

IVAN A. KSHNYASEV, YULIYA A. DAVYDOVA, Jekaterinburg (Russland)

### **Bewertung der Verzögerung der Anzahl von Mauswieseln *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) nach der Dichtezunahme von Kleinsäugetieren**

Schlagworte/ key words: Kleinsäugetiere, Populationsdynamik, Mauswiesel, *Mustela nivalis*, Raubtier-Beute-Beziehungen, Mittelural, Russland

#### **Einleitung**

Der zyklische Charakter der Populationsdynamik vieler Arten von Kleinsäugetieren interessiert die Ökologen seit vielen Jahrzehnten und die Ermittlung der Mechanismen von vieljährigen Zyklen ist eines der wichtigsten Probleme der Populationsökologie (LIDICKER 1988; KREBS 1996; NORRDAHL & KORPIMÄKI 2002). Heute gibt es Dutzende Hypothesen zur Erklärung dieser Erscheinung (BATZLI 1992; KREBS 1996; STENSETH 1999; KORPIMÄKI et al. 2004). Bei der Beschreibung der zyklischen Dynamik der Populationsdichte werden die Modelle der Autoregression zweiter Ordnung erfolgreich angewendet (BJORNSTAD et al. 1995; TKADLEC & STENSETH 2001; KSHNYASEV 2004). Für die verzögernde Abhängigkeit der Populationsdichte sind Interpretationen als Folgen des Einflusses von Futtermitteln (siehe KLEMOLA et al. 2000), von Raubtieren (HANSKI et al. 1993; GILG et al. 2006; KORPIMÄKI et al. 2005; siehe auch im Literaturverzeichnis), mit Parasiten (SMITH et al. 2008), vom Muttereffekt (GINZBURG 1998), von Veränderungen der Reproduktionsdauer in Abhängigkeit von der Populationsdichte (SMITH et al. 2006) u. a. vorgeschlagen worden. Für Selbstschwankungen im System „Ressourcen-Verbraucher“ ist „die Trägheit“ notwendig

– die Verzögerung (Viertelperiode, z. B. für dreijährige Zyklen – etwa 9 Monate) der Reaktion (oder Nacheffekt) einer Komponente auf die Veränderung der anderen (siehe: MAY 1981; VOLKENSSTEIN 1988; S. 581). Eine der bekanntesten Hypothesen zur Erklärung der Populationszyklen bei Kleinsäugetieren ist das Modell „Raubtier-Beute“. Bekanntlich ist für die erfolgreiche Reproduktion (angemessene Reproduktionsmenge) bei den weniger mobilen Musteliden, wie Mauswiesel und Hermelin sowie für deren erfolgreiches Überwintern ist eine angemessene Abundanz von Beutetieren notwendig (SUNDELL & YLONEN 2008). Das Ziel des vorliegenden Beitrages ist die Bewertung der Verzögerung der Anzahl von Mauswiesel nach der Zunahme der Populationsdichte von Kleinsäugetieren und die Überprüfung der Hypothese über die Schlüsselrolle der spezifischen Raubtiere in der zu beobachtenden Populationsdynamik von Kleinsäugetieren.

#### **Untersuchungsgebiet**

Die Angaben sind im Forschungsrevier des staatlichen Naturschutzgebietes bei Vissim (Nadelwälder der südlichen Taiga, Mittel-

ral, Niedergebirgsrayon Sutuk, N57°22'402", E59°46'409", 566 m über dem Meer) erarbeitet worden.

## Material und Methoden

Zählungen von Kleinsäugetieren erfolgten im Zeitraum 1994(5)–2003 dreimal jährlich (im Frühling, Sommer und Herbst) und 2004–2008(9) viermal jährlich (auch im Winter) mit Hilfe von Lebendfallen (für Nagetiere, Spitzmäuse und kleine Musteliden) und mit Hilfe von Schlagfallen (für Nagetiere, Spitzmäuse). Es wurden etwa 10.000 (9943) Fallen kontrolliert, dabei über 1628 Kleinsäugetiere gefangen. Bei jedem gefangenen Tier wurden Art (die Wühlmaus- und Spitzmausarten wurden als Gesamtarten *Microtus* spp., *Sorex* spp. betrachtet), Geschlecht und Reproduktionsstatus festgestellt. Das Gesamtverzeichnis aller Arten von Kleinsäugetieren des Naturschutzgebietes Vissim ist in früher veröffentlichten Beiträgen angeführt (siehe BERDYUGIN 1975).

Die Rötelmaus (*Myodes [Clethrionomys] glareolus* Schreber, 1780) dominiert in der Kleinsäugetiergesellschaft des Forschungsreviers mit einem Anteil von 46 %. Zahlenmäßig an zweiter Stelle sind Spitzmäuse (*Sorex* spp.) und Graurötelmäuse (*C. rufocanus* Sundevall, 1846) (21.5 % und 14.8 % entsprechend). Waldmäuse (*Apodemus [Sylvaemus] uralensis* Pall., 1771), Wühlmäuse (*Microtus* spp.) und Polarrötelmause (*C. rutilus* Pall., 1779) sind zahlenmäßig

schwächer vertreten (5.7 %, 5.2 %, 2.1 % entsprechend).

Bei der statistischen Auswertung wurden Informationskriterien nach ANDERSON et al. (2000) angewendet.

## Ergebnisse

Für die Populationsdynamik von Kleinsäugetieren in den Nadelwäldern des Mittelurals sind regelmäßige Fluktuationen (Abb. 1 a) kennzeichnend, die mit binären Schwankungen vergleichbar sind, die aus ein- oder dreijährigen Zyklen bestehen. Alle Jahre der durchgeführten Beobachtungen sind in drei Gruppen eingeteilt – in die Phasen des dreijährigen Populationszyklus: „Depression“, „Wachstum“, „Peak“, die sich durch Dichte und Struktur der Population wesentlich unterscheiden. Kennzeichnend z.B. für die Populationsdynamik von Rötelmäusen in den Phasen „Peak“ ist das Fehlen von geschlechtsreifen (diesjährigen Tieren im Alter von 1–4 Monaten) Tieren und ein frühes Reproduktionsende (KSHNYASEV & DAVYDOVA 2005, 2007).

Die Ermittlung des besten Prädiktors (*minAIC*) für das Fangen von Mauswiesel (dichotome Antwort: ja/nein) unter den Kennzahlen der Dichte von Kleinsäugetieren in verschiedenen Zeitabschnitten des laufenden und des vorigen Jahres ergab die Verzögerungszahl ca. 9 Monate (siehe Abb. 1 b, c und Tab. 1). Dies entspricht der theoretischen Hypothese und kann

Tabelle 1 Auswahl der Modelle und Bewertung der Verzögerung der Anzahl von Mauswiesel *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) nach der Zunahme der Populationsdichte von Kleinsäugetieren. Mittelural, Naturschutzgebiet Vissim, 1994(5)–2008(9)

Prädiktoren: Dichte von Beute- tieren	Verzögerung, Monate	K	-2LL	G <sup>2</sup> (K-1)	p ≤	Informationsstatistiken	
						ΔAIC*	wAIC
im Herbst (t-1)	9-12	2	0.00	17.32	0.00003	0.00	0.9640
im Frühling (t)	3-6	2	6.68	12.44	0.0004	6.68	0.0342
im Sommer (t)	0-3	2	14.61	4.51	0.034	14.61	0.0006
im Sommer (t-1)	12-15	2	15.76	1.56	0.211	15.76	0.0004
im Frühling (t-1)	15-18	2	16.50	0.83	0.364	16.50	0.0003
im Herbst (t)	-3-0	2	19.04	0.08	0.781	19.04	0.0001

Anmerkung: \* – minAIC=4

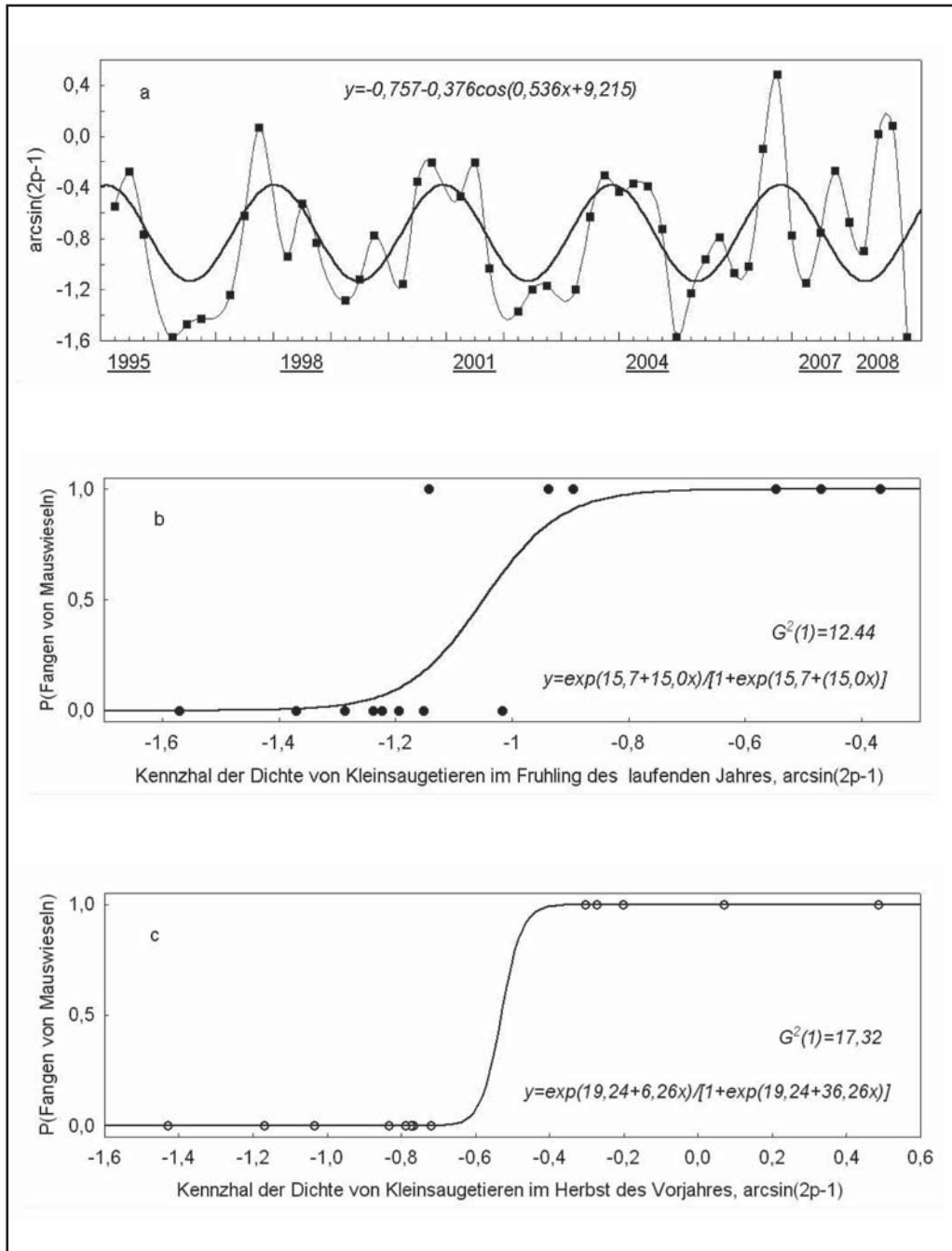


Abb. 1. *Vieljährige Dynamik von Kleinsäugetieren und deren Approximation durch harmonische Schwankung (a), unterstrichene Jahre – Fangen von Mauswieseln im Herbst und/oder im Sommer. Abhängigkeit der Anzahl von gefangenen Mauswieseln *Mustela nivalis* von der Dichte (arcsin(2p-1)) von Kleinsäugetieren in den vorherigen Zeitabschnitten: b) – im Frühling des laufenden Jahres, c) – im Herbst des Vorjahres; Logit-Regression ( $y=1 -$  Jahre des Fangens von Mauswieseln). Mittelural, Naturschutzgebiet Vissim, 1994(5)–2008(9).*

biologisch eindeutig interpretiert werden: für das erfolgreiche Überwintern von Mauswiesel sind eine ausreichende Anzahl von Beutetieren und eine angemessene Raubtierdichte notwendig. Der saisonbedingte Charakter der Reproduktion von Kleinsäugetieren führt zu deren unkompensierbarem Schwund bei hoher Raubtierdichte – zum Nacheffekt der Wechselwirkung „Raubtier-Beute“. Die Kontingenz zwischen „Peak“ und „Depression“ im Populationszyklus von Kleinsäugetieren und des Fangens von Mauswiesel (0/5; 9/1 (p(Fisher exact 2-tailed test)=0.002)) stimmt mit der Hypothese (HANSKI et al. 1993; GILG et al. 2006) überein, dass der Schlüsselfaktor der Sterblichkeit von Kleinsäugetieren in der Phase „Peak“ und der Hauptgrund der nachfolgenden „Depression“ die Aktivität von spezialisierten Raubtieren ist.

### Zusammenfassung

Im Mittelural wurden Untersuchungen zu den Räuber-Beute-Beziehungen von Keinsägern und Kleinmusteliden gemacht. Der Schlüsselfaktor der Sterblichkeit von Kleinsäugetieren in der Peakphase und der Hauptgrund der nachfolgenden Depression ist die Aktivität von spezialisierten Raubtieren.

### Summary

XXXXXXXX

### Резюме

Поиск наилучшего предиктора для поимок ласки (дихотомический отклик: да/нет) среди индексов плотности мелких млекопитающих в различные сроки текущего и предыдущего года дал оценку запаздывания порядка 9 мес. Это отвечает предсказаниям теории и имеет ясную биологическую интерпретацию: для успешной зимовки ласки необходимы достаточное обилие жертв и умеренная плотность хищников. Сезонный характер репродукции мелких млекопитающих приводит к некомпенсируемой их

убыли при высокой плотности хищников – возникновению эффекта последействия во взаимодействии «хищник–жертва». Наблюдаемая сопряженность перехода «пик» – «депрессия» в популяционном цикле мелких млекопитающих и поимок ласки также согласуется с предположением, что главным фактором смертности мелких млекопитающих в фазе «пика» и причиной последующей «депрессии» является влияние хищников-специалистов.

### Danksagung

Die Verfasser danken herzlich der Verwaltung und den Inspektoren des staatlichen Naturschutzgebietes Vissim für die Unterstützung bei den Forschungsarbeiten. Die Arbeit wurde unterstützt von RFBR (Projekt 09-04-00824).

### Literatur

(\*) – in Russ.

- ANDERSON, D.R.; BURNHAM, K.P. & THOMPSON, W.L. (2000): Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. – *Journal of Wildlife Management* **64** (4): 912–923.
- BERDYUGIN, K.I. (1975): A Rodent Fauna of Visimskiy reserve. – In: Information materials of Middle-Urals biogeocenological station. – Sverdlovsk: 75–78. (\*)
- BATZLI, G.O. (1992): *Dynamics of small mammal populations: a review*. – *Wildlife 2001: Populations* (eds. D.R. McCullough, & R.H. Barrett): 831–850.
- BJORNSTAD, O.N.; FALK, W. & STENSETH, N.C. (1995): A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modeling approach – *Proc. R. Soc. Lond. Biology* **262**: 127–133.
- GILG, O.; SITTNER, B.; SABARD, B.; HURSTE, R.; SANŮ, R.; DELATTRE, P. & HANSKI, I. (2006): Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. – *Oikos* **113** (2): 193–216.
- GINZBURG, L.R. (1998): Inertial growth. Population dynamics based on maternal effects. – In: *Maternal effects as adaptations?* (eds. T.A. Mousseau, C.W. Fox). – Oxford Univ. Press, NY: 42–53.
- HANSKI, I.; TURCHIN, P.; KORPIMÄKI, E. & HENTTONEN, H. (1993): Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. – *Nature* **364**: 232–235.
- KLEMOLA, T.; NORRDAHL, K. & KORPIMÄKI, E. (2000): Do delayed effects of overgrazing explain population cycles in voles? – *Oikos* **90** (3): 509–516.
- KORPIMÄKI, E.; BROWN, P.R.; JACOB, J. & PECH, R.P. (2004): The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? – *Bioscience* **54** (12): 1071–1079.

- KORPIMÄKI, E.; NORRDAHL, K.; HUITU, O. & KLEMOLA, T. (2005): Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species – Proc. R. Soc. Lond. Biology **272**: 193–202.
- KREBS, C.J. (1996): Population cycles revisited – J. Mammal. **77** (1): 8–24.
- KSHNYASEV, I.A. (2004): A zonal gradient in *Clethrionomys* population dynamics in North-East Europe. – In: Methods of Population Biology. – Syktyvkar: Komy-SC (UB RAS) (1): 123–124. (\*)
- KSHNYASEV, I.A. & DAVYDOVA, Yu.A. (2005): Dynamics of *Clethrionomys* population density and structure in Southern taiga. – Vestnik of Nizhny-Novgorod State University. Biology **1** (9): 113–123. (\*)
- KSHNYASEV, I.A. & DAVYDOVA, Yu.A. (2007): Machinery of population cycles in small mammals: intrinsic and extrinsic components. – In: Theriofauna of Russia and surround territory. – Moscow: 246. (\*)
- LIDICKER, W.Z. Jr. (1988): Solving the enigma of microtine «cycles» – J. Mammal. **69** (2): 225–235.
- MAY, R.M. (1981): Theoretical ecology, principles and applications. – 2nd Edition. Blackwell Scientific Publications. – Oxford: 489.
- NORRDAHL, K. & KORPIMÄKI, E. (2002): Changes in population structure and reproduction during a 3-yr population cycle of voles. – Oikos **96** (2): 331–345.
- SMITH, M.J.; WHITE, A.; LAMBIN, X.; SHERRATT, J.A. & BEGON, M. (2006): Delayed density-dependent season length alone can lead to rodent population cycles. – American Naturalist **167** (5): 695–704.
- SMITH, M.J.; WHITE, A.; SHERRATT, J.A.; TELFER, S.; BEGON, M. & LAMBIN, X. (2008): Disease effects on reproduction can cause population cycles in seasonal environments. – Journal of Animal Ecology **77** (2): 378–389.
- STENSETH, N.C. (1999): Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. – Oikos **87** (3): 427–461.
- SUNDELL, J. & YLONEN, H. (2008): Specialist predator in multi-species prey community: boreal voles and weasels. – Integrative Zoology **3** (1): 51–63.
- TKADLEC, E. & STENSETH, N.C. (2001): A new geographic gradient in vole population dynamics. – Proc. R. Soc. Lond. Biology **268**: 1547–1552.
- VOLKENSHTEIN, M.V. (1988): Biophysics. – Moscow: Nauka: 592. (\*)

#### *Anschriften der Verfasser:*

Dr. IVAN A. KSHNYASEV  
Institut für Ökologie von Pflanzen und Tieren  
der Uraler Abteilungen der Russischen Akademie der Wissenschaften  
8 Marta Str. 202  
Jekaterinburg, 620144, Russland  
E-Mail: kia@ipae.uran.ru

Dr. YULIYA A. DAVYDOVA  
Institut für Ökologie von Pflanzen und Tieren  
der Uraler Abteilungen der Russischen Akademie der Wissenschaften  
8 Marta Str. 202  
Jekaterinburg, 620144, Russland  
E-Mail: davydova@ipae.uran.ru