



SHRINKAGE OF BODY SIZE IN RODENTS AS A STRATEGY OF POPULATIONS UNDER ANTHROPOGENIC CONDITIONS (results of 50 years of study of rodent populations)

Stanislav Myakushko 

Key words

reduced body size, population dynamics, forest-dwelling rodents, ecological balance

doi

<http://doi.org/10.15407/TU12214>

Article info

submitted 03.09.2021
revised 12.11.2021
accepted 04.12.2021

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Taras Shevchenko National University of Kyiv (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Stanislav Myakushko; Taras Shevchenko National University of Kyiv, 64/13 Volodymyrska Street, Kyiv, 01601 Ukraine; e-mail: aloizaloiz@ukr.net
orcid: 0000-0003-1423-5049

Abstract

Based on results of 50 years of continuous observations of populations of the pine vole (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836) and yellow-necked wood mouse (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834), the phenomenon of reducing body size of individuals was revealed, particularly a significant reduction in body dimensions and body mass. The research was conducted at the Kaniv Nature Reserve covering various stages of the local ecosystem's existence under anthropogenic impact. Four cycles of density dynamics of two populations are chosen for comparison of their characteristics. The first three cycles correspond to qualitatively different periods in the existence of the protected ecosystem and populations of the studied species, whereas the last cycle reflects the current situation. It has been established that the tendency to decrease body dimensions is also characteristic for other rodent species, its manifestations are observed for 35 years, and the scale gradually increases. By fatness indexes, individuals of the pine vole on average lose 23.3% and yellow-necked wood mice lose 16.7% of the former values. It was shown that the level of reduce in exterior parameters is always greater in females than in males, and in the group of breeding adults it can reach 32%. It has been found that the phenomenon also applies to juveniles, whose fatness decreases by an average of 21%. The phenomenon occurs against the background of violations of various aspects of population dynamics, which allows it to be associated with anthropogenic changes in the environment. It is suggested that shrinking can be realized by various mechanisms. First, as a result of mortality, the largest individuals and reproductive females with their greatest energy needs fall out of the population, and, second, the growth and weight gain of young animals is slower. As a result, the decrease in external parameters of individuals reduces their specific energy needs and allows them to better survive under adverse conditions. From these points of view, reducing body dimensions can be considered as a specific population strategy to maintain ecological balance.

Cite as

Myakushko, S. 2021. Shrinkage of body size in rodents as a strategy of populations under anthropogenic conditions (results of 50 years of study of rodent populations). *Theriologia Ukrainica*, **22**: 133–143. [In Ukrainian, with English summary]

Здрібнення особин як стратегія популяцій в антропогенних умовах (досвід 50-річного вивчення популяцій гризунів)

Станіслав Мякушко

Резюме. На підставі безперервних 50-річних спостережень за популяціями полівки підземної (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836) і миші жовтогрудої (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834) виявлений феномен здрібнення особин, який полягає у суттєвому зменшенні їх основних розмірно-масових показників. Дослідження проводили у Канівському природному заповіднику, а їх період охопив різні етапи існування екосистеми, обумовлені антропогенним впливом. У роботі для порівняння своїх характеристик обрані чотири цикли динаміки щільності двох популяцій. Перші три цикли відповідають якісно відмінним періодам в існуванні заповідної екосистеми і популяцій досліджуваних видів, а останній — сучасній ситуації. Встановлено, що тенденція до здрібнення особин властива також іншим видам гризунів, його прояви спостерігаються упродовж 35 років, а масштаби поступово наростають. За вгодваністю особини полівки підземної у середньому втрачають 23,3 %, а миші жовтогрудої — 16,7 % від колишніх значень. Показано, що зменшення екстер'єрних ознак самок завжди є більшим, порівняно з самцями, а у групі дорослих особин, що розмножуються, може досягати 32 %. Встановлено, що явище поширюється також на ювенільних осіб, вгодваність яких зменшується у середньому на 21 %. Явище відбувається на фоні порушень різних аспектів популяційної динаміки, що надає підстави пов'язувати його з антропогенними змінами середовища. Висунуте припущення, що здрібнення може реалізуватися за допомогою різних механізмів. По-перше, у результаті смертності із популяції випадають найкрупніші особини і репродуктивні самки з їхніми найбільшими енергетичними потребами, по-друге, повільніше відбувається ріст і набір маси молодими тваринами. У кінцевому результаті зменшення екстер'єрних параметрів особин зменшує їх питому енергетичні потреби і дає можливість краще пережити несприятливі умови. З цих позицій здрібнення своїх елементів можна розглядати у якості специфічної популяційної стратегії щодо підтримання екологічного балансу.

Ключові слова: здрібнення, динаміка популяцій, лісові гризуни, екологічний баланс.

Вступ

Головною умовою виживання популяцій слід вважати забезпечення максимально можливої ефективності перетворення доступної енергії на фоні підтримання екологічного балансу із середовищем [Mezhzherin *et al.* 1991; Rozenberg & Ryansky 2005]. По суті, усі перетворення, які відбуваються з популяцією, є відображенням її пристосувальних реакцій до змінного середовища [Santini *et al.* 2018; Loria *et al.* 2019]. Коливання параметрів середовища у нормальному діапазоні супроводжуються закономірними і тому передбачуваними змінами чисельності, структури популяції, інтенсивності її відтворення [Krebs 1996; Lobkov 2016; Radchuk *et al.* 2016]. Коливальні процеси всередині самих популяцій відображають глибину адаптацій до циклічного середовища і дають можливість здійснювати упереджуваний розвиток, а не просто реагувати на зовнішні зміни (тим більше, що такі реакції інерційні за своєю природою).

Проте все це змінюється, коли мова йде про антропогенний вплив. Його специфіка, відсутність закономірностей і періодичності проявів виключає використання популяціями своєрідних «домашніх заготовок» у плані реагування. Спроби використання наявних сценаріїв дають збій і супроводжуються глибокими порушеннями багатьох взаємозв'язків. Останнє неодноразово спостерігали в популяціях гризунів на територіях, що зазнають антропогенного впливу [Ims *et al.* 2008; Sih *et al.* 2011]. Пошук популяцією нових варіантів реакції та їх апробація потребують часу. Між тим тривале порушення екологічного балансу є неприпустимим, а тому популяції вимушені змінюватись для його відновлення. У такі критичні часи доцільно мінімізувати свої енергетичні потреби та вимоги до середовища, оскільки вихід за межі ємності середовища може мати катастрофічні наслідки.

На жаль наші уявлення про такі процеси поки що недосконалі. Серед багатьох причин цього є й такі, що обумовлені практичною складністю і трудомісткістю досліджень у даному напрямку. Більш того, найчастіше вони потребують доволі тривалих досліджень, оскільки пристосувальні та адаптаційні процеси на популяційному рівні здійснюються упродовж значних проміжків часу [Hayes *et al.* 2017; Tiganu *et al.* 2020; Romero-Mujalli *et al.* 2021]. Це обумовлює актуальність і високу цінність результатів довготривалих моніторингових спостережень за долею конкретних популяцій у постійно змінному середовищі мешкання. Мета даної роботи полягала в аналізі багаторічних тенденцій змін розмірно-масових показників особин гризунів двох видів у зв'язку зі станом середовища.

Матеріал і методи

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

До фонових видів заповідної лісової екосистеми належать такі види: полівка підземна (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836), миша жовтогруда (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834) (за іншою класифікацією *Terricola subterraneus* і *Sylvaemus tauricus*: [Zagorodniuk & Emelyanov 2012; Zagorodniuk & Kharchuk 2020]). Третій вид — нориця руда (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) — є домінантом в угрупованні, її чисельність складає у різні роки 75–80 % від загального населення гризунів. Популяції перших двох видів є об'єктами даної роботи, нориці рудій буде присвячено окреме дослідження.

Піввікова тривалість досліджень надала унікальну можливість простежити багаторічні тенденції змін різних аспектів існування і функціонування популяцій гризунів. Такий довгий період спостережень охопив різні етапи існування заповідної екосистеми, обумовлені як сукцесійними трансформаціями, так і специфікою антропогенного пресу. Невелика площа, розташування у густонаселеному регіоні, 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 [Orlov 1998]. Ситуацію погіршує синергічна дія хімічних токсикантів у зв'язку з розташуванням заповідника у зоні високої токсичності ґрунтів [Grishchenko *et al.* 1993].

У даній роботі для порівняння своїх характеристик обрані чотири повні цикли динаміки щільності популяцій полівки підземної та миші жовтогрудої (від депресії до депресії). Цикли динаміки можуть не співпадати у часі, тривати 4–6 років і характеризуватися різним рівнем щільності, проте використання усереднених показників, робить можливим їх співвіднесення.

Перший цикл (1971–1974 рр. і 1972–1975 рр. відповідно для нориці і миші) 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 клімаксного стану після тривалого періоду рубок і розчистки лісу, різних лісотехнічних заходів та інших форм навантаження і рекреації. Перші роки заповідання ще не стерли наслідки господарської діяльності і вони за інерцією впливали на населення гризунів. Другий цикл (1980–1984 і 1979–1984 рр.) відповідає мінімальному антропогенному впливу на заповідну територію. Третій цикл (1987–1991 і 1986–1991 рр.) припадає на період, який почався після аварії на ЧАЕС у 1986 р., коли в популяціях гризунів був зафіксований комплекс реакцій, що свідчили про глибокі порушення динаміки. Детальніше періодизація стану середовища і відповідні популяційні ефекти наведені у наших попередніх працях

[Mezhzherin & Myakushko 1998; Myakushko 1998; Mezhzherin *et al.* 2002; Myakushko 2016; 2017]. Останні цикли двох популяцій (2008–2013 рр.) характеризують сучасну ситуацію.

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. Залежно від поточної чисельності гризунів, для отримання необхідної вибірки, закладали різну кількість облікових площадок.

У межах даного дослідження проаналізовані розмірно-масові параметри 1413 особин гризунів ($n = 734$ для полівки підземної та $n = 679$ для миші жовтогрудої). 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 [Myakushko 2005]. Для більш диференційованого аналізу, порівняння параметрів особин здійснювали в окремих розмірних (екстер'єрних) групах. Усі дорослі особини за своєю вгодованістю були розподілені на чотири групи, а відсотковий розмірний склад популяції упродовж 2-го циклу обраний за контроль для порівняння. Показник біомаси (B) являє собою сумарну масу особин у грамах у перерахунку на 1 га [Myakushko 1999].

Розподіл за віком був здійснений лише у першому наближенні і передбачав виокремлення двох категорій — ювенільні і дорослі (статевозрілі) особини. Певною мірою це відповідає також функціональній ролі особин у популяції. Особливість даного підходу полягає в тому, що у разі виділення груп за основний критерій приймають функціональний стан, пов'язаний зі специфікою росту, розвитку та єдності репродуктивного стану. Зазвичай в межах конкретного сезону декілька суміжних генерацій характеризуються схожим функціональним навантаженням [Pacifichi *et al.* 2013; Sobral & de Oliveira 2014].

Під специфічністю функцій (функціональною особливістю) групи у першу чергу розуміють участь тварин у розмноженні, що неминуче відбивається на більшості морфометричних показників. Такий підхід є схожим на виділення всередині популяції різних функціонально-фізіологічних угруповань (ФФУ) [Olenev 1991; Olenev 2002]. На жаль відсутність точних даних щодо віку тварин унеможливило застосування ФФУ. Тому у роботі використовується спрощений прийом — розподіл на дві групи: ювенільні (нестатевозрілі) особини, і дорослі, які беруть (або брали) участь у розмноженні. Статистичне оброблення матеріалу та аналіз вірогідності даних проведені загальноприйнятими методами.

Результати

Аналіз змін основних екстер'єрних параметрів особин двох видів гризунів дає можливість чітко простежити загальну тенденцію: усі показники досягають максимальних значень упродовж 2-го циклу, після чого значно і достовірно знижуються (табл. 1).

Таке здрібнення особин має тенденцію до розширення, оскільки масштаби процесу поступово наростають: за більшістю ознак упродовж останнього циклу зменшення показників виявляється на 11–13 % значнішим, порівняно з попередніми циклами. Також можна помітити, що зменшення масових параметрів виявляється на 6–12 % більшим, ніж лінійних (це стосується не тільки довжини тіла, але й довжини хвоста, стопи і зовнішньої вухної раковини, які також зменшують свої значення). Слід зазначити, що здрібнення особин полівки підземної є масштабнішим — за вгодованістю вони загалом втрачають 23,3 % (у миші жовтогрудої аналогічний індекс зменшується на 16,7 %).

Оскільки основний тренд змін досліджуваних параметрів реалізується у вигляді поступового здрібнення особин, у подальшому аналізі є всі підстави порівнювати між собою показники 2-го і 4-го циклів динаміки щільності двох популяцій. Саме упродовж цих періодів екстер'єрні ознаки досягали своїх максимальних і мінімальних значень.

Таблиця 1. Розмірно-масові показники особин двох видів гризунів упродовж різних циклів динаміки щільності популяцій

Table 1. Size and mass parameters of individuals of two rodent species during different cycles of population density dynamics

Цикл	<i>Microtus subterraneus</i>				<i>Sylvaemus flavicollis</i>			
	n	L, мм (x ± SE)	W, г (x ± SE)	W/L, г/см (x ± SE)	n	L, мм (x ± SE)	W, г (x ± SE)	W/L, г/см (x ± SE)
1	180	80,13 ± 0,45	15,03 ± 0,71	1,939 ± 0,131	163	94,14 ± 0,94	28,71 ± 0,25	3,081 ± 0,081
2	224	83,33 ± 0,11	16,87 ± 0,45	2,191 ± 0,042	192	94,90 ± 1,45	31,33 ± 0,54	3,281 ± 0,101
3	163	77,24 ± 0,50	14,61 ± 0,19	1,870 ± 0,071	170	91,05 ± 1,21	28,44 ± 0,98	3,095 ± 0,043
4	167	68,11 ± 0,37	12,11 ± 0,37	1,681 ± 0,143	154	80,33 ± 0,64	26,08 ± 0,45	2,733 ± 0,056

Примітка: L — довжина тіла, W — маса тіла, W/L — індекс вгодованості.

Для детальнішого аналізу усіх особин було розділено на дві вікові категорії: ювенільні і дорослі (статевозрілі). Оскільки представники двох видів гризунів мають різні розміри, для аналізу був використаний індекс вгодованості, що у цілому дозволило нівелювати вплив видової специфіки екстер'єру і того явища, що лінійні і масові параметри змінюються у різних межах.

Серед статевозрілих тварин були виокремлені чотири екстер'єрні групи за величиною вгодованості: крупні особини, тварини, з розмірами вище і нижче середнього значення, а також дрібні індивіди. У різних діапазонах варіювання вгодованості (для полівки від 1,3 до 2,4, для миші — від 2,0 до 3,6) упродовж другого циклу, який був прийнятий за своєрідний «контроль», до цих груп відповідно відносились 15, 35, 35 і 15 % особин популяцій. Представленість таких екстер'єрних груп протягом 4-го циклу показана на рисунку 1. Можна побачити, що в обох популяціях значно зменшують свою представленість особини із вгодованістю вище середнього рівня, тобто випадають крупні особини. У 4-му циклі, в обох популяціях 73 % особин мають вгодованість нижчу, ніж середнє значення 2-го циклу. До цього треба додати, що співвідношення між кількістю ювенільних і дорослих індивідів у популяціях практично не змінюється упродовж усього часу спостережень. Проте зафіксовано, що в останні роки самки обох видів починають розмножуватися за порівняно низьких значень індексу вгодованості. Під час 4-го циклу для полівки та миші вони становлять 1,71 і 2,53 проти 1,93 і 3,17 відповідно для 2-го циклу ($P < 0,01$ в обох випадках). Іншими словами, тварини приступають до відтворення не досягнувши колишньої вгодованості.

Вікову специфіку здрібнення буде логічним доповнити аналізом цього явища у різних статевих групах: розглянути масштаби зменшення вгодованості за час між 2-м і 4-м циклами окремо серед самців і самок (рис. 2). Зменшення вгодованості відбувається у представників обох статей, проте серед самок це відбувається на 12–14 % інтенсивніше.

На підставі узагальнених даних щодо втрат вгодованості різних груп особин полівки підземної і миші жовтогрудої (табл. 2) можна зробити такі висновки. Явище здрібнення зафіксоване в усіх статевих і вікових групах гризунів обох видів. Загальні середні втрати вгодованості у полівки на 9 % перевищують аналогічні показники миші жовтогрудої ($P < 0,01$). Самки обох видів характеризуються суттєвішим зменшенням показників, порівняно з самцями. Так, самки полівки підземної втрачають $\frac{1}{4}$ вгодованості, а якщо розглядати окремо групу самок, які залучені до відтворення, то втрати виявляються ще більшими (31,8 %, $P < 0,001$). Серед вікових груп за масштабами здрібнення дорослі індивіди випереджають ювенільних.

Враховуючи наведене, слід підкреслити, що даний феномен не можна вважати артефактом досліджень, або випадковим явищем. Про це свідчить не тільки масштаби і тривалість процесу, але й його стійкість. Доводить це й майже дворазове зменшення у 4-му циклі коефіцієнту варіації індексу вгодованості (20,3 % проти 38,9 % у 2-му, $P < 0,001$). Останнє опосередковано свідчить, що у популяції представлені особини зі меншим діапазоном змін розмірно-масових параметрів, тобто відносно схожими за екстер'єром тваринами.

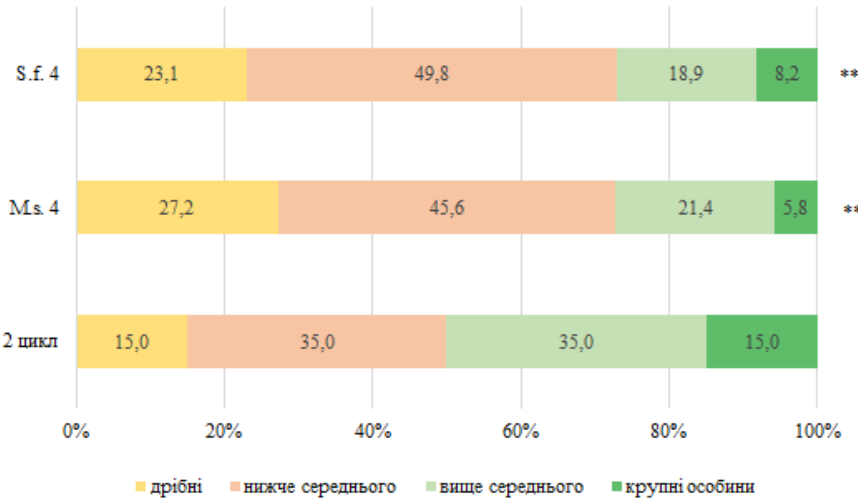


Рис. 1. Представленість різних екстер'єрних груп особин (за вгодованістю) у популяціях упродовж 4-го і 2-го циклів (2-й цикл — контроль); M. s. — *Microtus subterraneus*; S. f. — *Sylvaemus flavicollis*; ** — $P < 0,01$

Fig. 1. Representation of different external groups of individuals (by fatness index) in populations during the 4th and 2nd cycles (2nd cycle as a control); M. s. — *Microtus subterraneus*; S. f. — *Sylvaemus flavicollis*; ** — $P < 0.01$.

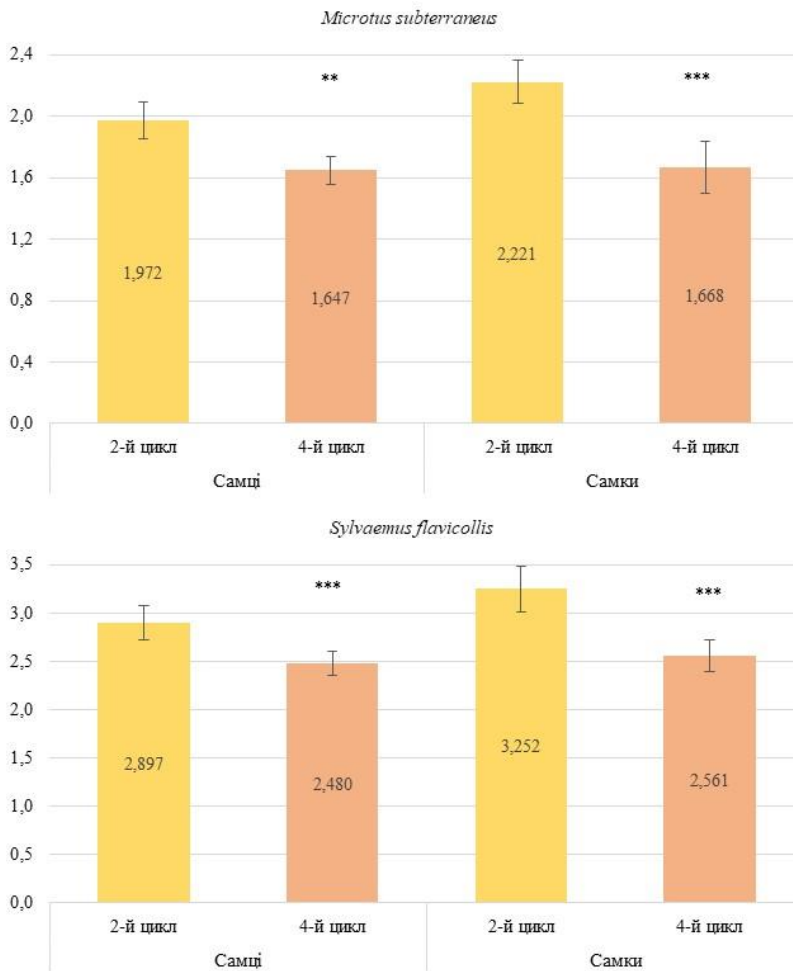


Рис. 2. Зменшення індексу вгодованості (W/L, г/см) серед самців і самок гризунів двох видів (достовірність зменшення у 4-му циклі, порівняно з другим: ** — $P < 0,01$; *** — $P < 0,001$)

Fig. 2. Decrease in the fatness index (W/L, g/cm) among males and females of the two rodent species (the significance of the decrease in the 4th cycle, compared with the 2nd: ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$)

Таблиця 2. Втрати вгодованості (%) у статевих і вікових групах двох видів порівняно з 2-м циклом
 Table 2. Losses in the fatness index (%) in different sex-age groups of the two species compared to the 2nd cycle

Група особин	<i>Microtus subterraneus</i>		<i>Sylvaeus flavicollis</i>	
	n	втрати вгодованості, %	n	втрати вгодованості, %
Самки	185	24,9	165	22,3
Самці	206	16,5	181	14,4
Ювенільні	105	21,1	98	20,8
Дорослі	286	23,3	248	22,4

Таблиця 3. Екстер'єрні показники особин полівки підземної (*Microtus subterraneus*) на фазах піка і депресії щільності популяції

Table 3. External parameters of individuals of the pine vole (*Microtus subterraneus*) in the phases of peak and depression of population density

Параметр	Фаза динаміки: пік		Фаза динаміки: депресія	
	2-й цикл (n = 84)	4-й цикл (n = 71)	2-й цикл (n = 47)	4-й цикл (n = 35)
Щільність, ос/га	17,81	27,02	5,12	9,93
Біомаса (B), г/га	299,57	302,94	87,20	89,41
Маса тіла (W), г	16,83 ± 0,21	11,21 ± 0,56	17,09 ± 0,46	11,32 ± 0,28
Довжина тіла (L), мм	82,31 ± 1,08	77,07 ± 0,76	83,04 ± 1,54	78,36 ± 1,65
Вгодованість (W/L), г/см	2,13 ± 0,11	1,74 ± 0,17	2,19 ± 0,20	1,86 ± 0,09

Наявність більшої і рівномірної вибірки щодо особин полівки підземної дало можливість провести для цього виду диференційований аналіз і порівняти ситуації, які склалися у роки з термінальними значеннями щільності популяції протягом двох циклів (роки піків і депресій щільності).

Крім зменшення довжини і маси тіла тварин, привертає увагу ще одна особливість. Незважаючи на різну щільність популяції, досягнуту у роки піків двох циклів, показники загальної біомаси популяції майже не відрізняються між собою (табл. 3). Іншими словами описати ситуацію можна так. Приблизно однаковий рівень біомаси у роки піків динаміки забезпечується за рахунок різних складових: під час 2-го циклу — порівняно меншою кількістю тварин з певними екстер'єрними характеристиками, у ході 4-го циклу — досягається існуванням значно більшої кількості особин, але вже з меншими розмірно-масовими параметрами. Тобто, межа для ємності даного середовища біомаса популяції досягається завдяки кількості споживачів ресурсів (не можна виключати, що у збиток їх умовної «якості»). Абсолютно аналогічна ситуація спостерігається також у роки депресій щільності популяції полівки підземної.

Обговорення

Піввікова тривалість спостережень у Канівському заповіднику дала змогу виявити цілу низку популяційних реакцій на ту сукупність явищ, які прямо або опосередковано пов'язані з антропогенною трансформацією середовища. Упродовж періоду досліджень були виявлені такі ефекти, як зміна типу динаміки усіх популяцій гризунів, порушення різних типів структури популяцій, стратегії розмноження, внутрішньо- і міжпопуляційних зав'язків, що висвітлено у наших попередніх публікаціях [Myakushko 2002, 2016, 2018].

У контексті даної роботи уявляється важливим те, що біосистеми популяційного рівня організації мають власну специфіку реагування на антропогенну зміну якості середовища. Ці факти відомі і багаторазово знаходили своє підтвердження в дослідженнях популяції гризунів [Madan 2019]. Проте швидке і своєрідне реагування популяції може супроводжуватися такими проявами, трактування яких є далеко не однозначним і не очевидним. Наприклад, певне зростання рівня щільності (чисельності) популяцій в умовах антропогенного пресу можна

розглядати як негативний симптом, оскільки його супроводжують екстенсивне розмноження і висока смертність [Myakushko 2001].

У першому наближенні було логічним пов'язувати здрібнення особин з ростом щільності популяцій. Така залежність дійсно існує і так чи інакше пов'язана з обмеженістю ресурсів, у тому числі й просторових, що чітко показано в острівних екосистемах [Russell *et al.* 2011].

У нашому випадку цей фактор не може бути визначальним з двох причин. По-перше, для вивчення здрібнення для порівняння було обрані такі цикли динаміки населення, які за рівнем щільності суттєво не відрізнялися між собою. По-друге, результати спостережень за параметрами кормової бази гризунів свідчать про відсутність змін кількості або доступності кормів за межами звичайного діапазону. Проте ситуація з кормовою базою є дещо складнішою. Упродовж 2-го циклу динаміки кореляційні зв'язки між щільністю усіх популяцій і характеристиками кормової бази були наявні, але у подальшому вони зникають. Спираючись на положення концепції екологічного балансу, відсутність залежності від кількості або якості доступної енергії для популяції є неприпустимою ситуацією [Mezhzherin *et al.* 2002]. На нашу думку справа полягає не у відсутності зв'язку, а скоріше у відсутності очікуваної дослідниками реакції популяції на коливання доступних ресурсів. Узгодженість динаміки популяцій гризунів зі станом їх кормової бази дійсно є нормою [Sinclair *et al.* 2003], але лише в природних (не трансформованих) умовах.

Проте в умовах антропогенного середовища, навіть у випадку не дуже суттєвого впливу, ситуація може розвиватися за іншим сценарієм. Можливо, саме це ми й спостерігаємо, незважаючи на той факт, що досліджувані популяції населяють заповідні території. Існують підстави вважати, що популяції слабо реагують на прирости або зменшення доступної енергії у вигляді кормів, оскільки їх стратегія полягає в іншому. У неоптимальних антропогенних умовах раціональною стратегією для популяції можна вважати зниження сумарних енергетичних потреб [Mezhzherin *et al.* 2002]. Не відкидаючи інші варіанти, слід визнати, що найпростіший шлях до цього пов'язаний зі зниженням питомих витрат на підтримання біомаси індивідів.

Базуючись на отриманих результатах, можна припустити, що реалізація даної стратегії відбувається принаймні за рахунок двох різних механізмів. Перший із механізмів можна розглядати як порівняно жорсткий: у результаті підвищеної смертності із популяції випадають найкрупніші особини. Як правило, у гризунів вони представлені тваринами минулого року народження, які зберігають здатність до відтворення [Ergon 2007]. Можна припустити, що відбувається «омолодження» складу популяції. На жаль, відсутність точних даних щодо віку гризунів не дає можливості це перевірити. Іншою «групою ризику» є самки, що розмножуються. Відомо, що у них під час вагітності, лактації та інших явищ, пов'язаних із репродукцією, суттєво зростають енергетичні потреби [Rödel *et al.* 2016]. На користь цього свідчить зменшення частки самок серед дорослого населення на 12,5 %, що дещо трансформує приблизно рівне співвідношення статей.

Відносно м'який сценарій не пов'язаний зі зростанням смертності особин з великими енергетичними потребами. Він, можливо, полягає у повільнішому рості і наборі маси тіла молодняком в антропогенному середовищі. Схожі приклади також були встановлені для різних популяцій гризунів [Isaev & Pokarzhevsky 1978; Predavec 1994; Lobkov 2001; Rowe & Terгу 2014]. За нашими даними, вгодованість ювенільних особин також зменшується, хоча і меншою мірою, порівняно з дорослими. Важливо, що у 4-му циклі до розмноження залучається молодняк, який досягнув нормальних для свого виду лінійних розмірів, проте характеризується меншою вгодованістю (тобто розмножуються худіші особини). На підставі наявних даних важко сказати, який із наведених сценаріїв здійснюється, не можна виключати їх паралельну реалізацію.

Обговорення механізмів здрібнення не відмінє головного питання про причини цього явища. З цього приводу уявляється важливим той факт, що на однакових фазах динаміки упродовж різних циклів популяція досягає схожих показників своєї біомаси. Є всі підстави вважати, що вони відповідають ємності конкретного середовища у поточний проміжок часу.

Узгодженість коливань чисельності із зовнішніми для популяції чинниками, такими як стан кормової бази, кількість хижаків, паразитів, відома давно [Morris 1984; Andreassen *et al.* 2013; Bilodeau *et al.* 2013]. Не применшуючи значення внутрішніх причин популяційної цикліки, кількість доступної для цих процесів енергії є пріоритетним фактором. Судячи з усього, популяції гризунів на різних фазах своїх циклів засвоюють усю доступну їм кількість енергії. Відрізняється лише ефективність її використання. На фазах піка і депресії щільності у 4-му циклі загальна біомаса не відрізняється від аналогічних показників 2-го циклу, але досягається більшою кількістю індивідів. Якщо до цього додати смертність крупних особин, використання енергії не можна визнати ефективним. Популяція втрачає значну частку біомаси (а також пов'язаних з нею ресурсів і енергії), але намагається компенсувати це інтенсифікацією відтворення. У результаті до розмноження залучаються особини без достатньої вгодованості.

Менші розміри і маса особин потребують меншої кількості енергії на підтримання власного існування, тобто забезпечують індивідуальне переживання неоптимальних умов. Така економія «на собі» є важливою і необхідною у певні моменти. У зв'язку з цим доречно згадати феномен А. Денеля (Dehnel's Phenomenon), описаний для землерийок роду *Sorex*: зменшення розмірів і маси тіла як елемент підготовки до переживання несприятливих зимових умов [Dehnel 1949]. Пізніше це явище знайшло своє пояснення з енергетичних позицій і було зафіксовано серед інших тварин [Mezhzherin 1964; Hope *et al.* 2010; Lázaro *et al.* 2021].

Проте такий шлях зовсім не сприяє ефективному використанню тієї частки енергії, яка йде на підтримання існування не індивіда, а популяції, тобто на відтворення. Можна сказати, що баланс у розподілі енергії між індивідуальним (виживання) і груповим (відтворення) зміщується на користь першого. Виживання досягається зменшенням власних розмірів, що у широкому розумінні не збільшує життєздатності та у разі зростання навантажень під час розмноження супроводжується смертністю. Раніше нами були зафіксовані ознаки низької ефективності та успішності репродуктивних процесів: загибель найбільш плодючої частини маткового поголів'я, зменшення виживання молодняка [Myakushko 2001, 2002]. Іншими словами, такий тип розвитку подій цілком виправданий, але упродовж нетривалих проміжків часу. У подальшому він неминуче входить у протиріччя із забезпеченням існування самої популяції. Зараз можна лише констатувати, що здрібнення своїх елементів є своєрідною популяційною стратегією щодо підтримання екологічного балансу у даних конкретних умовах антропогенного середовища. На сьогоднішній час важко казати про успішність цієї стратегії, а також про універсальність такої популяційної реакції у цілому. Проте той факт, що її реалізують досить різні за екологічною специфікою види гризунів, доводить її не випадковість.

Висновки

1. На підставі результатів 50-річних спостережень за популяціями лісових гризунів Канівського заповідника зафіксований феномен здрібнення особин, який виявляється у зменшенні розмірно-масових параметрів і вгодованості тварин.

2. Виражена тенденція до здрібнення особин властива усім фоновим видам гризунів, його прояви спостерігаються упродовж 35 років, а масштаби цього явища поступово наростають. Так, за вгодованістю особини полівки підземної у середньому втрачають 23,3 %, а миші жовтогруді — 16,7 % від колишніх значень.

3. Серед представників окремих груп особин величини здрібнення є різними. Зменшення екстер'єрних ознак самок завжди є більшим, порівняно з самцями, і у групі дорослих особин, що розмножуються, може досягати 32 %. Встановлено, що явище поширюється також на ювенільних осіб, вгодованість яких зменшується у середньому на 21 %.

4. Показано, що здрібнення особин відбувається на фоні численних популяційних реакцій на антропогенну трансформацію середовища: зміни типу динаміки на нестабільний, порушень різних типів популяційної структури, зниження успішності розмноження. Між тим відповідного зменшення кількості або доступності кормів, що могло би обумовити здрібнення, у

середовищі не відбувається. Зміни показників кормової бази гризунів відбуваються у звичайному діапазоні, тому не можуть виступати безпосередньою причиною здрібнення.

5. Висунуто припущення, що явище здрібнення може реалізуватися за допомогою різних механізмів. По-перше, у результаті смертності із популяції випадають найкрупніші особини і репродуктивні самки з їхніми найбільшими енергетичними потребами, по-друге, повільніше відбувається ріст і набір маси молодими. У кінцевому результаті зменшення екстер'єрних параметрів особин зменшує їх питомі енергетичні потреби і дає можливість краще переживати несприятливі умови. З цих позицій феномен здрібнення своїх елементів можна розглядати у якості специфічної популяційної стратегії щодо підтримання екологічного балансу.

References

- Andreassen, H. P., P. Glorvigen, A. Rémy, R. A. Ims. 2013. New views on how population-intrinsic and community-extrinsic processes interact during the vole population cycles. *Oikos*, **122** (4): 507–515. [CrossRef](#)
- Bilodeau, F., D. G. Reid, G. Gauthier, C. J. Krebs, D. Berteaux, A. J. Kenney. 2013. Demographic response of tundra small mammals to a snow fencing experiment. *Oikos*, **122** (4): 1167–1176. [CrossRef](#)
- Dehnel, A. 1949. Badania nad rodzajem *Sorex L.* *Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska, sectio C*, **4** (2): 17–97.
- Ergon, T. 2007. Optimal onset of seasonal reproduction in stochastic environments: When should overwintering small rodents start breeding? *Ecoscience*, **14** (3): 330–346. [CrossRef](#)
- Grishchenko, A. M., V. G. Ostapenko, S. A. Grishchenko. 1993. Cartographic data on the determination of the levels of total technogenic pollution of the environment by embryotoxicity and teratogenicity of bottom sediments and soils of a part of the territory of Ukraine before and after the accident at the Chernobyl Nuclear Power Plant. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, **1**, 127–134. [In Russian]
- Hayes, L. D., L. A. Ebensperger, D. A. Kelt, P. L. Meserve, N. Pillay, V. A. Viblan, C. Schradin. 2017. Long-term field studies on rodents. *Journal of Mammalogy*, **98** (3): 642–651. [CrossRef](#)
- Hope, A. G., E. Waltari, N. E. Dokuchaev, S. Abramov, T. Dupal, A. Tsvetkova, H. Henttonen, S. O. MacDonald, J. A. Cook. 2010. High-latitude diversification within Eurasian least shrews and Alaska tiny shrews (Soricidae). *Journal of Mammalogy*, **91** (5): 1041–1057. [CrossRef](#)
- Ims, R. A., J.-A. Henden, S. T. Killengreen. 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology & Evolution*, **23** (2): 79–86. [CrossRef](#)
- Isaev, S. I., A. D. Pokarzhevsky. 1978. Growth and sexual development of wood mice with increased 90Sr content in the biocenosis. *Russian Journal of Ecology*, **3**: 64–68. [In Russian]
- Krebs, C. 1996. Population cycles revisited. *Journal of Mammalogy*, **77** (1): 8–24. [CrossRef](#)
- Lázaro, J., L. Nováková, M. Hertel, J. Taylor, M. Muturi, K. Zub, D. Dechmann. 2021. Geographic patterns in seasonal changes of body mass, skull, and brain size of common shrews. *Ecology and evolution*, **11** (6): 2431–2448. [CrossRef](#)
- Lobkov, V. A. 2001. Dynamics of the size of individuals of the speckled ground squirrel in acrocyanosis of the northwestern Black Sea region. *Structure and Functional Role of Animals in Natural and Transformed Ecosystems*. Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, 165–167. [In Russian]
- Lobkov, V. A. 2016. *Intrapopulation regulation in mammals*. I. I. Mechnikov National University of Odessa, 1–237. [In Russian]
- Loria, A., M. E. Cristescu, A. Gonzalez. 2019. Mixed evidence for adaptation to environmental pollution. *Evolutionary Applications*, **12** (7): 1259–1273. [CrossRef](#)
- Madan, K. O. 2019. Population cycles in voles and lemmings: state of the science and future directions. *Mammal Review*, **49** (3): 226–239. [CrossRef](#)
- Mezhzherin, V. A. 1964. Denel's phenomenon and its possible explanation. *Acta Theriologica*, **8** (6): 95–114. [In Russian] [CrossRef](#)
- Mezhzherin, V. A., I. G. Emelyanov, O. A. Mihalevich. 1991. *Comprehensive approaches in studying of populations of small mammals*. Naukova dumka, Kyiv, 1–204 [In Russian]
- Mezhzherin, V. A., S. A. Myakushko. 1998. Strategy of small rodent populations from Kaniv Nature Reserve under habitat changes caused by technogenic pollutions and an accident at the Chernobyl Nuclear Power Plant. *Izvestia Akademii nauk. Seriya biologicheskaya*, **3**, 374–381. [In Russian]
- Mezhzherin, V. A., S. A. Myakushko, S. K. Semenyuk. 2002. Population as a test system. *Biology bulletin*, **29** (5): 519–524. [CrossRef](#)
- Morris, D. W. 1984. Rodent population cycles: life history adjustments to age-specific dispersal strategies and intrinsic time lags. *Oecologia*, **64** (1): 8–13. [CrossRef](#)
- Myakushko, S. A. 1998. Changes in the dynamics of populations and communities of rodents as a result of anthropogenic impact on the protected ecosystem. *Vestnik zoologii*, **32** (4): 76–85. [In Russian]
- Myakushko, S. A. 1999. Multiannual changes of productivity in pine vole populations. *Vestnik zoologii*, **33** (4–5): 45–53. [In Russian]
- Myakushko, S. A. 2001. Reproduction strategies in rodent populations. *Uchenyye Zapiski Tavricheskogo Natsional'nogo Universiteta. Seriya biol.*, **14** (2): 129–133. [In Russian]
- Myakushko, S. A. 2002. Long-term dynamics of populations of rodents as a criterion of the environment. *Visnyk Lviv's'koho universitetu. Seriya biologichna*, **30**: 30–34. [In Ukrainian]
- Myakushko, S. A. 2005. Changes in body weight and body size of rodents under various forms of anthropogenic load. *Zapovidna sprava v Ukraini*, **11**: 34–40. [In Ukrainian]
- Myakushko, S. A. 2016. The ratio of different forms of variability in populations of two species of voles. *Naukovi zapysky Ternopil's'koho Natsional'noho Pedagogichnoho Universitetu. Seriya biologija*, **3–4** (67), 84–90 [In Ukrainian]
- Myakushko, S. A. 2017. Patterns of multiannual changes in the spatial structure of a bank vole (*Myodes glareolus*) population in hornbeam-oak forest. *Biosystems Diversity*, **25** (3): 169–173. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Myakushko, S. A. 2018. Heterogeneity of rodent populations during terminal phases of density dynamics. *Ukrainian Journal of Ecology*, **8** (1): 97–102. [In Ukrainian] [CrossRef](#)
- Olenev, G. V. 1991. Role of structurally functional groups of rodents in dynamics of the leading population parameters. *Development of the Ideas of the Academician S. S. Shvarts in the Modern Ecology*, 92–108. [In Russian]
- Olenev, G. V. 2002. Alternative types of ontogeny in cyclomorphic rodents and their role in population dynamics: an ecological analysis. *Russian Journal of Ecology*, **5**: 321–330. [CrossRef](#)

- Orlov, O. O. 1998. Goals, objectives and methods of radioecological research in natural reserves of Ukraine, which are contaminated by the Chernobyl accident. *Zapovidna sprava v Ukrayini*, **4** (2): 65–68. [In Ukrainian]
- Pacifici, M., L. Santini, M. Di Marco, D. Baisero, L. Francucci, G. G. Marasini, P. Visconti, C. Rondinini. 2013. Generation length for mammals. *Nature Conservation*, **5**: 89–94. [CrossRef](#)
- Predavec, M. 1994. Population dynamics and environmental changes during natural irruptions of Australian desert rodents. *Wildlife Research*, **21**: 569–581. [CrossRef](#)
- Radchuk, V., R. A. Ims, H. P. Andreassen. 2016. From individuals to population cycles: the role of extrinsic and intrinsic factors in rodent populations. *Ecology*, **97** (3): 720–732. [CrossRef](#)
- Rödel, H. G., T. G. Valencak, A. Handrek, R. Monclús. 2016. Paying the energetic costs of reproduction: reliance on postpartum foraging and stored reserves. *Behavioral Ecology*, **27** (3): 748–756. [CrossRef](#)
- Romero-Mujalli, D., M. Rochow, S. Kahl, S. Paraskevopoulou, R. Folkertsma, F. Jeltsch, R. Tiedemann. 2021. Adaptive and nonadaptive plasticity in changing environments: implications for sexual species with different life history strategies. *Ecology and Evolution*, **11**: 6341–6357. [CrossRef](#)
- Rozenberg, G. S., F. N. Ryansky. 2005. *Theoretical and applied ecology*. Publishing House of Nizhnevartovsk State University, Nizhnevartovsk, 1–292. [In Russian]
- Rowe, R. J., R. C. Terry. 2014. Small mammal responses to environmental change: integrating past and present dynamics. *Journal of Mammalogy*, **95** (6): 1157–1174. [CrossRef](#)
- Russell, J. C., D. Ringler, A. Trombini, M. Le Corre. 2011. The island syndrome and population dynamics of introduced rats. *Oecologia*, **167** (3): 667–676. [CrossRef](#)
- Santini, L., M. González-Suárez, D. Russo, A. Gonzalez-Voyer, A. von Hardenberg, L. Ancillotto. 2018. One strategy does not fit all: determinants of urban adaptation in mammals. *Ecology Letters*, **22** (2): 365–376. [CrossRef](#)
- Sih, A., M. C. Ferrari, D. J. Harris. 2011. Evolution and behavioral responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary applications*, **4** (2), 367–387. [CrossRef](#)
- Sinclair, A. R. E., C. J. Krebs, J. M. Fryxell, R. Turkington, S. Boutin, R. Boonstra, P. Secombe-Hett, P. Lundberg, L. Oksanen. 2000. Testing hypotheses of trophic level interactions: a boreal forest ecosystem. *Oikos*, **89** (2): 313–328. [CrossRef](#)
- Sobral, G., A. J. de Oliveira. 2014. Annual age structure and reproduction in the Caatinga red-nosed mouse, *Wiedomys pyrrhorhinos* (Rodentia, Sigmodontinae). *Therya*, **5** (2): 509–534. [CrossRef](#)
- Tigano A., J. P. Colella, M. D. MacManes. 2020. Comparative and population genomics approaches reveal the basis of adaptation to deserts in a small rodent. *Molecular Ecology*, **29** (7): 1300–1314. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelyanov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, 10: 5–30. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I., S. Kharchuk. 2020. List of mammals of Ukraine 2020: additions and clarifications. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 10–28. [In Ukrainian] [CrossRef](#)