

ЕТАПНІСТЬ В РЕАГУВАННІ ПОПУЛЯЦІЙ ГРИЗУНІВ НА АНТРОПОГЕННІ ЗМІНИ СЕРЕДОВИЩА

Мякушко С.А.

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

В основу роботи покладені матеріали довготривалих моніторингових досліджень популяцій трьох фонових видів гризунів Канівського природного заповідника. Час спостережень (з 1971 р. і до наших днів) охопив різні періоди існування заповідної екосистеми, обумовлені антропогенним впливом. Все це супроводжувалося вираженими реакціями, які відбувалися на популяційному рівні. Наявні матеріали дали можливість виокремити декілька послідовних етапів реагування популяцій на зміну якості середовища в результаті впливу. Кожен етап демонструє свою специфічну стратегію популяцій щодо відновлення балансових відношень із середовищем. На початковому етапі (I) відбувається дестабілізація динаміки населення, яку слід розглядати як побічний наслідок спроб привести свою чисельність (щільність) у відповідність до зміненої ємності середовища. У подальшому (етап II) відбувається суттєве підсилення інтенсивності розмноження, головною причиною чого є необхідність компенсації збільшеної смертності. Формується «замкнене коло», у якому смертність і відтворення виступають взаємообумовленими процесами. Реалізація такої стратегії не супроводжується відновленням втрачених корелятивних зв'язків з трофічними ресурсами, наявність яких можна розглядати як критерій збалансованості. На останньому етапі (III), якій триває до нашого часу, відбувається чергова зміна стратегії популяцій, що виявляється у явищі здрібнення. Останнє сприяє скороченню енергетичних витрат як окремих індивідів, так і популяції в цілому. Мінімізація витрат на підтримання власної біомаси, пригнічення або відмова від розмноження (принаймні окремих особин) дає можливість збільшувати частку енергії, яка забезпечує виживання у змінених умовах. *Ключові слова:* лісові гризуни, динаміка популяції, трофічні зв'язки, дестабілізація, розмноження, здрібнення.

Stages in the response of rodent's populations to anthropogenic environmental changes. Myakushko S.

The study is based on the materials of long-term monitoring observations of populations of three background rodent species of the Kaniv Nature Reserve. Observation time (since 1971 and up to the present day) covered various periods of the existence of a protected ecosystem due to anthropogenic influence. This was accompanied by pronounced reactions that occurred at the population level. The available materials made it possible to distinguish several consecutive stages of response to changes in the quality of the environment as a result of the impact. Each stage demonstrates its specific population strategy for restoring balance relations with the environment. At the initial stage (I), there is a destabilization of the population dynamics, which should be considered as a side effect of attempts to bring its number (density) in line with the changed capacity of the environment. In the future (stage II) there is a significant increase in the intensity of reproduction, the main reason for which is the need to compensate for increased mortality. A «closed circle» is formed, in which mortality and reproduction are interdependent processes. The implementation of such a strategy is not accompanied by the restoration of lost correlations with trophic resources, the presence of which can be considered as a criterion of balance. At the last stage (III), which continues to our time, there is another change in the strategy of populations, which is manifested in the phenomenon of shrinking. The latter contributes to the reduction of energy costs of both individual individuals and the population as a whole. Minimizing the costs of maintaining one's own biomass, suppressing or not breeding (at least some individuals) makes it possible to increase the proportion of energy that provides survival under altered conditions. *Key words:* forest rodents, population dynamics, trophic relations, destabilization, reproduction, shrinking.

Постановка проблеми. Факт, що антропогенна трансформація природного середовища давно вже набула глобального масштабу, зараз є очевидним. Так само не підлягає сумніву небезпека усієї сукупності загроз, яку формує деградація умов мешкання для біосистем різного рівня організації – від індивідів до популяцій та екосистем (Previtali et al., 2012; Xinru et al., 2022). Причина полягає у тому, що антропогенний фактор був відсутній в еволюційній історії формування біосистем, через що останні не мають відповідних адаптацій, які б сприяли виживанню у змінених умовах. Вперше стикнувшись з нетиповими проблемами, біосистеми, певною мірою, вимушені рухатися «наосліп», не маючи адекватного сценарію реагування. Можливо саме недостатня успішність реаліза-

ції попередніх стратегій виживання біосистем стала причиною їх послідовної зміни.

Актуальність дослідження. Визначення рис реагування популяцій тварин відкриває можливість використання видів як тест-систем. Зважаючи на різний час, необхідний для вияву ефектів впливу, складність або неможливість їхнього фіксування на інших рівнях, застосування таких тест-систем може бути не тільки адекватним, але й єдиним доступним методом оцінки наслідків. Дослідження динаміки популяцій як результату взаємодії з середовищем, також дає можливість визначити характер і масштаби трансформації довкілля.

Зв'язок авторського доробку із важливими науковими та практичними завданнями. У дослі-

дженні використані дані моніторингових спостережень за популяціями 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.

Підтримання збалансованості відношень із середовищем їх мешкання можна вважати головним критерієм успішності функціонування популяцій. Для ефективного використання доступної енергії популяції мають можливість задіяти різні механізми, змінюючи стратегії свого виживання (Albon et al., 2017; Jurišić et al., 2022). Найпростішим і одночасно доволі дієвим і швидким способом відновлення балансу у разі його порушення є регуляція інтенсивності відтворення. Саме такий спосіб реагування найчастіше фіксують у численних дослідженнях біосистем популяційного рівня організації (Gockel, Ruf, 2001). В принципі, задача приведення кількості споживачів до ресурсних можливостей середовища для популяції не є складною, оскільки її розв'язання може бути досягнуте багатьма різними шляхами (Stenseth, Ugland, 1985; Mappes et al., 2008; Vadell et al., 2014). Зміною демографічних характеристик, як правило, і вичерпується популяційна реакція на зміни середовища, оскільки у більшості випадків це забезпечує відновлення балансу (Kraus et al., 2005; Batzli, 2022). Проте антропогенний вплив є неспецифічним для популяції, а його наслідки не завжди вдається нейтралізувати таким звичним для популяцій шляхом.

Виділення невирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття. Вивчення реагування на антропогенну трансформацію середовища сприяє розвитку знань про довгочасні тенденції існування і буферні можливості біосистем щодо змін факторів, здатність пристосовуватися до нових умов. Незважаючи на значну увагу до зазначеного напрямку, результати досліджень часто являють собою хаотичний і невпорядкований набір виявлених ефектів впливу, пояснення яких часто є суперечливими. Все це свідчить про недосконалість наших знань у цій галузі та вимагає необхідність не тільки системних і ретельно продуманих спостережень, але й обґрунтованих пояснень. Тривалий період наших досліджень надав можливостей виявити такі аспекти популяційних стратегій, які найчастіше не потрапляють у поле зору дослідників. Метою роботи є спроба узагальнення та осмислення причин, механізмів і наслідків популяційних реакцій гризунів у відповідь на зміни середовища.

Новизна. Вперше досліджені стратегії популяцій гризунів щодо відновлення і підтримання екологічного балансу під час послідовної зміни умов існу-

вання на території Канівського природного заповідника. Показана принципова особливість існування гризунів в антропогенних умовах, яка полягає у відсутності специфічних пристосувань до зміненого середовища. Визначені можливі механізми впливу трансформації довкілля на динаміку населення.

Методологічне або загальнонаукове значення.

Висунуті та обґрунтовані гіпотези про наявність різних етапів в реагуванні біосистем на популяційному рівні, які характеризуються своїми специфічними ефектами. Базисом для таких міркувань є концепція екологічного балансу, яка постулює альтернативність двох «статей витрат» енергії біосистемами – підтримання власного існування та забезпечення ефективного відтворення.

Викладення основного матеріалу. У наших попередніх роботах, які базуються на результатах багаторічних досліджень популяцій гризунів у Канівському природному заповіднику, була обґрунтована наявність різних періодів існування заповідної екосистеми, що пов'язано зі змінами середовища (Мякушко, 2002). Причинами останніх є як sukcesійні перетвореннями біоти, так і специфічні форми антропогенного впливу. Невелика площа, розташування у густонаселеному регіоні, взаємодія із суміжними територіями, які залучені до господарства, завжди обумовлювали певну ступінь антропогенного пресу на заповідну екосистему. Серед найважливіших факторів впливу слід відмітити зміни режиму охорони та ліквідацію статусу заповідника в 1951–1968 рр., що супроводжувалося використанням біотичних ресурсів даної місцевості. Після відновлення заповідання цей чинник був знятий, але його наслідки не могли не змінити траєкторію руху екосистеми до клімаксного стану після тривалого періоду рубок і розчистки лісу, різних лісотехнічних заходів та інших форм навантаження. Перші роки після відновлення заповідання ще не стерли ці наслідки людської діяльності і вони за інерцією впливали на населення гризунів. Саме на цей час припадає початок наших моніторингових досліджень популяцій гризунів у 1971 році. Пізніше територія зазнавала зростаючого техногенного тиску, до якого додалося радіоактивне забруднення після аварії на ЧАЕС. Ситуацію погіршує синергічна дія хімічних токсикантів у зв'язку з розташуванням заповідника у зоні високої токсичності ґрунтів (Орлов, 1998). Спостереження та аналіз довготривалих коливань інших факторів (погода і клімат, кількість хижаків, трофічні ресурси та ін.) не дають підстав вважати, що саме з ними пов'язані зміни популяційних характеристик упродовж цього відрізка часу.

За класичними уявленнями сучасної екології поява або зміна будь-якого фактора в середовищі зумовлює зміну його якості, тому можна стверджувати, що в результаті господарської діяльності, а пізніше й техногенного забруднення відбулися якісні зміни середовища мешкання гризунів. Останні

відреагували на такі події цілим каскадом ефектів, які реалізувалися на популяційному рівні та являли собою спроби відновлення порушеного екологічного балансу. Досвід наших північних моніторингових досліджень гризунів свідчить, що проблему потрібно розглядати, базуючись на уявленнях про популяцію як цілісність, яка в процесі свого існування внаслідок кількісних і якісних змін забезпечує підтримання балансу із середовищем. Збалансованість таких відношень слід розглядати як необхідну умову виживання, функціонування і, навіть, самого існування популяції. Проте ситуації порушення екологічного балансу не є рідкісними явищами, особливо в наш час, коли антропогенне перетворення середовища набуло глобального масштабу.

Сам факт порушення балансу зовсім не означає однозначної катастрофи для популяцій, оскільки останні мають різні можливості для відновлення збалансованості та з цією метою змінюють свої характеристики. Саме з таким неодноразовими змінами популяційної стратегії ми стикнулися у своїх спостереженнях у Канівському заповіднику. Окремо слід зазначити, що наведені явища були виявлені в усіх досліджуваних видів лісових гризунів: полівки підземної (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836), миші жовтогорлої (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834) (за іншими уявленнями *Terricola subterraneus* і *Sylvaemus tauricus* (Загороднюк, Харчук, 2020), а також домінанта угруповання – полівки рудої (*Myodes glareolus* Schreber, 1780). Безперечно, екологічна специфіка окремих видів накладає свій відбиток і обумовлює, наприклад, різний масштаб популяційних ефектів. Проте схожий характер та односпрямованість реагування різних популяцій можна розглядати як доказ їх не випадковості.

На наш погляд, одним із найважливіших результатів є встановлення явища здригнення (phenomenon of shrinking) та його обґрунтування у якості специфічної популяційної стратегії (Myakushko, 2021; Мякушко, 2021). Даний ефект реалізується у вигляді зменшення розмірно-масових показників особин гризунів і виявляється упродовж останніх двох десятиріч років. Проте зрозуміти і пояснити «екологічний сенс» такого явища, його передумови, механізми і наслідки, виявилось не такою вже простою задачею. Для її розв'язання вважаємо доцільним зробити ретроспективний аналіз змін стану популяцій гризунів за останні 50 років, оскільки причини таких подій, судячи з наявних даних, знаходяться у більш віддаленому минулому.

У таблиці 1 наведені головні ефекти, які були зафіксовані в популяціях на різних етапах їх існування. Зазначимо, що поняття «періоди» використовуються у даній роботі для позначення різних часів існування екосистеми (переважно це обумовлено особливостями антропогенного впливу), а «етапи» – мають відношення до стадій існування

самих популяцій з характерними ознаками і механізмами реагування. Зрозуміло, що у силу специфіки популяційних процесів чіткі межі етапів визначити неможливо, тому у таблиці наведені лише орієнтовні часові характеристики.

Найхарактернішими рисами першого етапу є значне зростання щільності населення і дестабілізація її динаміки. Крім збільшення середніх для циклів рівнів щільності, відбулося порушення ритміки чергування популяційних фаз. У той час було зафіксовано випадіння фази спаду, коли щільність знижується не поступово упродовж двох і більше років, як це було раніше, а катастрофічно падає, в результаті чого пік щільності на наступний рік замінюється глибокою депресією.

Паралельно відбувалося розширення діапазону коливань щільності, головним чином, завдяки досягненню більших показників на фазах піка. Меншою мірою здійснювався також підйом нижньої межі щільності. Зміщення меж зумовлює те, що амплітуда коливань змінюється інакше, ніж розмах. Амплітуда перепадів щільності населення різних видів зросла в 3–4 рази, порівняно з попереднім часом. Порядок чергування й тривалість фаз, амплітуда, розмах коливань, ступінь варіювання та рівень щільності характеризують тип динаміки, який, своєю чергою, можна інтерпретувати як стійкий або нестійкий. Отримані результати однозначно свідчать про зміну типу динаміки щільності упродовж даного етапу. Вона стає менш стійкою, набуває стохастичні риси, майже усі попередні закономірності цього процесу зникають. Незважаючи на різний масштаб дестабілізації, ефект властивий усім видам, а ступінь дестабілізації виявляється пропорційним збільшенню рівня щільності (чим більше зростає щільність популяції, тим контрастнішими є симптоми дестабілізації).

Зараз непросто визначити та довести, що послужило тригером для таких масштабних популяційних подій. На нашу думку, забруднення території в результаті аварії на ЧАЕС вивело вплив техногенного навантаження на новий рівень і стало тією самою «останньою краплею» (принаймні збіг у часі навряд чи є випадковим). Примітним у даному контексті є висока чутливість біосистем на популяційному рівні до зовнішніх впливів антропогенного характеру і здатність швидко реагувати на появу нового фактора (або досягнення ним критичної величини). Збільшення щільності (чисельності) популяцій само по собі не дає підстав для оптимістичної оцінки ситуації, проте дестабілізація динаміки прямо свідчить про негативні наслідки для популяцій гризунів. Саму дестабілізацію можна розглядати як побічний результат процесу пошуку популяціями адекватних шляхів щодо відновлення порушеного балансу і відповідних змін ємності середовища.

Попереднє твердження можна було б і далі розглядати у якості гіпотези, проте певні докази були отримані при вивченні трофічних зв'язків у системі

Таблиця 1

Основні популяційні явища упродовж окремих етапів реагування на зміни середовища

Етап	Назва (часовий проміжок)	Популяційні ефекти
I	Дестабілізація динаміки (1987 – ≈1995 рр.)	<ul style="list-style-type: none"> • зростання рівня щільності; • порушення ритміки динаміки населення, випадіння фази спаду; • зростання меж і амплітуди коливань, ступеня варіювання показників щільності; • порушення зв'язків з кормовою базою;
II	Інтенсифікація розмноження (1996 – ≈2001–05 рр.)	<ul style="list-style-type: none"> • збільшення частки залучених до розмноження особин; • збільшенні розміру і кількості виводків; • висока смертність; • низька реалізація репродуктивного потенціалу; • зниження середнього рівня щільності населення;
III	Здрібнення особин як популяційна стратегія (2002–2005 рр. – наш час)	<ul style="list-style-type: none"> • зменшення розмірно-масових показників особин; • зниження вгодованості; • вступ до розмноження з мінімальними екстер'єрними параметрами; • уповільнення розмноження; • відсутність зв'язків з кормовою базою.

Таблиця 2

Середні показники реального (PRR) та потенційного (PPR) відтворення, а також коефіцієнта репродукції (IR) популяцій трьох видів гризунів протягом різних етапів

Етап	PRR	PPR	IR	Розмах	Амплітуда	Св, %
I	7,14±0,81	8,04±0,67	0,92	12,4	6,6	77,4
II	11,11±1,02	16,09±1,21	0,69	11,1	4,2	64,1
III	8,11±0,92	9,76±0,93	0,83	9,3	4,0	55,8

«популяції гризунів – кормові ресурси». Упродовж даного етапу зафіксовано зникнення наявних раніше кореляційних зв'язків між щільністю і біомасою популяцій гризунів і показниками, що характеризують стан кормових ресурсів. При цьому зменшення об'єму кормів не відбулося. Параметри кормової бази закономірно змінюються, відбиваючи свою циклічність, але їх усереднені показники є схожими. На цьому фоні зникнення попередньої узгодженості і збалансованості з кількістю споживачів (особин гризунів) можна розглядати як негативний прояв.

Другий етап реагування популяцій відзначається різкою і масштабною інтенсифікацією розмноження. Є підстави вважати, що саме за рахунок зміни стратегії відтворення реалізується інша спроба відновлення екологічного балансу між популяціями і середовищем. Зафіксоване зростання індивідуальної плодючості (збільшення розміру виводків та їх кількості за сезон розмноження). Паралельно відбувається розширення частки особин, які беруть участь у розмноженні. Комплексні показники реального (PRR) і потенційного (PPR) відтворення, а також коефіцієнти репродукції ($IR=PPR/PPR$) представлені у таблиці 2.

Незважаючи на наявність певної видової специфіки розмноження, загальна картина у трьох досліджуваних видів виглядає так. Усі показники, що характеризують розмноження суттєво збільшуються, а міра успішності реалізації репродуктивного потенціалу (IR) досягає мінімуму. Причиною даного явища

може бути тільки висока смертність, яка нівелює напруження репродуктивних процесів. Найбільш плодюча частина маточного поголів'я за таких умов зазнає найінтенсивнішої елімінації. Частина особин, що залучені до розмноження, ймовірно, не справляється із зростанням енерговитрат під час вагітності або лактації і гине. Зміни щільності визначаються не відтворенням, як це буває у нормі, а смертністю, що дестабілізує динаміку і трансформує склад населення. Така взаємообумовленість смертності і народжуваності перешкоджає реалізації механізмів пристосування й поглиблює дестабілізацію. Це дало підстави Т. Марпсу та ін. назвати подібний тип розвитку подій «тактикою самогубства» (Marpes et al., 1995).

Зазначимо, 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 особин, були втрачені.

Якщо в таблиці 2 представлені усереднені параметри відтворення усіх трьох фонових видів, то на рисунку 1 показані коефіцієнти репродукції одного із видів – миші жовтогорлої. Саме в популяції цього виду упродовж другого етапу наявні найменші показники IR, що свідчить про рекордно низьку ефектив-

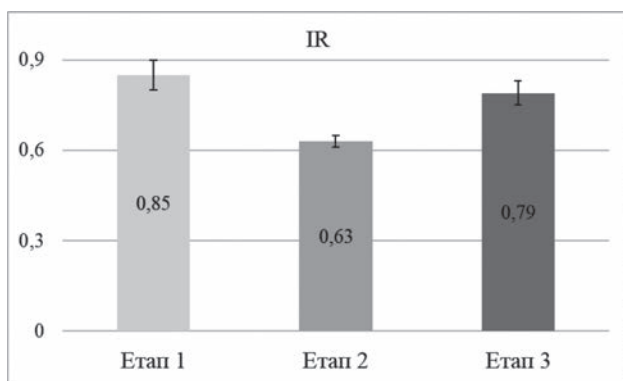


Рис. 1. Коефіцієнти репродукції в популяції миші жовтогорлої на різних етапах

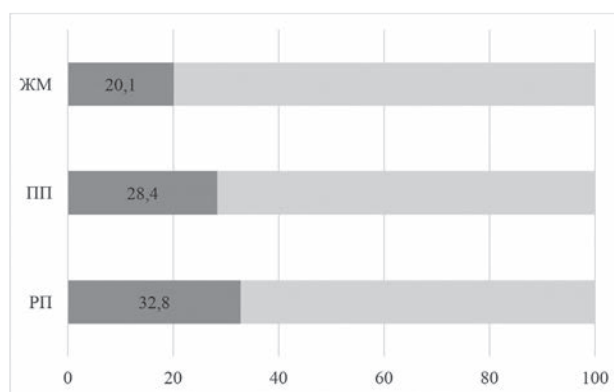


Рис. 2. Масштаби здрібнення особин (темно-сірим, у %) в популяціях різних видів: ЖМ – жовтогорла миша, ПП – підземна полівка, РП – руда полівка

ність розмноження. Все це дає підстави для висновку, що дана стратегія відновлення екологічного балансу хоча і реалізується тривалий час (мінімум одне десятиріччя), виявляється не дуже успішною.

Можна припустити, що стратегія підсилення розмноження могла виявитися адекватною у разі появи у середовищі додаткової енергії, наприклад, у вигляді збільшення кормової бази. Випадки такого розвитку подій, коли надходження додаткових ресурсів у розпорядження популяції супроводжувалося підсиленням репродукції, відомі у демографії гризунів (Adler, Levins, 1994; Bian et al., 2015; Soininen et al., 2018). Проте у наших дослідженнях приросту кормових ресурсів не зафіксовано. Усі виявлені явища відбуваються на фоні стабільної трофічної бази, але супроводжуються втратою скорельованості з її кількісними і якісними параметрами.

Визначальною ознакою третього етапу є явище здрібнення особин – зниження вгодованості (відношення маси тіла до його довжини), яке відбувається на фоні зменшення екстер'єрних показників – довжини тіла, хвоста, стопи, а також маси тіла. Здрібнення відбувається в абсолютно усіх статевих і вікових групах гризунів, а його масштаби коливаються від 20 до 33 % від колишніх значень. У різних видів і окремих статевих, вікових і функціональних групах здрібнення має свою специфіку, але загальною закономірністю є його максимальне вираження серед самок, причому старших вікових груп (Myakushko, 2021). Не менш важливим, на наш погляд, є факт констатації здрібнення у групі ювенільних тварин. На жаль, відсутність точних даних про вік тварин виключає можливість встановити механізм здрібнення, проте логіка підказує, що існує два варіанти або їх комбінація – тварини вже народжуються з меншими розмірно-масовими показниками або повільніше ростуть і набирають масу тіла (Myakushko, 2021).

Наявні дані дають підстав реконструювати процеси, що відбуваються у популяціях, наступним чином. 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 досягнення певного рівня вгодованості. У кінцевому результаті зменшення екстер'єрних параметрів особин зменшує їх питомі енергетичні потреби і дає можливість краще пережити несприятливі умови. З цих позицій, здрібнення своїх елементів слід розглядати у якості специфічної популяційної стратегії 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 (Myakushko, 2023).

Підсумовуючи наведене, підкреслимо, що період наших досліджень охопив послідовну зміну стратегій популяцій гризунів. Популяції здійснюють різні спроби відновити баланс саме тому, що попередні варіанти виявляються не дуже ефективними. Антропогенний вплив є неспецифічним для популяцій тварин, у процесі еволюції такі прецеденти були відсутні, тому попередні популяційні «наробки» не спрацьовують. Перебір відомих способів реагування, наприклад, приведення своєї щільності до різко зміненої ємності середовища, регуляція напруженості відтворення, не дали можливості досягти відновлення балансу. Довелося застосовувати доволі радикальні заходи – зменшувати сумарні енергетичні потреби популяцій шляхом здрібнення її елементів (індивідів).

Підсумовуючи наведене, підкреслимо, що період наших досліджень охопив послідовну зміну стратегій популяцій гризунів. Популяції здійснюють різні спроби відновити баланс саме тому, що попередні варіанти виявляються не дуже ефективними. Антропогенний вплив є неспецифічним для популяцій тварин, у процесі еволюції такі прецеденти були відсутні, тому попередні популяційні «наробки» не спрацьовують. Перебір відомих способів реагування, наприклад, приведення своєї щільності до різко зміненої ємності середовища, регуляція напруженості відтворення, не дали можливості досягти відновлення балансу. Довелося застосовувати доволі радикальні заходи – зменшувати сумарні енергетичні потреби популяцій шляхом здрібнення її елементів (індивідів).

Головні висновки. Довготривалі спостереження за популяціями гризунів дали можливість виокремити декілька етапів реагування на зміну якості середовища в результаті антропогенного пресу. Кожен етап демонструє свою специфічну стратегію популяцій щодо відновлення балансових відношень із середовищем. На початковому етапі (I) відбувається дестабілізація динаміки населення, яку слід розглядати як побічний наслідок спроб привести свою чисельність (щільність) у відповідність

до зміненої ємності середовища. У подальшому (етап II) відбувається суттєве підсилення інтенсивності розмноження, головною причиною чого є необхідність компенсації збільшеної смертності. Формується «замкнене коло», у якому смертність і відтворення виступають взаємообумовленими процесами. Реалізація такої стратегії не супроводжується відновленням втрачених корелятивних зв'язків з трофічними ресурсами, наявність яких можна розглядати як критерій збалансованості відношень із середовищем. На кінцевому етапі (III), якій триває принаймні два десятиріччя, відбувається чергова зміна стратегії популяцій, що виявляється у явищі здрібнення. Останнє сприяє скороченню енерге-

тичних витрат як окремих індивідів, так і популяції в цілому. Мінімізація витрат на підтримання власної біомаси, пригнічення або відмова від розмноження (принаймні окремих особин) дає можливість збільшувати частку енергії, яка забезпечує виживання.

Перспективи використання результатів дослідження. Результати дослідження сприяють поглибленню уявлень про специфіку реагування біосистем популяційного рівня на зміни середовища в результаті антропогенного пресу. Вивчення специфіки реакцій популяцій є важливим як для розуміння функціонування біосистем, їх адаптивних можливостей і механізмів, так і для практичної діяльності у галузі охорони природи і біорізноманіття.

Література

1. Previtali M.A., Lehmer E.M., Pearce-Duvel J.M.C., Jones J.D., Clay C.A., Wood B.A., Ely P.W., Laverty S.M., Dearing M.D. Roles of human disturbance, precipitation, and a pathogen on the survival and reproductive probabilities of deer mice. *Ecology*. 2010. V. 91(2). P. 582–592. doi: 10.1890/08-2308.1.
2. Xinru W., Chuan Y., Zhenyu W., Zhibin Z. Sustained population decline of rodents is linked to accelerated climate warming and human disturbance. *BMC Ecology and Evolution*. 2022. V. 22 (102). P. 1–12. doi: 10.1186/s12862-022-02056-z.
3. Albon S.D., Irvine R.J., Halvorsen O., Langvatn R., Loe L.E., Ropstad E., Veiberg V., van der Wal R., Bjørkvoll E.M., Duff E.I., Hansen B.B., Lee A.M., Tveraa T., Stien A. Contrasting effects of summer and winter warming on body mass explain population dynamics in a food-limited arctic herbivore. *Glob. Chang. Biol.* 2017. V. 23 (4). P. 1374–1389. doi: 10.1111/gcb.13435.
4. Jurišić A., Čupina A.I., Kavran M., Potkonjak A., Ivanović I., Bjelić-Čabrilo O., Meseldžija M., Dudić M., Poljaković-Pajnik L., Vasić V. Surveillance strategies of rodents in agroecosystems, forestry and urban environments. *Sustainability*. 2022. V. 14 (15). 9233. doi: 10.3390/su14159233.
5. Gockel J., Ruf T. Alternative seasonal reproductive strategies in wild rodent populations. *Journal of Mammalogy*. 2001. V. 82, P. 1034–1046. doi: 10.1644/1545-1542(2001)082<1034:ASRSIW>2.0.CO;2.
6. Stenseth N.Chr., Ugland K.I. On the evolution of demographic strategies in populations with equilibrium and cyclic densities. *Mathematical Biosciences*. 1985. V. 74. I. 1. P. 89–109. doi: 10.1016/0025-5564(85)90026-4.
7. Mappes T., Koivula M., Koskela E., Oksanen T.A., Savolainen T., Sinervo B. Frequency and density-dependent selection on life-history strategies – a field experiment. *PLoS ONE*. 2008. V. 3 (2). e1687. doi: 10.1371/journal.pone.0001687.
8. Vadell M.V., Villafaña Gómez I.E., Cavia R. Are life-history strategies of Norway rats (*Rattus norvegicus*) and house mice (*Mus musculus*) dependent on environmental characteristics? *Wildlife Research*. 2014. V. 41. P. 172–184. doi: 10.1071/WR14005.
9. 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. V. 74. P. 171–180. doi: 10.1111/j.1365-2656.2004.00910.x.
10. Batzli G.O. 2022. Reproduction, relative abundance, and variability in North American arvicoline rodent populations. *Therya*. 2022. V. 13 (1). P. 21–32. doi: 10.12933/therya-22-1182.
11. 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. № 4 (2). С. 65–68.
12. Загороднюк І., Харчук С. Список ссавців України 2020: доповнення та уточнення. *Theriology Ukrainica*. 2020. Т. 20. С. 10–28. doi: 10.15407/TU2004.
13. 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.
14. Мякушко С.А. Здрібнення особин як стратегія популяцій в антропогенних умовах (досвід 50-річного вивчення популяцій гризунів). *Theriology Ukrainica*. 2021. Т. 22. С. 133–143. doi: 10.15407/TU2214.
15. Мякушко С.А. Багаторічна динаміка популяцій гризунів як критерій стану середовища. *Вісник Львівського університету. Сер. біол.* 2002. Т. 30. С. 30–34.
16. Mappes T., Koskela E., Ylönen H. Reproductive costs and litter size in the bank vole. *Proc. Roy. Soc. London. Ser. B*. 1995. V. 261. P. 19–24. doi: 10.1098/rspb.1995.0111.
17. Krebs C. Population cycles revisited. *Journal of Mammalogy*. 1996. V. 77 (1). P. 8–24. doi: 10.2307/1382705.
18. Adler G.H., Levins R. The island syndrome in rodent populations. *The Quarterly Review of Biology*. 1994. V. 69. P. 473–490. doi: 10.1086/418744.
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. Soininen E.M., Henden J.A., Ravolaine, V.T., Yoccoz N.G., Bråthen K.A., Killengreen S.T., Ims R.A. Transferability of biotic interactions: Temporal consistency of arctic plant-rodent relationships is poor. *Ecology and evolution*. 2018. V. 8 (19). P. 9697–9711. doi: 10.1002/ece3.4399.
21. Мякушко С.А. Пристосувальні реакції популяції підземної полівки (*Microtus subterraneus*) до антропогенних змін середовища. *Екологічні науки*. 2023. № 1 (46). С. 125–131. doi: 10.32846/2306-9716/2023.eco.1-46.21.