструють зміни популяційної стратегії, які відбулися за останні три десятиріччя. Цикли динаміки охоплюють проміжок часу від депресії до депресії щільності популяції і можуть тривати 5–6 років. Вони характеризуються різним рівнем щільності, проте використання усереднених показників, робить можливим їх співвіднесення.

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 вибірка складала 485 особин підземної полівки. 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. Аналіз загальноприйнятих простих показників, що характеризують демографічні

процеси (кількість вагітних, ялових та самок, що розмножуються; кількість виводків на одну самку, що розмножується; розмір виводка), був доповнений рядом комплексних (розрахункових) показників. Крім індивідуальної плодючості (розмір виводків) розглядали популяційну плодючість, показник якої є добутком кількості й розміру виводка. На нашу думку, є доцільним увести до даного показника також кількість самок, що розмножуються, і, таким чином, отримати уявлення про напруженість процесів відтворення на певний момент часу. Показник плодючості, який використовується у цій роботі, є добутком трьох зазначених параметрів.

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. Показник біомаси (B) являє собою сумарну масу особин у грамах у перерахунку на 1 га [13–14].

Таблиця 1

Розмірно-масові параметри особин підземної полівки упродовж двох циклів динаміки щільності популяції

Показник	2-й цикл (1980–1984 рр.)		4-й цикл (2008–2013 рр.)	
	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%
Всі особини				
L, мм	83,33 ± 0,11	41,4	68,11 ± 0,37	23,6
Ca, мм	25,55 ± 0,21	11,5	23,60 ± 0,36	12,1
Pl, мм	13,79 ± 0,08	6,9	13,61 ± 0,05	6,2
W, г	16,87 ± 0,45	55,6	12,11 ± 0,37	40,4
W/L, г/см	2,191 ± 0,042	33,4	1,681 ± 0,143	23,8
Самки, які вперше залучені до відтворення				
L, мм	90,18 ± 1,22	31,1	82,41 ± 0,79	12,9
Ca, мм	27,33 ± 0,12	10,9	26,04 ± 0,41	8,7
Pl, мм	14,04 ± 0,12	5,1	13,71 ± 0,11	5,0
W, г	18,82 ± 0,62	42,5	16,09 ± 0,34	30,4
W/L, г/см	2,224 ± 0,14	34,8	1,471 ± 0,09	15,1

Таблиця 2

Характеристики відтворення в популяції підземної полівки упродовж різних циклів

Показник	2-й цикл (1980–1984 рр.)	4-й цикл (2008–2013 рр.)
Частка самок, що розмножуються, від їх загальної кількості (%)	58,61 ± 4,53	51,33 ± 2,13
Частка вагітних особин серед самок, що розмножуються (%)	62,11 ± 1,67	50,56 ± 2,08
Частка ялових самок серед статевозрілих (%)	4,33 ± 1,22	16,97 ± 2,31
Частка ювенільних особин в популяції (%)	43,31 ± 2,46	22,03 ± 3,61
Кількість виводків (репродукцій)	1,86 ± 0,05	1,22 ± 0,07
Середній розмір виводка	6,53 ± 0,12	4,31 ± 0,31
Плодючість	6,04 ± 0,10	3,76 ± 0,65
Коефіцієнт репродукції (IR)	0,86 ± 0,03	0,79 ± 0,04

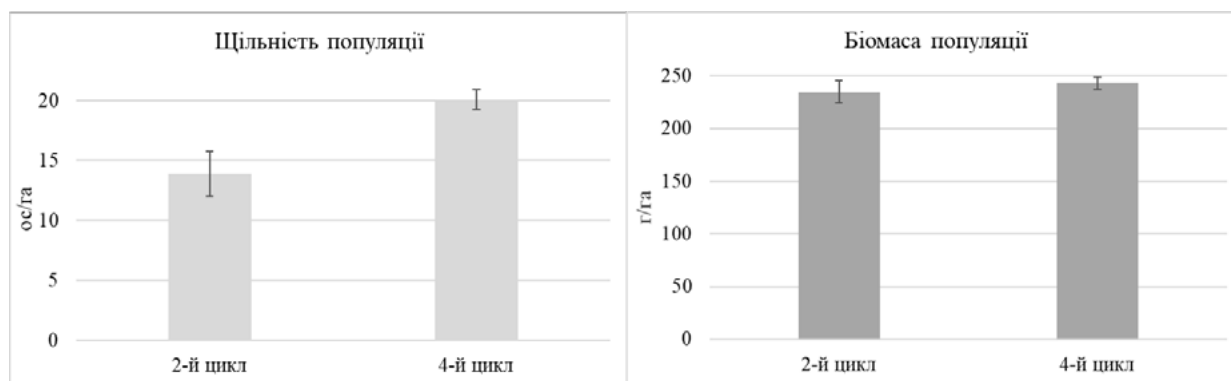


Рис. 1. Щільність і біомаса популяції підземної полівки упродовж двох циклів динаміки

У таблиці 1 наведені показники, які демонструють зменшення розмірно-масових параметрів особин підземної полівки упродовж останнього циклу динаміки щільності популяції. Дана тенденція притаманна абсолютно усім проаналізованим вимірам, але рекордними виявляються зниження маси тіла (28,2%) і вгодованості особин (23,3%). Аналогічний аналіз був проведений окремо для самок, які вперше вступають у розмноження. Серед представників цієї групи можна відмітити схожі зміни, хоча і менш виражені (для маси тіла зменшення становить 14,5%, для вгодованості – 17,6%). Іншими словами, порівняно з ситуацією, яка мала місце 30 років тому, «сучасні» особини полівки не тільки стають майже на третину дрібнішими, але й залучаються до відтворення з меншими екстер'єрними параметрами.

Відмінності у показниках розмноження чітко простежуються на матеріалах таблиці 2. Усі наведені характеристики однозначно свідчать про зниження інтенсивності репродуктивних процесів. Порівняно з 2-м циклом, в популяції скорочується частка самок, які залучені до відтворення, а серед останніх суттєво зменшується індивідуальна пло-

дучість. Особливу увагу привертають два явища: 4-кратне збільшення представленості в популяції ялових самок (таких, які будучи статевозрілими, не беруть участі у розмноженні) і майже дворазове зменшення частки ювенільних особин. Зміни, які відбуваються з двома останніми параметрами, є не тільки найзначнішими, але й дуже інформативними, оскільки однозначно свідчать про незначну реалізацію репродуктивного потенціалу.

На перший погляд, зазначені ефекти знаходяться у протиріччі з даними рисунку 1. Тут можна побачити, що упродовж останнього циклу середня щільність зростає на 31%. Не менш примітним є те, що біомаса популяції достовірно не змінюється. Відсутність узгодження даних фактів з попереднім твердженням про невисоку ефективність розмноження обумовила необхідність детальнішого аналізу тієї групи особин, яка обумовлює найбільший внесок у демографічні процеси – дорослих статевозрілих самок.

Результати такого аналізу представлені на рисунку 2, де в одній системі координат позначені тварини з різною довжиною і масою тіла (по суті, крапка на графіку характеризує вгодованість конкретної особини). На виборці, що характеризує останній цикл динаміки, можна побачити дві чітко відокремлені плеяди показників, одна з яких менша за об'ємом і зміщена у бік високих значень вгодованості. Іншими словами, серед статевозрілих самок виразно відокремлені дві екстер'єрні групи: крупні самки зі значною вгодованістю ($W/L > 1,35$) і середні та дрібні індивіди ($W/L \leq 1,35$). Їх візуальна роз'єднаність на графіку дає підстав для припущення про можливий різний внесок цих груп у популяційні процеси, перш за все, у контексті репродуктивної активності.

Слід зазначити, що у 4-му циклі представленість у популяції цих двох груп є доволі різною: крупні особини складають приблизно 1/5 від загальної кількості дорослих самок. Проте, як можна побачити,

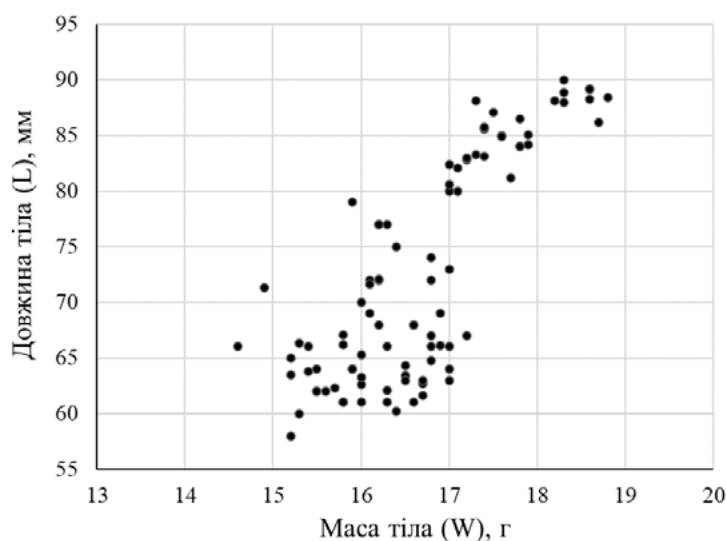


Рис. 2. Параметри двох розмірних груп дорослих самок підземної полівки у 4-му циклі динаміки

чити з таблиці 3, саме їм властиві більші розмір і кількість виводків, популяційна плодючість і дещо вищий коефіцієнт репродукції, який опосередковано свідчить про більшу успішність розмноження. Особливо привертають увагу відмінності у кількості ялових самок: серед середніх і дрібних особин їх кількість є у 13 разів більшою, тобто майже кожна п'ята самка із цієї групи не бере участі у процесах відтворення.

На наш погляд, пояснити наведені феномени можна лише за умов залучення раніше встановлених фактів. У попередніх роботах були висвітлені та обґрунтовані такі ефекти, як зміна типу динаміки популяцій лісових гризунів, порушення різних типів структури популяцій, стратегії розмноження, внутрішньо- і міжпопуляційних зв'язків [14]. В останні 30 років також зафіксовано зменшення розмірно-масових показників особин гризунів, що отримало назву явища здрібнення (*phenomenon of shrinking*) [15–16]. Процес здрібнення має тенденцію до поглиблення, що не дозволяє вважати його випадковим явищем або артефактом досліджень. Воно відбувається на фоні порушень популяційної динаміки, що дає підстав пов'язувати його з антропогенними змінами середовища. У зв'язку з цим було висунуте припущення, що здрібнення може реалізуватися за допомогою різних механізмів. Так, у результаті смертності із популяції випадають найкрупніші особини і самки, що розмножуються, з їх найбільшими енергетичними потребами. Іншою причиною може бути повільніший ріст і набір маси молодими тваринами. У кінцевому результаті зменшення екстер'єрних параметрів особин скорочує їх питомі енергетичні потреби і дає можливість краще переживати несприятливі умови.

Спроби пов'язати здрібнення і супутні ефекти зі змінами трофічної бази гризунів, успіху не мали. Було встановлено, що у даний період кількісні та якісні показники кормової бази гризунів залишаються майже незмінними, але порушуються взаємозв'язки з динамікою щільності популяцій. Доведено, що стан кормових ресурсів сам по собі не може обумовлювати здрібнення [17]. Це спричинило пошук інших шляхів розв'язання проблеми, зокрема з боку аналізу процесів відтворення, спроба чого і здійснена у даному дослідженні.

Зафіксоване зниження інтенсивності розмноження в популяції підземної полівки, на перший погляд не узгоджується з ростом щільності населення у ході 4-го циклу. Не менш несподіваним є збереження популяційної біомаси приблизно на однаковому рівні. За таких вихідних умов, елементарна логіка не залишає іншого варіанту, крім припущення про краще виживання (життєздатність) наявних особин. На жаль, можливостей для експериментального доведення цієї гіпотези у польових умовах не існує. Проте опосередковано на користь цього свідчить збереження ефективності розмноження: показник IR у межах двох циклів майже не відрізняється.

Значно важче пояснити відокремлення серед репродукуючих самок двох розмірних і, скоріше за все, функціональних груп – крупних особин з високими показниками відтворення і дрібніших індивідів з доволі «скромною» результативністю у плані розмноження. Наявність всередині популяції різних груп особин, внесок яких у демографічні процеси не є однаковим, фіксують доволі часто [18–20]. Більш того, представленість таких груп є динамічною ознакою і закономірно змінюється, наприклад, на різних фазах популяційного циклу [21]. Не можна виключати, що і в нашому випадку дві розмірні групи особин забезпечують реалізацію різних задач: продуктивніші крупні особини відновлюють весною і підтримують влітку поточну чисельність популяції. Одночасно дрібніші тварини, в силу своїх менших енергетичних потреб і витрат на розмноження, краще переживають несприятливі умови, особливо у зимовий період. Пригнічення розмноження або його відстрочка може бути ефективним засобом для такої стратегії [22].

Важливим питанням у цій схемі міркувань є наступне: зазначені вище ефекти являють собою елементи популяційного пристосування чи реакцію на зміну цілком конкретних умов існування, які випадають з нашого поля зору? Найчастіше саме розв'язання цієї проблеми виходить на перший план у багатьох дослідженнях схожого характеру [23–24], одночасно заводячи їх у глухий кут. Базуючись на усьому комплексі популяційних змін, які відбулися за останні 30 років, є всі підстави вважати таку постановку питання помилковою.

Таблиця 3

Параметри розмноження різних розмірних груп самок у ході 4-го циклу динаміки

Показник	Розмірні групи самок	
	крупні особини	середні і дрібні особини
Частка у популяції (%)	20,53	79,47
Кількість виводків (репродукцій)	1,61	0,63
Середній розмір виводка	6,38	4,24
Плодючість	5,71	3,08
Частка ялових особин (%)	1,44	18,77
Коефіцієнт репродукції (IR)	0,64	0,53

Антропогенна трансформація середовища, безперечно, є зовнішнім для популяції фактором [25]. Проте розглядання популяції лише у якості пасивної жертви для таких впливів, означає неприпустиме спрощення ситуації. На дію несприятливих факторів популяція реагує каскадом пристосувальних реакцій. Оскільки антропогенний вплив є неспецифічним, наявні сценарії реагування далеко не завжди спрацьовують, тому популяції доводиться рухатися «наосліп», перебираючи доступні варіанти. Відображенням цього була, наприклад, інтенсифікація розмноження, що відмічалася нами у перші 15 років після впливу [26]. Така стратегія, судячи з усього, себе не виправдала, оскільки супроводжувалася підвищеною смертністю і лише поглиблювала дестабілізацію [14]. Згодом відбулася зміна стратегії і зараз її загальні риси полягають у наступному. Здрібнення особин обумовлює скорочення енергетичних витрат як окремих індивідів, так і популяції в цілому. Пригнічення або відмова від розмноження (принаймні окремих особин) дає можливість збільшувати частку енергії, яка забезпечує виживання у несприятливих умовах. Теоретичним базисом таких міркувань є концепція екологічного (енергетичного) балансу, яка постулює альтернативність двох «статей витрат» енергії біосистемами – підтримання власного існування і забезпечення відтворення [27]. Іншими словами, зменшення витрат на розмноження відкриває можливість для роста частки енергії, яку можна витратити на переживання несприятливих умов і забезпечення життєздатності.

Зрозуміло, що повна відмова від репродукції не відповідає інтересам будь-якої біосистеми і принципово є неможливою. Саме тому серед дорослих

самок популяції полівки ми фіксуємо диференціацію двох груп з, ймовірно, різними функціональними задачами: групу крупних індивідів (відтворення) і групу дрібних тварин (здебільшого забезпечують переживання). Співвідношення між цими групами напевно є динамічною ознакою і змінюється упродовж популяційного циклу. Проте останні факти поки що існують у статусі припущення і потребують подальшого підтвердження.

Головні висновки. Тривале існування в умовах антропогенного впливу обумовило ряд пристосувальних реакцій популяції підземної полівки. На фоні зафіксованого раніше явища здрібнення (суттєвого зменшення розмірно-масових показників особин гризунів) відбулися значні зміни репродуктивної стратегії популяції. Здрібнення обумовлює скорочення енергетичних витрат як окремих індивідів, так і популяції в цілому. Пригнічення або відмова від розмноження (принаймні окремих особин) дає можливість збільшувати частку енергії, яка забезпечує виживання у несприятливих умовах. Серед дорослих самок популяції полівки відбувається диференціація двох груп особин з, ймовірно, різними функціональними задачами: групи крупних індивідів (забезпечують відтворення) і групу дрібних тварин (переважно забезпечують переживання популяцією несприятливих умов).

Перспективи використання результатів дослідження. Результати дослідження допомагають розширенню уявлень про реагування біосистем популяційного рівня на зміни умов існування під впливом антропогенного пресу. Вивчення такої специфіки реакцій популяцій є важливим для практичної діяльності у галузі охорони природи.

Література

1. Nater C., van Benthem K., Canale C., Schradin C., Ozgul A. Density feedbacks mediate effects of environmental change on population dynamics of a semi-desert rodent. *Journal of Animal Ecology*. 2018. V. 87. № 6. P. 1534–1546. doi: 10.1111/1365-2656.12888.
2. Oli M. K. Population cycles in voles and lemmings: state of the science and future directions. *Mammal Review*. 2019. V. 49. № 3. P. 226–239. doi: 10.1111/mam.12156.
3. Andreassen H. P., Sundell J., Ecke F., Halle S., Haapakoski M., Henttonen H., Huitu O., Jacob J., Johnsen K., Koskela E., Luque-Larena J. J., Lecomte N., Leirs H., Mariën J., Neby M., Rätti O., Sievert T., Singleton G. R., van Cann J., Vanden Broecke B., Ylönen H. Population cycles and outbreaks of small rodents: ten essential questions we still need to solve. *Oecologia*. 2021. V. 195. № 3. P. 601–622. doi: 10.1007/s00442-020-04810-w.
4. Hansson L., Henttonen H. Rodent dynamics as community processes. *Trends in Ecology & Evolution*. 1988. V. 3. № 8. P. 195–200. doi: 10.1016/0169-5347(88)90006-7.
5. 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. V. 97. P. 720–732. doi: 10.1890/15-0756.1.
6. Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. Киев: Наукова думка, 1991. 204 с.
7. 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.
8. 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.
9. Загороднюк Л., Харчук С. Список ссавців України 2020: доповнення та уточнення. *Theriologia Ukrainica*. 2020. Т. 20. С. 10–28. doi: 10.15407/TU2004.
10. Мякушко, С. А. 1999. Многолетние изменения продуктивности популяции подземной полевки. *Вестник зоологии*. Т. 33. № 4–5. С. 45–53.
11. 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.

12. 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.
13. Мякушко С. А. Гетерогенність популяцій гризунів на термінальних фазах динаміки щільності. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2018. Т. 8. № 1. С. 97–102. doi: 10.15421/2017_193.
14. Мякушко С. А. Багаторічна динаміка популяцій гризунів як критерій стану середовища. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2002. Т. 30. С. 30–34.
15. Myakushko, S. The phenomenon of the shrinking size of bank vole (*Myodes glareolus*) in an anthropogenic environment (experience of 50 years of observations). *Biosystems Diversity*. 2021. V. 29. № 3. P. 211–216. doi:10.15421/012126.
16. Мякушко С. А. Здрібнення особин як стратегія популяцій в антропогенних умовах (досвід 50-річного вивчення популяцій гризунів). *Theriologia Ukrainica*. 2021. Т. 22. С. 133–143. doi: 10.15407/TU2214.
17. Мякушко С. А. Особливості трофічних зв'язків популяцій гризунів у разі зміни стратегії виживання. *Екологічні науки*. 2022. Т. 1. № 40. С. 55–61. doi: 10.32846/2306-9716/2022.eco.1-40.10.
18. Boonstra R., Krebs C. J. Population limitation of the northern red-backed vole in the boreal forests of northern Canada. *Journal of Animal Ecology*. 2006. V. 75. P. 1269–1284. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01149.x.
19. Bian J.-H., Du S.-Y., Wu Y., Cao Y.-F., Nie X.-H., He H., You Z.-B. 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*. 2015. V. 84. P. 326–336. doi: 10.1111/1365-2656.12307.
20. Pinot A., Barraquand F., Tedesco E., Lecoustre V., Bretagnolle V., Gauffre B. Density-dependent reproduction causes winter crashes in a common vole population. *Population Ecology*. 2016. V. 58. P. 395–405. doi: 10.1007/s10144-016-0552-3.
21. Johnsen K., Boonstra R., Boutin S., Devineau O., Krebs C. J., Andreassen H. P. Surviving winter: food, but not habitat structure, prevents crashes in cyclic vole populations. *Ecology and Evolution*. 2017. V. 7. P. 115–124. doi: 10.1002/ece3.2635.
22. Eccard J. A., Dammhahn M., Ylönen H. The Bruce effect revisited: is pregnancy termination in female rodents an adaptation to ensure breeding success after male turnover in low densities? *Oecologia*. 2017. V. 185. P. 81–94. doi: 10.1007/s00442-017-3904-6.
23. Ims R. A., Bondrup-Nielsen S., Stenseth N. C. Temporal patterns of breeding events in small rodent populations. *Oikos*. 1988. V. 53. № 2. P. 229–234. doi: 10.2307/3566067.
24. Ims R. A., Henden J. A., Killengreen S. T. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology & Evolution*. 2008. V. 23. P. 79–86. doi: 10.1016/j.tree.2007.10.010.
25. Ivanter E. V., Kurhinen J. P. Changes in rodent populations in eastern fennoscandia under the influence of anthropogenic transformations of boreal ecosystems. *Biology Bulletin*. 2017. V. 44. P. 1134–1150. doi: 10.1134/S1062359017090035.
26. Мякушко С. А. Стратегии воспроизводства в популяциях грызунов. *Ученые записки Таврического национального университета. Серия биологическая*. 2001. Т. 14. № 2. С. 129–133.
27. Межжерин В. А. Концепция энергетического баланса в современной экологии. *Экология*. 1987. Т. 5. С. 15–22.