

JOANNA GLIWICZ

Instytut Kształtowania Środowiska
WarszawaCharakterystyka przeżywalności nornicy rudej
(*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780) *Characteristics of survivorship of the bank vole
(*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780)

1. Wstęp

Śmiertelność populacji jest, obok rozrodczości, głównym procesem kształtującym jej dynamikę liczebności. Do tej pory w literaturze traktującej o roli tych procesów w dynamice liczebności populacji gryzoni spotyka się bardzo różne opinie na temat, który z nich jest bardziej ustabilizowany, który bardziej plastyczny i w jakim stopniu każdy z nich wpływa na ostateczny charakter dynamiki liczebności. W niniejszym opracowaniu postawiono sobie za cel wskazanie ogólnych prawidłowości przebiegu procesu śmiertelności w populacji typowego gryzonia leśnego strefy umiarkowanej — nornicy rudej, *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780, przedstawienie czynników, które mają wpływ na przebieg całości tego procesu oraz w poszczególnych momentach życia osobnika i populacji, a także wskazanie na tym tle możliwości oddziaływania śmiertelności jako czynnika regulującego liczebność populacji.

2. Ogólne prawidłowości przebiegu śmiertelności
w populacji nornicy

Rozpatrując śmiertelność populacji stosunkowo krótko żyjącego ssaka strefy umiarkowanej łatwo jest wyróżnić w życiu osobniczym i w cyklu fenologicznym całej populacji okresy o silnie zróżnicowanej śmiertelności. W piśmiennictwie na ogół spotyka się dane dotyczące śmiertelności w takich wyodrębnionych odcinkach czasu. Dlatego też i tutaj wyróżniono 4 okresy.

2.1. Okres gniazdowy, czyli okres niesamodzielnego życia

Na ogół przyjmuje się, że młode nornice przebywają w gnieździe około 21 dni, a po tym okresie zaczynają już samodzielne życie. W praktyce jednak młode zaczynają penetrować dostatecznie duży teren i osiągną dostatecznie duży ciężar, aby złowić się w urządzenia łowiące nieco

* Opracowano w Instytucie Ekologii PAN w ramach problemu węzłowego nr 09.1.7. („Optymalizacja produkcji populacji”).

później. Często łowi się je nie wcześniej niż średnio w wieku 6 tygodni i dopiero wtedy uzyskuje się bezpośrednio dane o ich liczebności i dalszej przeżywalności. A więc dane dotyczące wcześniejszego okresu mają charakter mniej lub bardziej spekulatywny, dlatego też z konieczności terminem „okres gniazdowy” objęto tu znacznie dłuższy odcinek czasu — 42 dni (tab. I). Można się tylko pocieszać tym, że rozpatrując łącznie śmiertelność gniazdową sensu stricto i śmiertelność w okresie bezpośrednio pogniazdowym nie popełniamy dużego błędu. Pierwsze dni życia wszystkich ssaków cechuje niska przeżywalność, a na podstawie ogólnej wiedzy biologicznej można chyba przyjąć, że okres bezpośrednio po opuszczeniu gniazda jest także okresem dużej umieralności osobników młodych.

Dane o przeżywalności w tym pierwszym okresie w warunkach terenowych uzyskuje się na ogół jedną z dwóch metod. Pierwsza z nich polega na ocenie metodami pośrednimi rozrodczości w populacji, a następnie na porównaniu tak otrzymanej liczby osobników urodzonych z liczbą osobników złowionych po pewnym czasie. Oczywiście dokładność oszacowania przeżywalności zależy od akuracności oceny liczby urodzonych oraz od długości okresu, który upłynął pomiędzy urodzeniem a pierwszym złowieniem, a więc od wieku osobników łowionych. Druga metoda polega na oznakowaniu pewnej grupy osesków tuż po urodzeniu, a następnie na stwierdzeniu, ile z nich przeżyje do wieku łownego. Znakowanie przeprowadza się zazwyczaj w sztucznych gniazdach w domkach Howarda (1949), które umożliwiają dostęp do gniazda z młodymi. Dokładność oceny zależy od tego, czy obserwacjami objęto dostatecznie dużą i reprezentatywną grupę młodych, oraz od tego, czy prawdziwe jest przyjmowane przy tej metodzie założenie, iż żyjące w sztucznych gniazdach i znakowane w pierwszych dniach życia osobniki przeżywają tak samo jak ich rówieśnicy nie objęci eksperymentem (tzn. że zastosowanie sztucznego gniazda nie zwiększa intensywności kanibalizmu, szansy porzucenia przez matkę, częstości przenosin do nowego gniazda, itp.). W badaniach nad nornicą metodę tę stosowali Ryszkowski i Truszkowski (1970).

2.2. Osobniki samodzielne (łowne) w pierwszym sezonie wegetacyjnym

Jest to najbardziej niejednorodna grupa osobników ze wszystkich rozpatrywanych. Różnią się one bowiem pomiędzy sobą zarówno wiekiem (najstarsze 6 miesięcy, najmłodsze 1,5) jak i kondycją rozrodczą (są tu młode, dojrzewające i dojrzałe płciowo), a być może także właściwościami fizjologicznymi lub nawet genetycznymi związanymi z urodzeniem w różnych okresach sezonu rozrodczego. Niemniej w literaturze najczęściej spotyka się dane dotyczące przeżywalności osobników w całym sezonie wegetacyjnym, przy czym ogromną większość stanowią osobniki w wieku powyżej 3 miesięcy, dojrzałe płciowo. Kilka prac traktujących o poszczególnych okresach lub podgrupach osobników wyróżnionych w ramach tej grupy ma charakter opisowy i nie zawiera danych ilościowych. Prace te zostaną omówione w dalszej części, natomiast tutaj dla zarysowania najogólniejszych prawidłowości przebiegu krzywej przeżywalności zdecydowano potraktować całą tę różnorodną grupę łącznie.

Zachodzi jednak dodatkowa trudność określenia długości okresu, dla którego szacujemy generalną śmiertelność. Nakłada się tu bowiem czas

życia osobnika na czas fenologiczny, osobniki urodzone na początku okresu rozrodczego żyją w warunkach „letnich” 6 miesięcy (jeśli średnio przyjąć taki okres trwania sezonu wegetacyjnego w Europie w zasięgu występowania *C. glareolus*), z czego w grupie „samodzielných” 4,5 miesiąca (6 — 1,5), a urodzone w końcu sezonu wegetacyjnego — 0 miesięcy. Przyjęto, że przeciętny osobnik tej grupy podlega śmiertelności charakterystycznej dla osobników samodzielnych w pierwszym sezonie wegetacyjnym przez okres 2,5 miesiąca. Jest to wartość średnia $\left(\frac{4,5+0}{2}\right)$ nieco zmodyfikowana przy założeniu, że trochę więcej osobników rodzi się w pierwszej połowie sezonu wegetacyjnego.

Dane o przeżywalności w tym okresie i we wszystkich następnych uzyskuje się metodą wielokrotnych połowów osobników znakowanych (CMR) lub też metodą odłowów w pułapki zabijające (np. SM). W pierwszym przypadku o przeżywalności można wnioskować na podstawie liczby osobników, które były obecne w populacji w czasie t i przeżyły do czasu $t+1$. Dokładność oceny zależy od długości okresu t oraz od intensywności wymiany osobników drogą migracji. Przy drugiej metodzie dane o przeżywalności uzyskuje się z porównania struktury wiekowej odłowionej części populacji w czasie t i $t+1$. W tym przypadku u podstawy wszelkich ocen dynamiki badanej populacji leży założenie, że na powierzchnię, z której usunięto osobniki w trakcie wyłowu, nacierają z sąsiednich terenów osobniki o dokładnie tej samej charakterystyce ekologicznej, jaką odznaczały się osobniki odłowione.

2.3. Okres zimowy

W niniejszym opracowaniu przyjęto, że trwa on średnio 6 miesięcy (1 X—1 IV). Dane z piśmiennictwa są nadzwyczaj zgodne co do przeżywalności w tym okresie. Szczególny nacisk kładzie się na fakt, że bardzo zróżnicowana wiekowo i fizjologicznie grupa osobników wstępujących w sezon zimowy staje się bardzo jednolita pod względem przeżywalności. Często przyjmuje się, że śmiertelność jest stała w okresie całych 6 miesięcy. Wyróżnienie tego okresu w ogólnej charakterystyce przeżywalności jest bardzo proste i ze wszech miar celowe.

2.4. Drugi sezon wegetacyjny

Po przeżyciu zimy nornice są w zasadzie dość jednorodną grupą, wszystkie są dojrzałe płciowo i stosunkowo stare (7—12 miesięcy). W dalszej części zostanie przedyskutowane bardziej szczegółowo wewnętrzne zróżnicowanie tej grupy, która po bliższej analizie okazuje się bardziej zróżnicowana niż mogłoby się pozornie wydawać. Nie wydaje się jednak, by odbijało się ono na ogólnym obrazie przeżywalności osobników w tym okresie życia. W ciągu 6 miesięcy sezonu wegetacyjnego śmiertelność stopniowo wzrasta, a z wielu danych wynika, że przynajmniej wyraźnie się różni na początku i na końcu drugiego sezonu wegetacyjnego. Toteż podzielono ten okres na dwa trzymiesięczne charakteryzujące się różną przeżywalnością osobników. Prawdopodobnie w rzeczywistości zmiana w przeżywalności zachodzi stopniowo. Natomiast osobników, które przeżywają po drugim sezonie wegetacyjnym jest już tak niewiele, że nie pozwala to na ujęcie statystyczne ich dalszej historii życiowej. Wiadomo jedynie, iż najstarsze osobniki spo-

Tabela I

Przeżywalność nornicy rudej, *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780
Survival rate of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780

Wskaźnik przeżywalności Survival index %	Grupy osobników i okresy Groups of individuals and periods	Autor Author	Średnia wartość wskaźników Mean value of indices
	okres gniazdowy — nesting period		
42 (ok. 2 mies. — ca 2 mo.) 39–53 (1 mies. — per 1 mo.) 60 (1 mies. — per 1 mo.) 68 (1 mies. — per 1 mo.) 31 (1 mies. — per 1 mo.) 37 (6 tyg. — per 6 weeks) 35 (6 tyg. — per 6 weeks) 10–61 (6 tyg. — per 6 weeks)	od urodzenia do osiągnięcia dojrzałości płciowej — from birth to puberty dla różnych kohort — for different cohorts kohorta wiosenna — spring cohort kohorta letnia — summer cohort kohorta jesienna — autumn cohort populacja wyspowa — island population średnia z 4 lat dla 4 kohort, pop. wyspowa — average for 4 years, 4 cohorts, island pop. dla różnych kohort, pop. wyspowa — for different cohorts, island popul.	Radda 1968 Ryszkowski i Truszkowski 1970 Bobek 1973 Bujalska 1975 Gliwicz 1975 Gliwicz 1975	 $S=47\%$ (1 mies. — per 1 mo.) $\mu=0,025/d$ $t=42$ d
	I sezon wegetacyjny — the 1st summer osobniki samodzielne — independent individuals		
60 (1 mies. — per 1 mo.) 70 (ok. 1 mies. — ca 1 mo.) 60–80 (1 mies. — per 1 mo.) 66–80 (1 mies. — per 1 mo.) 59–72 (6 tyg. — per 6 weeks) 65 (6 tyg. — per 6 weeks)	tylko dla samic — for females only dojrzewające — adolescent tylko dla samic — for females only średnia z 4 lat, pop. wyspowa — average for 4 years, island popul.	Newson 1963 Radda 1968 Smyth 1968 Bobek 1973 Bujalska 1975	 $S=70\%$ (1 mies. — per 1 mo.) $\mu=0,012/d$ $t=75$ d

	okres zimowy — winter period		
80–86 (1 mies. — per 1 mo.) 85 (1 mies. — per 1 mo.) 80 (1 mies. — per 1 mo.) 87–89 (1 mies. — per 1 mo.) 85 (3 mies. — per 3 mos.) 50 (3 mies. — per 3 mos.) 83–85 (6 tyg. — per 6 weeks)	I połowa zimy — the 1st half of winter II połowa zimy — the 2nd half of winter tylko dla samic — for females only	Newson 1963 Chitty i Phipps 1966 Smyth 1968 Petrusewicz i in. 1971 Andrzejewski 1975 Bujalska 1975	$S=85\%$ (1 mies. — per 1 mo.) $\mu=0,005/d$ $t=180 d$
	II sezon wegetacyjny — the 2nd summer przezimki — overwintered ind.		
73–89 (1 mies. — per 1 mo.) 66 (1 mies. — per 1 mo.) 80–100 (1 mies. — per 1 mo.) 40–50 (1 mies. — per 1 mo.) 50–60 (1 mies. — per 1 mo.) 51–58 (45 dni — per 45 days) 75 (6 tyg. — per 6 weeks) 30 (6 tyg. — per 6 weeks)	I połowa okresu — the 1st half of the period II połowa okresu — the 2nd half of the period I połowa okresu — the 1st half of the period II połowa okresu — the 2nd half of the period tylko dla samic — for females only I połowa okresu — the 1st half of the period II połowa okresu — the 2nd half of the period	Newson 1963 Chitty i Phipps 1966 Smyth 1968 Bujalska 1975 Gliwicz 1975	I połowa — the 1st half: $S=80\%$ (1 mies. — 1 mo.) $\mu=0,007/d$ II połowa — the 2nd half $S=40\%$ (1 mies. — 1 mo.) $\mu=0,031/d$ $t=90+90 d$

S — procentowa przeżywalność dla $t=1$ miesiąc, μ — tempo ubywania osobników, ze wzoru $N_t=N_0^{-\mu t}$ dla $t=1d$.

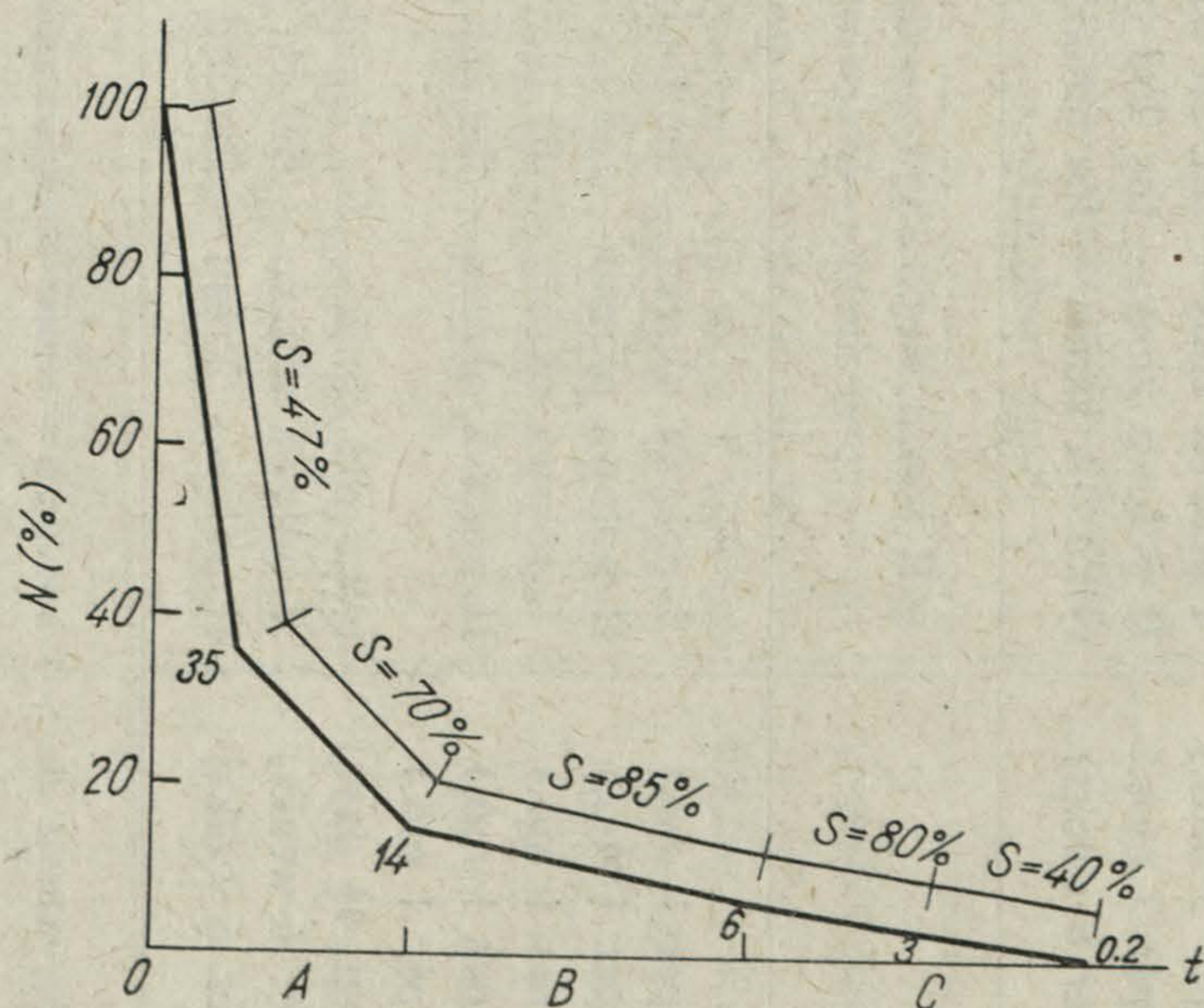
S — survival rate (%) for $t=1$ mo., μ — rate of decrease according to the formula $N_t=N_0^{-\mu t}$ for $t=1d$.

tykane w wolno żyjących populacjach pochodzą z wczesnej wiosny jednego roku, a giną późną jesienią następnego roku osiągając wiek 18 miesięcy (Sviridenko 1966, Gliwicz i in. 1968, Pucek, Ryszkowski i Zejda 1968, Petruszewicz i in. 1971). Pojedyncze osobniki przeżywają jeszcze część zimy, dożywają więc 20—21 miesięcy (Zejda 1961, Pucek, Ryszkowski i Zejda 1968), a Stein (1956) złowił wśród 700 osobników jednego (0,14%), który przeżył dwie zimy. O przypadkach przeżycia dwóch zim donoszą także badacze wyspowej populacji *C. glareolus* w północnej Polsce (Andrzejewski 1975). Należy przypuszczać, że są to osobniki urodzone w końcu poprzedniego sezonu rozrodczego, a więc ich wiek także nie powinien przekraczać 20—21 miesięcy. Są to jednak przypadki sporadyczne i według Andrzejewskiego (1975) dotyczą tylko samic.

Wszelkie dostępne dane na temat przeżywalności nornicy rudej w różnych okresach życia osobniczego i populacji zgromadzono w tabeli I. Podano zarówno dane ilościowe, jak i stwierdzenia wskazujące na ogólne trendy. Ponieważ w poszczególnych pracach posługiwano się różnymi wskaźnikami przeżywalności i dla różnych okresów (dzień, miesiąc, 6 tygodni), zaistniała konieczność ich uporządkowania i doprowadzenia do wartości porównywalnych. Zdecydowano się przyjąć jako wskaźnik średnią procentową przeżywalność $S = \frac{N_{t+1}}{N_t} \times 100\%$

w okresie 1 miesiąca, oraz tempo ubywania osobników μ ze wzoru $N_{t+1} = N_t e^{-\mu t}$ dla $t = 1$ dzień, charakteryzując za pomocą tych wskaźników przeżywalność osobników w każdym z wyróżnionych okresów.

Na podstawie tak obliczonych wskaźników i przy uwzględnieniu omówionej poprzednio długości trwania poszczególnych okresów wykreślono generalną krzywą przeżywalności (rys. 1), charakteryzującą



Rys. 1. Przeżywalność *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780. Średnie z danych różnych autorów, patrz tab. I. S dla $t=1$ miesiąc

A — I sezon wegetacyjny, okres gniazdowy (42 d), B — zima, C — II sezon wegetacyjny
Survival rate of bank vole *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780. Mean values of data by different authors, see Table I. S for $t=1$ month

A — the 1st summer, nesting period (42 d), B — winter, C — the 2nd summer

tempo ubywania osobników z przeciętnej populacji żyjącej w „średnich” warunkach klimatyczno-pokarmowych, w roku o średniej liczebności.

Ogólnie rzecz biorąc, jest to krzywa bardzo wklęsła. Aż 65% osobników znika z populacji, zanim dotrą one do rąk badacza (tzn. zanim osiągną wiek 6 tygodni), dalsze 20% ginie w sezonie wegetacyjnym w roku urodzenia, a dopiero 15%, które wkracza w okres diapauzy zimowej ma realne szanse na długowieczność, czyli na przeżycie przynajmniej przez część następnego sezonu rozrodczego.

3. Czynniki wpływające na przeżywalność w różnych okresach

Okres gniazdowy. Wiek ten obfituje u ssaków zarówno w trudne momenty fizjologiczne, takie jak choćby rozwój termoregulacji, która u *C. glareolus* rozwija się w pełni dopiero w 19 dniu życia (Gębczyński 1975), czy też przejście z diety mlecznej na pokarm naturalny. Stwierdzono także (Buchalczyk 1970), że śmiertelność młodych wzrasta znacznie, gdy samica po rui poporodowej rodzi drugi miot, przy niezupełnie jeszcze samodzielnych osobnikach z poprzedniego miotu. Wysoka śmiertelność młodych w okresie gniazdowym związana jest także z poważnym narażaniem ich na przypadki losowe, np. śmierć karmiącej samicy czy zalanie gniazda, oraz z presją drapieżników gniazdowych, takich jak żmije czy łasice. W efekcie działania tych czynników giną na ogół całe mioty.

Ogólnie należy stwierdzić, że u rozpatrywanego gatunku śmiertelność w okresie gniazdowym jest bardzo wysoka, sięgająca 60–70% w czasie pierwszych 6 tygodni życia. Niewielkie tylko obniżenie tej śmiertelności może prowadzić do ukształtowania się dynamiki liczebności na znacznie wyższym poziomie. Z wielu prac wynika, że przeżywalność młodych w pierwszym okresie życia zmienia się w zależności od czasu urodzenia oraz od fazy cyklu populacyjnego. Młode rodzące się w różnych okresach sezonu rozrodczego mają niejednakowe szanse przeżycia. Ogólnie młode urodzone w pierwszej połowie sezonu rozrodczego przeżywają okres gniazdowy lepiej niż młode urodzone w drugiej połowie (Bujalska 1975, Gliwicz 1975). Inni autorzy — wyróżniający w sezonie rozrodczym trzy generacje — twierdzą, że najlepiej przeżywają młode urodzone w środku sezonu rozrodczego (Ryszkowski i Truszkowski 1970, Zejda 1971, Bobek 1973). Zróżnicowanie przeżywalności w zależności od momentu urodzenia wiąże się zapewne ze zmieniającymi się w cyklu rozrodczym warunkami środowiskowo-pokarmowymi, a także z wzrastającą ku jesieni liczebnością populacji, co może prowadzić do ostrzejszych stosunków międzyosobniczych i wzmożonej konkurencji wewnątrzgatunkowej. Czynniki te zawsze najsilniej oddziałują na losy najmłodszych osobników w populacji.

Przebieg śmiertelności tych osobników w cyklu rocznym zależy także od tego, w jakiej fazie cyklu znajduje się populacja. W populacji wyspowej, wykazującej dwuletni cykl liczebności (po roku wysokiej liczebności następuje rok o niskiej liczebności, przy czym liczba osobników urodzonych w obu latach jest identyczna; Bujalska 1970)

stwierdzono, iż młode urodzone w pierwszej połowie roku o wysokiej liczebności przeżywają znacznie lepiej niż te, które urodziły się w roku o niskiej liczebności (tab. II) oraz że odwrotnie kształtuje się przeży-

Tabela II

Zróżnicowanie przeżywalności najmłodszych osobników w populacji (0–6 tyg.) w zależności od okresu urodzenia (wg Gliwicz 1975)

Differentiation of survivorship of the youngest individuals in population (0–6 weeks) in relation to the time of their birth (after Gliwicz 1975)

Rok Year	S_A (%)	S_B (%)	S_A/S_B
1966 (<i>h</i>)	53,7	10,3	5
1967 (<i>l</i>)	31,8	31,3	1
1968 (<i>h</i>)	61,3	25,0	2,5
1969 (<i>l</i>)	40,9	26,5	1,5

S_A — przeżywalność generacji wiosennej, S_B — przeżywalność generacji jesiennej, *h* — wysoka liczebność, *l* — niska liczebność.

S_A — survival rate of spring generation, S_B — survival rate of autumn generation, *h* — high numbers, *l* — low numbers.

walność osobników urodzonych w drugiej połowie roku (Bujalska 1975, Gliwicz 1975). Wyższą przeżywalność młodych z generacji wiosennej w latach o dużej liczebności można wiązać z wyższą przeżywalnością ich matek (samic prezimków) w tych latach, zgodnie ze stwierdzoną przez Bujalską (1975) wysoką korelacją pomiędzy przeżywalnością potomstwa w okresie gniazdowym a przeżywalnością matek, oraz na podstawie stwierdzonej przez Gliwicz (1975) młodszej struktury wiekowej prezimków w latach o wysokiej liczebności. Zmienną przeżywalność najmłodszych osobników generacji jesiennej można tłumaczyć zróżnicowaną presją osobników starszych na młodsze, uzależnioną od przeżywalności, a w jej konsekwencji od liczebności osobników z generacji wiosennej. W efekcie w latach o niskiej liczebności przeżywalność osobników w wieku gniazdowym jest w całym sezonie rozrodczym znacznie bardziej jednolita niż w latach o wysokiej liczebności (tab. II).

I sezon wegetacyjny (osobniki łowne). Jak wspomniano już poprzednio, grupa osobników samodzielnych w pierwszym dla nich sezonie wegetacyjnym jest bardzo niejednorodna. Przy rozpatrywaniu śmiertelności niejednorodność ta daje o sobie znać najsilniej w odniesieniu do osobników dojrzałych i niedojrzałych płciowo, nawet jeśli rozpatrujemy zwierzęta w tym samym wieku. Osobniki niedojrzałe płciowo charakteryzują się znacznie lepszą przeżywalnością niż osobniki dojrzałe (Švarc i in. 1964, Bujalska 1975). Samodzielne, łowne osobniki, nie dojrzewające płciowo w pierwszym sezonie rozrodczym, rekrutują się przede wszystkim z kohort jesiennych. Švarc i in. (1964) stwierdzili u gryzoni zależność odwrotnie proporcjonalną pomiędzy długością życia a intensywnością procesów wzrostowych, tempem dojrzewania i intensywnością rozrodu oraz poziomem metabolizmu. U osobników generacji wiosennej procesy te przebiegają znacznie szybciej niż u osobników generacji jesiennej, co odbija się na ich gorszej przeżywal-

ności. Maksymalna długość życia u osobników generacji wiosennej wynosiła wg Švarca i in. (l.c.) 12 miesięcy, a u generacji jesiennej — 14 miesięcy, przy czym okres wzmożonej śmiertelności (związanej z dojrzewaniem?) przypadał dla pierwszych w 3, a dla drugich w 10 miesiącu życia.

Na zjawisko osiągania większej maksymalnej długości życia i lepszej przeżywalności samodzielnych osobników z kohorty jesiennej zwracają także uwagę Chitty i Phipps (1966) oraz Kaikasalo (1972). Smirnov (1972) stwierdza ponadto, że u *C. rufocanus* Sund. i *C. rutilus* Pall. najwyższą przeżywalnością w tym okresie życia odznaczają się osobniki z generacji jesiennej, w latach narastania liczebności populacji.

Tak więc przeżywalność osobników łownych w roku ich urodzenia zależy w dużym stopniu od momentu ich urodzenia, statusu fizjologicznego i fazy cyklu populacyjnego. Interesujący jest tu fakt, że według wielu cytowanych wyżej autorów osobniki urodzone jesienią, podlegające w okresie gniazdowym znacznie silniejszej redukcji niż ich rówieśnicy urodzeni wiosną, po przeżyciu tego krytycznego okresu i osiągnięciu samodzielności przewyższają przeżywalnością i długowiecznością osobniki urodzone wiosną. Nie można jednak uznać tego zjawiska za regułę, bowiem jak wykazały wieloletnie materiały uzyskane z intensywnych badań prowadzonych w Polsce nad wyspą populacją nornicy, nigdy w roku swego urodzenia osobniki z generacji jesiennej nie przeżywały lepiej niż osobniki z generacji wiosennej (Gliwicz 1976).

Sezon zimowy. Wszyscy badacze oceniający śmiertelność w populacjach nornicy zgodni są co do tego, że sezon zimowy to okres minimalnej śmiertelności tego gatunku, nie przekraczającej na ogół wartości 20% ubytku miesięcznie (Newson 1963, Švarc i in. 1964, Bergstedt 1965, Chitty i Phipps 1966, Ashby 1967, Gliwicz i in. 1968, Smyth 1968, Petruszewicz i in. 1970, Smirnov 1972, Andrzejewski 1975, Bujalska 1975). Przez cały okres zimowy jest ona stała i dotyka w jednakowym stopniu osobniki należące jesienią do różnych grup fizjologicznych i wiekowych. Niektórzy badacze (Tanton 1969, Kaikasalo 1972) stwierdzali w końcu lutego i na początku marca gwałtowne, krótkotrwałe obniżenie przeżywalności. W okresie tym wymierają osobniki o szczególnie słabej kondycji (głównie z generacji wiosennej), po czym śmiertelność wraca do poprzedniego, niskiego poziomu. Tym właśnie zjawiskiem należy zapewne tłumaczyć wynik Andrzejewskiego (l.c.) wskazujący na lepszą przeżywalność osobników w pierwszej niż drugiej połowie zimy.

Jako przyczyny wysokiej przeżywalności zimowej podaje się ogólnie starszą strukturę populacji, większą tolerancję osobników w stosunku do siebie związaną z zakończeniem rozrodu, mniejszą ruchliwość i intensywność kontaktów, mniejszą konkurencję wewnątrz- i międzygatunkową oraz zmniejszoną na skutek ochrony, jaką daje gryzoniom pokrywa śnieżna, presję drapieżcy (Švarc i in. 1964, Smirnov 1972). Wymienianymi w literaturze czynnikami, modelującymi przebieg śmiertelności zimowej jest pokrywa śnieżna (zwłaszcza w północnej i wschodniej Europie) i pokarm. Stałość pokrywy śnieżnej może mieć pewien wpływ zarówno na przeciętną wartość śmiertelności zimowej, jak i na zróżnicowanie śmiertelności w czasie jednej zimy, jeśli po okresach śnieżnych następuje nagła odwilż i okres bezśnieżny (Iliencko i Zub-

č a n i n o v a 1963, Š v a r c i in. 1964). Lata charakteryzujące się obfitym opadem żołądzi i bukwi są zarazem latami, w których śmiertelność zimowa nornicy jest wyjątkowo niska (B e r g s t e d t 1965, B o b e k 1969, H a n s s o n 1971).

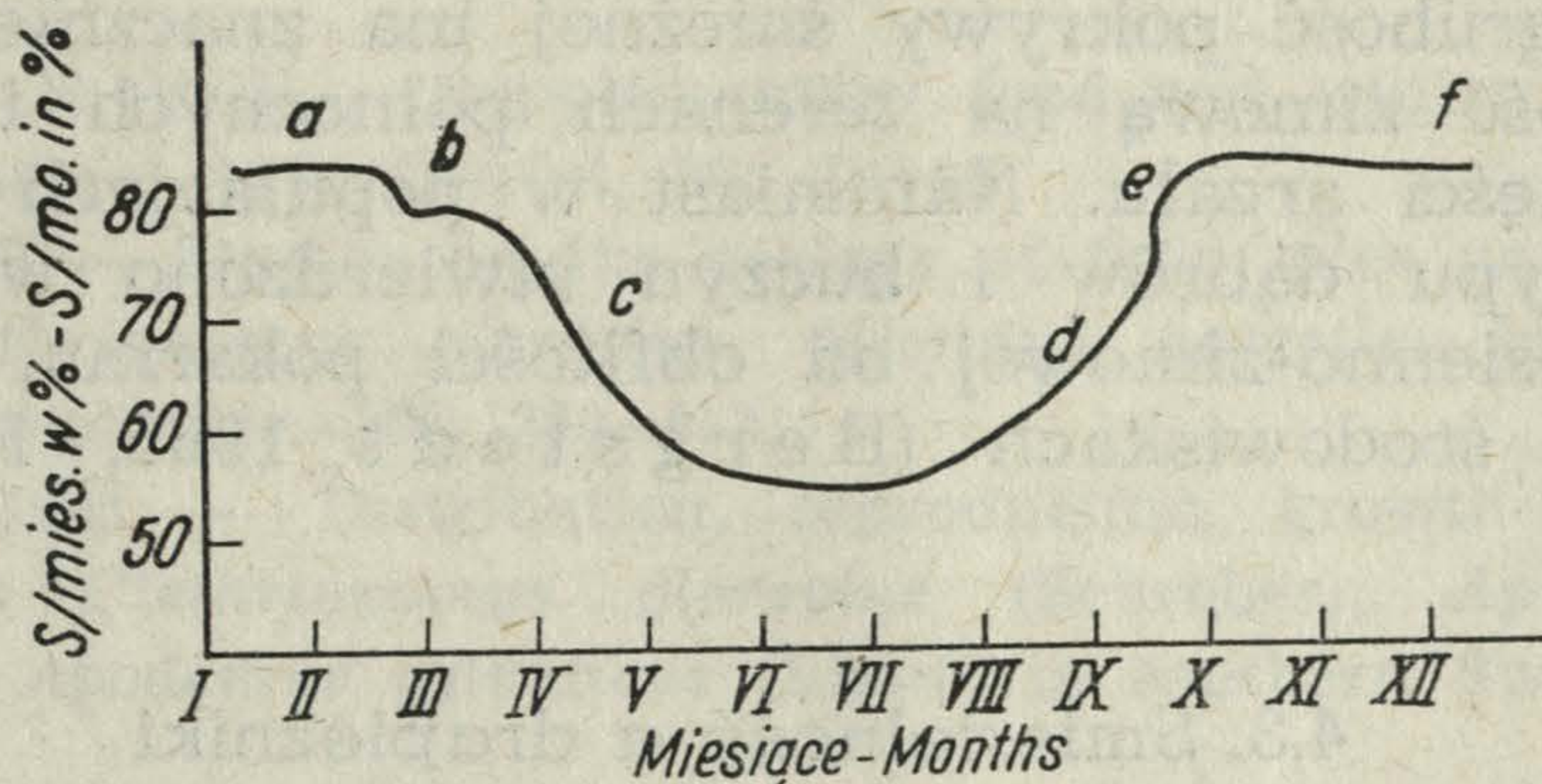
II sezon wegetacyjny — prezimki. W przeciwieństwie do pełnej zgodności badaczy na temat charakterystyki przeżywalności zimowej opinie na temat losów prezimków są podzielone. Ogólnie stwierdza się, że wczesną wiosną (kwiecień, początek maja) śmiertelność ich jest niewiele większa niż zimą, a następnie stopniowo wzrasta. W połowie lata lub jesienią giną ostatnie prezimki (N e w s o n 1963, C h i t t y i P h i p p s 1966, A s h b y 1967, S m y t h 1968, G l i w i c z 1975). Wspomniana różnica zdań odnosi się przede wszystkim do składu prezimków. Niektórzy autorzy twierdzą, że prezimki rekrutują się głównie z osobników urodzonych jesienią, które dopiero teraz — wiosną — osiągają dojrzałość płciową (Š v a r c i in. 1964, S m i r n o v 1972). W innych natomiast populacjach stwierdzono, że skład prezimków może się z roku na rok różnić i to w szerokim zakresie, oraz że ta cecha grupy prezimków modyfikuje w znacznym stopniu jej śmiertelność (H a n s s o n 1969, Z e j d a 1967, G l i w i c z 1976). W wyspowej populacji *C. glareolus* stwierdzono na przykład (G l i w i c z 1975), że przy stałej liczbie osobników przeżywających co roku do rozpoczęcia nowego sezonu reprodukcyjnego w latach, które odznaczały się wysoką liczebnością, prezimki składały się w ponad 50% z osobników z ubiegłorocznej generacji jesiennej. Natomiast w latach o niskiej liczebności prezimki w ponad 80% rekrutowały się z generacji wiosennej. Przy młodszej strukturze wiekowej prezimki przeżywały znacznie lepiej niż przy starszej, z tym że bezpośrednią przyczyną różnej przeżywalności prezimków nie był wiek, bowiem w latach o wyższej przeżywalności lepiej przeżywały zarówno osobniki z generacji jesiennej jak i wiosennej. Przyczyn różnej w różnych latach przeżywalności należy szukać wśród czynników wewnątrzpopulacyjnych, takich jak np. ostrzejsza hierarchia socjalna wytwarzająca się u prezimków wtedy, gdy są one zdominowane przez osobniki starsze. Wydaje się, że przeżywalność prezimków może być ważnym czynnikiem w regulacyjnych mechanizmach populacji nornicy.

W podsumowaniu niniejszego rozdziału należy stwierdzić, że czynniki wpływające na poziom śmiertelności są odmienne w poszczególnych stadiach rozwojowych osobnika. W okresie gniazdowym przyczynami ogólnie wysokiej i zróżnicowanej śmiertelności są zarówno czynniki fizjologiczne i abiotyczne (termoregulacja, powodzie, przymrozki), jak i czynniki o charakterze wewnątrzpopulacyjnym, m.in. zagęszczenie. W pierwszym sezonie wegetacyjnym o przeżywalności osobników samodzielnych decyduje w pierwszym rzędzie ich status fizjologiczny (dojrzałość lub niedojrzałość płciowa), który z kolei zależy od bardzo wielu czynników wewnątrz- i pozapopulacyjnych. O przeżywalności populacji w okresie zimowym decydują głównie czynniki pozapopulacyjne, przy czym należy sądzić, że nie ulegają one silniejszym modyfikacjom, bowiem śmiertelność zimowa w różnych częściach areału *C. glareolus* oraz w różnych latach jest bardzo podobna. Natomiast przeżywalność prezimków może być parametrem silnie modyfikowanym przez czynniki wewnątrzpopulacyjne. A ponieważ prezimki stanowią w okresie wczesnowiosennym 100% populacji, modyfikacja ich śmiertelności odgrywa w dynamice populacji pierwszorzędną rolę.

4. Inne czynniki kształtujące przeżywalność

4.1. Zmiany śmiertelności populacji w cyklu rocznym

Przez nałożenie danych o śmiertelności na dane o generalnych zmianach struktury wiekowej populacji w cyklu rocznym uzyskać można obraz zmian nasilenia śmiertelności w przeciętnej populacji *C. glareolus* w cyklu rocznym. Będzie to co prawda obraz bardzo uśredniony, ale pozwalający prześledzić zmiany śmiertelności na tle dynamiki liczebności populacji i zmian struktury wiekowej (rys. 2). Wczesną wiosną (kwie-



Rys. 2. Schemat zmian przeżywalności całej populacji w cyklu rocznym
a, f — przeżywalność zimowa, *b* — wczesnowiosenne załamanie w przeżywalności prezimków, *c* — spadek przeżywalności związany z odmładzającą się strukturą wiekową populacji, *d* — wzrost przeżywalności w miarę dorośnięcia populacji, *e* — gwałtowny wzrost przeżywalności po zakończeniu sezonu rozrodczego

Pattern of changes in survival rate of the whole population during one-year cycle
a, f — winter survival rate, *b* — early-spring decrease of survival rate of overwintered ind., *c* — decrease of survival rate due to younger age structure of the population, *d* — increase of survival rate due to the population getting older, *e* — sharp increase of survival rate after termination of breeding season

cień) przeżywalność osobników w populacji jest bardzo wysoka, są to bowiem prezimki, które, jak wspomniano, w pierwszej połowie sezonu rozrodczego charakteryzują się wysoką przeżywalnością. Potem ich śmiertelność wzrasta, a równocześnie w populacji pojawia się dużo osobników bardzo młodych charakteryzujących się niską przeżywalnością, a więc okres późnej wiosny i wczesnego lata powinien odznaczać się w przeciętnej populacji najgorszą przeżywalnością. Następnie (lipiec—wrzesień), gdy zginie już większość prezimków i populacja składa się niemal wyłącznie z tegorocznych, coraz starszych osobników, jej przeżywalność wzrasta. Należy przy tym pamiętać, że w miarę sezonowego obniżania się rozrodczości coraz mniej jest w populacji osobników bardzo młodych, odznaczających się niską przeżywalnością. Tak więc ku jesieni przeciętna śmiertelność populacji powinna stopniowo maleć, by w końcu w momencie zakończenia sezonu rozrodczego uzyskać skokowo najniższą wartość, która utrzymywana będzie z niewielkimi wahaniami przez cały sezon zimowy.

4.2. Zróżnicowanie śmiertelności w areale gatunku

Na temat zróżnicowania śmiertelności w różnych częściach arealu występowania nornicy rudej znajduje się w piśmiennictwie bardzo niewiele danych. Ogólnie wydaje się, że maksymalna długość życia osobników tego gatunku wzrasta w kierunku południowo-zachodnim. Z południowych Moraw donoszono o osobnikach żyjących 21 miesięcy, również w RFN i południowej Polsce notowano nierzadko osobniki żyjące 18–20 miesięcy (Stein 1956, Pucek, Ryszkowski i Zejda 1968, Bobek 1973). Natomiast prace skandynawskie i radzieckie (z centralnych części ZSRR) podają maksymalną obserwowaną długość życia nornicy równą 14–15 miesiącom (Iliencko i Zubčanova 1963, Švarc i in. 1964, Bergstedt 1965, Kaikusalo 1972).

Trwałość i grubość pokrywy śnieżnej ma znacznie większy wpływ na przeżywalność zimową na terenach północnych i wschodnich niż w pozostałej części arealu. Natomiast w populacjach zamieszkujących lasy liściaste typu dąbrów i buczyn stwierdzono wyraźną zależność śmiertelności jesienno-zimowej od obfitości pokarmu, czego nie notowano w innych środowiskach (Bergstedt 1965, Hansson 1971, Bobek 1973).

4.3. Śmiertelność a drapieżniki

Dla wyjaśnienia pewnych, nie w pełni zrozumiałych zjawisk zachodzących w populacji autorzy chętnie posługują się hipotezą o zmianach presji drapieżcy na tę populację. Natomiast bardzo niewiele prac poświęcono problemowi rzeczywistego oddziaływania drapieżców — gadoń, ptaków i ssaków — na populację gryzoni w ogóle, a leśnych w szczególności. Interakcje drapieżca-ofiara są dla tych gatunków niezwykle trudne do badania. Southern (1954, 1959) oraz Southern i Lowe (1968) badali zależności pomiędzy dynamiką liczebności sowy *Strix aluco* L. a *C. glareolus* i *Apodemus sylvaticus* L. Stwierdzili, że w sezonie rozrodczym gryzoni te stanowią 70% ofiar-kręgowców w diecie sowy oraz że sowa łowi osobniki *C. glareolus* proporcjonalnie do ich zagęszczenia. Goszczyński (1972) w swojej pracy nad zespołem gryzoni leśnych (*C. glareolus*, *Apodemus flavicollis* Melch., *A. agrarius* Pall.) i polnych (*Microtus arvalis* Pall.) oraz nad całym zespołem drapieżców (ptaków i ssaków) podaje, że w latach o średniej liczebności gryzoni leśnych drapieżce wyławiają je do 69%, przez co potencjalnie mogą być czynnikiem kontrolującym ich liczebność. Natomiast w latach o wysokiej liczebności (występującej zwykle w tym samym roku w populacjach gryzoni leśnych i nornika) redukcja gryzoni przez drapieżniki spada do 13%, a więc wzrastające populacje wymykają się spod kontroli drapieżcy. W lasach jednym z poważniejszych drapieżników może być żmija (*Vipera berus* L.), jeśli występuje w wysokich zagęszczeniach. Wygląda na to, że preferuje ona spośród gryzoni leśnych właśnie nornicę rudą, przy czym nie oddziałuje równomiernie na całą populację, eksploatując intensywniej osobniki najmłodsze, ciężarne samice oraz migranty (Pielowski 1962, Pomianowska-Pilipiuk 1974), przez co w pewnych sytuacjach może przyczyniać się do kontrolowania liczebności tej populacji. Pearson (1966) twierdzi, że na terenach otwartych (pola, łąki, tundra) 4-letni cykl zmian liczebności obserwo-

wany u *Microtinae* jest wywołany (częściowo bezpośrednio, częściowo pośrednio) przez drapieżce, natomiast w lasach taki regularny cykl nie występuje z powodu znacznie słabszej presji drapieżcy na populacje ofiar.

Reasumując należy stwierdzić, że rola drapieżców w kształtowaniu liczebności nornicy nie jest jeszcze zbadana, a jeśli nawet nie jest ona zbyt wielka w kategoriach ilościowych, to może mieć poważne znaczenie jakościowe, szczególnie jeśli presja drapieżcy wzrasta w ważnych dla populacji gryzoni okresach roku lub jeśli dotyka wybrane grupy wiekowe.

Piśmiennictwo

- Andrzejewski R. 1975 — Supplementary food and winter dynamics of bank vole populations — *Acta theriol.* 20: 23—40.
- Ashby K. R. 1967 — Studies on the ecology of field mice and voles (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis*) in Houghall Wood, Durham — *J. zool. Res.* 152: 389—513.
- Bergstedt B. 1965 — Distribution, reproduction, growth and dynamics of rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in southern Sweden — *Oikos*, 16: 132—160.
- Bobek B. 1969 — Survival, turnover and production of small rodents in a beech forest — *Acta theriol.* 15: 191—210.
- Bobek B. 1973 — Net production of small rodents in a deciduous forest — *Acta theriol.* 18: 403—433.
- Buchalczyk A. 1970 — Reproduction, mortality and longevity of the bank vole under laboratory conditions — *Acta theriol.* 15: 153—175.
- Bujalska G. 1970 — Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — *Acta theriol.* 15: 381—412.
- Bujalska G. 1975 — Reproduction and mortality of bank voles and the changes in the size of island population — *Acta theriol.* 20: 41—56.
- Chitty D., Phipps E. 1966 — Seasonal changes in survival in mixed population of two species of vole — *J. Anim. Ecol.* 35: 313—331.
- Gębczyński M. 1975 — Heat economy and the energy cost of growth in the bank vole during the first month of postnatal life — *Acta theriol.* 20: 379—434.
- Gliwicz J. 1975 — Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank vole — *Acta theriol.* 20: 57—69.
- Gliwicz J. 1976 — Differentiation of survival in bank vole population — *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II*, 24: 325—331.
- Gliwicz J., Andrzejewski R., Bujalska G., Petruszewicz K. 1968 — Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780). I. Dynamics of cohorts — *Acta theriol.* 13: 401—413.
- Goszczyński J. 1972 — Wpływ drapieżnych ptaków i ssaków na populację nornika zwyczajnego (*Microtus arvalis* Pall.) — *Zesz. nauk. Inst. Ekol. PAN*, 5: 301—310.
- Hansson L. 1969 — Spring populations of small mammals in central Swedish Lapland in 1964—1968 — *Oikos*, 20: 431—450.
- Hansson L. 1971 — Small rodent food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia — *Oikos*, 22: 183—198.

- Howard W. E. 1949 — Dispersal, amount of inbreeding and longevity in local population of prairie deermice on the George Reserve, Southern Michigan — Contr. Lab. vertebr. Biol. Univ. Mich. 43: 1–52.
- Iliencko A. J., Zubčaninova E. V. 1963 — Kruglogodične nabludenija za mečenymi ryžimi polevkami i lesnymi myšami v Podmoskove — Zool. Ž. 42: 609–617.
- Kaikusalo A. 1972 — Population turnover and wintering of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb.) in southern and central Finland — Ann. Zool. fenn. 9: 219–224.
- Newson R. 1963 — Differences in numbers, reproduction and survival between two neighbouring populations of bank voles (*Clethrionomys glareolus*) — Ecology, 44: 110–120.
- Pearson O. P. 1966 — The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance — J. Anim. Ecol. 35: 217–233.
- Petrusewicz K., Bujalska G., Andrzejewski R., Gliwicz J. 1971 — Productivity proceses in an island population of *Clethrionomys glareolus* — Ann. Zool. fenn. 8: 127–132.
- Pielowski Z. 1962 — Untersuchungen über die Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) — Zool. Jb. Syst. 89: 479–500.
- Pomianowska-Pilipiuk I. 1974 — Energy balance and food requirements of adult vipers *Vipera berus* (L.) — Ekol. pol. 22: 195–211.
- Pucek Z., Ryszkowski L., Zejda J. 1968 — Estimation of average length of life in bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780) (W: Energy flow through small mammal populations. Red. K. Petrusewicz, L. Ryszkowski) — PSP, Warsaw, 187–201.
- Radda A. 1968 — Populations studies on Rötelmäusen (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) durch Markierungsfang in Niederösterreich — Oecologia (Berl.), 1: 219–235.
- Ryszkowski L., Truszkowski J. 1970 — Survival of unweaned and juvenile bank vole under field conditions — Acta theriol. 15: 223–232.
- Smirnov E. N. 1972 — Podvižnost' i smertnost' myševidnych gryzunov v lesach srednego Sichote-Alinja — Zool. Ž., 51: 704–714.
- Smyth M. 1968 — Effect of the removal of individuals from a population of bank vole — *Clethrionomys glareolus* — J. Anim. Ecol. 37: 167–183.
- Southern H. N. 1954 — Tawny owls and their prey — Ibis, 96: 384–410.
- Southern H. N. 1959 — Mortality and population control — Ibis, 101: 429–436.
- Southern H. N., Lowe V. P. W. 1968 — The pattern of distribution of prey and predation in tawny owl territories — J. Anim. Ecol. 37: 75.
- Stein G. 1956 — Natürliche Auslese bei der Rötelmaus — Z. Säugetierk. 21: 84–100.
- Švarc S. S., Pokrovskij A. V., Iščenko V. G., Olenev V. G., Ovčinnikova N. A., Pjastolova O. A. 1964 — Biological peculiarities of seasonal generations of rodents with special reference to the problem of senescence in mammals — Acta theriol. 8: 11–43.
- Sviridenko P. A. 1966 — Tryvalist' žyttja y rozmnoženja rudoj polivky (*Clethrionomys glareolus* Schreber) v umovach eksperimentu. W: „Ekologija ta istorija chrebetnych fauny Ukrainy” — 10–15.
- Tanton M. T. 1969 — The estimation and biology of populations of bank vole (*Clethrionomys glareolus* (Schr.)) and wood mouse (*Apodemus sylvaticus* (L.)) — J. Anim. Ecol. 38: 511–529.
- Zejda J. 1961 — Age structure in populations of bank vole, *Clethrionomys glareolus*, Schr. — Zool. Listy, 11: 309–321.

- Ze j d a J. 1967 — Mortality of a population of *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a bottom land forest in 1964 — Zool. Listy, 16: 221–238.
- Ze j d a J. 1971 — Differential growth of three cohorts of bank vole, *Clethrionomys glareolus*, Schreb. 1780 — Zool. Listy, 20: 229–246.

Summary

Using data in literature as a basis, a description is given of the survivorship and longevity of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780, the dominating species of forest rodent of the temperate zone. Four periods were distinguished in the life of an individual and in the phenological cycle of the whole population, which are characterized by a different mortality rate: nesting period (6 weeks), period of independent life during the first summer (average 2.5 months), winter period (6 months) and the second summer (maximum 6 months). Maximum longevity of individuals under natural conditions varies within limits of 18–21 months, females living longer than males (in sporadic cases through two winters).

All available data on the subject of survival rate of the bank vole in the periods distinguished have been set out in Table I, and calculation made on their basis of mean values of survival rate expressed in the form of index

$S = \frac{N_{t+1}}{N_t} \cdot 100\%$ for $t=1$ month and the rate of decrease μ according to the equation

$N_{t+1} = N_t e^{-\mu t}$ for $t=1$ day. Using these indexes a general survivorship curve was plotted (Fig. 1), describing the rate of disappearance of individuals from the average population living under „average” climatic and food conditions and in a year of average numbers.

Analysis was next made of factors responsible for mortality in each period of the individual's life. During the nesting period the cause of the generally high and differentiated mortality rate are chiefly physiological and abiotic factors, but also factors of an intrapopulation character (Table II). During the first summer survival of independent individuals is determined primarily by their puberty or unpuberty, depending on many intra- and extra-population factors. Survival rate of the population in winter is determined chiefly by extra-population factors which are not subject to considerable modifications since winter mortality is very similar in different parts of the area of the species and in different years. Survival of overwintered individuals, on the other hand, is a parameter greatly modified by intrapopulation factors and may play a very important part in formation of population dynamics.

By means of combining data on general variations in age structure of the population over the annual cycle and variations in survival characteristics of the different age groups and of different seasons a picture was obtained of variations in survival of the whole population over the annual cycle (Fig. 2). In addition differences in mortality among bank voles in different parts of its species area are discussed and consideration given to the question as to what extent predators are capable of affecting the mortality in populations of this species.