

Gabriela BujalskaInstytut Ekologii PAN
Dzieskanów Leśny
05-092 Łomianki**Struktura i organizacja socjalna
nornicy rudej****Social structure and social organization
in the bank vole****1. Wstęp**

Zacząć wypada od wyjaśnienia, dlaczego wybrałam ten właśnie prowokacyjny termin jakim, po licznych wysiłkach redukcjonistów, stała się właśnie „organizacja”. Przede wszystkim dlatego, aby mieć okazję do zastanowienia się nad jego znaczeniem.

Gdy pisze się o stosunkach socjalnych w populacji, używa się wówczas terminów „struktura”, „organizacja”, „system”. I jakkolwiek w powszechnej świadomości terminy te są synonimami (por. Słownik Wyrazów Obcych, PWN 1979) i tak bywają rozumiane przez ekologów (Gliwicz i Rajska - Jurgiel 1983), to jednak przez termin struktura rozumie się zazwyczaj ilościowe zależności między określonymi elementami lub ich statyczny opis, podczas gdy przez organizację — wzajemne relacje między nimi i funkcjonalne ich konsekwencje (Petruśewicz 1966). Tak rozumiana organizacja staje się synonimem nowszego terminu: system (Eisenberg 1981).

Nie są to wyłącznie rozważania semantyczne. O ich żywej treści niech świadczą próby modelowania procesów populacyjnych, które wychodząc z założeń o zależnościach pomiędzy sąsiadującymi ze sobą osobnikami, prowadzą do zintegrowanego opisu zmian struktury socjalnej i przestrzennej oraz zmienności parametrów demograficznych, a także i niektórych cech osobniczych (Bujalska i Grüm 1989).

O strukturze socjalnej mówimy więc wówczas, gdy wyróżniamy w populacji różne kategorie osobników: samce i samice, dojrzałe i niedojrzałe, młode i stare, dominujące i podporządkowane, migrujące i osiadłe etc., etc. Gdy próbujemy natomiast poznać funkcjonalne zależności między nimi lub skutki jakie dla cyklu życiowego (life-cycle) ma należenie do określonej kategorii — wówczas wchodzimy już w zagadnienia organizacji lub systemu (Petruśewicz 1966, Bujalska 1988).

Ostatnie dziesięciolecie stanowi renesans badań nad strukturą i organizacją populacji. Wynika to głównie z niedosytu do jakiego w procesie poszukiwań generalnej teorii populacyjnej doprowadziło analizowanie zależnych od zagęszczenia zmian liczebności (ze wszystkimi założeniami w postaci „pojemności środowiska” i „regulacji liczebności”). Z tego też powodu sięgnięto po wyniki biegnących dotąd niejako bocznym nurtem obserwacji nad behawiorem osobników.

Tak więc narodziła się potrzeba podsumowania dotychczasowej wiedzy na temat systemów socjalnych zwierząt. Zaowocowało to wieloma opracowaniami syntetycznymi (Clutton-Brock i in. 1982, Sibly i Smith 1985, Cockburn 1988). Niniejsze opracowanie zostało przygotowane pod kątem zainteresowań sympozjum poświęconego systemom socjalnym *Microtinae* na 5^o Międzynarodowym Kongresie Teriologicznym (por. Bujalska i Gliwicz 1990). Jest to przede wszystkim przegląd dotychczasowych badań nad systemem socjalnym nornicy rudej, ale tam gdzie wydało się to konieczne, uzupełniłam je wynikami własnych, nie publikowanych jeszcze obserwacji prowadzonych od 1975 r. do chwili obecnej na Wyspie Dzikiej Jabłoni na jeziorze Beldany.

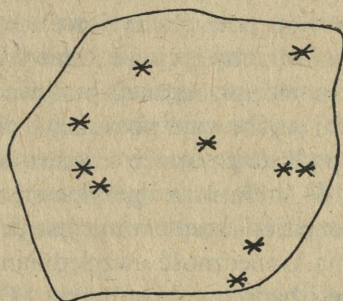
2. Cykl życiowy i behavior

Poznanie sposobu użytkowania przestrzeni, rodzajów kontaktu między osobnikami w różnych etapach życia osobniczego i populacji jest niezbędne dla zrozumienia funkcjonowania systemu socjalnego nornicy rudej. Nornica ruda jest gatunkiem polifagicznym, co sprzyja jej plastyczności i szerokiemu rozprzestrzenieniu (Gębaczńska 1983). Prowadzi skryty tryb życia, trudno jest więc dokonywać bezpośrednich obserwacji jej behavioru w warunkach naturalnych. Wyjątkiem są wiosenne obserwacje w dębowo-stepowym rezerwacie „Les na Vorskle”, które dostarczają fascynujących danych dotyczących różnych aspektów jej zachowania się (Petrov i Mironov 1972, Mironov 1977)¹.

Cykl estralny nornicy trwa według Lariny i Golikovej (1960) 8, a według Bujalskiej (1983) średnio 5 dni. Ruja (proestrus i estrus łącznie) trwa 52,4 godziny (Bujalska l.c.). W tym czasie samce lokalizują samice i kopulują z nią. Mironov (inf. ustna) obserwował, że w naturalnych warunkach samica kopuluje z kilkoma samcami. Kawata (1985) przypuszcza jednak, że rzadko się zdarza, aby parę samców uczestniczyło w prokreacji jednego miotu. U nornicy rudej na początku sezonu rozrodczego ojcem miotu był tylko jeden samiec, co wykazano w badaniach nad populacją z Białowieskiego Parku Narodowego (Sikorski i Wójcik inf. ustna). Zgodne to jest z poglądem Viti i Hoffmeyer (1985), którzy przypuszczają, że u samic muszą istnieć mechanizmy zapewniające wybór partnera spośród samców, których arealy osobnicze nakładają się na areal będącej w rui samicy. Być może, rolę tę spełnia czop kopulacyjny, formujący się po skutecznej kopulacji. Ciąża trwa, według Popova (1960), 17–18 dni, a według Bujalskiej i Ryszkowskiego (1966) — 22 ± 2 dni.

¹ Nieco więcej informacji na ten temat znajdzie Czytelnik w relacji z pobytu w tym rezerwacie (Bujalska i Grüm 1990).

Rodzi się najczęściej 4—5 młodych w miocie (Zejda 1966); są one ślepe i nagie. Oczy otwierają się 10—12 dnia i wówczas młode oprócz mleka matki zaczynają jeść pokarm stały (Bašenina 1981). Przynoszony jest on do gniazda przez matkę. Na przykład na Wyspie Dzikiej Jabłoni wielokrotnie obserwowano gromadzone w pobliżu gniazd z młodymi kwiaty *Anemone nemorosa* i *A. ranunculoides*, *Hepatica nobilis*, *Corydalis cava*, liście *Galeobdolon luteum* i *Aegopodium podagraria*. Mironov (1977) w rezerwacie „Les na Vorskle” obserwował, że wiosną samice zakładały „stoliki pokarmowe” złożone z kwiatów *Scilla sibirica* i *C. cava*, maskowane za pomocą suchych liści. W areale osobniczym samicy znajdowało się na ogół 8—10 takich stolików (rys. 1). Korzystały z nich także samce.



Rys. 1. Rozmieszczenie stolików pokarmowych (gwiazdki) w areale osobniczym samicy *C. glareolus* (zmienione z Mironova 1977)

Distribution of feeding tables (asterisks) in the home range of a female of the bank vole (modified from Mironov 1977)

Młode samice zdolne są do osiągnięcia dojrzałości płciowej w wieku miesiąca (Buchalczyk 1970), choć na Wyspie Dzikiej Jabłoni zdarzało się, że 45-dniowe samice rodziły już pierwszy miot (Bujalska i in. 1968). Samce, według Buchalczyk (l.c.), mogą dojrzewać w wieku 2 miesięcy. Wiek, w którym nornica osiąga dojrzałość płciową w warunkach naturalnych jest zmienny i zależy od warunków populacyjnych (patrz rozdział 3).

W areale osobniczym znajduje się od 1 do 4 kryjówek, są to tzw. gniazda wypoczynkowe (Bašenina i Okulova 1981). Nornica ruda charakteryzuje się polifazowym rytmem aktywności (Ivanter 1975); w ciągu doby zwierzę jest aktywne co najmniej 6 godzin (Bašenina i Okulova 1981).

Zwierzęta poruszają się po sieci ścieżek. Sposób znakowania areалу przez samce polega na skrapianiu moczem i wydzieliną gruczołów krokowych. Stwierdzono przy tym związek intensywności znakowania z hierarchią dominacji (Viitala i Hoffmeyer 1985). Sposób znakowania używany przez samice do znakowania areалу nie został jeszcze zbadany, należy się jednak spodziewać jego istnienia.

W zimie zwierzęta koncentrują się na niewielkich przestrzeniach. Poruszają się w korytarzach ukrytych pod śniegiem, które łączą się z powierzchnią ziemi, dzięki czemu zwierzęta mogą korzystać z pokarmu znajdującego się w ściółce (Petrov i in. 1978).

3. Struktura socjalna

Wszystkie kontakty pomiędzy osobnikami realizowane są w wycinku przestrzeni zamieszkanym przez te zwierzęta. Stąd analiza przestrzennych aspektów behawioru jest zazwyczaj podstawą wniosku o rodzaju stosunków między osobnikami. Najczęściej spotykaną metodą jest ocena wielkości i konfiguracji arealów osobniczych (Brown 1966, Bujalska 1970, 1973, Mazurkiewicz 1971, 1983).

Każdy osobnik realizuje swoje potrzeby życiowe w ograniczonej przestrzeni, zwanej arealem osobniczym. Potrzeby życiowe to nie tylko zaspokojenie głodu, ale także spotkanie partnera płci przeciwnej, budowa gniazda gdzie zwierzę wypoczywa, a samica rodzi i wychowuje potomstwo. Wielkość, kształt i rozmieszczenie arealów są wypadkową potrzeb z jednej strony i możliwości ich utrzymania — z drugiej. W literaturze spotyka się różne definicje arealu osobniczego, z których najczęściej akceptowana jest definicja Burt'a (1943). Na ogół definicje te pomijają konieczność uwzględniania pewnych ram czasowych, w których opisuje się i bada areal osobniczy (Grüm 1988). Niestety, zmienność wielkości arealów i ich wzajemnego rozmieszczenia w krótkich odcinkach czasu (np. dobowych) jest ze względów metodycznych trudna do badania i prace na ten temat są rzadkością (Karlsson i Ås 1987). Zmienność ta opisywana jest więc na ogół w skali miesięcy (Mazurkiewicz 1971) lub pór roku (Petrov i in. 1978).

Arealy osobnicze niedojrzałych płciowo nornic są mniejsze od arealów osobników dojrzałych. Według Bujalskiej i Grüm'a (1989) najmniejsze arealy posiadają niedojrzałe samice (średnio 737 m²) i niedojrzałe samce (832 m²); arealy dojrzałych samic są nieco większe (897 m²), a arealy dojrzałych samców wynoszą średnio aż 1753 m². Średnia wielkość arealów dojrzałych samców zmniejsza się wraz ze wzrostem gęstości populacji, podczas gdy wielkość arealów trzech pozostałych kategorii osobników nie wykazuje żadnej korelacji z zagęszczeniem (Bujalska i Grüm l.c.). Wiadomo natomiast, że wielkość arealów osobniczych zmienia się w zależności od zasobności pokarmowej środowiska (Nikitina i Merkova 1963, Bujalska 1975a, Mazurkiewicz 1983, Bondrup-Nielsen i Karlsson 1985).

Sposób rozmieszczenia arealów niedojrzałych samców i samic jest losowy lub skupiskowy (Bujalska i Grüm 1989). Dojrzałe samice rozmieszczone są równomiernie (co ma miejsce szczególnie przy niskiej liczebności populacji) lub losowo. Dojrzałe samce rozmieszczone są skupiskowo (szczególnie przy niskiej liczebności populacji) lub losowo (Bujalska i Grüm l.c.).

Stopień zachodzenia na siebie arealów osobniczych jest duży wśród niedoj-

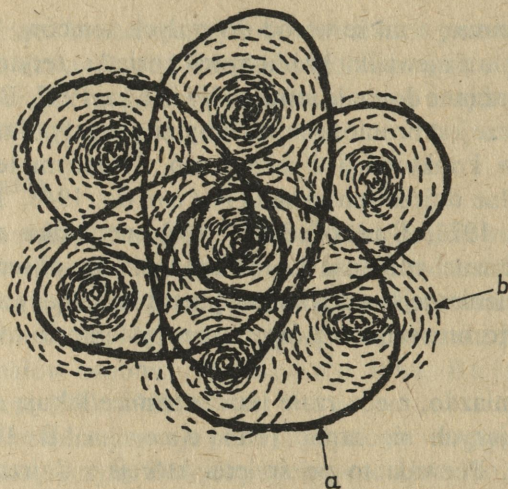
rzałych samców i samic, a także wśród dojrzałych samców. Wśród dojrzałych samic jest on natomiast niewielki; każda z nich posiada „terytorium rozrodcze”, nie odwiedzane przez inne dojrzałe samice (Viitala 1977, Bujalska 1985). Terytorium rozrodcze jest bronione przed innymi dojrzałymi samicami i stanowi główny rekwizyt w konkurencji o przestrzeń. Wyrazem tej konkurencji są tendencje terytorialne dojrzałych samic (Naumov 1948, Koškiná 1965, Bujalska 1970, 1973, Saitoh 1981). W przypadku utraty terytorium rozrodczego samica traci zdolność do rozmnażania się: obserwuje się wówczas anoestrus (i zasklepienie wejścia do pochwy) przypominający anoestrus zimowy. Po odzyskaniu terytorium samica znów może przystąpić do rozrodu (Bujalska 1970, 1985).

Opuszczające gniazdo, niedojrzałe jeszcze samice lokują się na peryferiach arealów rozmnażających się samic (Mironov i Beltjukova 1976, Bujalska 1985). Pozwala to po śmierci którejś z dojrzałych samic zająć zwolnione terytorium. Taka „strategia oczekiwania” („sit and wait strategy”, Bujalska 1988) nie jest oczywiście jedyną drogą do uzyskania statusu dojrzałej samicy. Niektóre z niedojrzałych samic oddalały się od swoich rodzinnych gniazd nawet na odległość ok. 48 m (Mazurkiewicz i Rajska 1975), przy czym dystans ten zmniejszał się wraz ze wzrostem liczebności populacji.

Areal osobniczy dojrzałego samca pokrywa kilka (co najmniej 2) arealów dojrzałych samic (Bujalska i Grüm 1989). Arealy kilku dojrzałych samców zachodzą na siebie w znacznym stopniu. Dojrzałe samce tworzą bowiem klany (Brown 1966) złożone z tolerujących się wzajemnie osobników. Natomiast członkowie różnych klanów wykazują względem siebie behavior antagonistyczny (Wiger 1982, Bujalska i Grüm 1989). Liczba samców *C. rufocanus* tworzących klan ograniczona jest do kilku osobników (Viitala 1977). Ograniczenie liczby członków klanu i podział terytorialny pomiędzy poszczególnymi klanami prowadzi do ograniczenia liczby dojrzałych samców w populacji. Niedojrzały samiec pozostaje w obrębie klanu i może osiągnąć dojrzałość płciową po śmierci dojrzałego samca.

Tak więc w sezonie rozrodczym kolonia rozrodcza jest jednostką struktury socjalnej populacji nornicy. Grupa sąsiadujących ze sobą dojrzałych samic i klan dojrzałych samców, obejmujących swoimi arealami arealy tych samic, tworzą kolonię rozrodczą (rys. 2).

Po zakończeniu sezonu rozrodczego istniejąca dotychczas struktura socjalna ulega przebudowie i w rezultacie wszystkie kategorie osobników rozmieszczone są w przestrzeni losowo (Bujalska 1973, Bujalska i Grüm 1989). W ziemie osobniki te zasiedlają wspólne gniazda, co pozwala im utrzymać wyższą temperaturę otoczenia i obniżyć energetyczne koszty przetrwania zimy (Gębczyński 1975, Karlsson i Ås 1987). Arealy osobnicze ulegają zmniejszeniu i wynoszą od 307 do 492 m² u samców i 260-475 m² u samic (Petrov i in. 1978).



Rys. 2. Schemat ideowy rozmieszczenia arealów osobniczych dojrzałych płciowo samic i samców tworzących kolonię rozrodczą nornicy rudej

a — areal dojrzałego samca, *b* — areal dojrzałej samicy (część ciemniejsza oznacza terytorium rozrodcze)

Schematic representation of distribution of home ranges of mature females and males constituting a breeding colony of the bank vole

a — home range of a mature male, *b* — home range of a mature female (darker area denotes the breeding territory)

4. Organizacja socjalna

Omówione powyżej elementy struktury socjalnej i zachowania się nornicy stanowią materiał, z którego można złożyć podstawy systemu socjalnego. Poznanie wszystkich jego aspektów wymaga jednak dalszych analiz i badań.

Przestrzenne uporządkowanie (i wzajemne relacje) elementów struktury wskazuje, że w sezonie rozrodczym populacja nornicy rudej składa się z kolonii rozrodczych. Można się spodziewać, że życie każdej kolonii przebiega w nieco odmienny sposób. Składa się na to różna „jakość” osobników: kompozycja genetyczna, kondycja, wiek itp. A także różne warunki środowiskowe i pokarmowe (wynikające z heterogeniczności środowiska), lokalne zakłócenia czy wreszcie działanie przypadku. Losy kolonii rozrodczych są także prawdopodobnie związane z terminem ich powstawania. Być może kolonie powstające wcześniej zakładane są w miejscach optymalnych, a późniejsze — w suboptymalnych.

Niemniej jednak życiem każdej kolonii rządzą pewne ogólne prawidłowości (np. lepsza przeżywalność osobników niedojrzałych niż dojrzałych). Wyróżnione kategorie osobników posiadają różne typowe dla siebie wymagania i w związku z tym reagują odmiennie na te same czynniki. Zbadanie dostosowania,

wyrażonego liczbą potomstwa, które dożywa do wieku reprodukcyjnego, jest obecnie bardzo trudne, choć część osobników nigdy nie osiąga dojrzałości płciowej i nie wydaje na świat potomstwa. Łatwiej dostosowanie wyrazić w kategoriach długości życia (przy założeniu, że dłuższy czas życia oznacza dłuższy okres rozmnażania i wydanie większej liczby potomków). Analizy przeprowadzone pod tym kątem oparto na wieloletnich (1975—1988) materiałach zbieranych każdego roku na Wyspie Dzikiej Jabłoni zgodnie ze stałą procedurą (CMR, pięciokrotne cenzusy w roku), szczegółowo opisaną w pracy Bujalskiej (1985).

Dla wszystkich osobników, złowionych co najmniej pięciokrotnie podczas danego cenzusu, dysponowano następującymi charakterystykami: (1) kondycją rozrodczą (cykl estralny, ciąża, pozycja jąder), (2) ciężarem ciała, (3) liczbą odwiedzanych punktów pułapkowych, (4) maksymalną długością areału osobniczego (tj. największym odstępem między odwiedzanymi punktami pułapkowymi), (5) częstością odwiedzania pułapek (tj. odwrotnością odcinka pomiędzy kolejnymi złowieniami) i (6) danymi o przeżyciu osobnika (lub nie) do najbliższego cenzusu. Obecnie zbadano, czy powyższe charakterystyki wpływają na długość życia osobnika. Zestawiono je w obrębie wyróżnionych kategorii osobników, tzn. samców i samic, a wśród nich dojrzałych i niedojrzałych.

Przed wszystkim sprawdzono, jak zmienia się wielkość areału osobniczego. Dotychczas stosowałam metodę oceny wielkości areału osobniczego (Wierzbowska 1972), która pozwala ocenić areał dla grup zwierząt liczących co najmniej kilkanaście osobników. Natomiast metoda oceny tzw. długości areału pozwala zindywidualizować oceny, choć jest tylko wskaźnikiem wielkości areału. Zestawień, zgodnie z dotychczasową procedurą (Bujalska 1985), dokonano dla pierwszych pięciu złowień osobnika w danym cenzusie. Pozwoliło to na porównanie ocen uzyskanych obiema metodami.

Zbadano korelację między długością areału a liczbą odwiedzanych punktów pułapkowych (która jest podstawą szacowania wielkości areału metodą Wierzbowskiej l.c.) u gryzoni należących do wyróżnionych kategorii. Wykazano dużą, statystycznie istotną zbieżność ocen dokonywanych obiema metodami (tab. I). Upoważnia to do wnioskowania o powierzchni penetrowanej przez gryzonia z linearnej miary jaką jest długość areałów.

Sprawdzono, jaka jest długość areału osobników, które przeżyły (*P*) i nie przeżyły (*NP*) do następnego cenzusu. Dla oceny różnic między parami *P* i *NP* w serii cenzusów zastosowano test Wilcoxa dla par pomiarów. W przypadku, gdy w danym cenzusie oceny *P* i *NP* były identyczne lub brakowało jednego składnika danej pary (np. wszystkie osobniki przeżyły), to dane te pomijano.

Wykazano, że przeżywające i ginące spośród niedojrzałych samców i samic posiadały podobną długość areału. Spośród dojrzałych samców przeżywające charakteryzowały się istotnie mniejszą długością areału niż nieprzeżywające (tab. II). Nie wykazano żadnej zależności między długością areału a ciężarem ciała czy też łownością. A więc różnice w przeżywalności osobników o dużych

i małych arealach nie wynikają z ich kondycji lub wieku (jeśli przyjąć, że cięższe rekrutują się ze starszych osobników).

Zastanówmy się, jakie znaczenie dla dojrzałych samców nornicy może mieć wielkość areалу? A musi mieć, skoro za posiadanie dużego areálu samiec „płaci” skróceniem czasu życia. Z opisu struktury przestrzennej i socjalnej wynika, że

Tab. I. Współczynniki korelacji liniowej pomiędzy średnią z ocen długości areálu w danym cenzusie a średnią z liczby różnych punktów pułapkowych odwiedzonych przez osobnika podczas kolejnych 5 złożeń, otrzymane dla populacji nornicy z Wyspy Dzikiej Jabłoni
Linear correlation coefficients between the mean of estimates of the maximum range and the mean of different trap sites visited by the individual caught 5 times, as obtained for different trapping series of the bank vole population of Crabapple Island

Kategoria osobników Category of individuals	Liczba cenzusów Number of trapping series	Współczynnik korelacji Correlation coefficient	<i>P</i>
Niedojrzałe samice Immature females	16	0,678	<0,01
Niedojrzałe samce Immature males	25	0,797	<0,001
Dojrzałe samice Mature females	46	0,807	<0,001
Dojrzałe samce Mature males	46	0,834	<0,001

areál dojrzałego samca pokrywa parę arealów dojrzałych samic. To znaczy: im większy areál posiada samiec, tym prawdopodobnie intensywniej uczestniczy w prokreacji następnego pokolenia. Czy tak jest w istocie? E i s e n b e r g (1981) i K a w a t a (1985) sądzą, że może tak być pod warunkiem, że estrus u samic nie jest zsynchronizowany.

Analiza rozmazów pochwoowych pobieranych w populacji nornicy z Wyspy Dzikiej Jabłoni pozwala wnikać w to zagadnienie. Wykazano, że tylko niekiedy (w 20% przypadków) liczba samic będących w pierwszym dniu estrus różni się istotnie od założonego modelu jednakowej ich liczby w kolejnych przeglądach

Tab. II. Średnie wartości długości areалу otrzymane dla całego materiału uzyskanego z populacji nornicy zamieszkującej Wyspę Dzikiej Jabłoni, z uwzględnieniem podziału na osobniki, które przeżyły 6-tygodniowy okres pomiędzy kolejnymi cenzusami i osobniki, które tego okresu nie przeżyły (B u j a l s k a w druku)

Mean values of the maximum range obtained for the entire data set on the bank voles of Crabapple Island, and divided into survivors of the 6-weeks period between consecutive trapping series and the individuals that died in that period (B u j a l s k a in press)

Kategoria osobników Category of individuals	Przeżywające Survived		Ginące Died	
	Liczba osobników Number of voles	Średnia i 95% przedział ufności Mean and 95% c. l.	Liczba osobników Number of voles	Średnia i 95% przedział ufności Mean and 95% c. l.
Niedojrzałe samice Immature females	584	26,8 25,1—28,4	103	26,1 22,6—29,6
Niedojrzałe samce Immature males	894	28,8 27,2—30,5	186	29,8 26,2—33,4
Dojrzałe samice Mature females	1249	31,7 30,4—33,1	412	30,5 28,7—32,2
Dojrzałe samce Mature males	873	53,8 51,1—55,9	374	64,1 60,2—67,9

danej serii połowów (cenzusu) (tab. III). Tak więc synchroniczność estrus w skali całej populacji jest mało prawdopodobna.

Pozostaje otwarta kwestia synchroniczności estrus w obrębie kolonii rozrodzkiej, będącej w zasięgu areалу samca. Wyróżnienie pojedynczych kolonii jest w badaniach terenowych bardzo trudne. Brak bowiem widocznych granic między koloniami, choćby ze względu na ciągłość zasiedlenia areálu populacji przez dojrzałe samice (granice te są wyznaczane przez antagonistyczne stosunki pomiędzy dojrzałymi samcami należącymi do różnych klanów). Można jednak na drodze dedukcji przyjąć, że estrus w obrębie kolonii nie jest wyraźniej zsynchronizowany niż w całej populacji. Otóż w kwietniu, przy szczególnie

Tab. III. Ocena częstości występowania takiego rozkładu liczby początków rui w kolejnych przeglądach pułapek danego cenzusu, który odbiega od rozkładu równomiernego. Zgodność rozkładów oceniano za pomocą testu Kolmogorova-Smirnova. Dane empiryczne pochodzą z Wyspy Dzikiej Jabłoni (Bujalska w druku)

Comparison of distribution of the beginning of oestrus in the consecutive trap inspections of a trapping series with the assumed even model of the distribution. Kolmogorov-Smirnov one-sample test was used to evaluate the differences. The data from the Crabapple Island were used (Bujalska in press)

Rok Year	Kwiecień April	Czerwiec June	Lipiec July	Wrzesień September
1975	<i>ni</i>	<i>ni</i>	*	<i>ni</i>
1976	—	<i>ni</i>	<i>ni</i>	*
1977	—	<i>ni</i>	<i>ni</i>	<i>ni</i>
1978	<i>ni</i>	**	<i>ni</i>	<i>ni</i>
1979	—	<i>ni</i>	<i>ni</i>	<i>ni</i>
1980	<i>ni</i>	<i>ni</i>	<i>ni</i>	<i>ni</i>
1981	<i>ni</i>	*	<i>ni</i>	<i>ni</i>
1982	*	<i>ni</i>	*	*
1983	**	<i>ni</i>	<i>ni</i>	<i>ni</i>
1984	<i>ni</i>	<i>ni</i>	**	**
1985	<i>ni</i>	<i>ni</i>	<i>ni</i>	<i>ni</i>
1986	<i>ni</i>	—	<i>ni</i>	<i>ni</i>
1987	—	—	<i>ni</i>	<i>ni</i>
1988	<i>ni</i>	<i>ni</i>	<i>ni</i>	<i>ni</i>
Razem testowano Total tested	10	12	14	14
Przypadki istotnych odstępstw Cases of significant differences	2	2	3	3

„—” — brak danych, *ni* — brak istotnych różnic, * — różnice istotne przy $p < 0,05$, ** — różnice istotne przy $p < 0,01$

„—” — no data, *ni* — insignificant, * — significant at $p < 0.05$, ** — significant at $p < 0.01$

niskiej liczebności populacji, obserwuje się skupianie nornic w pobliżu siebie (Bujalska i Grüm 1989). Zdarza się, że jest to jedna lub najwyżej dwie kolonie, jak miało to miejsce np. w latach 1986 i 1988, gdy populacja liczyła, odpowiednio, 12 i 17 osobników. Wówczas należało by się spodziewać wyraźnej synchroniczności, która może się „rozmywać” przy dużej liczbie kolonii, w skład których wchodzi samice o zsynchronizowanym wprawdzie estrus, ale w określonych tylko fragmentach arealu populacji (każda kolonia żyje własnym rytmem). Tymczasem w latach tych nie zaobserwowano przypadków synchroniczności. Przeciwnie: wystąpiły one w latach 1982 i 1983, gdy liczebność

populacji w kwietniu była szczególnie wysoka (odpowiednio: 96 i 150 osobników).

Tak więc teza o powszechnie występującej synchroniczności estrus nie została tu utrzymana; losowe rozmieszczenie estrus w czasie i przestrzeni jest prawdopodobnie częstszym zjawiskiem. Można zatem przypuszczać, że posiadanie przez samca większego areалу zwiększa jego udział w liczbie poczętego potomstwa. Czy jednak odchowanego? To zależy od dalszych losów samic.

Warto tu zwrócić uwagę na dwie strategie rozrodcze samców. Jedne samce pokrywają możliwie największą liczbę samic — dzieje się to jednak w krótkim okresie wyznaczonym długością ich życia. Rozmnażają się więc krótko lecz intensywnie (strategia *KI*). Inne — pokrywają wprawdzie mniejszą liczbę samic, ale dzieje się to w dłuższym okresie: rozmnażają się więc długo lecz ekstensywnie (strategia *DE*). Obie strategie mają różne konsekwencje.

Abstrahuję tu od oceny liczby potomstwa w miocie ojcowstwa obu kategorii samców. Można bowiem założyć, że liczba ta zależy przede wszystkim od kolejności krycia (E i s e n b e r g 1981), a ta kolejność nie musi być skorelowana z wielkością areалу samca. Toteż nie będzie błędem, że wielkość tę pominę (tym bardziej, że obecnie jest trudna do weryfikacji empirycznej). Samce *KI* są więc ojcami potomstwa wielu matek (względnie różnorodnego), przychodzącego jednak na świat we względnie jednorodnych warunkach zewnętrznych. Przypadek może zatem zrządzić o ich szansie przeżycia w niesprzyjających (i nie przewidywalnych) warunkach. Samce *DE* są ojcami potomstwa mniejszej liczby matek (bardziej jednorodnego), pojawiającego się jednak sukcesywnie w bardziej zróżnicowanych warunkach. Gdyby konsekwentnie mierzyć dostosowanie w kategoriach długości życia, strategia *DE* wydaje się „rozważniejsza”. Natomiast w kategoriach klasycznej teorii F i s h e r a (1930) — a więc dostosowania mierzonego liczbą potomstwa dochodzącego do wieku rozrodczego — być może obie strategie są równocenne. Pozostaje oczywiście kwestia otwarta, czy obie strategie są stałymi, utrwalonymi genetycznie, cechami osobniczymi, czy też są doraźnie indukowane przez sytuację ekologiczną (socjalną).

Konsekwencje posiadania dużych i małych arealów przez dojrzałe samice są diametralnie różne: wyższą przeżywalnością cechują się samice o większej długości areалу (tab. II). I tu także, jak w przypadku samców, nie wykazano korelacji między długością areалу a ciężarem ciała bądź łownością.

Wydaje się, że różne są przyczyny zmian przeżywalności u obu kategorii osobników spośród samców i samic. Poruszanie się po większym areale przez samce (a arealy te są przecież znacznie większe niż arealy samic) ekspozuje je na działanie drapieżników. Większe arealy u samic pozwalają prawdopodobnie na łatwiejsze zaspokajanie potrzeb energetycznych związanych z ciążą i laktacją (potrzeby te według K a c z m a r s k i e g o 1966 wzrastają, odpowiednio, o 24 i 92%).

Po zakończeniu sezonu rozrodczego i związanej z tym przebudowie struktury socjalnej zacierają się także różnice w przeżywalności, która w zimie jest

zresztą wyższa niż w sezonie rozrodczym (Petrušewicz i in. 1969, Bujalska 1975b, Gliwicz 1983). Przeżywalność zimowa jest niezależna od wieku. Osobniki liczące 4 miesiące przeżywały w podobnym stopniu co osobniki 8-miesięczne, odpowiednio 89,2 i 86,7% (wg Petrušewicza i in. l.c.). Nie zależy ona również od uprzedniego udziału w rozrodzie. Na Wyspie Dzkiej Jabłoni w latach 1975—1988 przeżywalność zimowa (interpolowana ze stanów w październiku i kwietniu następnego roku) wynosiła dla samców dojrzałych, niedojrzałych i samic dojrzałych i niedojrzałych, odpowiednio, 74,2, 68,7, 67,1, 72,0% w ciągu okresu 6 tygodni (test Wilcoxon wykazał brak różnic pomiędzy tymi wartościami).

5. Wnioski

Organizacja socjalna nornicy rudej jest gynocentryczna. To samica wybiera na wiosnę miejsce pod przysze terytorium; w jej sąsiedztwie lokują się inne dojrzałe samice (Karlsson 1986, Bujalska i Grüm 1989). Obserwuje się wówczas, przy niskiej zazwyczaj liczebności, duże niezasiedlone przestrzenie. Następnie arealy samic są odwiedzane przez samce — powstaje ich klan i w konsekwencji kolonia rozrodcza. Stanowi ona jednostkę, w której (w wyniku tendencji terytorialnych dojrzałych samic i klanowego terytorializmu samców) działają mechanizmy ograniczające liczbę dojrzałych płciowo osobników, a tym samym rozrodność populacji.

Większość współczesnych poglądów na temat dynamiki populacji opiera się na teorii regulacji liczebności i równowagi pomiędzy gęstością populacji a pojemnością środowiska. Oznacza to akceptację zależnego od zagęszczenia wzrostu liczebności populacji, czyli zwolnienia go aż do całkowitego zahamowania, po przekroczeniu pewnego poziomu gęstości. Wprawdzie powszechna jest wiara w różnorodność (genetyczną, fizjologiczną, wiekową etc.) osobników, to jednak w praktyce, gdy przychodzi analizować procesy populacyjne, ich zmienność koreluje się z liczebnością lub gęstością całej populacji. Czyli wielu jest wierzących, ale mało praktykujących. Także i modele matematyczne opierają się — wobec braku innej alternatywy — na formalnych założeniach logistycznego wzrostu populacji. Mogą więc wyjaśnić jedynie zewnętrzny obraz życia populacji, jakim jest jej liczebność. Nie wnikają zatem, ani nie wyjaśniają mechanizmów populacyjnych i ich działania (niekoniecznie przecież jednakowych we wszystkich fragmentach arealu populacji). Nie uwzględniają też zróżnicowania osobników i ich różnych reakcji na bodźce. Co więcej, milcząco zakładają ich równocześnie: każdy osobnik jest przecież tylko $1/N$ liczebności populacji.

Tymczasem obraz struktury i organizacji populacji nornicy wskazuje na werbalizm takiego podejścia. W tabeli IV zestawiono w punktach najważniejsze sprzeczności między teorią zależnej od zagęszczenia regulacji liczebności a strukturalnym podejściem do problemu dynamiki liczebności.

Tab. IV. Niektóre założenia teorii zależnej od zagęszczenia regulacji liczebności populacji w świetle analizy organizacji socjalnej populacji nornicy
 Certain assumptions of the theory of density-dependent regulation of population numbers in the light of the analysis of social organization of bank voles

Regulacja zależna od zagęszczenia Density-dependent regulation	Organizacja socjalna nornicy Social organization of bank voles
<p>1. Gęstość populacji jest regulowana (stosownie do pojemności środowiska). Mechanizmem regulacji jest zmiana (przyrost lub spadek) zależna od zagęszczenia.</p> <p>Regulated (adjusted to environmental capacity) population density. The mechanism relays on density increase/decrease depending on the density.</p> <p>2. Wszystkie osobniki są jednakowe i dlatego muszą w ten sam sposób reagować na czynniki środowiska.</p> <p>All individuals are equal and thus they have to respond to environmental factors in the same way.</p> <p>3. Każdy czynnik wpływa na wszystkie osobniki identycznie i z jednakową intensywnością.</p> <p>Each factor affects all individuals in the same way and the same intensity.</p> <p>4. Procesy zależne od zagęszczenia zapobiegają przegęszczeniu oraz wygaśnięciu populacji.</p> <p>Density-dependent processes prevent overcrowding and population extinction.</p>	<p>1. Gęstość populacji nie jest regulowana. Jedyne potencjał rozrodczy (liczba dojrzałych) jest stabilizowany. Skutkiem tego jest utrzymywanie wielkości populacji poniżej pojemności środowiska.</p> <p>Population density is not the subject of regulation. Only the breeding potential (number of sexually mature) is stabilized. As a result the population size is always below the environmental capacity.</p> <p>2. Różne kategorie osobników odmiennie reagują na zmiany warunków populacyjnych i środowiskowych.</p> <p>Different categories of individuals respond to the factors in different ways.</p> <p>3. Każdy czynnik wpływa tylko na te kolonie rozrodcze (lub te osobniki), które są pod jego bezpośrednim działaniem.</p> <p>Each factor affects only these breeding colonies (or individuals) that are within its direct range of influence.</p> <p>4. Różnorodność stosunkowo autonomicznych kolonii rozrodczych zapewnia przetrwanie populacji.</p> <p>Diversity of relatively autonomous breeding colonies assures population persistence.</p>

Jedną z ciągle jeszcze zbyt mało wykorzystywanych przez twórców modeli dynamiki populacji jest teoria „spreading of risk” (den Boer 1968). Populacja jest według tego autora zbiorem grup współzależnych osobników („interaction groups”). Niezależna od zagęszczenia dyspersja i wymiana osobników pomiędzy grupami ogranicza zakres fluktuacji i zapewnia populacji przeżycie w heterogenicznym środowisku. Dyskutowany wyżej obraz organizacji socjalnej u nornicy jest w całkowitej zgodzie z tą koncepcją.

Piśmiennictwo

- Bašenina N. V. (Red.) 1981 — Evropejskaja ryžaja polevka — Izd. Nauka, Moskva.
- Bašenina N. V., Okuloŭa N. M. 1981 — Ekologo-fiziologičeskie ritmy (W: Evropejskaja ryžaja polevka. Red. N.V. Bašenina) — Izd. Nauka, Moskva, 181—192.
- Boer P. J. den 1968 — Spreading of risk and stabilization of animal numbers — *Acta biotheor.* 18: 165—194.
- Bondrup-Nielsen S., Karlsson A. F. 1985 — Movements and spatial patterns in population of *Clethrionomys* species: a review — *Ann. Zool. Fenn.* 22: 385—392.
- Brown L. E. 1966 — Home range and movement of small mammals — *Symp. Zool. Soc. London*, 18:111—142.
- 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—413.
- Bujalska G. 1973 — The role of spacing behaviour among females in the regulation of the reproduction in the bank vole — *J. Reprod. Fert. Suppl.* 19: 463—472.
- Bujalska G. 1975a — The effect of supplementary food on some parameters in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780) — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, Ser. Sci. Biol.* 23: 23—28.
- Bujalska G. 1975b — Reproduction and mortality of bank vole and the changes in the size of an island population — *Acta theriol.* 20: 41—56.
- Bujalska G. 1983 — Reproduction (W: Ecology of the bank vole. Red. K. Petruszewicz) — *Acta theriol.* 28, Suppl. 1: 148—161.
- Bujalska G. 1985 — Fluctuations in an island bank vole population in the light of the study on its organization — *Acta theriol.* 30: 3—49.
- Bujalska G. 1988 — Life history consequences of territoriality in the bank vole (W: Evolution of life histories of mammals. Red. M.S. Boyce) — Yale Univ. Press, New Haven, 75—90.
- Bujalska G. w druku — Social system of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780) (W: The relationships between social systems and demography in microtine rodents. Red. R. H. Tamarin, R. Ostfeld, S. Pugh, G. Bujalska).
- Bujalska G., Andrzejewski R., Petruszewicz K. 1968 — Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). II. Natalità — *Acta theriol.* 13: 415—425.
- Bujalska G., Gliwicz J. 1990 — 5^o Międzynarodowy Kongres Teriologiczny (Rzym, 22—29 VIII 1989 r.) — *Wiad. ekol.* 36: 139—146.
- Bujalska G., Grüm L. 1989 — Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) and its demographic consequences: a model — *Oecologia* (Berl.), 80: 70—81.
- Bujalska G., Grüm L. 1990 — Spotkanie robocze na temat „Metody badań terenowych nad czasowo-przestrzenną strukturą populacji gryzoni leśnych” (Rezerwat „Les na Vorskle”, ZSRR, 1—7 IV 1989 r.) — *Wiad. ekol.* 36: 155—159.
- Bujalska G., Ryszkowski L. 1966 — Estimation of the reproduction of the bank vole under field conditions — *Acta theriol.* 11: 351—361.
- Burt W. H. 1943 — Territoriality and home range concept as applied to mammals — *J. Mammal.* 24: 346—352.
- Clutton-Brock T. H., Guinness F. E., Albon S. D. 1982 — Red deer: behaviour and ecology of two sexes — Univ. Chicago Press, Chicago.
- Cockburn A. 1988 — Social behaviour in fluctuating populations — Croom Helm, London.
- Eisenberg J. E. 1981 — The mammalian radiations — Univ. Chicago Press, Chicago.
- Fisher R. A. 1930 — The genetical theory of natural selection — Clarendon Press, Oxford.

- Gębczyńska Z. 1983 — Feeding habits (W: Ecology of the bank vole. Red. K. Petruszewicz) — Acta theriol. 28, Suppl. 1: 40—49.
- 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. 1983 — Survival and life span (W: Ecology of the bank vole. Red. K. Petruszewicz) — Acta theriol. 28, Suppl. 1: 161—172.
- Gliwicz J., Rajska-Jurgiel E. 1983 — Social organization (W: Ecology of the bank vole. Red. K. Petruszewicz) — Acta theriol. 28, Suppl. 1: 134—140.
- Grüm L. 1988 — W sprawie pojęcia „areal osobniczy” i zasad porównywania jego charakterystyki — Wiad. ekol. 34: 61—71.
- Ivanter E. V. 1975 — Populacionnaja ekologija melkich mlekopitajuščich taeżnogo severo-zapada SSSR — Izd. Nauka, Leningrad.
- Kaczmarek J. 1966 — Bioenergetics of pregnancy and lactation in the bank vole — Acta theriol. 11: 409—417.
- Karlsson A. F. 1986 — Social structure in a population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* — Acta Univ. Uppsaliensis, Comp. Summ. of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science, 61.
- Karlsson A. F., Ås S. 1987 — The use of winter home ranges in a low density *Clethrionomys glareolus* population — Oikos, 50: 213—217.
- Kawata M. 1985 — Mating system and reproductive success in a spring population of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* — Oikos, 45: 181—190.
- Koškiná T. V. 1965 — Plotnosť populácii i ee značenie v regulácii číslennosti krasnoj polevki — Bjull. Mosk. Obšč. Isp. Prir., Otd. biol. 70: 3—65.
- Larina N. J., Golikova T. V. 1960 — Izučenie polovogo cikla samok lesnych myševidnych gryzunov v prirode (Materialy k poznanju fauny i flory SSSR) — Fauna i Ekologija Gryzunov, 6: 96—110.
- Mazurkiewicz M. 1971 — Shape, size and distribution of home ranges of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — Acta theriol. 16: 23—60.
- Mazurkiewicz M. 1983 — Spatial organization of the population (W: Ecology of the bank vole. Red. K. Petruszewicz) — Acta theriol. 28, Suppl. 1: 117—127.
- Mazurkiewicz M., Rajska E. 1975 — Dispersion of young bank voles from their place of birth — Acta theriol. 20: 71—81.
- Mironov A. D. 1977 — Viesennee zapasanie korma ryžej polevki — Vestn. Leningrad. Univ. 9: 19—23.
- Mironov A. D., Beltjukova O. P. 1976 — Stanovlenie territorjalnych otnoženij i kormovogo povedenija u mlodych osobej ryžej polevki (W: Gruppovoe povedenie životnych. Dokl. II Vsesoj. Konf. po povedeniju životnych) — Izd. Nauka, Moskva, 255—257.
- Naumov N. P. 1948 — Očerki sravnitelnoj ekologii myševidnych gryzunov. — Izd. AN SSSR, Moskva.
- Nikitina N. A., Merkova M. A. 1963 — Ispolzovanie territorii myšami i polevkami po dannym mečenija — Bjull. Mosk. Obšč. Isp. Prir., Otd. biol. 48: 5—21.
- Petrov O. V., Le Vou-Khoy, Mironov A. D. 1978 — O zimnej podvižnosti ryžej polevki v lesostepnych dubravach — Bjull. Mosk. Obšč. Isp. Prir., Otd. biol. 83: 36—44.
- Petrov O. V., Mironov A. D. 1972 — Predviženie ryžej polevki v predielach individualnogo učastka — Ekologija, 1: 101—103.
- Petruszewicz K. 1966 — Dynamics, organization and ecological structure of population — Ekol. pol. A, 14: 413—436.
- Petruszewicz K., Andrzejewski R., Bujalska G., Gliwicz J. 1969 — The role of spring, summer and autumn generation in the productivity of a free-living population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) (W: Energy flow through small mammal populations. Red. K. Petruszewicz, L. Ryszkowski) — PWN, Warszawa, 235—245.

- Popov V. A. 1960 — Mlekopitajušćie Volžsko-Kamskogo Kraja — Izd. AN SSSR, Kazanskij Filjal, 1.
- Saitoh T. 1981 — Control of female maturation in high density populations of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* — J. anim. Ecol. 50: 79—87.
- Sibly R. M., Smith R. H. (Red.) 1985 — Behavioural ecology — Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Viitala J. 1977 — Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) — Ann. Zool. Fenn. 14: 53—93.
- Viitala J., Hoffmeyer I. 1985 — Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus*. Social odours, chemistry and biological effects — Ann. Zool. Fenn. 22: 359—371.
- Wierzbowska T. 1972 — Statistical estimation of home range size of small rodents — Ekol. pol. A, 20: 781—831.
- Wiger R. 1982 — Roles of self regulatory mechanisms in cyclic populations of *Clethrionomys* with special reference to *C. glareolus*: a hypothesis — Oikos, 38: 60—71.
- Zejda J. 1966 — Litter size in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — Zool. Listy, 15: 193—206.

Summary

Literature enriched with the present author's own and yet unpublished data was used to create the following picture of the basic unit of social organization in populations of the bank vole. A few (up to 7) mature (i.e., territorial) females of neighbouring home ranges, and up to 6 mature males (that form a territorial male clan) inhabit the same space and together constitute a breeding colony (Fig. 2). Young of the year usually remain within the area occupied by the colony. Young females, however, occupy places at the periphery of their mother's range. The presence of sexually immature bank voles makes possible instant replacement of the died mature individuals. This accounts for stabilization of the breeding potential.

Mature males exhibit two different behavioural tactics: (1) males that possess large home ranges (thus their momentary contribution to reproduction is rather high) live relatively short; (2) males of smaller home ranges (thus having rather limited access to conceptive females, and consequently with lower momentary contribution to progeny) survive better (Table II).

The outlined social system consisting of breeding colonies probably excludes the possibility of application of the density-dependent approach to study population dynamics (only the breeding potential seems to be regulated). Models of the dynamics based on interactions between the neighbouring individuals (nontransferable to more distant individuals) seem to be more appropriate in the case of the bank vole, because of quite intricate social relations between the population members (Table IV).