

О НЕКОТОРЫХ ВЕРОЯТНЫХ ПРИЧИНАХ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ

С. ПЕГЕЛЬМАН,

кандидат сельскохозяйственных наук

Проблема численности животных с давних пор привлекала внимание исследователей, и по этому вопросу существует обширная литература. Но и в настоящее время эта проблема все еще до конца не ясна.

В данной работе будет рассмотрена только одна группа исследований, посвященных проблеме динамики численности мелких мышевидных грызунов. Этот вопрос имеет как теоретическое, так и большое практическое значение. От количества мелких грызунов зависит численность многих питающихся ими ценных промысловых зверей (соболь, куница, песец и др.). В то же время в отдельные годы массовое размножение грызунов на полях наносит огромный ущерб сельскому хозяйству. Наконец, нельзя не учитывать и эпидемиологической роли грызунов как переносчиков ряда опасных для человека инфекций — чумы, туляремии, инфекционной желтухи и т. д.

В численности мышевидных грызунов, к которым причисляются различные виды мышей, полевков, хомячков, леммингов, песчанок, нередко наблюдаются значительные, иногда ритмичные колебания. Эти «волны» характеризуются периодическими подъемами численности, когда количество зверьков на определенной территории увеличивается в десятки и сотни раз. После такого пика численности, называемого иначе массовым размножением, грызуны внезапно исчезают, причем снижение их численности происходит чрезвычайно быстро. Причины этих колебаний подвергались всестороннему исследованию, однако многое остается еще неясным.

Человек своей деятельностью активно воздействует на численность мышевидных грызунов, заселяющих культурные земли и наносящих ущерб сельскому хозяйству, либо непосредственно (истребительные мероприятия), либо косвенно (через агротехнику). Наблюдающееся в отдельные годы резкое увеличение численности грызунов в сельскохозяйственных районах носит нерегулярный характер и, как правило, вызывается серьезными нарушениями агротехники (задержка уборки, необмолоченный хлеб в скирдах, обилие бурьянов и т. п.), что имело место, например, в военные и первые послевоенные годы. Только там, где влияние человека на популяцию грызунов сведено к минимуму или вовсе отсутствует, можно проследить естественный ритм колебаний их численности. В частности, это относится к видам грызунов, заселяющим тундру и лес. Вероятно поэтому наблюдаемая иногда периодичность массовых размножений грызунов установлена у видов, обитающих в местах, не связанных с непосредственной деятельностью человека. Известно, что численность леммингов и рыжих полевков на Кольском полуострове значительно колеблется с почти правильной трех-четырёхлетней периодичностью (Насимович и др., 1948; Семенов-Тянь-Шанский, Насимович, 1949).

О тенденции к трех-четырёхлетней цикличности у леммингов говорит Сдобников (1959). Четырёхлетний цикл в размножении серых полевков обнаружил Исаков (1947). Элтон указывает, что на Лабрадоре, в Великобритании и Норвегии максимальная численность полевков наблюдается через четырёхлетние интервалы (Elton, 1953). Такая же периодичность описана Гамильтоном у грызунов в штатах Нью-Йорк, Индиана, Иллинойс (Hamilton, 1937). Последовательные подъемы численности *Microtus raticeps* в Костромской области в 1930, 1934 и 1938 гг. установил Формозов (1948). На четырёхлетнюю периодичность численности полевков *Microtus agrestis* указывает Читти (Chitty, 1952).

Колебания численности мелких грызунов далеко не всегда характеризуются правильной периодичностью подъемов и спадов, но всегда имеют значительный размах от единичных особей до массового размножения, или пика численности. Элтон считает большие колебания численности характерной особенностью популяции диких животных.

Формозов (1948) установил пятнадцатикратное изменение численности у рыжей полевки и 7,5-кратное у красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в годы минимальной и максимальной численности в Костромской области. Насимович, Новиков и Семенов-Тянь-Шанский (1948) отмечают, что в еловых лесах Лапландского заповедника максимальная численность мышевидных грызунов по крайней мере в сто раз превышает минимальную. Кошкина (1957) приводит для этих же условий соотношение 1:500; Кучерук и Дунаева (1948) установили увеличение численности полевки Брандта в Монголии с 1941 по 1944 год в 600 раз. По подсчетам Сдобникова (1959), поголовье леммингов увеличивается за 4 года в 300—400 раз.

После более или менее длительного периода нарастания численности популяции наступает процесс быстрого сокращения ее (Frank, 1957; Elton, 1939, 1953 и др.). На это же указывает Сдобников (1959): «... Почти всегда повышение численности с автоматической точностью сопровождается ее резким понижением...»

Все это происходит и в тех случаях, когда человек никаких истребительных мер не предпринимает, хищники не успевают размножиться в такой степени, чтобы серьезно лимитировать численность грызунов, и эпизоотию, несмотря на тщательные поиски, обнаружить не удается.

Быстрое снижение численности грызунов иногда непосредственно обусловлено метеорологическими условиями. Однако ритмичные колебания в численности популяции наблюдаются и в тех случаях, когда условия жизни благоприятствуют зверькам в течение длительного времени и, во всяком случае, не выходят за пределы средних многолетних показателей.

На причинах быстрого снижения численности грызунов после массового размножения мы остановимся несколько подробнее. Наиболее распространенное объяснение гибели грызунов после пика заключается в том, что в результате высокой плотности возникает тесный контакт между зверьками, облегчающий передачу инфекционного начала и тем самым вызывающий вспышку эпизоотии. Разрежение популяции вследствие гибели большого числа особей нарушает контакт между оставшимися в живых грызунами, и эпизоотия прекращается. Затем опять начинается медленное нарастание численности. На этом основана теория «автоматического контроля» Элтона, завоевавшая большую популярность как за рубежом, так и в нашей стране (Elton, 1925, 1927, 1931 и др.; Северцов, 1936а, 1936б).

Теория «автоматического контроля» подвергалась очень резкой критике из-за ее односторонности и механистичности (Кучерук, Дунаева, 1948; Поляков, 1949; Кучерук, 1950). Уже давно установлено, что решающую роль в инфекционном процессе играет состояние организма, определяющее его сопротивляемость инфекции (Мечников, 1903; Златогоров, 1916; Громашевский, 1942; Зильбер, 1948; Здродовский, 1950 и др.). Известно, что эпизоотии у грызунов нередко связаны с ослаблением их под воздействием неблагоприятных температурных или кормо-

вых условий, чем объясняется совпадение или приуроченность эпизоотии к ухудшению условий жизни грызунов (Свириденко, 1934, 1935; Кучерук, 1950). Возбудитель инфекции всегда существует в природе, однако эпизоотии может и не быть, и патогенный микроб может сохраняться в популяции в виде бактерионосительства. Олсуфьев (1947) пишет, что клещ *Dermacentor pictus* в межэпизоотический период, в годы восстановления численности полевков, является носителем возбудителя туляремии, но полевки не заболевают. Кучерук и Дунаева (1948) отметили сильную зараженность полевков Брандта пастереллезом в межэпизоотический период. Свыше 85% полевков было инфицировано, хотя эпизоотия в этот момент отсутствовала.

Однако, как ни велико значение внешних условий, определяющих общее состояние и устойчивость грызунов к инфекции, нельзя игнорировать факт определенной приуроченности эпизоотии к моменту наивысшей численности животных. Уже Дарвин считал эпизоотии естественным следствием высокой численности в популяциях диких животных.

При сопоставлении вспыхнувшей эпизоотии с массовым размножением грызунов в последнем усматривают лишь внешнюю, наиболее наглядную сторону — высокую численность особей, т. е. большую плотность популяции. Постепенно плотность популяции начинает выступать как самостоятельный экологический фактор (Crew, Mirskaja, 1931; Topley, 1926; Chitty, 1958; Северцов, 1936а, 1936б и др.).

Вряд ли правильно рассматривать плотность популяции как самостоятельный фактор. Она отражает всего лишь количество особей данного вида на единицу площади. Естественно, что дело не в числе животных (количественной характеристике), а в тех качественных изменениях, которые происходят в состоянии популяции при достижении ею максимальной численности, в изменениях различных жизненно важных факторов, сопряженных с увеличением числа животных на единицу площади.

Высокая численность популяции в природе возникает в процессе сложнейших взаимоотношений с живой и неживой природой и отражается в качественном составе популяции и физиологическом состоянии зверьков.

Какие же особенности характеризуют популяцию в момент высокой численности, или так называемого массового размножения?

Во-первых, популяция, достигшая высокой численности («оптимальной», по Элтону), очень разнородна по возрастному и физиологическому составу. Одной из причин увеличения численности, как известно, является ослабление действия элиминирующих факторов и удлинение, вследствие этого, жизни зверьков. Поэтому популяция оказывается разновозрастной и в ней, наряду с детенышами и молодыми грызунами, встречаются и более старые особи. Различие требований разных возрастных групп к условиям жизни приводит к неоднородности физиологических свойств популяции (Поляков, Пегельман, 1950; Поляков, 1954 и др.). С другой стороны, устранение, точнее ослабление действия элиминирующих факторов при благоприятных условиях жизни приводит к тому, что выживают и слабые, менее жизнеспособные особи, обычно отмечаемые в борьбе за существование. Это также способствует повышению разнокачественности популяции и увеличивает процентное содержание в ней менее жизнеспособных особей.

Наконец, длительное пребывание в относительно благоприятных условиях жизни, не требующих мобилизации сил организма на преодоление трудностей, само по себе изнеживает организм, ведет к ослаблению его адаптивных возможностей. Способность организма сопротивляться влиянию неблагоприятных факторов, состояние напряжения не воспроизводится, следовательно, утрачивается. В конечном счете это приводит к снижению жизнеспособности популяции. У мелких мышевидных грызунов, обладающих большой лабильностью физиологических процессов, жизнеспособность, по-видимому, может утрачиваться очень быстро, в течение, быть может, одного-двух поколений.

Все это позволяет сделать вывод о том, что в период максимальной численности в популяции происходит наибольшее падение жизненности. Благодаря пониженной жизненности такая популяция характеризуется неустойчивым состоянием и особи, ее составляющие, обладают очень слабой сопротивляемостью различным неблагоприятным воздействиям внешних факторов. Достаточно незначительного ухудшения условий (что обычно наблюдается в осенне-зимний период), ни в коей мере не элиминирующего популяцию в момент нарастания численности, или попадания инфекционного возбудителя, как большая часть популяции катастрофически вымирает. По-видимому, состояние грызунов в период их максимальной численности представляет собой внутреннюю причину последующей их гибели, каков бы ни был ее внешний повод.

Вероятность определенной роли внутренних изменений популяции в колебаниях численности допускал Элтон (Elton, 1953).

Поляков придает чрезвычайно важное значение роли жизненности в динамике численности популяции (Поляков, 1954 и др.). Обычно под жизненностью подразумевают общую устойчивость организма, способность сопротивляться угнетающему действию внешних факторов, способность адаптироваться к изменениям условий жизни, выживать и оставлять после себя жизнеспособное потомство. Вероятно, общий адаптационный синдром Селье выражает гуморальный механизм процессов, обуславливающих жизненность организмов.

Рассмотрим далее вопрос о критериях жизненности применительно к популяции диких грызунов.

По мнению Полякова (1954), «...преобладание крупных особей свидетельствует о повышенной жизненности, особенно, — добавляет он, — если оно сочетается с размножением».

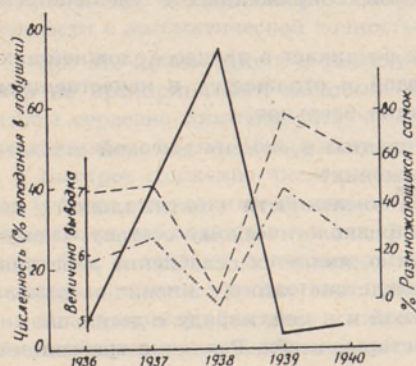


Рис. 1. Зависимость плодовитости и размножаемости рыжих полевок от численности популяции (по Наумову, 1948):

- численность грызунов
- - - величина выводка
- · - · % участвующих в размножении самок

Плодовитость мы считаем наиболее объективным показателем жизненности популяции, поскольку это и есть то основное свойство, которое обеспечивает сохранение вида. В литературе неоднократно приводились факты снижения плодовитости грызунов при высокой их численности, что вполне согласуется с нашим выводом о пониженной жизненности популяции в этот момент (Кучерук, Рюмин, 1938; Наумов, 1948; Lack, 1948; Frank, 1957 и др.). На рис. 1, заимствованном нами у Наумова, хорошо выражено снижение размножаемости самок и уменьшение числа детенышей в выводке рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* в момент наивысшей численности. На этой же кривой заметен характерный пологий (медленный) подъем численности и более крутое, быстрое снижение, что всегда наблюдается при массовых размножениях грызунов.

Поляков (1954) описывает случай прекращения размножения многочисленной популяции узкочерепной полевки в Северном Казахстане в 1950—1951 годах несмотря на благоприятные условия жизни.

Г. Аскеров, изучавший общественных полевок в Азербайджане, отметил прекращение размножения в год пика. Привезенные Аскеровым молодые общественные полевки, выловленные летом в Азербайджане в момент наиболее высокой их численности, отличались недоразвитой воспроизводительной системой. Несмотря на создание оптимальных условий, обеспечивавших хорошее состояние и интенсивное размножение общественных полевок, ранее привезенных из Азербайджана, полевки этой популяции так и не приступили к размножению и вскоре погибли. По данным Аскерова, эта популяция полевок в Азербайджане также вымерла, так и не начав размножаться.

Однако все эти данные имеют большей частью случайный характер. К сожалению, наблюдения различных исследователей обычно бывали отрывочны, кратковременны и не сопровождалась анализом состава и состояния популяции в течение более или менее длительного периода. А это приводило подчас к противоречивым толкованиям наблюдающихся в природе явлений.

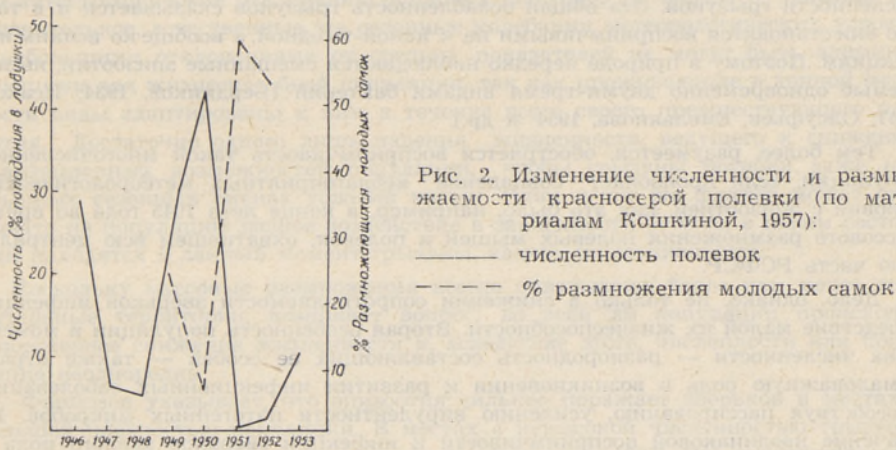


Рис. 2. Изменение численности и размножаемости краснойсерой полевки (по материалу Кошкиной, 1957):

— численность полевок
 - - - % размножающихся молодых самок

В этом отношении представляет исключение исследование Т. В. Кошкиной (1957), изучавшей динамику численности рыжих полевок в северной тайге. Это обстоятельное исследование, проводившееся в течение многих лет: с 1946 по 1953 год, позволяет выявить некоторые интересные закономерности колебания численности природной популяции рыжих полевок. Из трех видов полевок, изучавшихся Кошкиной, мы умышленно останавливаемся на красно-серой полевке (*Clethrionomys rufocanus*), для которой, в силу ее зеленоядности, кормовые условия в течение всех лет наблюдения были благоприятными и, следовательно, в изменении численности роли не играли. Длительные стационарные наблюдения Кошкиной охватили полный цикл изменения численности полевок — от минимума в 1947 году до пика в 1950-м, затем последующее снижение и с 1952 года новый подъем. Автор неоднократно подчеркивает благоприятность метеорологических условий для полевок в продолжение всего периода наблюдений. Эпизоотии не отмечались. Гельминты, как это убедительно показано автором, несмотря на сильную зараженность ими грызунов, никакой роли в снижении размножаемости не играли (заражены были старые самки, продолжавшие размножаться, в то время как молодые, неразмножавшиеся, были свободны от гельминтов). Несмотря на такие стабильно благоприятные условия существования, численность и размножаемость полевок претерпела за этот период значительные изменения (рис. 2). На большом материале Кошкина показывает снижение размножаемости популяции полевок при высокой численности. При этом автор подчеркивает, что из всех показателей плодовитости наиболее изменчивой является степень участия в размножении молодых зверьков: «Участие в размножении

молодых зверьков играет, вероятно, наибольшую роль в нарастании численности популяции». И в другом месте: «При очень высокой плотности населения молодые зверьки почти не принимали участия в размножении, что сильно снижало воспроизводительную способность популяции» (Кошкина, 1957, стр. 42).

Известно, что при массовом размножении серых полевков развитие молодняка сильно задерживается или вовсе прекращается (Кучерук, Рюмин, 1937).

Задержка в развитии и прекращение размножения молодых особей свидетельствует об их пониженной жизнеспособности в период максимальной численности. Действительно, именно молодые зверьки, родившиеся в наиболее благоприятных условиях, не испытавшие суровой борьбы за существование, не приспособлены даже к незначительным колебаниям внешних факторов.

Пониженная жизнеспособность популяции в момент пика численности, выражающаяся, в частности, в общем падении сопротивляемости ее инфекциям, является одной из причин частой приуроченности эпизоотий к моменту высокой численности грызунов. Эта общая ослабленность грызунов сказывается и в том, что они становятся восприимчивыми не к какой-то одной, а вообще ко всяким инфекциям. Поэтому в природе нередко наблюдаются смешанные эпизоотии, вызываемые одновременно двумя-тремя видами бактерий (Бердников, 1934; Исаков, 1947; Олсуфьев, Емельянова, 1954 и др.).

Тем более, разумеется, обостряется восприимчивость такой многочисленной популяции, если произойдет совпадение неблагоприятных метеорологических условий с эпизоотией, как это было, например, в конце лета 1945 года во время массового размножения полевых мышей и полевков, охватившем всю центральную часть РСФСР.

Дело, однако, не только в снижении сопротивляемости зверьков инфекции вследствие малой их жизнеспособности. Вторая особенность популяции в момент пика численности — разнородность составляющих ее особей — также играет немаловажную роль в возникновении и развитии инфекционных заболеваний, способствуя пассированию, усилению вирулентности патогенных микробов. На значение неодинаковой восприимчивости к инфекции зверьков разного пола и возраста и в разные сезоны, облегчающей пути пассирования патогенного микроорганизма в природной популяции, указывал Калабухов (1949). Нам удалось экспериментально получить изменение вирулентности мышшебубающих бактерий Исаченко-Данича в зависимости от физиологического состояния полевков, через которые пассировался микроорганизм (Пегельман, Бобович, 1958).

В ранее проведенных нами опытах удалось установить, что в клетке с разнородными белыми мышами (разного возраста и содержавшихся в различных температурных и кормовых условиях) смертность от контактной инфекции при подсадке зараженных бактериями Мережковского мышей оказалась значительно выше, чем в клетке такого же объема и с таким же количеством мышей, но подобранных строго по возрасту и воспитанных в одинаковых условиях (табл. 1).

Таблица 1

Исходная группа белых мышей	Подсажено зараженных мышей	Смертность контактных мышей	
		Количество павших	На какие сутки пали
20 мышей одного возраста, выращенных в одинаковых условиях	14	1	29
20 мышей разного возраста, выращенных в разнородных условиях	14	4	4, 4, 14, 19

Все павшие мыши были вскрыты. Патологические изменения внутренних органов и бактериологический анализ подтвердили причину гибели от бактерий Мережковского. Так как сам эксперимент — совместное содержание мышей в клетке — создает однородность физиологического состояния у всех особей, опыт продолжался всего один месяц.

В опытах Топли (Torpley, 1926) в клетках с большим числом мышей смертность была выше, чем в клетках с малым количеством особей. Здесь, вероятно, причиной также служила большая разнородность большей группы мышей, поскольку Топли не обращал особого внимания на возрастные и физиологические признаки подопытных зверьков.

Однако гибель грызунов происходит после пика численности даже при отсутствии эпизоотии (Elton, 1939, 1953; Кошкина, 1957). Иногда исчезновение зверьков связано с резким ухудшением метеорологических условий — ливневыми дождями, заливающими норы, засухой, оттепелью с последующими заморозками и т. п. Но катастрофические отклонения погодных факторов от нормы — явление исключительное, естественные же сезонные колебания метеорологических условий с небольшими отклонениями от средних показателей не могут быть элиминирующими для жизнеспособной популяции, так как проживающие в данной местности виды адаптированы к ним в течение всего своего предшествующего развития. Достаточно одного лишь падения жизнеспособности, ведущего к снижению адаптационных возможностей популяции, чтобы грызуны погибли даже при обычных сезонных сменах условий жизни. Один и тот же фактор может оказывать на популяцию разное воздействие в зависимости от того, в каком состоянии находятся в данный момент грызуны, какова их жизнеспособность.

Поскольку массовые размножения всегда охватывают более или менее значительные территории, возникает вопрос: во всей ли популяции происходит равномерное снижение жизнеспособности и, вследствие этого, численности или популяция неоднородна.

Формозов указывает, что эпизоотия сильнее поражает зверьков в местах с большой плотностью популяции. В местах с невысокой численностью грызунов гибель от эпизоотии значительно меньше (Формозов, 1937). Это подтверждают и данные Кошкиной. Анализируя популяцию в разных стациях, она с очевидностью показала, что один и тот же вид в разных стациях в одно и то же время резко различается по интенсивности размножения, темпам роста и полового созревания молодых зверьков, то есть по основным показателям жизнеспособности. Характерно, что эти важнейшие показатели состояния популяции находились в обратной зависимости от численности: «В 1950 г., в период пика численности, произошло заметное снижение интенсивности размножения красно-серых полевок лишь в тех местообитаниях, где плотность населения возросла. На гарях и в борах, где численность этих зверьков в 1950 г. была низкой, интенсивность роста и полового созревания молодых самок осталась на прежнем высоком уровне» (Кошкина, 1957, стр. 38).

Нам представляется, что в местах с меньшей плотностью популяции, где условия были несколько хуже, чем в оптимальных стациях, и где естественный отбор продолжал интенсивно действовать, а сами условия жизни вызывали у грызунов состояние напряжения, жизнеспособность оказалась, в конечном счете, выше, чем в местообитаниях с оптимальными условиями. Плодовитость, то есть число рождающихся детенышей, здесь оказалась выше, развитие более жизнеспособного молодняка шло быстрее, а численность за счет значительного отсеивания менее жизнеспособных особей оказалась ниже. Следовательно, естественный отбор здесь действует более жестко. По-видимому, сходное положение наблюдается и на границе ареала, где отмечается повышенная плодовитость особей (Наумов, 1945, 1948).

Можно предполагать, что некоторое значение в падении жизнеспособности зверьков в популяции может иметь инбридинг (Павлинин, Шварц, 1955). Изучать эту

сторону жизни диких животных, в частности мелких грызунов, методически сложно. Подобное исследование было проведено с популяцией лесной мыши *Apodemus sylvaticus* Хэккером и Пирсоном (Haecker, Pearson, 1952), которые пришли к выводу, что в естественной популяции возможность тесного инбридинга невелика. Мы не склонны придавать инбридингу, даже если он и имеет место, большого значения в изменении жизненности популяции мышевидных грызунов. У мелких грызунов смена поколений происходит так быстро, индивидуальная жизнь особи столь коротка, что каждое следующее поколение развивается в условиях другой температуры и влажности, иного кормового состава, иной радиации и т. д. Если одно поколение родилось в апреле—мае и проходило свое развитие в мае—июне, то его потомство, родившееся в июне—июле, будет проходить развитие в конце лета и приобретет качественно другие физиологические свойства.

Сезонные изменения физиологических особенностей грызунов, их поведение, реакция на внешние воздействия, яды и т. п. подверглись разностороннему изучению, и по этим вопросам имеется обширная литература (Варшавский, 1937; Шилова, 1949; Варшавский и др., 1949; Ладыгина, 1952; Sealander, 1952 и др.).

Вследствие «эфемерности» мышевидных грызунов сезонные различия накладываются на частично обновленную популяцию. Эта текучесть, подвижность состава популяции во времени в какой-то мере компенсирует вред, причиняемый инбридингом. С другой стороны, безусловно положительную роль в повышении жизненности играет смена мест обитания при миграциях, что было отмечено Павлиным и Шварцем.

Какова же дальнейшая судьба популяции после снижения численности, каким бы фактором оно ни было вызвано?

Пережившие «катастрофу» единичные уцелевшие особи вряд ли будут обладать высокой жизненностью, однако в данный момент они все же оказываются более жизненными, чем особи, которые не выдержали угнетения и погибли. То, что этим особям удалось противостоять элиминирующему фактору, уничтожившему подавляющее большинство популяции, дает им первое маленькое преимущество в борьбе за существование. Живой организм сталкивается с различными неблагоприятными условиями. Спротивляясь угнетающим воздействиям, организм либо погибает, если неблагоприятный фактор действует чрезмерно сильно, а организм, со своей стороны, исчерпал все возможности приспособления или изменения, либо, преодолевая неблагоприятное воздействие среды, выживает. В таком случае организм становится более устойчивым, резистентным к данному фактору.

Более того, имеются основания полагать, что «любой агент, повышающий резистентность организма, может оказаться полезным для предотвращения или ослабления эффекта от последующего чрезмерного действия какого-либо другого вредного агента» (Барбашова, 1958). Много примеров усиления устойчивости к различным факторам при воздействии одного какого-либо агента приводит Селье (Selye, 1950). Все это свидетельствует о том, что преодоление одного неблагоприятного воздействия может, по-видимому, в некоторых случаях повысить жизненность организма. Уцелевшие после массовой гибели грызуны, в силу своей относительно невысокой жизненности и вследствие того, что они только что перенесли угнетающее воздействие фактора, вызвавшего вымирание популяции, вынуждены сопротивляться очень сильному противодействию факторов среды. Эта суровая борьба за существование является причиной того, что выжившие, выдержавшие эту борьбу, прошедшие через жесткий отбор, становятся потенциально более жизненными. Проявлением этой жизнеспособности является высокая плодовитость в годы пониженной численности грызунов (перед новым подъемом) и на границе ареала, где борьба за существование протекает наиболее остро.

«Размножение, — пишет Кошкина, — было наиболее интенсивным в годы невысокой нарастающей численности полевков». Олсуфьев (1947) также отмечает, что в момент нарастания численности полевки не заболели туляремией, не-

смотря на наличие резервуара инфекции в природе, проявляя высокую резистентность к инфекции (один из показателей высокой жизнеспособности!). Кучерук и Дунаева (1948) отметили затухание эпизоотии пастереллеза в период нарастания численности полевков Брандта.

Процесс нарастания численности длится у многих видов, вероятно, 3—4 года, если в условиях жизни не происходит резких отклонений от средних показателей для данного района. Нельзя не согласиться с мнением Семенова-Тян-Шанского и Насимовича (1949), что метеорологические факторы, связанные с кормовыми условиями, скорее нарушают цикличность, нежели создают ее. Отклонения метеорологических факторов от средних для данного места и сезона могут либо вызвать более раннюю гибель популяции, либо, наоборот, сохранить ее в неустойчивом положении во время пика численности еще на некоторое, непродолжительное время.

У видов, заселяющих сельскохозяйственные угодья, агротехническая деятельность человека держит численность популяции на низком, более или менее ровном уровне. Никакой периодичности в динамике численности грызунов здесь быть не может. Массовые размножения в районах интенсивного земледелия могут наблюдаться лишь вследствие серьезных нарушений агротехники, о чем говорилось в начале статьи.

*

Анализ имеющихся материалов по динамике численности грызунов в местах, где деятельность человека существенно не влияет на условия их жизни, приводит нас к выводу о важнейшей роли изменения жизнеспособности популяции для изменения ее численности. Жизнеспособность популяции подвержена периодическим колебаниям, что приводит к периодическим изменениям численности грызунов.

Популяция в период массового размножения, вследствие ослабления борьбы за существование и естественного отбора, имеет низкую жизнеспособность, обуславливающую последующее снижение численности грызунов; внешние же факторы (биотические или абиотические) являются, по существу, лишь внешним толчком к скорейшему вымиранию зверьков. Низкая жизнеспособность грызунов в период максимальной численности популяции проявляется в низкой плодовитости, медленном развитии молодняка и в повышенной восприимчивости к инфекциям.

Борьба за существование, преодоление неблагоприятного воздействия факторов внешней среды являются основной движущей силой в повышении жизнеспособности грызунов. Естественный отбор, отменяя слабых, нежизнеспособных особей, обеспечивает выживание наиболее приспособленных, что, в конечном счете, способствует созданию жизнеспособной популяции.

ЛИТЕРАТУРА

- Барбашова З. И., 1958. Роль верхних шейных симпатических узлов в реакции на проникающее излучение у контрольных и акклиматизированных к гипоксии крыс. Сб. «Радиобиология». АН СССР, М.
- Бердников В. А., 1934. Эпизоотия туляремии на мышевидных грызунах как причина вспышки на людях. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIII, вып. I.
- Варшавский С. Н., 1937. Закономерности сезонных передвижений мышевидных грызунов. Зоол. ж., т. XVI, вып. 2.
- Варшавский С. Н., Крылова К. Т., Лукьянченко И. И., 1949. Некоторые особенности сезонной динамики микропопуляций мышей и полевков в период пониженной численности. Зоол. ж., т. XXVIII, вып. 2.
- Громашевский А. В., 1942. Общая эпидемиология. М.
- Здродовский П. Ф., 1950. Проблема реактивности в учении об инфекции и иммунитете. М.
- Зильбер Л. А., 1948. Основы иммунитета. М.

- Златогоров С. И., 1916. Об инфекции. Практическая медицина, № 1.
- Исаков Ю. А., 1947. О массовом размножении и гибели мышевидных грызунов в Рязанской обл. Новости медицины, № 5.
- Калабухов Н. И., 1949. Значение грызунов как фактора очаговости некоторых инфекций. Зоол. ж., т. XVIII, вып. 5.
- Кошкина Т. В., 1957. Сравнительная экология рыжих полевков в северной тайге. Фауна и экология грызунов, вып. 5.
- Кучерук В. В., 1950. Спонтанные эпизоотии и их значение в регуляции численности грызунов. Тезисы докл. II экологич. конф., ч. 2, Киев.
- Кучерук В. В., Дунаева Т. Н., 1948. Материалы по динамике численности полевки Брандта. Фауна и экология грызунов, вып. 3. МОИП.
- Кучерук В., Рюмин А., 1938. Материалы по изучению популяции серой полевки (*Microtus arvalis*) в условиях Московской области в 1934—1935 гг. Бюлл. научн. студенч. кружка МГУ, вып. 1.
- Ладыгина Н. М., 1952. Сезонные изменения реакции домовых мышей *Mus musculus* на воздействие температуры. Зоол. ж., т. XXXI, вып. 5.
- Лэк Д., 1954. Численность животных и ее регуляция в природе. М.
- Мечников И. И., 1903. Невосприимчивость в инфекционных болезнях.
- Наумов Н. П., 1945. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция. Ж. общ. биол., т. VI, № 1.
- Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Насимович А. А., Новиков Г. А., Семенов-Тянь-Шанский О. И., 1948. Норвежский лемминг. Фауна и экология грызунов, вып. 3.
- Олсуфьев Н. Г., 1947. О ландшафтных типах туляреминых очагов средней полосы РСФСР. Зоол. ж., т. XXVI, вып. 3.
- Павлинин В. Н., Шварц С. С., 1955. Поддержание жизнеспособности у млекопитающих в природных условиях. Ж. общ. биол., т. XVI, № 4.
- Пегельман С. Г., Бобович В. Т., 1958. О влиянии физиологического состояния грызуна на вирулентность бактерий. Сб. «Биологические основы борьбы с грызунами». Тр. Всес. ин-та защиты растений, вып. 12.
- Поляков И. Я., 1949. Теоретическая сущность учения о периодичности массовых размножений полевков и мышей. Ж. общ. биол., т. X, № 3.
- Поляков И. Я., 1954. К теории прогноза численности мелких грызунов. Ж. общ. биол., т. XV, № 2.
- Поляков И. Я., Пегельман С. Г., 1950. Некоторые возрастные особенности требований общественной полевки (*Microtus socialis*) к температурным условиям. Ж. общ. биол., т. XI, 6.
- Свириденко П. А., 1934. Размножение и гибель мышевидных грызунов. Тр. по защите растений, IV сер., вып. 3.
- Свириденко П. А., 1935. Факторы, ограничивающие численность мышевидных грызунов. Уч. зап. МГУ, вып. 4.
- Сдобников В. М., 1959. Динамика численности популяций млекопитающих и птиц на Северном Таймыре. Зоол. ж., 38, вып. 11.
- Северцов С. А., 1936 а. Морфологический прогресс и борьба за существование. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5.
- Северцов С. А., 1936 б. Эволюционное учение и некоторые проблемы народного хозяйства. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И., Насимович А. А., 1949. Особенности колебаний численности рыжих полевков. Природа, № 3.
- Формозов А. Н., 1937. Программа и методика работ наблюдательных пунктов по учету мышевидных грызунов в целях прогноза их массового появления. Уч. зап. МГУ, т. XI, Биология.
- Формозов А. Н., 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930—1940 гг. Фауна и экология грызунов, вып. 3.
- Chitty D., 1952. Mortality among Voles (*Microtus agrestis*) at Lake Vyrnvy Montgomeryshire, in 1936—1939. Philos. Trans. 236 (ref. J. of Animal Ecology, vol. 23, No. 1, 1954).
- Crew F. A. E., Mirskaja L., 1931. The Effect of Density on an Adult Mouse Population. Biologia generalis. Bd. VII. Wien—Leipzig.
- Elton Ch., 1925. Plague and the Regulation of Numbers in Wild Mammals. J. Hyg., vol. 24, No. 2.
- Elton Ch., 1927. Animal Ecology.
- Elton Ch., 1931. The Study of Animal Diseases among Wild Animals. J. Hyg. vol., 31, No. 4.

- Elton Ch., 1939. The Natural Control of Rodent Population. Proc. of the Sixth Pacific Science Congress, vol. V.
- Elton Ch., 1953. The Ecology of Animals. London—New York.
- Frank Fr., 1957. The Causality of Microtine Cycles in Germany. J. Wildlife Manag., 21, No. 2.
- Haecker H. P., Pearson H. S., 1952. The Growth, Wandering, and Variation of the Longtailed Fieldmouse *Apodemus sylvaticus*. III. Wandering Powers and Distribution. Biometrika, 39.
- Hamilton W. J., 1937. The Biology of Microtine Cycles. J. Agric. Res., vol. 54.
- Lack D., 1948. The Significance of Litter-Size. J. Animal Ecol., vol. 17, No. 1.
- Selye H., 1950. The Physiology and Pathology of Exposure to Stress. Montreal.
- Sealander J. A., 1952. The Relationship of Nest Protection and Huddling to Survival of *Peromyscus* at Low Temperature. Ecology, vol. 33, No. 1.
- Topley 1926. Three Milroy Lectures on Experimental Epidemiology. The Lancet, 6, 13, 27.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
21. VII 1961

NÄRILISTE ARVUKUSE KÕIKUMISE PÕHJUSTEST

S. Pöögelmann,
agronoomiakandidaat

Resümees

Kultuurpinnaseid asustavate näriliste arvukus on tihedalt seotud inimese agrotehnilise tegevusega. Loomulikku dünaamikat võib jälgida ainult nende liikide arvukuses, keda inimtegevus otseselt ei mõjusta, nimelt tundrat ja metsa asustavate liikide (lemmingid, mõned leethiired) juures, kellel on ilmnenud olulisi perioodilisi arvukuse kõikumisi.

Analüüsid näiliste arvukuse dünaamika kohta kogutud materjale, mis pärinevad paikadest, kus inimese tegevus ei avalda mõju näriliste elutingimustele, jõuame järeldusele, et arvukuse muutumises on kõige olulisemaks teguriks populatsiooni elujõulisus, mis peitub tema sisemises struktuuris. Populatsiooni elujõulisus allub perioodilistele kõikumistele, mis viib näriliste arvukuse muutumisele.

Arvukuse tõusu perioodil, s. o. massilise paljunemise ajal, on populatsioon olelusvõitluse ja loomuliku valiku nõrgenemise tagajärjel madala elujõulisusega, mis järgnevalt põhjustab languse näriliste arvukuses. Välised tegurid (kas biotilised või abiootilised) aga osutuvad sageli ainult väliseks tõukeks loomakeste kiiremale väljasuremisele. Näriliste madal elujõulisus populatsiooni maksimaalse arvukuse perioodil avaldub madalas sigivuses, noorloomade aeglases arenemises ja suures vastuvõtlikkuses epizootiale. Olelusvõitlus ja väliskeskkonna tegurite ebasoodsa mõju likvideerimine on peamiseks liikumapanevaks jõuks näriliste elujõulisuse tõstmisel. Suurem elujõulisus, mis avaldub suuremas sigivuses, noorloomade kiiremas arenemises ja vastupanus infektsioonidele, on märgatav momendil, millal näriliste teataval määral kasvav arvukus pole eriti kõrge, ja areaali piiril.

Põllumajandusrajoone asustavatel liikidel aitab inimese agrotehniline tegevus säilitada populatsioonide arvukuse enam-vähem stabiilsel tasemel.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetusse
21. VII 1961

ON SOME PROBABLE REASONS FOR THE FLUCTUATIONS IN THE NUMBERS OF RODENTS

S. Pöögelmann

Summary

The numbers of rodents occupying the sown areas closely depend on man's agricultural activity. The natural dynamics of rodent populations can be studied only in species unconnected with human civilization. The most significant fluctuation in numbers is displayed in species that occupy polar areas and forests. Sometimes these fluctuations are regular in their periodicity and sometimes not, but there are always considerable rapid decreases after maximum density. The fluctuation in numbers occur even when no destroying factors appear and the environmental conditions remain for some time on a constant level.

The factors of animal environment are of great importance in population dynamics. But some evidence has been accumulated to suggest that the internal oscillations peculiar to the population itself play an important enough part in population dynamics. Having reached its highest density due to optimum state of environmental factors, after a certain period of time the population has a very low vital power dependent on the low struggle for life and an absence of stress. The low vital power is revealed in a reduced reproduction rate of the population as a whole, in the slow development of the young ones, as well as in increased susceptibility to the diseases which cause the development of plagues in such populations. Thus it may be supposed that it is the low vital power of the population that decreases the numbers of rodents after periods of the highest density. The external factors, both physical and biotical, are in many cases only an inciting stimulus to a further rapid extinction.

Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,
Institute of Experimental Biology

Received
July 21st, 1961