

transformed - 20.32; greatly transformed 2.49; and transformed - 0.87 (%) of the total land area. The anthropogenic impact on the intensity of primary production processes (degree of anthropogenic eutrophication) ecosystem of the bay on the basis of artificial force index (AFI) has been evaluated. The calculation of AFI for Yavorlyk Bay allows us to conclude that its water area is characterized by a low degree of anthropogenic influence and a high conservation status (AFI = 0). Thus, the natural potential and current ecological status of Yavorlyk Bay ecosystem, as well as ecological and economic balance of its catchment area, justify the presence on its territory of such objects as the National Natural Park "Biloberezhzhia Sviatoslava" and the «Black Sea Biosphere Reserve», both of high national and world status.

Key words: bottom vegetation, the ecological status, ecological and anthropogenic balance, Yavorlyk Bay

Рекомендує до друку
В. В. Грубінко

Надійшла 07.11.2016

УДК 574.3;599.323

С. А. МЯКУШКО

ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський національний університет імені Тараса Шевченка
пр-т. Академіка Глушкова, 2, Київ, 03127

СПІВВІДНОШЕННЯ РІЗНИХ ФОРМ МІНЛИВОСТІ В ПОПУЛЯЦІЯХ ДВОХ ВИДІВ НОРИЦЬ

У роботі проаналізовані індивідуальна скорельованість і групова мінливість ознак в популяціях гризунів. Показано, що співвідношення форм мінливості на окремих етапах існування популяції визначається залученням різних внутрішньопопуляційних груп у відтворення. Характер співвідношення закономірно змінюється на різних фазах багаторічної динаміки щільності, проте є ідентичним для двох видів нориць.

Ключові слова: мінливість, скорельованість, популяції, багаторічна динаміка, розмноження, гризуни

Для популяцій є цілком справедливим загальносистемний принцип балансу консервативності і мінливості. Останній постулює, що будь-яка біосистема, яка здатна до самопідтримання і розвитку, складається із двох рядів складових (підсистем), один із яких закріплює і зберігає її будову і функціональні особливості, а інший – сприяє видозмінам з утворенням нової специфіки, що відповідає оновленому середовищу мешкання [6]. Співвідношення цих двох складових закономірно змінюється залежно від умов, тому його доцільно використовувати у разі оцінювання стану системи на різних етапах її існування.

Під час аналізу стану популяції за морфологічними параметрами окремих індивідів, як правило, використовують усередненні показники для певного інтервалу часу, звертаючи увагу на популяцію в цілому. Проте популяція є гетерогенною: для різних груп особин (наприклад, вікових чи статевих) взаємовідносини з середовищем можуть бути неоднаковими і специфічно змінюватися в різних умовах, як це відбувається, наприклад, у роки з різною щільністю населення. Крім того, не можна не враховувати, що сама мінливість може по-різному виявлятися на індивідуальному і груповому рівнях. В межах даної роботи для дослідження стану окремих індивідів і внутрішньопопуляційних груп особин застосовано диференційний підхід, що дає змогу оцінити їх роль у функціонуванні популяції та внесок у процеси змін щільності.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження базується на матеріалах багаторічного моніторингу популяцій двох видів лісових гризунів Канівського природного заповідника – нориці рудої (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) і підземної (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836). Польові спостереження приводили упродовж першої половини літа у період 2000-2013 рр. Впродовж досліджень проміжок у динаміці щільності кожного виду становив 3 роки, що відповідають протилежним фазам – пікам і депресіям щільності. Дані за роками аналогічної фази були об'єднані з метою підвищення репрезентативності вибірок (для аналізу динаміки підземної нориці це єдина можливість отримати достатню вибірку, враховуючи її низьку чисельність в окремі роки). Відлови тварин проводили за допомогою традиційного методу облікових ділянок. Проаналізовано більше 800 особин.

Аналізували зміни щільності популяцій, статевої і вікової структури, представленості функціонально-фізіологічних угруповань (ФФУ), а також традиційного набору морфометричних показників окремих особин [1, 5]. Для аналізу і порівняння варіативності показників використовували ряди мінливості, які являють собою послідовності ознак, побудовані за ступенем зростання величини їх варіювання. «Надійність» положення ознаки в ряду перевіряли за допомогою наступного критерію: різницю величин коефіцієнтів варіації (C_v) вважали суттєвою, якщо $C_{v1} - C_{v2} > S_{C_{v1}} + S_{C_{v2}}$ [7]. Для кожного організму визначали комплексний коефіцієнт варіації (КС v). Індивідуальна скорельованість є характеристикою обернено пропорційною КС v . Мінливість організмів у сукупності за комплексом ознак визначали за допомогою показника популяційної (групової) мінливості – РС v , що характеризує варіабельність організмів у виборці за ступенем скорельованості комплексу ознак [2].

Результати досліджень та їх обговорення

У табл. 1 морфометричні показники особин різних ФФУ розподілені у ряди мінливості за зростанням варіювання. Аналіз цих даних дає можливість відзначити такі особливості. Для рудої нориці характерна повна збіжність послідовностей ознак на фазах піка і депресії. Незважаючи на незмінність рядів у разі різних рівнів щільності, послідовність у ФФУ-3 (цьогорічки, що розмножуються) завжди специфічна і відрізняється від інших. У іншого виду особливий ряд мінливості властивий угрупованню, що об'єднує цьогорічників, які не залучені до відтворення (ФФУ-2), для представників інших груп ряди є незмінними на окремих фазах. У обох видів такі ознаки, як довжина стопи і маса селезінки характеризуються мінімальним і максимальним рівнем варіювання відповідно і завжди розташовані на протилежних кінцях ряду.

Сталість рядів мінливості свідчить про наявність специфічних задач, які постають перед окремими внутрішньопопуляційними угрупованнями. Проте це не виключає того, що такі задачі можуть бути реалізовані різними способами, при цьому вибір оптимального варіанту досягнення задачі не є довільним, а визначається умовами існування.

Відомо, що біосистему (організм, популяцію) можна розглядати як комплекс зв'язків між окремими структурно-функціональними елементами (ознаками) [2]. Зміни одного з елементів, які відбуваються під впливом зовнішніх факторів, неминуче позначаються на всьому комплексі. При цьому ступень варіювання окремих ознак, як правило, цілком визначена і характеризується певними межами, так званім «коридором мінливості» [7]. Вихід за межі коридору одиничної ознаки може спричинити розірвання існуючих зв'язків. Між тим пристосування до змінних умов потребує узгоджених змін у певному напрямку. Адекватним критерієм для визначення спрямованості і механізму пристосувальних змін у процесі багаторічної динаміки популяції є скорельованість ознак у окремих представників, а також у межах різних груп.

Таблиця 1

Ряди мінливості морфометричних показників в популяціях рудої і підземної нориць на різних фазах динаміки щільності населення

Група особин	Ряд мінливості										
	<i>Myodes glareolus</i>										
	Пік (83,67 ос/га)										
ФФУ-1	4	3	2	7	1	10	9	6	5	8	11
ФФУ-2	4	3	2	7	10	1	9	6	5	8	11
ФФУ-3	4	2	3	10	9	7	1	8	5	6	11
Депресія (15,97 ос/га)											
ФФУ-1	4	3	2	7	1	10	9	6	5	8	11
ФФУ-2	4	3	2	7	10	1	9	6	5	8	11
ФФУ-3	4	2	3	10	9	7	1	8	5	6	11
<i>Microtus subterraneus</i>											
Пік (33,47 ос/га)											
ФФУ-1	4	3	2	10	9	7	5	1	6	8	11
ФФУ-2	4	2	3	7	1	10	9	6	5	8	11
ФФУ-3	4	3	2	10	9	7	5	1	6	8	11
Депресія (2,67 ос/га)											
ФФУ-1	4	3	2	10	9	7	5	1	6	8	11
ФФУ-2	4	3	2	1	7	10	9	5	6	8	11
ФФУ-3	4	3	2	10	9	7	5	1	6	8	11

Примітка. 1 – маса тіла; 2 – довжина тіла; 3 – довжина хвоста; 4 – довжина стопи; 5 – загальна маса внутрішніх органів; маса окремих органів: 6 – печінки; 7 – нирки; 8 – надниркової залози; 9 – серця; 10 – легенів; 11 – селезінки.

В табл. 2 наведені результати розрахунку показників варіації для окремих вікових і статевих груп особин двох видів нориць.

Таблиця 2

Значення індивідуальних (*K_{Cv}*) і популяційних (*P_{Cv}*) показників варіації (у %) в окремих групах особин нориць у роки з різною щільністю населення

Група особин	<i>Myodes glareolus</i>				<i>Microtus subterraneus</i>			
	Пік		Депресія		Пік		Депресія	
	<i>K_{Cv}</i>	<i>P_{Cv}</i>	<i>K_{Cv}</i>	<i>P_{Cv}</i>	<i>K_{Cv}</i>	<i>P_{Cv}</i>	<i>K_{Cv}</i>	<i>P_{Cv}</i>
Juv	35,4	42,9	27,3	52,5	52,2	38,1	50,8	37,7
Ad	51,2	49,8	36,4	52,9	63,7	51,4	64,0	50,8
Самці	65,3	41,1	42,8	68,1	71,3	40,8	68,9	41,1
Самки	48,7	50,7	27,0	28,7	53,9	38,9	55,1	37,6

Звертає увагу, що індивідуальна і популяційна варіабельність ознак значно відрізняється як упродовж окремих фаз динаміки щільності, так і в окремих видів. В усіх групах популяції рудої нориці показник *K_{Cv}* є найменшим в умовах низької щільності населення. Також можна відзначити, що ювенільним особинам завжди властива більш значна скорельованість ознак, ніж дорослим.

Серед статевих груп скорельованість ознак у самок завжди є сильнішою, що особливо виражено у роки депресій (мінімальне значення *K_{Cv}* з усіх наведених). Відмінності між популяційними показниками варіації на різних фазах динаміки виражені слабше. Проте слід підкреслити той факт, що у роки депресій значення *P_{Cv}* у групі самок у 2,4 рази менше, ніж у самців. В популяції підземної нориці відмінності між значеннями *K_{Cv}* і *P_{Cv}* на окремих фазах не є достовірними, хоча індивідуальна скорельованість у середньому характеризується меншими значеннями порівняно із попереднім видом.

Видова специфіка співвідношення різних типів мінливості контрастно виявляється у разі порівняння сумарних показників варіації всіх особин (без поділу на статовікові групи) у роки з однаковою фазою динаміки щільності населення (рисунок). Легко помітити, що у рудої

нориці комплексні і популяційні коефіцієнти варіації змінюються у протифазі – зростання одного супроводжується зниженням іншого. Це відрізняється від ситуації у популяції підземної нориці. В останньому випадку сумарні показники варіації в умовах різної щільності населення майже не відрізняються, а індивідуальна варіабельність завжди перебільшує популяційну.

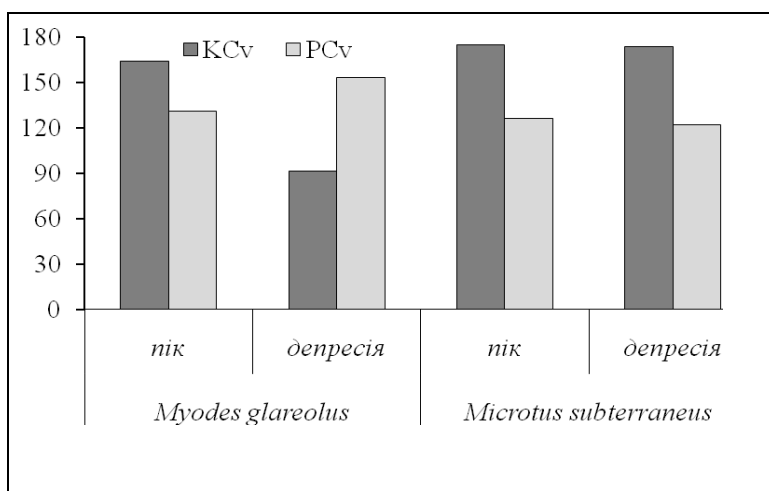


Рисунок. Співвідношення сумарних значень індивідуальних (KCV) і популяційних (PCV) показників варіації (у %) в популяціях двох видів нориць (без відокремлення внутрішньопопуляційних груп)

Узагальнити і осмислити наведені вище факти допомагають результати сукупного аналізу ступенів індивідуальної скорельованості і групової мінливості ознак у різних ФФУ двох видів нориць. Для зручності порівняння дані представлені у якісному вигляді, що дає можливість наочно відобразити існуючі закономірності (табл. 3).

Таблиця 3

Співвідношення індивідуальної скорельованості (ІС) і групової мінливості (ГМ) ознак в функціонально-фізіологічних угруповань популяцій нориць

Фаза динаміки		<i>Myodes glareolus</i>		<i>Microtus subterraneus</i>	
		Пік	Депресія	Пік	Депресія
ФФУ-1	ІС	+	+++	+	+++
	ГМ	+++	++	+++	++
ФФУ-2	ІС	++	+	+	+
	ГМ	+++	+++	+++	+++
ФФУ-3	ІС	+	+++	++	+++
	ГМ	+++	+	+++	+

Примітка. +++ – максимальна, ++ – середня, + – мінімальна ступені скорельованості

В обох популяціях особини, які залучені до відтворення (тобто, ФФУ-1 і ФФУ-3), у роки депресій відзначаються максимальною індивідуальною скорельованістю ознак, що супроводжується незначною груповою мінливістю. В умовах перенаселення (піки динаміки щільності) зафіксована протилежна ситуація – зростання показників групової мінливості, що завжди відбувається на фоні зниження індивідуальної скорельованості. Співвідношення показників ІС і ГМ кардинально відрізняється в ФФУ-2, яке об'єднує тварин, що не беруть участі у розмноженні. Цьому угрупованню на всіх фазах динаміки властива висока групова мінливість і незначна індивідуальна скорельованість. Слід ще раз наголосити, що характер співвідношення ІС і ГМ є повністю ідентичним для двох видів нориць на окремих фазах динаміки. Представлені у табл. 3 матеріали також свідчать, що на підставі зазначеного співвідношення чітко розмежовуються дві сукупності особин – група, яка бере участь у розмноженні, і група, що за різних причин не залучена до репродукції.

Вищенаведені факти вказують на суттєві відмінності у характеристиках окремих груп особин у процесі багаторічної динаміки щільності. З одного боку, це пов'язано із специфічною функцією представників різних угруповань, а з іншого – з реалізацією різних стратегій виживання популяції на певних етапах її існування. Цілком очевидно, що ключовим фактором, який визначає мінливість ознак на різних рівнях в межах внутрішньопопуляційних груп, є залучення до відтворення [3, 8]. Саме з такої позиції можна запропонувати наступне пояснення зафіксованих фактів.

У роки мінімальної щільності популяції (депресії) кількість ресурсів у перерахунку на одну особину, як правило, високе. Тобто, можливості середовища повністю задовольняють енергетичні потреби організмів і популяції у цілому, а найчастіше здатні підтримувати існування значно більшої кількості споживачів [2]. Проте в цей час перед популяцією постає задача подальшого збільшення чисельності, що обумовлює інтенсифікацію відтворення. Частка доступної енергії, яка спрямована на репродукцію, суттєво зростає. Пріоритетною задачею стає максимально ефективно розмноження, обумовлюючи відповідне напруження метаболізму. Висока індивідуальна скорельованість є відображенням певної мобілізації можливостей організму тварин для розв'язання цієї задачі. Логічно, що такі процеси найсильніше виражені в ФФУ-1 і ФФУ-3. Аналіз на рівні статевовікових груп показав високу скорельованість ознак (найменші КСv) у групах самок і нестатевозрілої молоді. В першому випадку це зумовлено тим, що саме самки виношують, народжують та вигодовують дитинчат, отже їх енергетичні потреби та витрати в даний період зростають. В другому випадку, аналогічна ситуація у ювенільних особин обумовлена зростанням швидкості дозрівання і росту для скорішого включення у процеси розмноження. Зазначимо, що схожі результати були отримані у наших попередніх дослідженнях [3, 4].

У роки піків щільності питома кількість ресурсів суттєво знижена. Разом з іншими наслідками перенаселення (обмежена кількість доступних сховищ, внутрішньовидова конкуренція) це спричинює гальмування відтворення, а більша частина ресурсів спрямована на забезпечення власного існування. До того ж, популяція на таких етапах є найбільш гетерогенною, оскільки складається з представників більшої кількості генерацій з різними розмірами тіла, ступенем зрілості та іншими характеристиками. Ці умови сприяють зростанню групової корелятивної мінливості, що супроводжується зменшенням індивідуальної скорельованості. Ймовірно, що такі «разкорельовані» особини здатні швидше і успішніше здійснювати функціональні перебудови організму. Іншими словами, якщо виживання популяції в умовах депресії призводить до певної «уніфікації» особин різних вікових та статевих груп, то під час росту щільності аналогічна мета досягається за рахунок існування «різномісних» особин.

У цій системі окреме місце займає група цьогорічків, які не залучені до репродукції (ФФУ-2). У двох видів нориць вона завжди поєднує високу групову мінливість і незначну скорельованість ознак у індивідів. Можна вважати, що представники цього ФФУ створюють для популяції своєрідну «подушку безпеки», оскільки здатні порівняно швидко відреагувати на зміни конкретних умов (наприклад, забезпечити відновлення чисельності у разі несприятливих впливів або втрат під час зимівлі). Уявляється важливим факт, що співвідношення форм мінливості на рівні функціонально-фізіологічних угруповань є ідентичним для двох видів гризунів. Ймовірно, що універсальність знайденого феномену може бути доведеною на підставі досліджень проявів мінливості в популяціях інших видів.

Висновки

Показано, що адекватним критерієм для визначення спрямованості і механізму пристосувальних змін в процесі багаторічної динаміки популяції є скорельованість ознак у окремих представників, а також у межах різних внутрішньопопуляційних груп. Останнє обумовлено специфічною функціональною роллю окремих угруповань, а також реалізацією різних стратегій виживання популяції на певних етапах її існування. Ключовим фактором, який визначає мінливість ознак на різних рівнях, є залучення до відтворення. Виживання популяції в умовах депресії призводить до певної «уніфікації» представників різних груп, під час росту щільності аналогічна мета досягається за рахунок існування «різномісних» особин. Окрему за

специфікою мінливості групу складають особини, які не беруть участь у розмноженні, створюючи своєрідний буфер для запобігання негативному впливу факторів. Співвідношення індивідуальної скорельованості і групової мінливості на рівні функціонально-фізіологічних угруповань є ідентичним для двох видів гризунів.

1. *Ивантер Э. В.* Адаптивные особенности мелких млекопитающих: эколого-морфологические и физиологические аспекты / Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер, И. Л. Туманов. — Л.: Наука, 1985. — 318 с.
2. *Межжерин В. А.* Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих / В. А. Межжерин, И. Г. Емельянов, О. А. Михалевич. — К.: Наук. думка, 1991. — 202 с.
3. *Мякушко С. А.* Індивідуальна та групова мінливість морфо-фізіологічних показників в популяції рудої полівки / С. А. Мякушко, Н. В. Човгал // Вісник Київського університету. Біологія. — 2002. — Вип. 37-38. — С. 128—130.
4. *Мякушко С. А.* Особенности внутрипопуляционной изменчивости грызунов / С. А. Мякушко, Н. В. Човгал // Уч. зап. Таврического нац. ун-та. Сер. биол. — 2003. — Т. 16, № 3. — С. 129—134.
5. *Оленев Г. В.* Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров / Г. В. Оленев // Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии. — М.: Наука, 1991. — С. 92—108.
6. *Реймерс Н. Ф.* Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы / Н. Ф. Реймерс. — М.: Россия Молодая, 1994. — 367 с.
7. *Яблоков А. В.* Изменчивость млекопитающих / А. В. Яблоков. — М.: Наука, 1966. — 363 с.
8. *Zapletal M.* Long-term population fluctuations of the field vole (*Microtus agrarius*) / M. Zapletal, D. Obdrzalkova, J. Picula, M. Beklova // Plant Prot. Sci. — 2000. — Vol. 36. — P. 11—14.

С. А. Мякушко

УНЦ «Институт биологии и медицины», Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко

СООТНОШЕНИЕ РАЗНЫХ ФОРМ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ДВУХ ВИДОВ ПОЛЕВОК

В работе проанализированы индивидуальная скоррелированность и групповая изменчивость признаков в популяциях грызунов. Показано, что соотношение форм изменчивости на отдельных этапах существования популяции определяется вовлечением различных внутрипопуляционных групп в воспроизводство. Характер соотношения закономерно изменяется на разных фазах многолетней динамики плотности, однако является идентичным для двух видов полевок.

Ключевые слова: изменчивость, скоррелированность, популяции, многолетняя динамика, размножение, грызуны

S. A. Myakushko

Institute of Biology and Medicine, Taras Shevchenko Kyiv National University, Ukraine

THE RATIO OF DIFFERENT FORMS OF VARIABILITY IN POPULATIONS OF TWO SPECIES OF VOLES

In article are being observed of state of populations of two species of voles (*Myodes glareolus* Schreber, 1780 and *Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836) are analysed during phases of peak and a depression of multiannual dynamics of density. Field researches were conducted throughout the first half of summer during 2000-2013 years in the territory of Kaniv Nature Reserve. For this period in dynamics of populations of each species have been recorded for 3 years which correspond to these terminal phases. Catching of rodents and processing of primary material is carried out by traditional methods. A sample of the studied animals has made more than 800 individuals.

As a result of simultaneous analysis of parameters of individual and group variability in rodent's population the differences of state separate groups of individuals are established. On the basis of allocation of functional and physiological groups, comparison of their contribution to changes of density of populations is carried out. Specifics of this approach consist that at allocation of such groups as criterion the similarity of a functional condition of individuals connected with features of growth, development and unity of a reproductive state is accepted. The ratio of forms of variability at

separate stages of existence of population is defined by involvement in reproduction. Character of a ratio naturally changes on different phases of multiannual dynamics of density, however is identical for two species of forest voles.

It is shown that criterion for definition of an orientation and the mechanism of adaptations in the course of long-term dynamics of population is correlation of features at certain individuals, and also various intrapopulation groups. It is caused by a specific functional role of separate groups, and also realization of various strategy of survival of population at certain stages of her existence. The priority factor defining variability of signs at the different levels is participation in reproduction. Leads survivals of population in the conditions of a depression to certain "unification" of representatives of various functional and physiological communities. During population density growth such objectives are achieved due to existence of "different quality" individuals. The separate group on specifics of variability is made by individuals who don't participate in reproduction. This group always combines high group variability and insignificant correlation of features at individuals. It creates a peculiar buffer for prevention of negative impact of factors for population.

Key words: variability, correlations, populations, multiannual dynamics, breeding, rodents

Рекомендує до друку
В. В. Грубінко

Надійшла 21.11.2016