

О ПЕРЕНАСЕЛЕНИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЕСНЫХ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В ЭСТОНСКОЙ ССР В СВЯЗИ С ДИНАМИКОЙ ИХ ЧИСЛЕННОСТИ

К. Л. ПААВЕР,

кандидат биологических наук

Вопрос о наличии и роли перенаселения в популяциях различных животных уже давно привлекает внимание зоологов. Особенно остро стоял этот вопрос в последние годы в связи с борьбой мнений советских ученых вокруг проблемы вида и дальнейшей разработки материалистической теории развития органического мира. Дискуссия по проблеме вида и видообразования показала, что необходима дальнейшая разносторонняя разработка и вопроса о перенаселении. Изучение этой проблемы необходимо проводить на основе нового фактического материала из области различных биологических дисциплин.

В своих исследованиях, опубликованных в последние десятилетия, ряд советских экологов касался перенаселения в популяциях мышевидных грызунов. Некоторые из них придают этому феномену большое значение в динамике популяций мышевидных грызунов и подчеркивают его влияние на действие факторов колебания численности. Так, например, Н. П. Наумов [2], стр. 169] пишет: «При перенаселении зверьками мест обитания во много раз усиливается эффект действия любого фактора гибели: погоды, недостатка корма, деятельности хищников, заболеваний». В своей книге «Экология животных» (1955), а также в статье «Межвидовые и внутривидовые отношения у животных (преимущественно позвоночных)» (1956) этот же автор отмечает, что внутривидовые приспособления, регулирующие размножение и расселение особей, не в состоянии устранить опасность перенаселения, которое хотя и возникает, но оказывается чаще всего местным и кратковременным.

Особо подчеркивалось некоторыми авторами значение плотности населения и перенаселения в динамике численности мелких лесных грызунов. Так, Н. П. Наумов и С. С. Фолитарек [6] указывают на важную роль перенаселения как регулятора интенсивности размножения мелких грызунов, в первую очередь в смешанных лесах, дубравах и лесостепных насаждениях. Н. П. Наумов [2] подчеркивает, что именно в динамике численности популяций лесных грызунов особое значение приобретает перенаселение и следующее за ним торможение размножения. Е. К. Снигиревская [9] считает влияние перенаселения, возникающего в годы массового размножения, решающим фактором, который обуславливает последующее катастрофическое снижение численности в популяциях желтогорлой мыши.

В то же время некоторые другие авторы, считая климатические и кормовые условия решающими в регуляции численности мелких грызунов, не упоминают не только о перенаселении, но и о плотности населения как о факторах, оказывающих влияние на состояние популяций вида. Однако, даже в работах, учитывающих влияние плотности населения и подчеркивающих важную роль этого фактора в динамике численности мышевидных грызунов, анализу возникновения и развития перенаселения в конкретных популяциях отдельных видов уделялось в общем мало внимания.

В настоящей статье используются фактические материалы, собранные автором в 1947—1955 гг. при исследовании экологии (в частности, динамики численности, распределения по биотопам и питания) мелких лесных грызунов Эстонии. Всего путем лова давилками методом ловушко-линий было добыто свыше 3500 особей европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши. С точки зрения рассматриваемых видов данные об их численности, полученные методом ловушко-линий, несмотря на недостатки последнего, можно считать близкими к действительности [1, 12]. Следует также отметить, что Б. В. Образцов [7], сравнивавший результаты осеннего относительного учета численности лесных мышевидных грызунов, полученные методом ловушко-линий, с результатами абсолютного учета, проведенного при применении живоловок, отмечает их хорошее совпадение.

Учитывая сложность анализируемого явления и разнообразие, а иногда резкое расхождение отдельных точек зрения, существующих по этому вопросу, автор придает существенное значение определению понятия перенаселения. Под этим понятием мы подразумеваем (опираясь на определения В. Н. Сукачева [10], С. С. Шелковникова [12], М. Е. Соломона [17] и др.) такое состояние условий жизни особей данного вида, при котором они испытывают, ввиду чрезмерного роста числа особей (того же вида или других видов, конкурирующих с ним) либо уменьшения емкости биотопа (запаса пищи и пространства), общий недостаток корма или пространства, необходимых им для нормальной жизнедеятельности. Результатом этого недостатка является снижение рождаемости, увеличение смертности и изменение размещения особей в конкретных популяциях данного вида.

Европейская рыжая полевка является в Эстонской ССР, как и в других районах смешанных лесов Восточной Европы, самым многочисленным лесным грызуном и одной из доминант местной фауны позвоночных. В различные годы наблюдений численность * ее колебалась в Эстонии в относительно небольших пределах и без определенной периодичности. Плотность населения была наибольшей в широколиственном лесу Пухту, достигая здесь летом и осенью 1955 г. 53 особей на 100 ловушко-суток, причем максимальный уровень численности (в 1955 г.) превосходил минимальный (в 1952 г.) лишь в 3 раза (табл. 1).

Таблица 1

Относительная численность европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в широколиственном лесу Пухту (по данным осеннего учета 1948—1954 гг.)

Время учета	Число ловушко-суток	Число пойманных европейских рыжих полевок	Относительная численность (% попадания) европейской рыжей полевки	Число пойманных желтогорлых мышей	Относительная численность (% попадания) желтогорлой мыши
1948, VIII	260	77	29,6	29	11,2
1949, VIII—IX	658	308	46,8	51	7,8
1950, IX	266	59	22,2	29	10,9
1952, X—XI	755	121	16,0	46	6,1
1953, IX	392	114	29,1	9	2,3
1954, X	360	68	18,9	6	1,7
1955, VIII—IX	395	206	52,1	16	4,1

В разных частях территории Эстонской ССР численность европейской рыжей полевки изменялась в общем несинхронно, вследствие чего иногда наблюдалось сильное различие в уровне численности даже в однотипных биотопах, например в лиственных молодняках. Высокая численность отмечалась при этом обычно лишь на ограниченных территориях или даже в отдельных местообитаниях.

Изучение общей численности европейской рыжей полевки в Эстонии показало, что в местных популяциях данного вида нет оснований говорить об остром и сколько-нибудь длительном перенаселении. Различный уровень численности и ее несинхронное колебание в различных районах республики свидетельствует о том, что перенаселение, если оно и возникает, не может быть общим, охватывающим одновременно сколько-нибудь значительные территории. На небольшое значение перенаселения в попу-

* В качестве показателя численности в тексте везде применен процент попадания (число пойманных особей на 100 ловушко-суток).

лящих европейской рыжей полевки указывает и ее относительно устойчивая численность.

К таким же выводам мы приходим и при анализе сезонной динамики численности рассматриваемого вида. Сезонную динамику численности европейской рыжей полевки в Эстонской ССР характеризует в общем регулярная периодичность. Плотность населения в исследованных нами популяциях была минимальной весной, максимальной — осенью (рис. 1 а и б; табл. 2, 3).

При этом начало падения численности было зарегистрировано во всех исследованных популяциях только осенью. Весной и ранним летом в популяциях европейской рыжей полевки обычно нельзя констатировать перенаселенности, т. е. такого состояния условий существования, при котором особи вида испытывают недостаток корма или пространства. Интенсивное размножение и рост численности показывают, что емкость большинства местообитаний в этот сезон не используется и влияние внешней среды на особи данного вида (включая межвидовые и внутривидовые отношения) является в общем благоприятными. Иное положение можно было бы представить себе поздним летом и осенью, когда плотность населения значительно выше и во всех популяциях наблюдается замедление или прекращение роста численности. Возникает вопрос, не приводит ли перенаселение поздней осенью к прекращению роста численности и падению плотности населения?

Анализ этого вопроса показывает, что осеннее и зимнее падение численности европейской рыжей полевки в Эстонии обусловлено климатическими условиями. Они же устраняют опасность образования и углубления перенаселенности.

В некоторые годы, при предшествовавших благоприятных для размножения условиях, осенняя численность европейской рыжей полевки все же может в известных популяциях достигать уровня, при котором возможности биотопа оказываются исчерпанными и проявляются на короткое время явления перенаселенности. В исключительных случаях, в связи с интенсивным летним размножением, опасность возникновения чрезмерно густого населения может местами создаться и раньше, а именно в середине лета. Такое положение, по мнению автора, отмечалось, например, в 1953, 1954 и 1955 годах в широколиственном лесу Пухту.

В 1953 г., после успешной зимовки и быстрого весеннего размножения, обусловленного ранней и благоприятной весной, численность рыжей по-

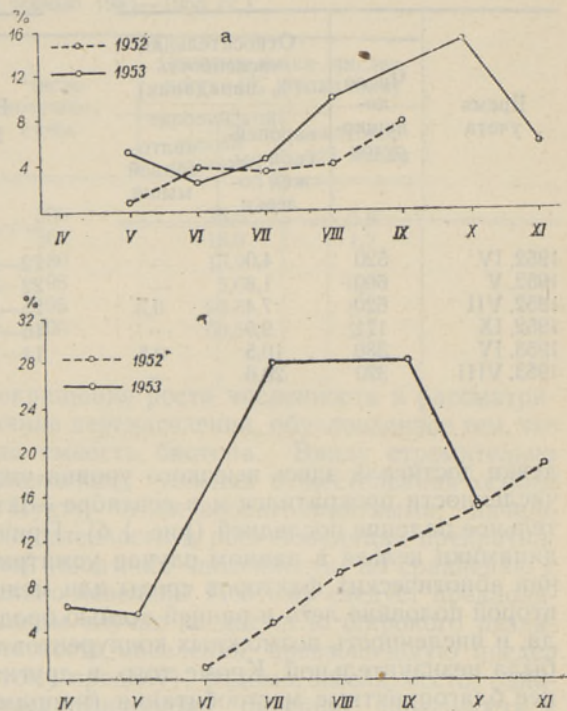


Рис. 1, а — сезонная динамика численности европейской рыжей полевки в лесах и лиственных молюдьяках учебно-опытного лесничества Ярвелья в 1952—1953 гг.; б — сезонная динамика численности европейской рыжей полевки в широколиственном лесу Пухту в 1952—1953 гг.

Таблица 2

Сезонное изменение относительной численности европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в лиственных молодняках и сложных ельниках в Ворбузе (в 1952—1953 гг.)

Время учета	Число ловушко-суток	Относительная численность (% попадания)	
		европейской рыжей полевки	желтогорлой мыши
1952, IV	520	4,0	—
1952, V	600	1,8	—
1952, VII	620	7,4	0,3
1952, IX	171	9,9	—
1953, IV	380	10,5	0,5
1953, VIII	320	20,6	—

Таблица 3

Сезонное изменение относительной численности европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в лиственных молодняках и на заложённых в них лесных культурах в Кирепи (в 1953 г.)

Время учета	Число ловушко-суток	Относительная численность (% попадания)	
		европейской рыжей полевки	желтогорлой мыши
22—29 V	500	7,6	—
22—26 VI	500	8,0	—
25—29 VII	500	6,0	2,0
16—20 IX	425	13,6	1,9
14—18 X	460	16,7	—

левки достигала здесь высокого уровня уже в июле. Однако затем рост численности прекратился и в сентябре—октябре наблюдалось уже значительное падение последней (рис. 1 б). Причину такой необычной сезонной динамики нельзя в данном случае усматривать в неблагоприятном влиянии абиотических факторов среды или межвидовых взаимоотношений. Во второй половине лета и ранней осенью продолжалась благоприятная погода, и численность возможных конкурентов и врагов данного вида в Пухту была незначительной. Кроме того, в других популяциях, заселяющих менее благоприятные местообитания (например, узколиственные молодняки в Кирепи, Ворбузе и других местах), сезонная динамика численности европейской рыжей полевки протекала в 1953 г. обычным путем и подъем численности продолжался до поздней осени (рис. 1 а, табл. 2, 3). Данные о численности европейской рыжей полевки в Пухту весной и в первой половине лета 1954 г. отсутствуют. В первой половине августа плотность населения этого вида была здесь высокой (табл. 4), но больше не возрастала, а с августа по октябрь начала довольно резко снижаться. В 1955 г. численность европейской рыжей полевки достигала в Пухту максимума. Результаты учета, проведенного в начале июня, по-видимому, не совсем правильно отражают действительную плотность населения европейской рыжей полевки в этот период, являясь несколько заниженными. Объясняется это тем, что полевки питались обильными остатками прошлогоднего семенного урожая и, очевидно, уделяли мало внимания стандартной приманке. Все же нельзя отрицать, что в первую половину лета численность полевки повышалась здесь чрезвычайно быстро и процент попадания возрос за 2 месяца с 5,6 особей на 100 ловушко-суток (начало июня) до 53,8 особей (начало августа). Так же, как и в 1953 и 1954 гг., рост численности в этом году прекратился рано. По данным местных жителей, обилие европейской рыжей полевки было особенно заметным в середине июля. Пройдя в это время полкилометра по лесу, можно было заметить десятки зверьков, что отчасти объясняется и повышенной активностью расселяющихся молодых полевки. В начале августа численность была еще очень высокой, но больше не возрастала. Вскоре (уже в том же месяце)

она стала снижаться (табл. 4), хотя весьма благоприятная погода стояла до середины октября и урожай семян и ягод в лесу можно было считать удовлетворительным.

Таблица 4

Изменение относительной численности европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в широколиственном лесу Пухту (летом и осенью 1954—1955 гг.)

Время лова	Число ловушко-суток	Относительная численность (% попадания)	
		европейской рыжей полевки	желтогорлой мыши
1954, VIII	390	35,6	0,8
1954, X	360	18,9	1,7
1954, XI	180	13,9	—
1955, VI	195	5,6	0,5
1955, VIII	195	53,8	6,1
1955, IX	200	50,5	2,7

Одной из причин раннего сокращения роста численности в рассматриваемые годы автор считает влияние перенаселения, обусловленное тем, что плотность населения превзошла емкость биотопа. Ввиду стремительно увеличивавшейся плотности населения, условия существования особей европейской рыжей полевки в Пухту стали неблагоприятными, начало образовываться состояние перенаселенности и рост популяции прекратился. Изменения в кривой сезонной динамики численности, по сравнению с обычной, были все же относительно невелики. Поэтому следует предполагать, что перенаселение и в данном случае не достигло широкого развития. Реакция популяции на плотность населения, превосшедшую предел вместимости (или близкую к этому пределу), видимо, имела место, однако она не привела к тому катастрофическому падению численности, с которым обычно связано появление перенаселенности у мышевидных грызунов.

В настоящей статье мы не ставили своей задачей более точно определить относительную роль процессов, обуславливающих плотность населения и ее динамику (размножение, гибель, расселение). Однако даже частичный анализ состава и плодовитости популяции указывает на большое значение уменьшения интенсивности размножения как фактора, обуславливающего прекращение роста численности. Так, в августе и сентябре 1955 г., когда плотность населения достигла максимума, среди всех выловленных особей не было отмечено ни одного самца в состоянии половой активности (такowymi мы считаем самцов, длина семенников у которых составляет не менее 9 мм) или самки с эмбрионами. Процесс расселения особей в менее благоприятные биотопы (в условиях Пухту) не может иметь существенного значения как фактор снижения плотности населения европейской рыжей полевки. Объясняется это тем, что Пухту представляет собой полуостров, лесистая средняя часть которого окружена обширными неблагоприятными для данного вида можжевельниками и мокрыми лугами.

Перенаселение, согласно приведенной выше трактовке этого понятия, всегда связано с общим ухудшением условий существования особей вида вследствие возникновения недостатка в корме или пространстве (или одновременно в том и другом). Результаты изучения образа жизни европейской рыжей полевки в Эстонии, а также данные, полученные из других

частей ее ареала, позволяют высказать мнение, что в условиях нашей республики у этого вида недостаток корма наблюдается редко и в динамике его численности имеет подчиненное значение.

Тип питания европейской рыжей полевки в Эстонской ССР характеризуется заметной эврифагией и лабильностью. Она питается листьями, стеблями, корнями, цветами травянистых растений, молодыми побегами, почками, корой деревьев и кустов, семенами, плодами, ягодами, грибами, насекомыми и улитками. Состав корма в большой степени зависит от биотопа, сезона и года. Удельный вес зеленого корма значителен. Весной и ранним летом, в период самого интенсивного развития молодняка и размножения, этот вид корма является даже сильно преобладающим. Лабильность типа питания, благодаря которой европейская рыжая полевка может потреблять весьма различную пищу, проистекает и из широкой распространенности ее по лесным и кустарниковым биотопам с сильно различающимися кормовыми условиями. Учитывая это, автор считает, что в условиях ЭССР возникновение перенаселения в популяциях европейской рыжей полевки, вызванное недостатком корма, представляет собой редкое явление.

Большее значение может иметь возникающий иногда недостаток пространства, выражающийся в первую очередь в нехватке мест укрытия и размножения. Европейская рыжая полевка является весьма чувствительной в отношении защитных и гнездовых условий. Будучи мало приспособленной к роющей деятельности, она широко использует природные убежища; хорошо известно также предпочтение ею захламленных участков. Недостаток подходящих мест для укрытия и устройства гнезд в условиях высокой плотности населения следует поэтому считать одним из основных факторов, вызывающих увеличение гибели особей данного вида и снижение интенсивности их размножения. Весной и в первую половину лета, в условиях более низкой численности, в лесу имеется достаточно незанятых естественных убежищ и возможностей для устройства нор. При повышении же плотности населения запас их уменьшается и недостаток подходящих убежищ приобретает постепенно все большее значение. Известное воздействие на возникновение явления перенаселенности может оказать и изменение нормального способа использования территории и сокращение ее площади, приходящейся на одну особь. Это увеличивает контакт между особями, обуславливает сужение индивидуальных участков и их многократное перекрытие у размножающихся самок. Обычно же индивидуальные участки последних отделены друг от друга [3].

Ввиду изменения нормального способа использования территории в условиях высокой численности может нарушаться стереотип поведения особей вида. В связи с этим могут изменяться также внутривидовые взаимоотношения, так, могут возникнуть агрессивные отношения между особями, родителями и потомством и т. д., вызывающие торможение размножения и прекращение роста численности. Значение агрессивного внутривидового поведения подчеркивается некоторыми авторами и в отношении ряда других видов грызунов (Д. Читти (D. Chitty, 1953), см. [13]; [14, 15] и др.). Следует все же отметить, что значение этого явления еще слабо исследовано.

*

Численность **желтогорлой мыши**, являющейся вторым широко распространенным видом лесных мышевидных грызунов Эстонии, в годы наблюдений была в общем низкой и изменялась, как и численность европейской рыжей полевки, в различных районах несинхронно и без заметной регулярности. Для численности этой мыши в Эстонии была характерна неустойчивость, выражающаяся в частых и продолжительных депрессиях.

Значительных подъемов численности и массовых появлений не наблюдалось. Самая высокая и устойчивая численность желтогорлой мыши наблюдалась в широколиственном лесу Пухту, но и здесь максимальный уровень численности ее не превышал 12 особей на 100 ловушко-суток (табл. 1).

Более детальный анализ динамики численности и общих условий существования желтогорлой мыши в Эстонии позволяет полагать, что в местных популяциях этого вида явления перенаселенности наблюдаются чаще и они имеют более существенное значение, чем в популяциях европейской рыжей полевки. Общие условия существования желтогорлой мыши в ЭССР в настоящее время не полностью отвечают ее основным приспособлениям, что видно как из ее относительно узкого распространения по биотопам, так и из низкой плотности населения. В Эстонской ССР она водится постоянно лишь в немногих типах насаждений, и даже в оптимальных биотопах (например, в широколиственном лесу Пухту) удельный вес ее во всем составе лесных грызунов достигает лишь 17%.* В оптимуме ареала, при условиях, более соответствующих основным приспособлениям данного вида, наблюдается иное положение. Так, в наиболее оптимальных местообитаниях Беловежской Пуши желтогорлая мышь является в значительной мере преобладающей [8]. Относительно неблагоприятные условия существования желтогорлой мыши в Эстонии отражаются также в сезонной динамике ее численности (табл. 2, 3).

Отсутствие роста численности или даже ее падение нередко наблюдаются в популяциях желтогорлой мыши и в середине лета, при самых благоприятных климатических условиях размножения и развития (рис. 2).

Проследив сезонную динамику численности желтогорной мыши в наиболее основательно изученных нами популяциях в Пухту (рис. 2 б), увидим, что в 1952 г. ее численность нарастала здесь непрерывно в течение всего летнего периода и начала падать только в сентябре—октябре. Зато в 1953 г. наибольшая плотность населения желтогорлой мыши в Пухту наблюдалась весной. Летом этот вид вообще не был зарегистрирован. Осенью он был отмечен вновь, но в меньшем числе, чем весной. Летом 1954 г. численность желтогорлой мыши в Пухту также оставалась на весьма низком уровне (процент попадания в начале августа был равен 0,8 (табл. 4)). Лишь при наличии чрезвычайно благоприятных кормовых условий (одновременный обильный урожай орехов лещины, желудей и семян ясеня) отмечен небольшой подъем численности осенью 1954 г. (процент попадания в октябре — 1,7). Весной 1955 г. численность желтогор-

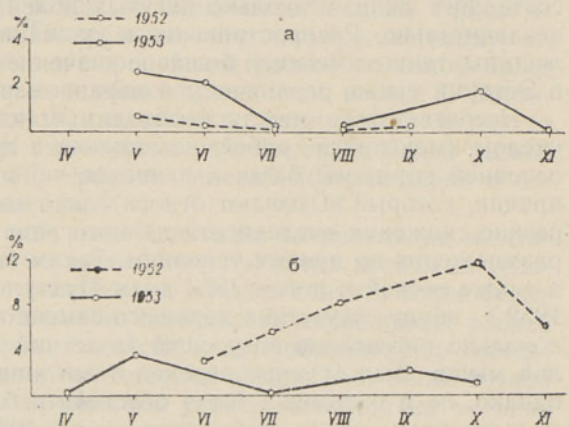


Рис. 2. а — сезонная динамика численности желтогорлой мыши в лесах и лиственных молодняках в учебно-опытном лесничестве Ярвселья в 1952—1953 гг.; б — сезонная динамика численности желтогорлой мыши в широколиственном лесу Пухту в 1952—1953 гг.

* По данным лова давилками.

лой мыши в Пухту была опять низкой. Летом она несколько повысилась, однако осенью вновь снизилась (табл. 4).

В лиственных молодняках и смешанных еловых лесах Ярвселя и Ворбузе численность желтогорлой мыши в летний и осенний периоды 1952—1953 гг. также повышалась лишь незначительно (рис. 2 а). Увеличение численности желтогорлой мыши летом 1953 г. отмечалось в Кирепи, но уже в октябре здесь опять произошло падение плотности населения до весьма низкого уровня (табл. 2). Отсутствие правильного ритма в сезонной динамике численности желтогорлой мыши является очевидным (даже учитывая недостатки использованного автором метода ловушкочиний). Полагать, что причиной подобного ритма является влияние неблагоприятных климатических условий, нет оснований.

Исходя из факта отсутствия падежа среди лесных мышевидных грызунов в годы наших наблюдений, мы считаем, что заболевания не могли иметь существенного значения в резких и частых колебаниях их численности. Причиной нерегулярных сезонных изменений численности желтогорлой мыши нельзя считать и преследование хищниками, влияние которых на численность обоих рассматриваемых видов весьма незначительно.

Результаты детального изучения основных черт образа жизни желтогорлой мыши показывают, что низкий уровень ее численности, неустойчивый ритм динамики и частые состояния депрессии в Эстонской ССР связаны, в первую очередь, с неблагоприятными для этого вида кормовыми условиями. Данные о питании желтогорлой мыши в Эстонской ССР характеризуют ее здесь, так же как и в других частях ареала, в основном как стенофага, предпочитающего семена широколиственных пород. В то же время удельный вес последних в лесных насаждениях Эстонской ССР составляет лишь несколько десятых долей процента и их плодоношение незначительно. Распространение и урожайность породы второго яруса — лещины, также имеющей большое значение в питании желтогорлой мыши, в Эстонии также ограничены и неравномерны.

Несоответствие между необходимым количеством основного корма и числом имеющихся особей, возникающее при бедности и неустойчивости основной кормовой базы, и является, по мнению автора, одной из тех причин, которые вызывают относительно частое торможение роста и даже резкие снижения численности данного вида в сезоны, благоприятные для размножения по прочим условиям. Таким было положение осенью 1952 г., а также весной и летом 1953 г. в Пухту. Осенние кормовые условия в 1952 г., ввиду отсутствия хорошего семенного урожая, не соответствовали довольно интенсивно возросшей за летний период численности желтогорлой мыши. Был отмечен переход к питанию суррогатными кормами, что, однако, не в состоянии было обеспечить благополучную зимовку и нормальное размножение популяции весной 1953 г. Численность данного вида снизилась и осталась на минимальном уровне в течение всего 1953 г., а также весны и лета 1954 г.

Можно полагать, что в Эстонской ССР, как на территории, находящейся около северной границы ареала желтогорлой мыши, такое состояние встречается чаще и его неблагоприятное влияние на динамику численности более заметно, чем в центральных частях ее ареала.

Способность желтогорлой мыши к роющей деятельности сравнительно хорошо развита. Ввиду этого, а также благодаря незначительной численности этого вида в лесных насаждениях Эстонии, недостаток мест для укрытия и устройства гнезд имеет при возникновении перенаселения в местных популяциях подчиненное значение.

Состояние кормовой базы желтогорлой мыши лишь частично зависит от поедания семян особями вида. Более решающее значение имеет здесь

обычно влияние других факторов, как биологических, так и абиотических. Ввиду этого общий недостаток основного корма может возникнуть при различной плотности населения. Следовательно, и возникновение явлений перенаселения в конкретном местообитании определяется не только уровнем плотности населения. Многие зависят также от имеющихся условий существования и размножения и биологической специфики данного вида.

Состояние перенаселенности в популяциях желтогорлой мыши представляет собой, таким образом, далеко не общее и постоянное, а временное явление, зависящее от совместного влияния и сложной динамики многих факторов.

Существенное влияние на условия жизни желтогорлой мыши, а следовательно и на возникновение перенаселения должны были бы оказывать другие лесные грызуны, питающиеся семенами лиственных пород, в первую очередь — обыкновенная лесная мышь, как вид, весьма близкий к желтогорлой. Как известно, многие авторы подчеркивают наличие конкурентных отношений между этими двумя видами. В области широколиственных и отчасти смешанных лесов эти виды встречаются в одних и тех же местообитаниях. Однако в северных районах зоны смешанных лесов, т. е. в менее благоприятных кормовых и климатических условиях, они заселяют различные местообитания или даже различные географические районы. В Эстонской ССР обыкновенная лесная мышь в настоящее время является (возможно, что именно ввиду неблагоприятной конкуренции с желтогорлой мышью) весьма малочисленной и распространена локально [1^а].

Конкурентом желтогорлой мыши считается обычно и европейская рыжая полевка. Взаимосвязь их, как видов европейского фаунистического комплекса и компонентов одних и тех же биоценозов, нельзя отрицать. Б. В. Образцов [7] указал, что в Теллермановском заповеднике конкуренция между желтогорлой мышью и европейской рыжей полевкой более сильна из-за мест устройства гнезд и убежищ, чем из-за корма. В Эстонской ССР в зависимости от низкой численности желтогорлой мыши ее влияние на кормовые, гнездовые и защитные условия европейской рыжей полевки, а следовательно и на образование явлений перенаселения в популяциях последней в общем невелико.

Напротив, влияние европейской рыжей полевки на популяции желтогорлой мыши как вида, живущего в менее благоприятных кормовых условиях и являющегося менее многочисленным, следует считать более существенным. Это означает, что высокая численность европейской рыжей полевки может служить фактором, содействующим образованию состояния перенаселения и в популяциях желтогорлой мыши. Для более точной оценки влияния, оказываемого европейской рыжей полевкой на условия существования желтогорлой мыши, а через последние и на динамику ее численности, наши материалы недостаточны. Принимая во внимание, что эти виды относятся к двум различным семействам с различной экологической спецификой, следует воздержаться от односторонней переоценки значения конкуренции между ними. В то же время необходимо учесть, что при возникновении внутривидовых и межвидовых взаимоотношений, наряду с биологическими свойствами самих видов, решающими являются и физико-географические условия [1^а].

Краткие выводы

1. В популяциях европейской рыжей полевки в Эстонии перенаселение оказывается кратковременным, не достигает обычно значительного развития и ограничивается узкой территорией, в основном отдельными биото-

пами. Явления перенаселения возникают в популяциях данного вида в первую очередь на основе несоответствия условий размножения и защиты потребностям численно возросшей популяции.

2. В местных популяциях желтогорлой мыши состояния перенаселения наблюдается чаще и их неблагоприятное влияние на динамику численности является более значительным. Они возникают на базе недостатка основного корма желтогорлой мыши — семян широколиственных пород.

3. Возникновение и развитие перенаселения в данной популяции определяется не только уровнем плотности населения. Важное значение имеют также условия существования и размножения, а также биологическая специфика вида. Важно учитывать и расположение данной популяции в ареале вида. Характер и размеры воздействия, оказываемого при этом популяциями европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши друг на друга, в значительной мере зависят от динамики условий внешней среды. В условиях Эстонской ССР влияние рыжей полевки на популяции желтогорлой мыши более существенно.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кучерук В. В., Количественный учет мелких грызунов и землероек. Сб. «Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных», М.—Л., 1951.
2. Наумов Н. П., Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.—Л., 1948.
3. Наумов Н. П., Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов. Материалы по грызунам, в. 4, М., 1951.
4. Наумов Н. П., Экология животных. М., 1955.
5. Наумов Н. П., Межвидовые и внутривидовые отношения у животных (преимущественно позвоночных). Успехи современной биологии, т. XLI, в. 1, 1956.
6. Наумов Н. П. и Фолитарек С. С., Географические особенности динамики численности мышевидных грызунов. Журнал общей биологии, 1945, т. VI, № 5.
7. Образцов Б. В., Некоторые вопросы биологии и лесохозяйственного значения мышевидных грызунов. Сообщения Института леса, в. 2, 1954.
8. Саблина Т. Б., Экология желтогорлой мыши в заповеднике «Беловежская Пуща». Труды Института морфологии животных им. А. Н. Северцова, в. 9, М., 1953.
9. Снигиревская Е. И., Роящая деятельность и убежища желтогорлой мыши. Зоологический журнал, т. XXXI, в. 5, 1952.
10. Сукачев В. Н., О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. Ботанический журнал, 38, 1953, № 1.
11. Формозов А. Н., Мелкие грызуны и насекомоядные Шаринского района Костромской области в период 1930—1940 гг. Материалы по грызунам, в. 3, М., 1948.
12. Шелковников С. С., К вопросу о «мальтузианстве» в биологии. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое, 59, 1954, № 3.
13. Elton, Ch. and Miller, R. S., The Ecological Survey of Animal Communities with a Practical System of Classifying Habits by Structural Characters. The Journal of Ecology, Vol. 42, 2, 1954.
14. Errington, P., Predation and Vertebrate Populations. Quart. Rev. Biol. 21, 1946.
15. Errington, P., On the Hazards of Overemphasizing Numerical Fluctuations in Studies of «Cyclic» Phenomena in Muskrat Populations. J. Wildlife Manag., 18, 1954, No. 1.
16. Paaver, K., Uutest pisiimetajaliikidest Eesti NSV-s. Loodusuurijate Seltsi juubelikoguteos. Tallinn, 1953.
17. Solomon, M. E., The Natural Control of Animal Populations. The Journ. of Anim. Ecology, Vol. 18, 1949, No. 1.

ihrer eigenen Art oder anderer Arten, oder auch infolge einer Verringerung der biotopischen Kapazität, einen allgemeinen Mangel an Nahrung oder Raum verspüren, die ihnen zur normalen Lebenstätigkeit und Fortpflanzung erforderlich sind. Es hat dies einen Wurfrückgang, eine Zunahme der Sterblichkeit und einen Ortswechsel der Artindividuen in konkreten Populationen zur Folge.

Auf Grund der Analyse der Dynamik des Massenwechsels bei der Waldwühlmaus ist in den Populationen dieser Art in Estland keine allgemeine und ständige, aber auch keine sich periodisch wiederholende Übervölkerung festzustellen. Der Übervölkerungszustand kann in den Waldwühlmaus-Populationen Estlands zwar vorkommen, doch ist er meist kurzfristig und auf ein engeres Gebiet, hauptsächlich auf einzelne Biotopen beschränkt. Bei dieser Art entsteht Übervölkerung vor allem infolge gewisser Schutz- und Fortpflanzungsbedingungen, die den Anforderungen der Population nicht entsprechen.

Bei der Gelbhalsmaus kommen in Estland Übervölkerungszustände öfters vor und ihr Einfluss auf die Dynamik des Massenwechsels der Art ist bemerkenswert. Übervölkerung entsteht hier vorderhand aus Nahrungsmangel, was wiederum von vielen, darunter auch von klimatischen Ursachen abhängt. Der Grund dafür sind hauptsächlich die hiesigen Ernährungsbedingungen, die der Gelbhalsmaus als einem die Samen breitblättriger Laubbäume vorziehenden Nagetier nicht immer zusagen.

Die Entstehung und Tragweite der Übervölkerung in der Population gegebener Mäusearten wird demgemäss nicht nur von ihrer Dichtigkeit bestimmt. Von grosser Bedeutung sind auch die Lebens- und Fortpflanzungsbedingungen und die geschichtlich gestaltete biologische Spezifik der gegebenen Art. Wesentlich ist auch die Lage der Population im Areal der Art. Der Charakter und die Tragweite des wechselseitigen Einflusses der Populationen der Waldwühl- und Gelbhalsmaus hängen grösstenteils von der Dynamik der Bedingungen der äusseren Umgebung ab.

*Institut für Zoologie und Botanik
der Akademie der Wissenschaften
der Estnischen SSR*

Eingegangen
am 4. Juli 1956