

Gabriela Bujalska
Zakład Populacji
Instytut Ekologii PAN
Dziekanów Leśny k. Warszawy
05-150 Łomianki

Ekologiczne aspekty rozrodczości nornicy rudej, *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780)*

Ecological aspects of the reproduction of *Clethrionomys* *glareolus* (Schreber 1780)

1. Metody określania rozrodczości

Rozrodczość wyrażona liczbą urodzonych w populacji osobników jest obok śmiertelności i migracji podstawową składową zmian liczebności. O liczbie urodzonych decyduje liczba samic ciężarnych, wielkość miotu i czas trwania ciąży (Bujalska, Andrzejewski i Petruszewicz 1968, Petruszewicz 1968).

Badania laboratoryjne i terenowe dostarczyły wielu danych o stymulującym bądź hamującym działaniu czynników fizycznych i biotycznych środowiska. Czynniki te modyfikują przebieg rozrodczości w kolejnych etapach rozrodu — począwszy od osiągnięcia dojrzałości płciowej, wystąpienia prawidłowego cyklu estralnego i zapłodnienia a skończywszy na wydaniu na świat i wykarmieniu młodych. Podczas każdego z tych etapów rozrodczość reaguje na różnego typu bodźce. Ekologa interesuje przede wszystkim zakres zmienności i aktualna wielkość poszczególnych wartości określających rozrodczość obserwowanej populacji.

Stosowanie metody CMR zmusza badacza do użycia prostych ocen przyżyciowych. Dojrzałość płciową samic określa się na podstawie obserwacji perforacji wejścia do pochwy. Widoczne jest to na ogół bez użycia narzędzi, czasem konieczne jest sprawdzenie za pomocą cienkiego patyczka. Otwarcie wejścia do pochwy prawie zawsze wiąże się z osiągnięciem dojrzałości płciowej. Zdarza się jednak, że pierwszy estrus występuje w jakiś czas później. Bujalska (1970) na 42 zaobserwowane przypadki otwierania się wejścia do pochwy w 33 stwierdziła jednoczesne występowanie estrus, w jednym przypadku estrus po upływie 8,5 doby, a w siedmiu pozostałych przypadkach nie zaobserwowano estrus ani żadnej fazy cyklu estralnego w dalszym ciągu okresu obserwacyjnego (4,5 do 11,5 doby). Toteż za bezsprzeczne kryterium osiągnięcia przez samice dojrzałości płciowej należy uznać wystąpienie pierwszego estrus.

Przebieg cyklu estralnego określa się na podstawie analizy rozmazów pochwowych. Technika pobierania rozmazów pochwowych po

* Opracowano w ramach problemu węzłowego nr 09.1.7 (grupa tematyczna „Optymalizacja produkcji populacji”).

złowieniu samicy jest prosta i wymaga tylko posiadania w terenie cienkiego patyczka owiniętego wata i szkiełka podstawowego. Rozmazy barwi się i analizuje pod mikroskopem w laboratorium. Rozmazy pochwowe *Clethrionomys glareolus* pobierali w warunkach naturalnych Larina i Golikova (1960), Bujalska i Ryszkowski (1966), Bujalska, Andrzejewski i Petrusiewicz (1968) oraz Bujalska (1970, 1973, 1975a, 1975b).

Wyróżnienie samic ciężarnych jest możliwe przede wszystkim na podstawie analizy rozmazów pochwowych (Bujalska i Ryszkowski 1966, Bujalska 1970). Za kryterium ciąży uznawano brak cyklu estralnego w okresie dłuższym niż jego wartość średnia. Ponadto rozmazy pochwowe ciężarnych samic mogą zawierać znaczną liczbę erytrocytów (na skutek wysięku krwi z łożyska). W czasie ciąży obserwuje się też gładką, bezstrukturalną postać śluzu, nierzadko zawierającego leukocyty. Obraz taki w 90% przypadków obserwowano u samic ciężarnych (Bujalska 1970).

Pomocą w wyróżnieniu samic ciężarnych mogą być obserwacje czopu kopulacyjnego, wizualne oznaki ciąży i systematyczny wzrost ciężaru ciała (umożliwia to wyróżnienie zaawansowanej ciąży, na 2—6 dni przed porodem — Bujalska 1970). U *Clethrionomys rufocanus* wizualnie można oceniać 15-dniową ciążę (Kalela 1957). Przy możliwości ekstrapolacji najpewniejszą oznaką przebytej ciąży jest obserwacja urodzin czy wygryzienie pól sutkowych, wskazujące na karmienie młodych.

Wielkość miotu można oceniać przyżyciowo tylko w przypadku obserwacji urodzin w pułapce lub gnieździe, gdy nie zachodzi podejrzenie kanibalizmu.

Oceny post mortem są stosowane w przypadkach dysponowania materiałem sekcyjnym. Szeroko wykorzystywano tego rodzaju dane przy użyciu rekomendowanej przez Międzynarodowy Program Biologiczny metody „Standard Minimum” (Grodziński, Pucek i Ryszkowski 1966). Analizie poddaje się stan gonad samców i samic, macicę (obecność embrionów, ich wielkość i liczbę, obecność plam implantacyjnych świadcząca o przebytej ciąży). Ten rodzaj danych obciążony jest najmniejszym błędem.

Czasem brak danych bezpośrednich zmusza do korzystania z pośrednich wskaźników określających rozrodczość zrealizowaną. Możliwe są na przykład analizy na podstawie struktury wiekowej populacji, z której wnioskować można o tempie rekrutacji (Gliwicz 1975).

Łatwość hodowli laboratoryjnej *C. glareolus* (Drożdż 1963, Buchalczyk 1970) stwarza możliwość uzyskania informacji trudnych do zdobycia w warunkach terenowych. Chodzi tu przede wszystkim o oceny wymagające serii obserwacji, a więc uwarunkowane łownością zwierzęcia, jak na przykład czas trwania ciąży i uzależnienie go od wielkości miotu i wieku samicy, czy czas trwania cyklu estralnego i jego faz. Innego typu parametry, jak osiągnięcie dojrzałości płciowej, liczba ciąż przypadających na samicę w czasie trwania sezonu rozrodczego i inne, modyfikowane przez czynniki populacyjne, powinny pochodzić z badanej populacji. Innymi słowy można transponować stałe wartości fizjologiczne obserwowane u badanego gatunku.

Często do określenia intensywności rozrodu konieczne jest poznanie jej miary w postaci liczby urodzonych osobników. Pozwala to m.in. wnioskować o migracji i śmiertelności — pozostałych procesach kształtujących dynamikę liczebności populacji.

W badaniach nad *C. glareolus* do wyliczenia liczby urodzonych stosowano wzór opisany przez Bujalską, Andrzejewskiego i Petrusewicza (1968), który jest modyfikacją wzorów stosowanych przez Elstera (1955) i Edmondsona (1960):

$$v_r = \frac{\bar{N}_p \cdot T \cdot L}{t_p},$$

gdzie v_r — liczba urodzonych, \bar{N}_p — średnia liczba samic ciężarnych, T — czas badań w dniach, L — wielkość miotu, t_p — czas trwania ciąży w dniach. Zastosowanie \bar{N}_p pozwala na uwzględnienie zmian liczby samic ciężarnych w badanym okresie, spowodowanych m.in. ich śmiertelnością, niemniej jednak tak wyliczone v_r jest zbyt wysokie w stosunku do realnej liczby urodzonych. We wzorze tym zakłada się bowiem, że każda ciężarna samica „rodzi” codziennie $1/t_p$ miotu — w rzeczywistości natomiast rodzi ona „skokowo” po upływie t_p dni — cały miot. Tak więc śmierć samicy po upływie $1/2 t_p$ spowoduje wliczenie do liczby urodzonych $1/2$ miotu, podczas gdy naprawdę nie urodził się jeszcze żaden osobnik¹. Błąd oceny będzie tym mniejszy, im bardziej odcinki T zbliżą się do wartości t_p i im mniejsza jest w badanym okresie śmiertelność samic ciężarnych.

Zastosowanie tego wzoru do badań nad produktywnością (Bujalska, Andrzejewski i Petrusewicz 1968, Petrusewicz i in. 1968) i demografią populacji *C. glareolus* (Bujalska 1975a, 1975b) pozwoliło na określenie śmiertelności w okresie gniazdowym, trudnej do określenia na innej drodze. Szeroką dyskusję na temat stosowania powyższego wzoru znaleźć można w książce Petrusewicza i Macfadyena (1970) i Petrusewicza (1978).

2. Tempo dojrzewania płciowego

Istotne znaczenie dla przebiegu rozrodu ma termin, w którym tegoroczne zwierzęta osiągają dojrzałość płciową. Zazwyczaj zwraca się uwagę na tempo dojrzewania płciowego samic — bezpośrednio wpływających na przebieg rozrodczości populacji.

Liczba samic dojrzałych określa potencjalną rozrodczość populacji (Bujalska 1970), a procent dojrzałych spośród wszystkich obecnych w populacji samic jest, obok procentu samic ciężarnych, wskaźnikiem intensywności rozrodu (Kalela 1957).

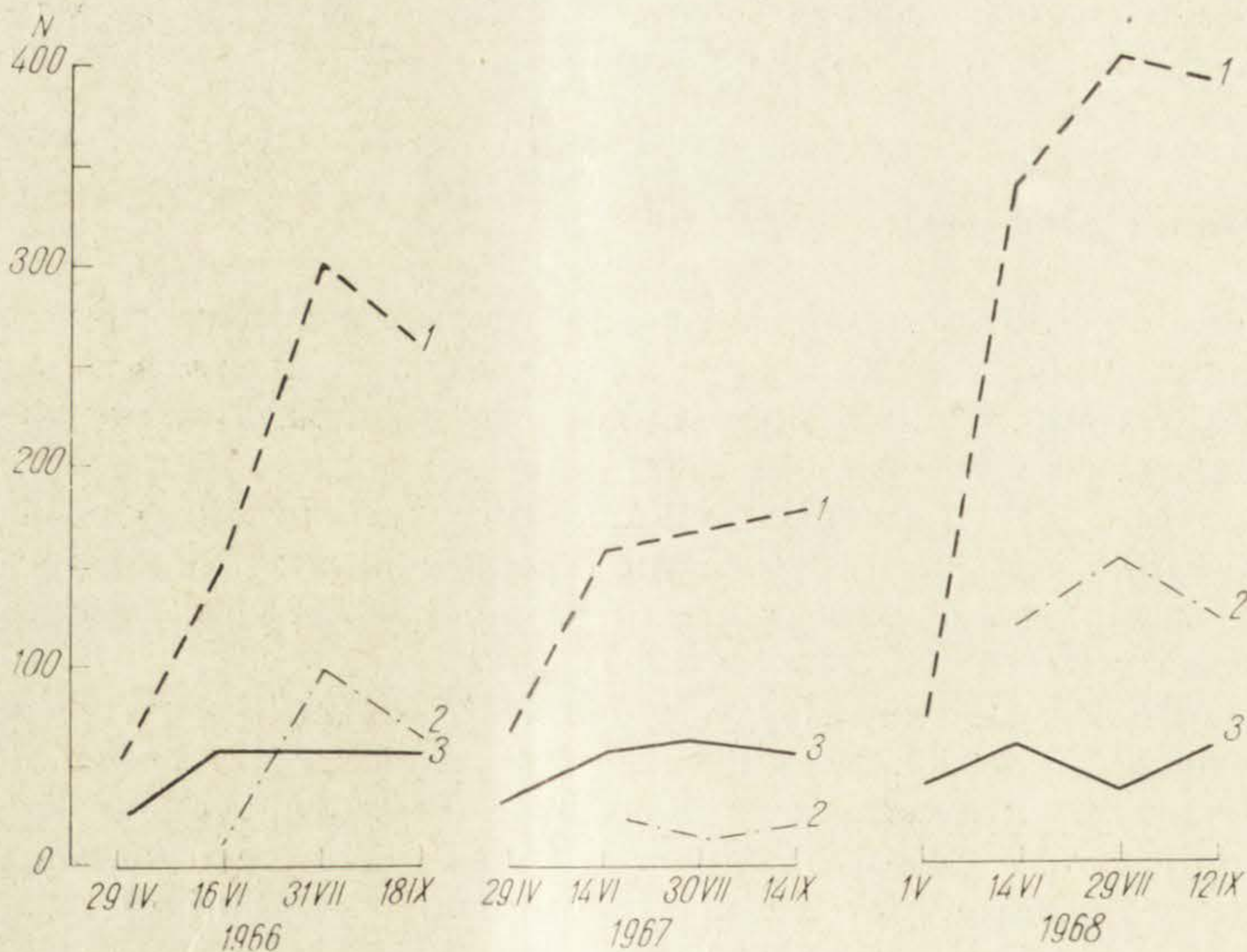
Samice *C. glareolus* dojrzewały w warunkach laboratoryjnych w wieku 1—1,5 miesiąca, a samce w wieku ok. 2 miesięcy (Buchalczyk 1970). Obserwacje prowadzone w warunkach naturalnych wskazują, że samice dojrzewały płciowo nawet w wieku poniżej miesiąca (45-dniowe samice wydawały na świat potomstwo — Bujalska, Andrzejewski i Petrusewicz 1968).

Pierwsze informacje dotyczące zmiennego tempa dojrzewania płciowego u *Clethrionomys* sp. znajdują się w pracy Kaleli (1957).

¹ Konsekwencją zbyt wysokiej wartości v_r jest również podwyższenie ocen śmiertelności osobników w okresie od urodzenia do pierwszego złowienia.

Zaobserwował on między innymi, że udział w populacji dojrzałych płciowo samic i samców był różny w trzech kolejnych latach badań. W latach 1954 i 1956, gdy liczebność populacji była niska, prawie wszystkie osobniki osiągały dojrzałość płciową w roku urodzenia, z tym że tempo dojrzewania było wolniejsze w drugiej połowie sezonu rozrodczego, gdy wzrastała liczebność populacji. W roku 1955, charakteryzującym się wysoką liczebnością populacji, część samic i prawie wszystkie samce nie osiągały dojrzałości płciowej. W innym miejscu natomiast, gdzie liczebność populacji była w tym roku dwukrotnie wyższa, zarówno samce jak i samice nie osiągały dojrzałości płciowej w roku ich urodzenia. Fakt ten wyklucza wpływ czynników meteorologicznych na tempo dojrzewania płciowego. Jedynym wyjaśnieniem mógł być wpływ zagęszczenia populacji. Podobną interpretację dotyczącą wpływu zagęszczenia populacji na tempo dojrzewania płciowego *C. glareolus* znaleźć można w pracach Zejdy (1961, 1964, 1967) i Jewella (1966).

Próbie wyjaśnienia mechanizmów ekologicznych regulujących zmiany tempa dojrzewania tegorocznych osobników na początku i pod koniec sezonu rozrodczego, jak również w różnych fazach cyklu populacyjnego, podjęła Kořkina (1965), opierając się na prowadzonych w latach 1958—1964 badaniach nad populacją *C. rutilus*. Autorka wiąże osiąganie dojrzałości płciowej z aktualnym zagęszczeniem populacji i wymaganiami przestrzennymi dojrzałych osobników: areał osobniczy jest większy przy niskim i mniejszy przy dużym zagęszczeniu, a wraz ze wzrostem zagęszczenia populacji wzrasta stopień nakrywania się areałów. Tak więc hamowanie dojrzewania płciowego wiązać należy z tendencjami terytorialnymi dojrzałych osobników. Pogląd o istnieniu tendencji terytorialnych u dojrzałych samic (w przeciwieństwie do samic



Rys. 1. Zmiany liczebności populacji *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780) i wyróżnionych kategorii samic (wg Bujalskiej 1970)

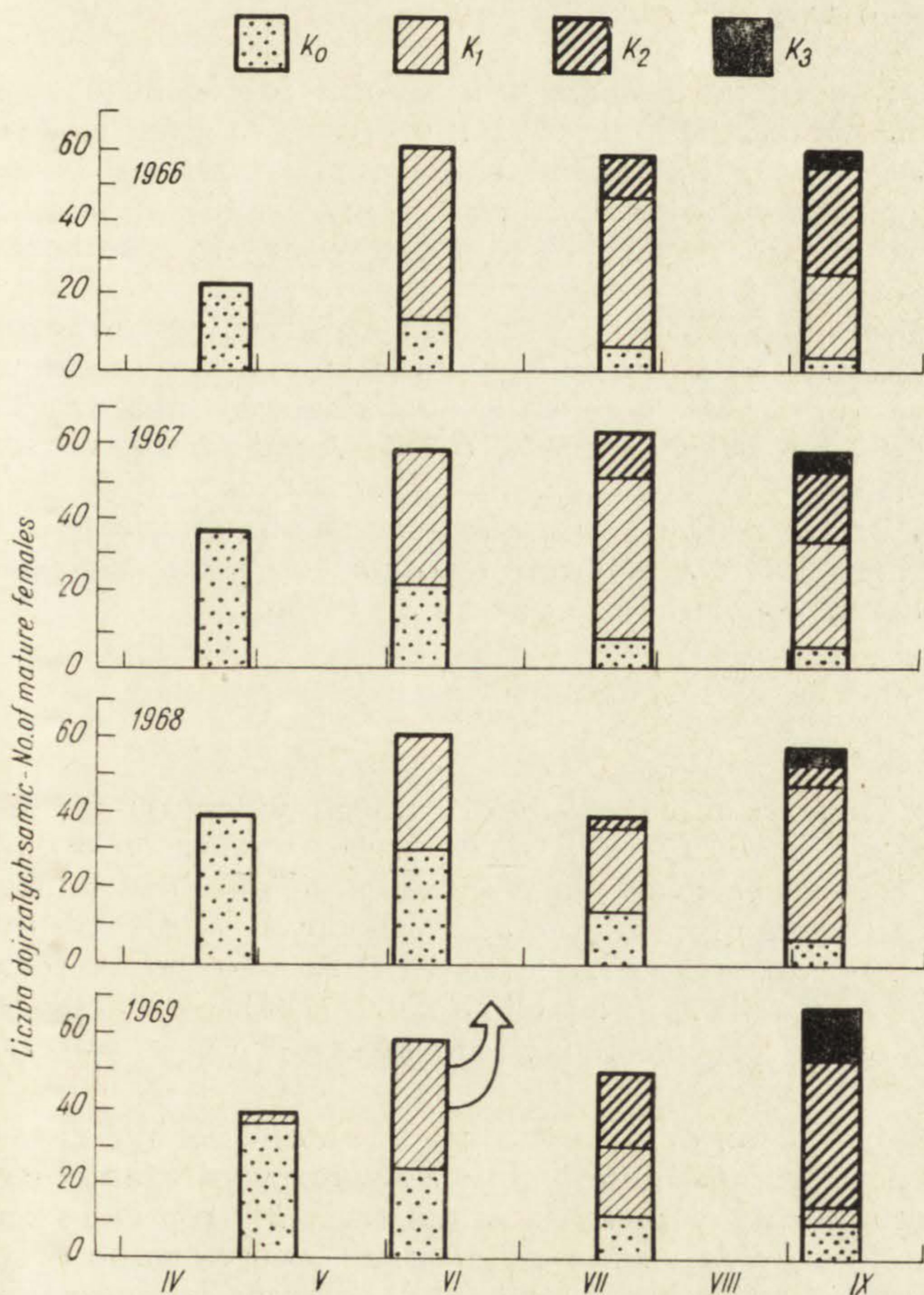
1 — populacja, samice: niedojrzałe (2), dojrzałe (3). Oś x: ostatnie dni cenzusu

Changes in population numbers of *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780) and of distinguished categories of females (acc. to Bujalska 1970)

1 — population, females: immature (2), adult (3). Axis x — last days of censuses

niedojrzałych i samców) u *C. glareolus* i *C. rufocanus* podzielają również Naumov (1951) i Tanaka (1953). Uzależnienie osiągnięcia dojrzałości płciowej od zdobycia własnego terytorium oznacza, że samice mogą dojrzewać w różnym wieku i — co jest szczególnie istotne dla celów diagnostycznych — osiągając różny ciężar ciała (Bujalska 1970).

W zgodzie z powyższymi faktami i ich interpretacją było opisane zjawisko stabilizacji liczby dojrzałych samic w wyspowej populacji *C. glareolus* (Bujalska 1970). W latach 1966—1968 liczba samic dojrzałych była stała i niezależna od liczebności populacji (rys. 1). Oznacza to, że w czasie trwania sezonu rozrodczego liczba samic dojrzewających była równa liczbie ginących. Hipoteza o występowaniu terytorialnych tendencji u tej kategorii samic została zweryfikowana przy użyciu wskaźników: (1) rozmieszczenia przestrzennego (samice dojrzałe rozmieszczone były równomiernie, podczas gdy niedojrzałe — skupiskowo bądź losowo), (2) zachodzenia na siebie arealów osobniczych (areale dwóch są



Rys. 2. Struktura wiekowa dojrzałych samic (wg Bujalskiej 1973)
Age structure of mature females (acc. to Bujalska 1973)

siadujących ze sobą samic dojrzałych nie nakrywały się całkowicie, natomiast areale samic niedojrzałych nakrywały się nawet trzykrotnie) i (3) współwystępowania samic w jednym punkcie połowu (samice dojrzałe łowiły się rzadziej niż przypadkowo w punktach pułapkowych, w których występowała więcej niż jedna samica, podczas gdy łowność samic niedojrzałych jest niezależna od ich liczby w jednym punkcie połowu — B u j a l s k a 1970).

Powyższa hipoteza została sprawdzona na drodze eksperymentalnej. W czerwcu 1969 r. odłowiono z populacji ok. 50% samic, należących do pierwszej kohorty wiosennej (B u j a l s k a 1973). W konsekwencji w lipcu i we wrześniu dojrzało więcej niż dotychczas samic należących do kohort drugiej i trzeciej. W ten sposób młodsze samice „uzupełniły” liczbę dojrzałych samic do poziomu obserwowanego w latach ubiegłych (rys. 2). Różna struktura wiekowa dojrzałych samic we wrześniu w latach 1966—1968 i w roku eksperymentu wskazuje, że młodsze, urodzone w drugiej połowie sezonu rozrodczego samice, są zdolne do osiągnięcia dojrzałości płciowej w roku ich urodzenia. Dojrzewanie ich zostaje jednak zahamowane ze względu na brak „wolnej” przestrzeni niezbędnej do ustanowienia własnego terytorium.

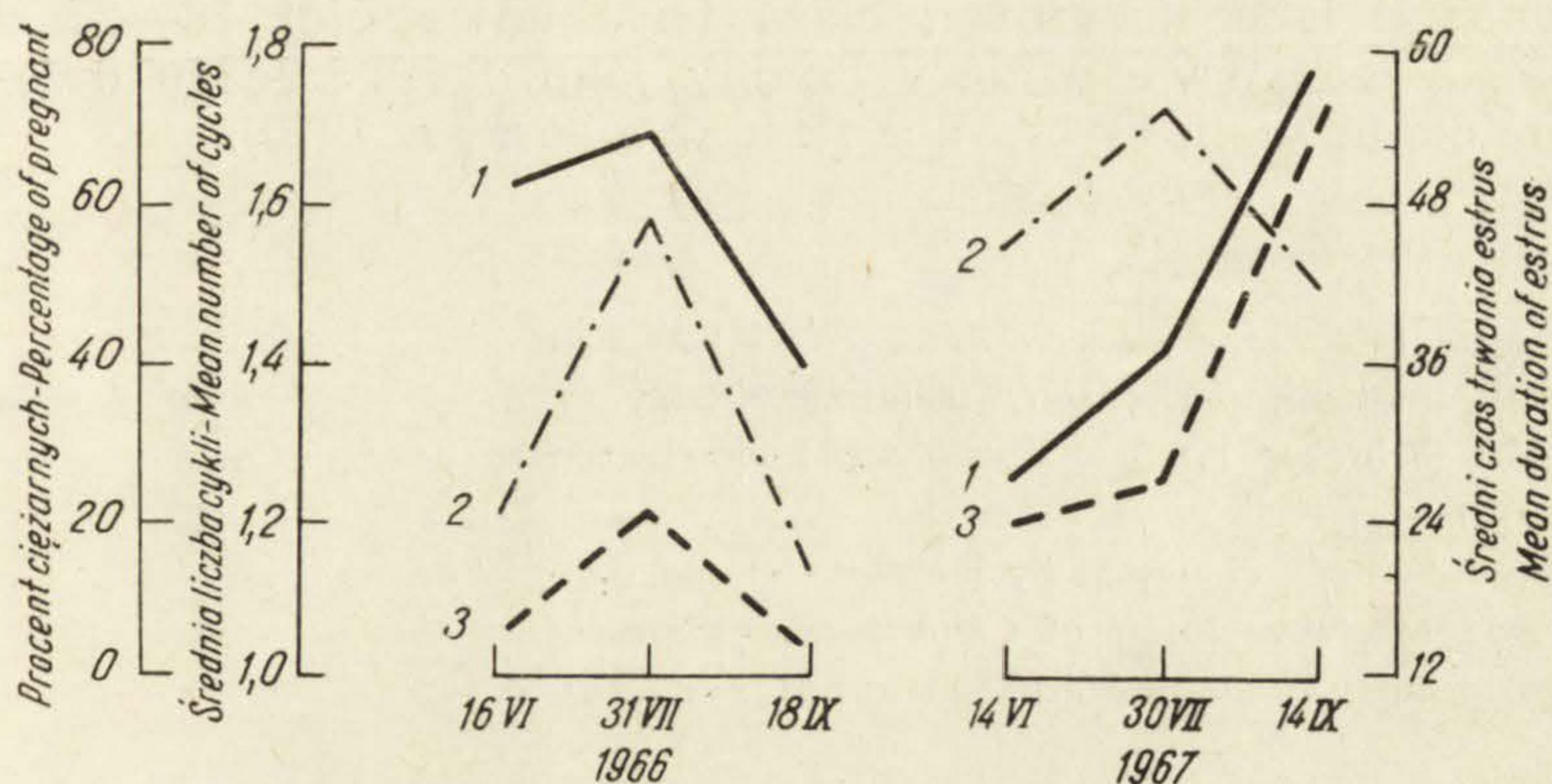
Wydaje się, że terytorialne tendencje samic dojrzałych są ściśle związane z procesem rozrodu: po zakończeniu sezonu rozrodczego rozmieszczenie przestrzenne samic dojrzałych i niedojrzałych jest losowe lub skupiskowe (B u j a l s k a 1973). Można więc przypuszczać, że określone wymagania przestrzenne dojrzałych samic wyrażone wielkością arealów osobniczych i stopniem ich nakrywania się, wiążą się z koniecznością wykarmienia młodych.

Zwiększenie zasobności pokarmowej środowiska przez wprowadzenie dużego nadmiaru ziarna owsa spowodowało zmniejszenie arealów osobniczych wszystkich osobników, a to z kolei pociągnęło za sobą zwiększenie liczby dojrzałych samic (B u j a l s k a 1975b, A n d r z e j e w s k i i M a z u r k i e w i c z 1976). Nie stwierdzono natomiast różnic w charakterze rozmieszczenia przestrzennego obu kategorii samic, chociaż można się było spodziewać zwiększenia tolerancji dojrzałych samic, spowodowanej łatwością zdobycia pokarmu (B u j a l s k a 1975b).

3. Cykl estralny

Oceny średniego czasu trwania cyklu estralnego wskazują na jego zmienność. Według L a r i n y i G o l i k o v e j (1960) wynosi on 8 dni. Niższą wartość — 5 dni — zaobserwowała B u j a l s k a (nie publ.) w latach 1966—1968 w wyspowej populacji *C. glareolus*. W hodowli cykl estralny był krótszy — wynosił 4 dni (B u c h a l c z y k 1970), co potwierdza wcześniejsze dane P e t r o v a i A j r a p e t i a n c a (1961), wskazujące na 4—5-dniowy cykl u samic przeniesionych do laboratorium z warunków naturalnych.

Czas trwania kolejnych faz cyklu estralnego wydaje się być związany z określoną sytuacją populacyjną. Obserwowano wydłużanie się estrus w okresie wzrostu liczby ciężarnych samic (rys. 3) (B u j a l s k a 1970). Natomiast tendencję do wydłużania się diestrus obserwowano przy spadku intensywności rozrodu (B u j a l s k a nie publ.), a przy przegęszczeniu populacji dochodziło nawet do całkowitego wyłączenia samic dojrzałych z rozrodu. Wystąpiły wówczas objawy anestrus (zasklepienie wejścia



Rys. 3. Zależność między procentem ciężarnych w kohorcie K_1 a zmiennością cyklu estralnego (wg Bujalskiej 1970)

1 — procent ciężarnych samic, 2 — średnia liczba cykli estralnych przypadających na samicę w ciągu 14 dni, 3 — średni czas trwania estrus (w godzinach). Na osi x podano daty ostatniego dnia cenzusu

Relation between the per cent of pregnant females in cohort K_1 and the variability of oestrus cycle (acc. to Bujalska 1970)

1 — percentage of pregnant females, 2 — mean number of estrus cycles per female during 14 days, 3 — mean duration of estrus (in hours). The dates of last day of censuses given on x axis

do pochwy) u samic, które rozmnażały się 6 tygodni wcześniej i które włączyły się do rozrodu ponownie 6 tygodni później, gdy liczebność populacji uległa obniżeniu (Bujalska 1970).

Z nie publikowanych danych Bujalskiej wynika, że w latach 1966—1968 proestrus trwał średnio 17,3 h, estrus — 35,1 h, metaestrus — 16,0 h, a diestrus — 56,3 h.

U *C. glareolus* występuje ruja poporodowa — możliwa jest wówczas efektywna kopulacja, co stwierdzono obserwując czop kopulacyjny bezpośrednio po porodzie (Steven 1957, Sviridenko 1967). Występowanie rui poporodowej i czopu kopulacyjnego zakończonego następną ciążą obserwowano wielokrotnie w wyspowej populacji *C. glareolus*. W latach 1966—1968 ruja poporodowa występowała średnio w 39,1 h po porodzie (Bujalska nie publ.).

Brak jest ciągle danych o wpływie czynników egzokrynologicznych (feromonów) na modyfikację cyklu estralnego drobnych gryzoni w warunkach naturalnych. Zjawisko to opisane zostało u *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus 1758) (Mykytowicz 1964, 1965). U *C. glareolus* wskazówką o istnieniu podobnego zjawiska może być zaobserwowane przez Larinę i Golikową (1960) opuszczanie własnego terytorium przez samicę znajdującą się w fazie proestrus, gdy w pobliżu brak było samca.

4. Czas trwania ciąży

Czas trwania ciąży w warunkach naturalnych, określane w różnych środowiskach przez różnych autorów, wynosi od 17 do 30 dni (17,5 d wg Wrangla 1940, 17—18 d wg Popova 1960, 22 ± 2 d wg Bujalskiej i Ryszkowskiego 1966 i 20—30 d wg Naumova

1948). W warunkach laboratoryjnych ciąża trwa najczęściej 18—25 d (D r o Ź d Ź 1963), a czas trwania ciąży liczony jako okres między dwoma kolejnymi miotami wynosił 20,57 d (B u c h a l c z y k 1970).

Tabela I

Okres między kolejnymi miotami, wyrażony liczbą (*N*) i udziałem (%) odstępów między miotami, stwierdzony u nornicy rudej—*Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780) w warunkach hodowlanych (wg Buchalczyk 1970)

Period between successive litters, expressed by number (*N*) and contribution (%) of intervals between litters of *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780) under breeding conditions (acc. to Buchalczyk 1970)

| Okres Interval | <i>N</i> | % |
|--------------------|----------|------|
| 16—35 d | 212 | 45,6 |
| < 2 mies. — months | 82 | 17,6 |
| < 3 „ „ | 65 | 13,8 |
| 4—5 „ „ | 72 | 15,3 |
| 6—9 „ „ | 33 | 7,0 |
| > 9 „ „ | 1 | 0,2 |
| Razem Total | 465 | 99,5 |

Obserwowany w hodowli odstęp między dwoma kolejnymi miotami wynoszący 16—35 d (tab. I) wskazuje, że kopulacja miała miejsce zaraz po porodzie lub dopiero po zakończeniu karmienia. Przerwy około 2 miesięcy mogły być spowodowane resorpcją embrionów lub kaniibalizmem całych miotów. Przerwy 4—9 miesięcy występowały jesienią i zimą (B u c h a l c z y k 1970)².

5. Wielkość miotu

Wielkość miotu waha się wg Z e j d y (1966) w zależności od sezonu, w granicach od 5,24 w maju do 4,4 we wrześniu (tab. II). Podobne granice zmienności — od 4 do 5,6 młodych w miocie podaje S v i r i d e n k o (1967). Według tego autora w warunkach naturalnych mioty są niższe i zwiększają się po osiągnięciu optimum warunków hodowlanych. B u c h a l c z y k (1970) obserwowała w hodowli 1—10 młodych w miocie (średnio $3,6 \pm 1,46$); 83,7% miotów składało się z 2—5 młodych, a większe mioty (7—10 młodych) stanowiły 3,3%.

Z e j d a (1966) porównał średnie wielkości miotu z różnych terenów i wykazał, że wielkość miotu wzrasta z zachodu na wschód areału

² Brak jest natomiast jednoznacznych danych o opóźnionej implantacji, a tym samym pozornym wydłużaniu czasu trwania ciąży. U gryzoni (*Mus musculus* i *Rattus norvegicus*) zjawisko to opisał B a e v s k i (1963). W r a n g e l (1940) uważa, że u samic ciężarnych karmiących poprzedni miot czas trwania ciąży równy jest 21,5 d. M a z á k (1962) podaje podobne wartości (21—22,5 d).

gatunku (tab. III). Może to być spowodowane wpływem czynników klimatycznych.

Wyniki Buchalczyk (1970) wskazują, że wielkość miotu może być związana z wiekiem samic rodzących. Autorka stwierdziła, że u samic w wieku powyżej 15 miesięcy wielkość miotu maleje.

Tabela II

Sezonowe zmiany wielkości miotu nornicy, wyrażone liczbą embrionów (wg Zejdy 1966)

Seasonal changes in litter size of *C. glareolus*, expressed by the number of embryos (acc. to Zejda 1966)

| Miesiąc Month | Liczba embrionów No. of embryos |
|------------------|------------------------------------|
| IV | 5,09 ± 0,15 |
| V | 5,24 ± 0,10 |
| VI | 4,82 ± 0,16 |
| VII | 4,67 ± 0,17 |
| VIII | 4,73 ± 0,20 |
| IX | 4,40 ± 0,21 |

Na efektywną wielkość miotu wpływać może resorpcja embrionów. Na przykład Coutts i Rowlands (1969) zaobserwowali w 49—69% resorpcję 1 lub więcej embrionów i w 5—6% resorpcję więcej niż 4 embrionów.

Tabela III

Wielkość miotu nornicy w areale gatunku (wg Zejdy 1966)

Average litter size of *C. glareolus* in species area (acc. to Zejda 1966)

| Lokalizacja Location | Średnia wielkość miotu Average litter size |
|---|---|
| Wielka Brytania Great Britain | 3,95 ± 0,08 |
| Bretonia Brittany | 3,84 ± 0,16 |
| Czechosłowacja Czechoslovakia | 4,90 ± 0,07 |
| Północne Niemcy (NRD) North Germany (GDR) | 4,98 ± 0,18 |
| Półwysep Kola, ZSRR Kola Peninsula, Soviet Union | 5,27 ± 0,13 |
| Moskwa Moscow | 5,53 ± 0,15 |
| Komi SRR Komi ASSR | 5,47 ± 0,22 |
| Tatarska SRR Tatar ASSR | 6,10 ± ? |

6. Udział samic w rozrodzie

Liczba rozmnażających się w populacji samic, czyli aktualna liczba rozmnażających się (Bujalska 1970), jest wartością o szerokim zakresie zmienności, zarówno w cyklu rocznym, jak i wieloletnim.

Udział samic ciężarnych w populacji badanej przez Sviridenkę (1967) wahał się w kolejnych latach w zakresie 20—60%, Bujalska i Ryszkowski (1966) stwierdzili sezonowe zmiany procentu ciężarnych samic w granicach 10—50%, a Bujalska, Andrzejewski i Petruszewicz (1968) — 20—96%. Tylko na wiosnę procent ciężarnych samic zbliżał się do 100 (Bujalska, Andrzejewski i Petruszewicz l.c., Bujalska 1970).

Pomimo różnego przebiegu zmian liczby ciężarnych samic w wyspowej populacji *C. glareolus* zaobserwowano, że wskaźnik „osobniko-dni” samic ciężarnych, a tym samym liczba urodzonych w kolejnych latach osobników, była wartością stałą (Bujalska 1970, 1973). Odłowienie z populacji części urodzonych w roku eksperymentu osobników (patrz rozdział 2), oprócz zwiększenia udziału młodszych kohort wśród dojrzałych samic, spowodowało również włączenie do rozrodu samic z kohorty późnoletniej (K_3). Samice należące do tej kohorty nie uczestniczyły w rozrodzie w latach poprzedzających eksperyment. Fakt ten w sposób eksperymentalny potwierdził wcześniejsze przypuszczenia o kompensacyjnym włączaniu do rozrodu młodych samic. Zaobserwowa-

Tabela IV

Udział kohort w rozrodzie wyrażony liczbą wydanego w ciągu roku potomstwa (wg Bujalskiej 1973)

Participation of separate cohorts in reproduction as shown by the number of young born yearly (acc. to Bujalska 1973)

| Kohorta Cohort | Rok Year | | | |
|-------------------|-------------|------|------|------|
| | 1966 | 1967 | 1968 | 1969 |
| K_0 | 415 | 604 | 722 | 625 |
| K_1 | 562 | 401 | 289 | 199 |
| K_2 | 71 | 85 | 0 | 0 |
| K_3 | 0 | 0 | 0 | 16 |
| Razem Total | 1048 | 1090 | 1011 | 1042 |

no bowiem, że przezimki rozmnażały się intensywnie — procent ciężarnych był zawsze wysoki — natomiast procent ciężarnych samic z kohort tegorocznych (K_1 i K_2) zmieniał się znacznie w kolejnych seriach połowów i był odwrotnie proporcjonalny do wskaźnika rozrodczości przezimków (Bujalska 1970, Petruszewicz i in. 1971). Ilustruje to zestawienie udziału poszczególnych kohort w rozrodzie w latach 1966—1968 i w roku 1969, który był rokiem eksperymentu (tab. IV). Również Ryszkowski (1971) zwraca uwagę, że liczba rozmnażających się samic w różnych środowiskach w latach 1967—1969 charakteryzuje się większą stabilnością niż całkowita liczebność populacji.

Brak jest danych empirycznych wskazujących na przyczyny stabilizacji rozrodczości bądź wyróżnienia mechanizmów ekologicznych, któ-

re kierują tą stabilizacją. Eksperymentalne zwiększenie pojemności pokarmowej środowiska nie spowodowało wzrostu procentu ciężarnych spośród dojrzałych samic (liczba ciężarnych była nieco wyższa, wzrosła jednak również liczba dojrzałych samic — B u j a l s k a 1975a).

7. Długość sezonu rozrodczego

Sezon rozrodczy *C. glareolus* trwa w środkowej Europie od początku kwietnia do końca września. Znane są jednak przypadki lokalnego skracania lub wydłużania sezonu rozrodczego, a nawet wystąpienie rozmnażania zimowego.

Początek sezonu rozrodczego wydaje się być związany z terminem zejścia pokrywy śnieżnej i rozwojem wegetacji. Na przykład na Wyspie Dzikiej Jabłoni na jeziorze Bełdany w północno-wschodniej Polsce w latach 1966—1969 terminy rozpoczęcia sezonu rozrodczego były następujące: 1 IV, 25 III, 30 III, 1 IV (B u j a l s k a 1973).

Na termin zakończenia sezonu rozrodczego wydaje się mieć wpływ zagęszczenie populacji: przy niskim zagęszczeniu obserwuje się wydłużenie sezonu rozrodczego (np. na Wyspie Dzikiej Jabłoni w r. 1967, który odznaczał się niską liczebnością populacji, sezon rozrodczy zakończył się 10 dni później niż w innych latach, tzn. 10 X — B u j a l s k a 1970). Na podobne zjawisko wcześniej zwrócili uwagę B e r g s t e d t (1965) i Z e j d a (1961). I odwrotnie: duże zagęszczenie populacji pociąga za sobą skrócenie sezonu rozrodczego (Z e j d a 1961, 1964). Nie można jednak negować wpływu klimatu na termin zakończenia sezonu rozrodczego — bowiem ku północy ulega on skróceniu (D e l a n y i B i s h o p 1960).

Znane są przypadki zimowego rozmnażania się *C. glareolus*. Przyczyny tego zjawiska nie są w pełni wyjaśnione. Badania B a k e r a (1930) i N e w s o n a (1963) wskazują na brak zależności między rozrodem zimowym a panującą wówczas temperaturą. Z e j d a (1962) i S m y t h (1966) reprezentują pogląd, że przyczyn szukać raczej należy w zasobności pokarmowej środowiska. Pogląd ten znajduje potwierdzenie w wynikach eksperymentu przeprowadzonego w wyspowej populacji *C. glareolus*: wprowadzenie pokarmu w nadmiarze pociągnęło za sobą przyspieszenie terminu rozpoczęcia sezonu rozrodczego o 6 tygodni (B u j a l s k a 1975b) lub wystąpienie rozrodu zimowego (A n d r z e j e w s k i 1975). Podobne rezultaty, dotyczące spowodowanego wzrostem trofii środowiska przyspieszenia terminu rozpoczęcia sezonu rozrodczego, uzyskał W a t t s (1970).

8. Rekrutacja młodzięży

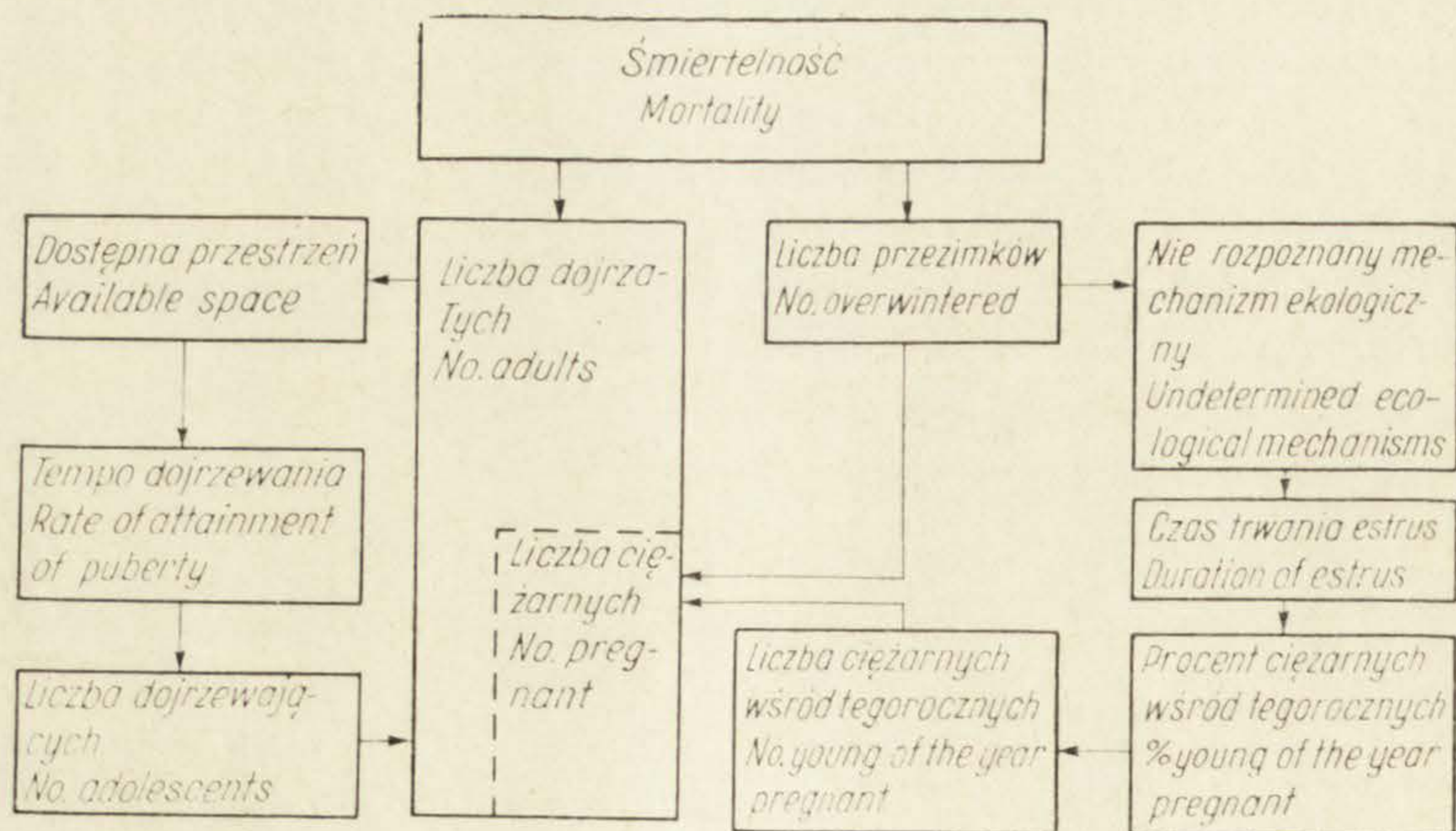
Rozrodczość zrealizowana, a więc liczba młodych wchodzących do populacji, jest uzależniona nie tylko od liczby urodzonych. Istotne znaczenie ma tu również śmiertelność w okresie gniazdowym, kiedy życie i rozwój młodych zależą od opieki matki. Okres ten wydaje się być szczególnie krytyczny w życiu zarówno karmiących matek, jak i osesków. Koszty laktacji pociągają za sobą wzmożony wydatek energetyczny (K a c z m a r s k i 1966), dlatego w przypadkach deficytu pokarmu ofiarą mogą padać przede wszystkim samice karmiące, a wraz z nimi niezdolne do samodzielnego życia młode.

Bujalska (1975a) zaobserwowała, że szczyt liczebności populacji występował w wyspowej populacji *C. glareolus* na skutek spadku śmiertelności osobników należących do generacji wiosennej (kohorty K_1 i K_2), a więc urodzonych przed szczytem liczebności populacji. Pociągało to za sobą wydłużenie średniej długości życia tej generacji. Średnia długość życia osobników należących do generacji jesiennej (kohorty K_3 i K_4) była znacznie krótsza (np. w 1968 r. średnia długość życia generacji wiosennej i jesiennej wynosiła odpowiednio 128 i 53 d). W latach, w których nie obserwowano szczytu liczebności, średnia długość życia obu generacji była podobna i znacznie niższa niż generacji wiosennej urodzonej przed szczytem liczebności (np. w 1967 r. średnia długość życia obu generacji wynosiła 72 d). Dodatnia zależność między śmiertelnością samic opiekujących się potomstwem a śmiertelnością młodych należących do wyróżnionych generacji wskazuje, że efekt zmian wskaźników śmiertelności był uzależniony od przeżywalności młodych w wieku gniazdowym (Bujalska 1975a).

Dalsze badania (Bujalska 1975b) wiążą śmiertelność w wieku gniazdowym z zasobnością pokarmową środowiska. Dokarmianie populacji owsem spowodowało obniżenie wskaźników śmiertelności młodych osobników należących zarówno do generacji wiosennej, jak i jesiennej. Wskazuje to na regulacyjny efekt zmian przeżywalności młodzieży w wieku gniazdowym.

9. Regulacja rozrodczości

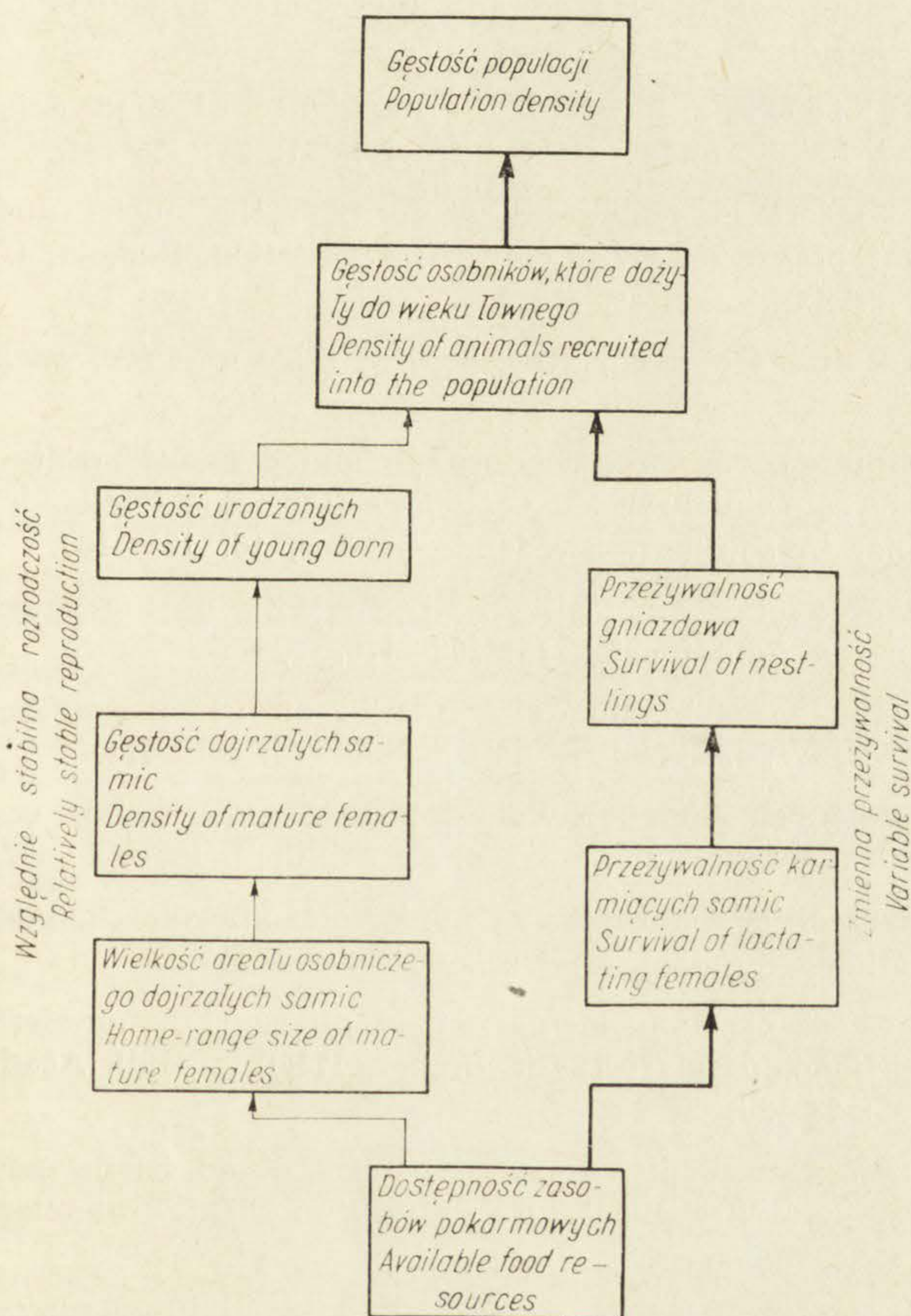
W świetle badań przeprowadzonych nad *Clethrionomys glareolus* można przypuszczać, że rozrodczość wyrażona potencjalną i aktualną liczbą rozmnażających się samic zmienia się w mniejszym zakresie niż śmiertelność, a przede wszystkim śmiertelność w wieku gniazdowym. Stabilizacja rozrodczości wyspowej populacji *C. glareolus* przebiegała według schematu przedstawionego na rysunku 4.



Rys. 4. Schematyczne przedstawienie oddziaływań stabilizujących rozrodczość samic wyspowej populacji (wg Bujalskiej 1970)
Schematic representation of stabilizing factors on the reproduction of females of the island population (acc. to Bujalska 1970).

Wyniki badań przeprowadzonych przez Koškineę (1965) wskazują, że powyższy schemat może być realizowany również u *C. rutilus* i — co jest szczególnie istotne — w nie izolowanych populacjach *Clethrionomys*.

Logiczną konsekwencją przyjęcia takiego schematu jest poszukiwanie przyczyn zmian liczebności *C. glareolus* w śmiertelności, a przede wszystkim — jak się wydaje — śmiertelności gniazdowej. Bujalska (1977) przypuszcza, że zmiany liczebności wyspowej populacji były kształtowane na drodze przedstawionej na rysunku 5.



Rys. 5. Przypuszczalny schemat regulacji gęstości populacji *C. glareolus* (wg Bujalskiej 1977)

Possible schematic diagram of density regulation of *C. glareolus* population (acc. to Bujalska 1977)

Warto tu zwrócić uwagę na interpretację regulacji rozrodczości zależnej od zagęszczenia. Stała (lub mało zmienna) rozrodczość przy dużych zmianach liczebności może — np. przy analizie udziału dojrzałych lub ciężarnych samic — wykazywać odwrotnie proporcjonalną zależność od zagęszczenia populacji. Tymczasem rozrodczość stabilizowana była na drodze określonych relacji przestrzennych pomiędzy dojrzałymi samicami, a więc była niezależna od liczebności populacji.

Podobnie rzecz się ma z przeżywalnością (śmiertelnością) młodzieży. W pierwszej połowie sezonu rozrodczego wielkość zagęszczenia jest ustalana na drodze zmian śmiertelności, a więc to zagęszczenie populacji jest uzależnione od zmian śmiertelności, a nie odwrotnie. Dopiero w drugiej połowie sezonu rozrodczego można mówić o śmiertelności zależnej od zagęszczenia. Wymaga to jednak dalszych badań.

Piśmiennictwo

- Andrzejewski R. 1975 — Supplementary food and the winter dynamics of bank vole population — *Acta theriol.* 20: 23—40.
- Andrzejewski R., Mazurkiewicz M. 1976 — Abundance of food supply and size of the bank vole's home range — *Acta theriol.* 21: 237—256.
- Baevski U. B. 1963 — The effect of embryonic diapause on the nuclei and mitotic activity of mink and rat blastocyst (W: Delayed implantation. Red. A. C. Enders) — Univ. of Chicago Press, Chicago, ss. 318.
- Baker J. R. 1930 — The breeding season in British wild mice — *Proc. zool. Soc. Lond. Cz. I*: 113—126.
- Bergstedt B. 1965. — Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in southern Sweden — *Oikos*, 16: 132—160.
- Buchalczyk A. 1970 — Reproduction, mortality and longevity of the bank vole under laboratory conditions — *Acta theriol.* 15: 153—176.
- Bujalska G. 1970 — Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — *Acta theriol.* 15: 381—412.
- Bujalska G. 1973 — The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in the bank vole — *J. Reprod. Fert., Suppl.* 19: 463—472.
- Bujalska G. 1975a — Reproduction and mortality of bank voles and the changes in the size of an island population — *Acta theriol.* 20: 41—56.
- Bujalska G. 1975b — The effect of supplementary food on some parameters in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl II. Sér. Sci. biol.* 23: 23—28.
- Bujalska G. 1977 — Regulatory mechanisms and dynamics of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — *European Plant Protection Organization Bull.* 7: 411—414.
- Bujalska G., Andrzejewski R., Petrusiewicz K. 1968 — Productivity investigations of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). II. Natality — *Acta theriol.* 13: 415—425.
- Bujalska G., Ryszkowski L. 1966 — Estimation of the reproduction of the bank vole under field conditions — *Acta theriol.* 11: 351—361.
- Coutts R. R., Rowlands I. W. 1969 — The reproductive cycle of the Skomer vole (*Clethrionomys glareolus skomerensis*) — *J. Zool. Lond.* 158: 1—25.
- Delany M. J., Bishop I. R. 1960 — The systematics, life history and evolution of the bank vole *Clethrionomys tiliaceus* in north-west Scotland — *Proc. zool. Soc. Lond.* 135: 409—422.
- Drożdż A. 1963 — Nornica ruda — *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780 — jako nowe zwierzę laboratoryjne — *Zwierz. lab.* 1: 86—102.

- Edmondson W. 1960 — Reproductive rates of rotifers in natural populations — *Memorie Ist. ital. Idrobiol.* 12: 21—71.
- Elster H. J. 1955 — Ein Beitrag zur Produktionbiologie des Zooplanktons — *Verh. int. Ver. Limnol.* 12: 401—411.
- Gliwicz J. 1975 — Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank vole — *Acta theriol.* 20: 57—69.
- Grodziński W., Pucek Z., Ryszkowski L. 1966 — Estimation of rodent numbers by means of prebaiting and intensive removal — *Acta theriol.* 11: 297—314.
- Jewell P. A. 1966 — Breeding season and recruitments in some British mammals confined on small islands — *Symp. zool. Soc. Lond.* 15: 98—116.
- Kaczmarek F. 1966 — Bioenergetics and lactation in the bank vole — *Acta theriol.* 11: 409—417.
- Kalela O. 1957 — Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) — *Annlis Acad. sci. fenn. A*, 4: 7—60.
- Koškina T. V. 1965 — Plotnost' populacii i ee značenie v regulacii čislennosti krasnoj polevki — *Bjull. mosk. obšč. Ispyt. Prir.* 70: 5—19.
- Larina N. J., Golikova V. T. 1960 — Izučenie polovogo cikla samok lesnych myševidnych gryzunov v prirode — *Sb. Mat. Pozn. Fauny Flory SSSR mosk. Obšč. Ispyt. Prir., Zool.* 33. *Fauna Ékol. Gryz.* 6: 96—110.
- Mazák V. 1962 — Zur Kenntnis der postnatalen Entwicklung der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 (*Mammalia, Microtidae*) — *Věst. čsl. zool. Spol.* 26: 77—104.
- Mykytowicz R. 1964 — Territoriality in rabbit populations — *Aust. natur. Hist.* 14: 326—329.
- Mykytowicz R. 1965 — Further observations on territorial function and histology of the submandibular (chin) glands in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) — *Anim. Behav.* 13: 400—412.
- Naumov N. P. 1948 — Očerki sravnitelnoj ékologii myševidnych gryzunov — *Izd. Akad. Nauk SSSR, Moskva, Leningrad*, ss. 204.
- Naumov N. P. 1951 — Novyj metod izučenija ékologii melkich lesnych gryzunov — *Sb. Mat. Pozn. Fauny Flory SSSR mosk. Obšč. Ispyt. Prir., Zool.* 22. *Fauna Éol. Gryz.* 4: 3—21.
- Newsom R. 1963 — Differences in number, reproduction and survival between two neighbouring populations of bank voles (*Clethrionomys glareolus*) — *Ecology*, 44: 110—120.
- Petrov O. V., Ajrapetjan A. E. 1961 — O rozmnoženii i pervych stadiach postembrionalnogo razvitija ryžej polevki v laboratornych uslovjach — *Vest. leningr. gos. Univ.* 21: 51—61.
- Petrusewicz K. 1968 — Calculation of the number of individuals born by a population — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II Sér. Sci. biol.* 26: 545—553.
- Petrusewicz K. 1978 — *Osobnik, populacja, gatunek* — PWN, Warszawa, ss. 384.
- Petrusewicz K., Andrzejewski R., Bujalska G., Gliwicz J. 1968 — Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). IV. Production — *Acta theriol.* 13: 435—445.

- Petrusewicz K., Bujalska G., Andrzejewski R., Gliwicz J. 1971 — Productivity processes in an island population of *Clethrionomys glareolus* — *Annls zool. Soc. zool.-bot. fenn.* 8: 127—132.
- Petrusewicz K., Macfadyen A. 1970 — Productivity of terrestrial animals. Principles and methods. IBP Handbook No 13 — Blackwell Sci. Publ., Oxford, Edinburgh, ss. 190.
- Popov V. A. 1960 — Mlekopitajušćie Volžsko-Kamskogo Kraja — *Izd. Akad. Nauk SSSR, Kazan*, ss. 466.
- Ryszkowski L. 1971 — Reproduction of bank voles and survival of juveniles in different pine forest ecosystems — *Annls Zool. Soc. zool.-bot. fenn.* 8: 85—91.
- Smyth M. 1966 — Winter breeding in woodland mice, *Apodemus sylvaticus*, and voles, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis* near Oxford — *J. Anim. Ecol.* 35: 471—485.
- Steven D. M. 1957 — The bank vole (*Clethrionomys*) (W: The UFAW Handbook on the care and management of laboratory animals. Ed. A. N. Worden, W. Lane Petter) — UFAW, London, ss. 314.
- Sviridenko P. A. 1967 — Razmnoženie i kolebanie čislennosti ryžej polevki v uslovijach Ukrainy — *Vestn. zool.* 2: 9—24.
- Tanaka R. 1953 — Home ranges and territories in a *Clethrionomys* population on a peat-bog grassland in Hokkaido — *Bull. Kochi Wom. Coll.* 2: 10—20.
- Watts C. H. S. 1970 — Effect of supplementary food on breeding in woodland rodents — *J. Mammal.* 51: 169—171.
- Wrangel H. F. 1940 — Beiträge zur Biologie der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* Schreb. — *Z. Säugetierk.* 14: 52—93.
- Zeida J. 1961 — Age structure in population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 — *Zool. Listy*, 10: 249—264.
- Zeida J. 1962 — Winter breeding in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. — *Zool. Listy*, 11: 309—322.
- Zeida J. 1964 — Development of several populations of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb., in a peak year — *Zool. Listy*, 13: 15—30.
- Zeida J. 1966 — Litter size in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — *Zool. Listy*, 15: 193—204.
- Zeida J. 1967 — Mortality of a population of *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a bottomland forest in 1964 — *Zool. Listy*, 16: 221—238.

Summary

The paper is a literature review on methods of assessing reproduction, regularities and ecological mechanisms connected with attaining sexual maturity, the oestrus cycle, duration of pregnancy, litter size, participation of females in the reproduction, duration of breeding season, population recruitment.

Attention has been paid to processes stabilizing the reproduction (Figs. 1, 2, 3), and variability ranges for pregnancy duration (Table I) and litter size (Tables II, III) are given.

Means of stabilizing reproduction (Fig. 4) are discussed as well as participation of reproduction in changes of population numbers (Fig. 5).