

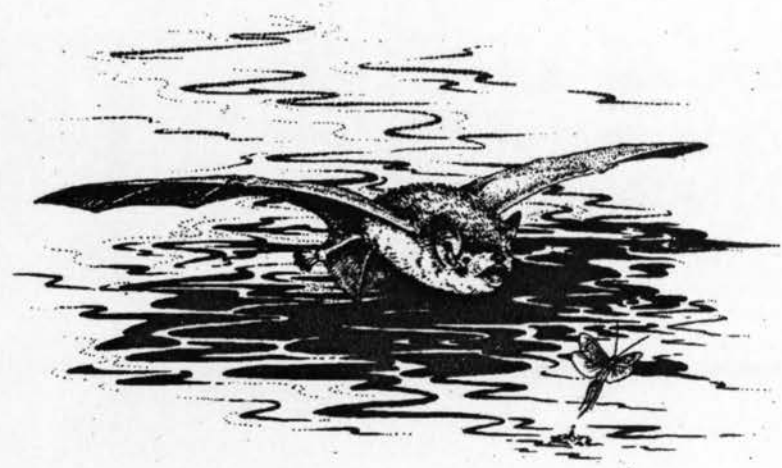
dat  
auto, a

4. 11. 99

**Tomasz Kokurewicz**  
**AKADEMIA ROLNICZA WE WROCŁAWIU**  
**KATEDRA ZOOLOGII**

# **EKOLOGIA HIBERNACJI NOCKA RUDEGO**

*Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817)



Guy Troughton 1985

**Praca doktorska wykonana pod kierunkiem**  
**doc. dr hab. Wiesława Bogdanowicza**  
**(MiIZ PAN – Warszawa)**

Warszawa 1999

K. 35212



	strona
1. Wprowadzenie	6
2. Temat kadri	11
2.1. Szkolenie w Szwajcarii	11
2.1.1. Epizy i lokalizacja kursu	11
2.1.2. Klasy i metody nauczania	11
2.2. Podstawy Międzynarodowego Regionu Umiejętności	12
2.2.1. Epizy i lokalizacja kursu	12
2.2.2. Klasy i metody nauczania	12
2.3. Lokalizacja kursu w ramach Międzynarodowego Regionu Umiejętności	12
3. Strategie	14
3.1. Strategie nauczania i wychowania w szkole w warunkach międzynarodowych	14
3.1.1. Podstawy i zasady pedagogiki w warunkach międzynarodowych	14
3.1.2. Podstawy pedagogiki	14
3.1.3. Wzajemne relacje między kulturami i językami	14
3.2. Wyzwania pedagogiczne w warunkach międzynarodowych	15
3.2.1. Podstawy pedagogiki w warunkach międzynarodowych	15
3.2.2. Wyzwania	15
3.2.3. Podstawy pedagogiki	15
3.2.4. Podstawy pedagogiki	15
3.2.5. Podstawy pedagogiki	15
3.3. Wyzwania pedagogiczne w warunkach międzynarodowych w kontekście Międzynarodowego Regionu Umiejętności	15
3.3.1. Podstawy pedagogiki w warunkach międzynarodowych	15
3.3.2. Wyzwania pedagogiczne w warunkach międzynarodowych i ich rozwiązywanie	15
3.4. Wyzwania pedagogiczne w warunkach międzynarodowych w kontekście Międzynarodowego Regionu Umiejętności	15
3.4.1. Podstawy pedagogiki w warunkach międzynarodowych	15
3.4.2. Wyzwania pedagogiczne w warunkach międzynarodowych i ich rozwiązywanie	15
3.4.3. Podstawy pedagogiki w warunkach międzynarodowych	15
3.5. Analiza pedagogiczna	15

**Panu doc. dr hab. Wiesławowi Bogdanowiczowi  
chciałbym serdecznie podziękować za cenne uwagi  
i poświęcony mi czas**

Opis w. 3968

Muzeum i Instytut Zoologii  
Polskiej Akademii Nauk  
**BIBLIOTEKA**  
K. 35212

Instytut Zoologii  
Polskiej Akademii Nauk  
ul. Krakowska 26  
01-224 Warszawa

D. 82/99-11

## SPIS TREŚCI

	strona
1. Wprowadzenie	6
2. Teren badań	11
2.1. Sztolnia w Sowiej Dolinie	11
2.1.1. Opis i lokalizacja stanowiska	11
2.1.2. Klimat i szata roślinna	12
2.2. Podziemia Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego	12
2.2.1. Opis i lokalizacja stanowiska	12
2.2.2. Klimat i szata roślinna	13
2.3. Lokalizacja miejsc odłowu <i>M. daubentonii</i> do badań respirometrycznych	15
3. Metodyka	16
3.1. Energetyczne koszty torporu nocka rudego w warunkach sztucznych	16
3.1.1. Pochodzenie i warunki przetrzymywania nietoperzy użytych do badań respirometrycznych	16
3.1.2. Przebieg eksperymentu	16
3.1.3. Metody obliczania średniego zużycia tlenu i energii	17
3.2. Wybiórczość środowiskowa osobników nocka rudego zimujących pojedynczo w warunkach naturalnych	18
3.2.1. Pomiary osobników nocka rudego	18
3.2.2. Wielkość próby	19
3.2.3. Podział na klasy	19
3.2.4. Pomiary parametrów siedliska	20
3.2.5. Powierzchnie próbne	21
3.3. Wybiórczość środowiskowa osobników nocka rudego zimujących w skupiskach w podziemiach Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego	24
3.3.1. Pomiary warunków mikroklimatycznych i kategorie skupisk	25
3.3.2. Oznaczanie wieku osobników w skupiskach i średnie frekwencje osobników z poszczególnych klas w populacji zimującej w podziemiach MRU	26
3.4. Dynamika masy ciała nocków rudych w czasie zimowania w warunkach naturalnych	26
3.4.1. Sztolnia w Sowiej Dolinie	26
3.4.2. Podziemia Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego	27
3.4.3. Różnice dynamiki masy ciała osobników z populacji górskiej i nizinnej	28
3.5. Analiza statystyczna	28

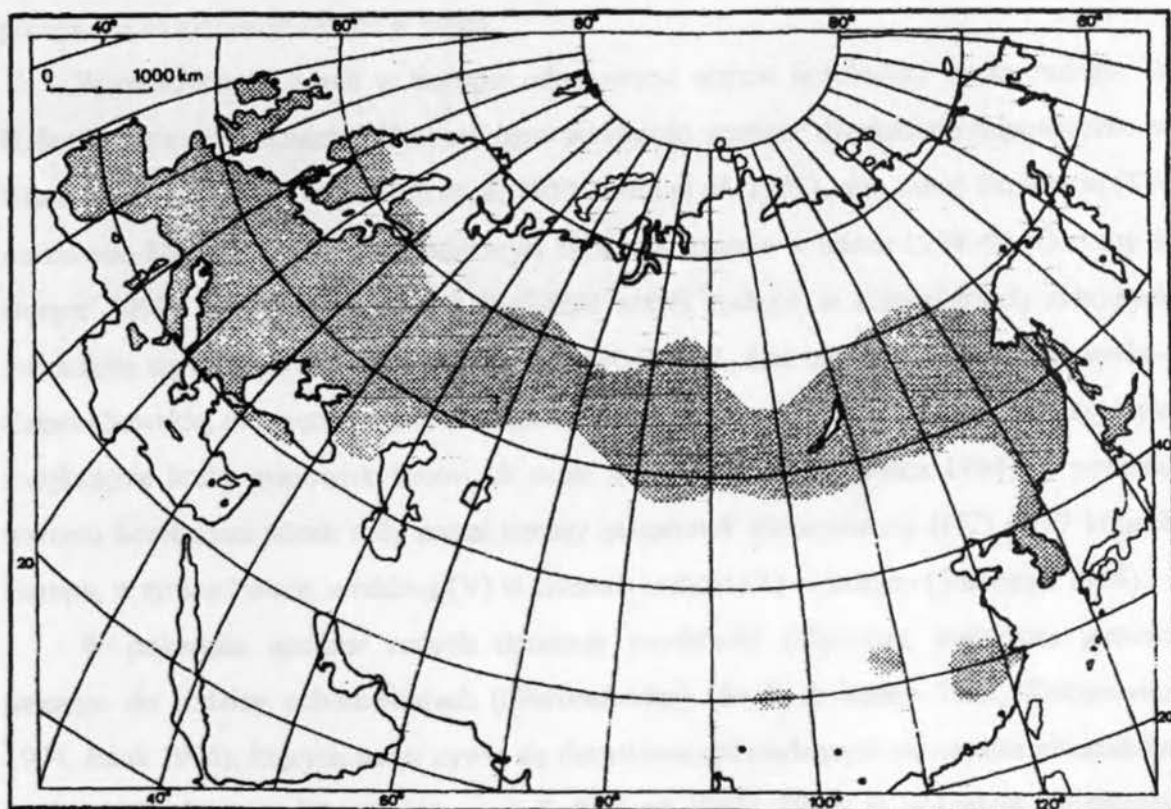
4. Energetyczne koszty torporu nocka rudego w warunkach sztucznych	30
4.1. Wstęp	30
4.2. Wyniki	32
4.3. Dyskusja	34
5. Wybiórczość środowiskowa osobników nocka rudego zimujących pojedynczo w warunkach naturalnych	37
5.1. Wstęp	37
5.2. Wyniki	39
5.2.1. Wybór miejsc hibernacji w sztolni w Sowiej Dolinie	39
5.2.1.1. Temperatura powietrza	39
5.2.1.2. Wilgotność względna powietrza	41
5.2.1.3. Odległość od otworu sztolni	41
5.2.1.4. Stopień ukrycia	42
5.2.1.5. Wysokość miejsca zimowania	43
5.2.1.6. Kondensacja pary wodnej	44
5.2.1.7. Zależności między wybranymi parametrami siedliska a płcią i wiekiem	44
5.2.1.8. Zależności między długością przedramienia, masą ciała i wskaźnikiem kondycji (BCI) a warunkami mikroklimatycznymi w miejscu hibernacji	46
5.2.2. Wybór miejsc hibernacji w podziemiach Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego	46
5.2.2.1. Temperatura powietrza	46
5.2.2.2. Wilgotność względna powietrza	50
5.2.2.3. Stopień ukrycia	51
5.2.2.4. Prędkość przepływu powietrza	53
5.2.2.5. Wysokość miejsca zimowania	54
5.2.2.6. Zależności między wybranymi parametrami siedliska a płcią i wiekiem i zmiany średniej frekwencji osobników dorosłych i młodocianych w populacji	56
5.2.2.7. Zależności między długością przedramienia, masą ciała i wskaźnikiem kondycji (BCI) a warunkami mikroklimatycznymi w miejscu hibernacji	58

5.3. Dyskusja	60
5.3.1. Selekcja siedlisk	60
5.3.2. Wpływ drapieżnictwa na selekcję siedlisk	68
5.3.3. Wpływ długości przedramienia, masy ciała i kondycji na selekcję siedlisk	69
5.3.4. Wpływ wybiórczości środowiskowej na sezonową dynamikę liczebności nocka rudego w schronieniach zimowych	69
6. Wybiórczość środowiskowa osobników nocka rudego zimujących w skupiskach w warunkach naturalnych	75
6.1. Wstęp	75
6.2. Wyniki	76
6.2.1. Warunki mikroklimatyczne w miejscach występowania skupisk	76
6.2.2. Liczebność i struktura wiekowa skupisk	77
6.2.3. Sezonowe zmiany liczby i liczebności skupisk	79
6.2.4. Temperatura w centrum skupisk	80
6.3. Dyskusja	81
7. Dynamika masy ciała nocków rudych w czasie zimowania w warunkach naturalnych	84
7.1. Wstęp	84
7.2. Wyniki	87
7.2.1. Dynamika masy nocków rudych w sztolni w Sowiej Dolinie	87
7.2.2. Dynamika masy ciała nocków rudych w podziemiach MRU	92
7.2.3. Zimowe żerowanie nocków rudych w MRU	101
7.2.4. Różnice dynamiki masy ciała osobników z populacji górskiej i nizinnej	105
7.3. Dyskusja	108
7.3.1. Wyniki wcześniej przeprowadzonych badań	108
7.3.2. Długość okresu hibernacji	109
7.3.3. Czynniki determinujące wielkość rezerw energetycznych na początku hibernacji	111
7.3.4. Zimowe żerowanie nocków rudych w Międzyrzeckim Rejonie Umocnionym	113
7.3.5. Strategie hibernacji w zależności od płci i wieku	116
7.3.6. Wpływ klimatu na dynamikę masy	119
7.3.7. Porównanie zużycia energii w warunkach laboratoryjnych i naturalnych	121
8. Wnioski	125
9. Podziękowania	128
10. Literatura	129

## 2. Wprowadzenie

Rząd nietoperze (*Chiroptera*) obejmuje 977 gatunków, stanowiących 24% wszystkich współcześnie żyjących gatunków ssaków łożyskowych (Corbet & Hill, 1991). W Europie występuje pięć gatunków z rodziny podkowcowatych (*Rhinolophidae*), 25 z rodziny mroczkowatych (*Vespertilionidae*) i jeden z rodziny molosowatych (*Molossidae*) (Stebbins 1988, W. Bogdanowicz, inf. ustna). Jednym z najliczniejszych jest nocek rudy, *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), należący do rodziny mroczkowatych (*Vespertilionidae*), podrodziny *Vespertilioninae*, rodzaju *Myotis* i podrodzaju *Leuconoë*. Zasięg jego występowania obejmuje środkową część Palearktyki, od Portugalii i Irlandii do wschodnich Chin, Korei i Japonii (Bogdanowicz 1994) (Ryc. 1). Z trzech wyróżnionych podgatunków w Europie występuje podgatunek nominatywny *Myotis d. daubentonii* (Bogdanowicz 1990), którego zasięg rozciąga się od 63°N (Skandynawia) do 40°N (Grecja) (Ahlén & Gerell 1989, Helversen & Weid 1990 – cyt. za Bogdanowiczem 1994).

Ryc. 1. Rozmieszczenie nocka rudego wg Bogdanowicza (1994).



Nocek rudy należy do gatunków odbywających raczej krótkodystansowe wędrówki między schronieniami letnimi i zimowymi. W Wielkiej Brytanii migracje te nie przekraczały 19 km (Speakman 1991). We wschodnich Niemczech 84% wszystkich przelotów odbywało

się na odległość od 0,5 do 88,0 km (Haensel 1978). Najdłuższy stwierdzony dystans migracji wynosił 260 km (Urbańczyk 1991b).

W Europie dymorfizm płciowy nocka rudego jest wyrażony większymi wymiarami ciała samic (Ruprecht 1981, Hanák & Horáček 1983–1984, Bogdanowicz 1990, 1992, 1994, Speakman 1991). Brak istotnych statystycznie różnic w średnich długościach przedramienia samic i samców u podgatunku *Myotis daubentonii ussuriensis* Ognev, 1927, na wyspie Hokkaido ( $\bar{X}=37,25$ ,  $n=19$  i  $\bar{X}=36,80$ ,  $n=11$ ) został zinterpretowany jako brak dymorfizmu płciowego w tej populacji (Maeda 1985). Wniosek ten został wyciągnięty na podstawie małej próby, w której wariancja badanej cechy była duża (samice – 0,86, samce – 0,58), co prawdopodobnie miało wpływ na uzyskany wynik. Średnia długość przedramienia u samic z populacji z Dolnego Śląska ( $\bar{X}=38,60$ ,  $n=46$ ) była mniejsza niż u samców ( $\bar{X}=38,8$ ,  $n=32$ ), podczas gdy długość ich ciała, ogona i ucha była większa (Haitlinger 1976: 126). Stwierdzenie silnych, dodatnich zależności między linowymi wymiarami ciała nocków rudych (Kokurewicz, w przygotowaniu) pozwala przypuszczać, że mniejsza długość przedramienia u samic w populacji z Dolnego Śląska (Haitlinger 1976) mogła być spowodowana pomyłką polegającą na zamianie danych w tabeli.

W ostatnich 40 latach w Europie odnotowano wzrost liczebności nocka rudego. W Holandii oraz w Czechach i Słowacji jego liczebność wzrosła dwukrotnie odpowiednio w latach 1950–80 i 1969–79 (Voûte *et al.* 1980, Bárta *et al.* 1981), a w samej Szumawie (SW obrzeżenie Masywu Czeskiego) zwiększyła się sześciokrotnie w latach 1974–90 (Červený & Bürger 1990). Na Dolnym Śląsku liczebność nocka rudego w schronieniach zimowych zwiększyła się ok. dziewięciokrotnie w latach 1964–1987, a na terenie Wyżyny Krakowsko–Częstochowskiej ok. pięciokrotnie w latach 1950–1991. Wzrostowi liczebności towarzyszyło zwiększenie liczby stanowisk zimowych o ok. 60 i 120% (Kokurewicz 1994). Z powodu wzrostu liczebności nocek rudy został uznany za gatunek niezagrożony (NT) w 17 krajach Europy, w tym w Polsce, wrażliwy (V) w czterech i rzadki (R) w jednym (Stebbing 1988).

W pokarmie nocków rudych dominują muchówki (*Diptera*), zwłaszcza gatunki należące do rodziny ochotkowatych (*Chironomidae*) (Swift & Racey 1983, Kokurewicz 1994, Beck 1995), których larwy żywią się detrytusem gromadzącym się na dnie zbiorników wodnych (Fittkau *et al.* 1976, Utberg & Sutherland 1982). Wraz ze wzrostem eutrofizacji zwiększa się ilość materii organicznej odkładanej na dnie zbiorników wodnych (Devai & Moldovan 1983, Mundie *et al.* 1991) oraz zmniejsza się ilość tlenu rozpuszczonego w wodzie (Zaitsev 1992). Zjawiska te prowadzą do zmniejszenia liczebności ryb, żywiących się



larwami ochotkowatych i regulujących ich liczebność (Johnson & Ringler 1981, O'Neil 1982, Hershey 1985). Duża odporność larw tych owadów na niskie stężenia tlenu (Kronberg 1988) i spadek presji drapieżników powodują zwiększenie liczebności larw, które po osiągnięciu formy imago stanowią pokarm nocków rudych żerujących nad powierzchnią zbiorników wodnych (Jones & Rayner 1988, Kalko & Braun 1991, Limpens & Kapteyn 1991, Boonman *et al.* 1998). Eutrofizacja wód, powodująca zwiększenie zasobności bazy pokarmowej, była prawdopodobnie przyczyną wzrostu liczebności nocka rudego w Europie w czasie ostatnich kilku dekad (Kokurewicz 1994, Racey *et al.* 1998). Korzystne warunki troficzne przyczyniły się do wcześniejszego osiągnięcia dojrzałości płciowej samców (Kokurewicz & Bartmańska 1992) i prawdopodobnie również samic oraz zwiększały przeżywalność i sukces rozrodczy.

W podziemiach poniemieckich fortyfikacji położonych w zachodniej części Niziny Wielkopolsko-Kujawskiej zwanych Międzyrzeckim Rejonem Umocnionym, znajduje się największa w Europie zimowa kolonia nocków rudych (Bogdanowicz 1994). W latach 1991–1995 nastąpił gwałtowny spadek jej liczebności, z 17 180 (luty 1991) do ok. 9 000 osobników (luty 1995) (Urbańczyk, 1991*b*, 1995). Liczenia przeprowadzone w sezonie zimowym 1998/99 wykazały dalszy spadek liczebności zimującej tam populacji, do ok. 6 000 osobników (Kokurewicz *et al.* w przygotowaniu). Od 1992 roku w polskich rzekach obserwowany jest systematyczny spadek ilości związków organicznych i substancji biogenych, powodujących eutrofizację, oraz zmniejszenie ilości ścieków ze źródeł komunalnych i przemysłowych (Raport o stanie środowiska w Polsce, opracowany przez Państwową Inspekcję Ochrony Środowiska, strona internetowa Ministerstwa Ochrony Środowiska Zasobów Naturalnych i Leśnictwa). Być może spadek liczebności populacji nocka rudego obserwowany w jego największej kolonii zimowej w latach 1991–95 jest spowodowany zmniejszeniem zasobności bazy pokarmowej w wyniku rozpoczętego po 1989 roku programu poprawy czystości wód. Dotychczas jedynym obszarem na którym zanotowano spadek liczebności tego gatunku była północno-wschodnia Szkocja (Speakman *et al.* 1991*b*), gdzie program oczyszczania wód rozpoczął się na początku XX wieku (J. R. Speakman, inf. ustna).

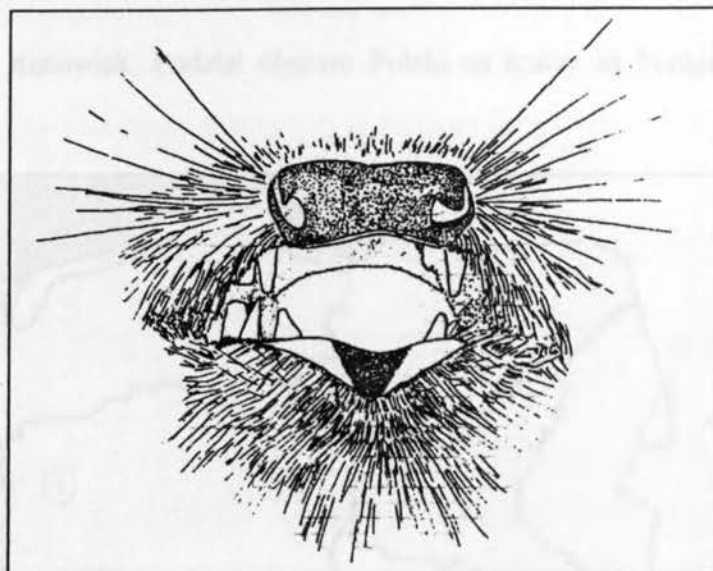
Młode osobniki nocka rudego rodzą się zwykle w czerwcu (Kowalski & Ruprecht 1984), zdolność lotu osiągają w wieku 3 tygodni (Krátký 1981, Tiunov 1989 – cyt. za Bogdanowiczem 1994), a zakończenie wzrostu następuje po 6–8 (Nyholm 1965) lub 9–10 tygodniach (Kurskov 1981).

W lecie i na początku jesieni odróżnienie osobników urodzonych w danym roku od osobników starszych jest możliwe dzięki obecności chrząstek epifizalnych w miejscach połączenia kości śródreżca i palców (np. Burnett & Kunz 1982). W czasie hibernacji, kiedy osobniki młodociane zakończyły już wzrost, przyżyciowe oznaczanie wieku było dotychczas możliwe jedynie za pomocą prześwietlania promieniami Roentgena (Baagøe *et al.* 1988 – cyt. za Bogdanowiczem 1994). Zastosowanie tej metody było bardzo trudne w warunkach terenowych, co spowodowało, że w dotychczas przeprowadzonych badaniach nad ekologią hibernacji nietoperzy osobniki w pierwszym roku życia (osobniki młodociane) nie były odróżniane od osobników dorosłych. Stwierdzenie mniejszych zapasów tłuszczu u osobników młodocianych, rozpoczynających hibernację (Ransome 1968, Ewing *et al.* 1970, Kunz *et al.* 1998), pozwalało przewidywać różnice w wybiórczości środowiskowej osobników dorosłych i młodocianych w czasie zimowania, jednak z powodu braku kryteriów wiekowych w warunkach naturalnych, ich opisanie nie było dotychczas możliwe.

Badania nad ekologią rozrodu nocka rudego przeprowadzone w Środkowej Anglii doprowadziły do odkrycia nowego kryterium oznaczania wieku u osobników tego gatunku. Po urodzeniu, wszystkie osobniki posiadają na środku dolnej wargi wyraźną, czarną kropkę (Ryc. 2), która na wiosnę staje się słabiej widoczna, jej kolor zmienia się z intensywnie czarnego na szaro-brązowy, a wyraźnie zarysowane brzegi ulegają „rozmyciu” tworząc na dolnej wardze szare pole. Po ukończeniu pierwszego roku życia czarna kropka zanikała zupełnie u 58,2% osobników ( $n=182$ ), u 38,5% była widoczna w postaci szarego pola, a zaledwie u 3,3% jej wygląd pozostawał niezmienny (Richardson 1994). W czasie dziewięcioletnich obserwacji nie stwierdzono aby kropka która raz zanikła, pojawiła się ponownie (Richardson 1990, 1994). Indywidualne znakowanie nocków rudych w sztolni w Sowiej Dolinie w Karkonoszach, rozpoczęte w sezonie zimowym 1988/89, umożliwiło przeprowadzenie obserwacji tej cechy u 123 osobników w czasie trzech kolejnych sezonów zimowych. Obserwacje te wykazały, że tempo zanikania czarnej kropki było takie same, jak stwierdzone przez Richardsona (1990, 1994); potwierdziły również wyraźne różnice w jej wyglądzie u osobników w pierwszym i drugim roku życia. W sezonach 1989/90–1991/92, w czasie obserwacji w rezerwacie nietoperzy „Nietoperek”, kryterium czarnej kropki wargowej zastosowano do oznaczania wieku zimujących nocków rudych (Kokurewicz 1990), zaliczając do kategorii osobników młodocianych (wiek < 1 rok) jedynie osobniki posiadające dużą, intensywnie czarną kropkę wargową, o wyraźnie zarysowanych brzegach.

2. Duża dokładność tej metody została potwierdzona w czasie badań nad zmiennością echolokacji i morfologią aparatu lotnego w zależności od wieku (Jones & Kokurewicz 1994).

Ryc. 2. Kropka wargowa młodocianego osobnika nocka rudego wg Richardsona (1994).



Observacje chiropterologów niemieckich (Geiger *et al.* 1996), oparte na wyróżnieniu trzech, a nie dwóch, jak w przypadku badań Richardsona (1990, 1994) etapów zanikania czarnej kropki, również potwierdziły dużą wartość tej cechy jako kryterium wiekowego. Tym samym nocek rudy stał się jedynym gatunkiem na którym można było przeprowadzić badania nad wpływem wieku na strategię hibernacji w warunkach naturalnych.

Problem ten był badany w sztolni w Sowiej Dolinie w Karkonoszach i w rezerwacie nietoperzy „Nietoperek” na Nizinie Wielkopolsko-Kujawskiej. Obserwacje terenowe uzupełniono pomiarami zużycia energii wykonanymi metodą respirometrii w warunkach laboratoryjnych. W pracy przedstawiono: (1) wyniki pomiarów zużycia energii dorosłych i młodocianych osobników nocka rudego (rozdział 4), (2) wyniki obserwacji różnic w wybiórczości środowiskowej w czasie zimowania pojedynczo i w skupiskach w warunkach naturalnych (rozdziały 5 i 6) oraz (3) dynamikę ich masy w kolonii zlokalizowanej w górach i na nizinach (rozdział 7). Porównano także energetyczne koszty hibernacji oszacowane na podstawie spadków masy ciała obserwowanych w terenie i zmierzonych w warunkach laboratoryjnych (rozdział 7).

## 2. Teren badań

Obserwacje prowadzono w sztolni w Sowiej Dolinie (Sudety Zachodnie) i w podziemiach Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego (MRU) (Nizina Wielkopolsko-Kujawska) (Ryc. 3).

Ryc. 3. Lokalizacja stanowisk. Podział obszaru Polski na krainy za Puckiem & Raczyńskim (1983).



### 2.1. Sztolnia w Sowiej Dolinie

#### 2.1.1. Opis i lokalizacja stanowiska

Sztolnia w Sowiej Dolinie ( $50^{\circ}50'N$ ,  $15^{\circ}50'E$ ) jest położona koło miejscowości Karpacz ( $50^{\circ}46'N$ ,  $15^{\circ}46'E$ ), w zachodniej części granicznego grzbietu Karkonoszy, na orograficznie lewym brzegu potoku Płonnica. Sztolnia znajduje się w piętrze regła dolnego, na wysokości 800 m n.p.m. (UTM WS 52, kod mezorejonu – 332,37; Kondracki 1994). Powstała ok. 1882 roku w skałach metamorficznych (gnejsy, łupki łyszczykowe) i służyła do eksploatacji srebra, miedzi, kobaltu i arsenu w złożu pierwotnym. Ma jeden otwór wejściowy, długość jej głównego korytarza wynosi 223,5 m. Boczne odgałęzienie o długości 13,5 m, położone jest w odległości 65 m od otworu, a dwa mniejsze, o głębokości nie przekraczającej 2 m, w odległościach 105 i 205 m. Wysokość sztolni wynosi 2,0–2,5 m. Dno

sztolni, od otworu do połowy jej długości, jest stale zalane wodą. W pozostałej części pokrywają je osady gliniaste, a w części przyotworowej kamienie, które odpadły ze ścian i stropu w wyniku wietrzenia mrozowego. W sztolni występuje statyczny typ mikroklimatu, charakterystyczny dla jaskiń z jednym otworem wejściowym (Kowalski 1965).

### **2.1.2. Klimat i szata roślinna**

Średnia temperatura roczna Karkonoszy wynosi ok. 5,6°C (średnia stycznia – -2,9°C, lipca – 14,6°C), a roczna suma opadów – 1141 mm (Szklarska Poręba – 640 m n.p.m.). Długość okresu wegetacyjnego, tj. okresu w którym średnia temperatura dobowa jest wyższa od +5°C, na terenie Dzielnicy Sudeckiej zależy od wysokości nad poziomem morza i waha się od 115 dni (Śnieżka, 1602 m n.p.m.) do ok. 160 dni w niższych częściach gór (Kondracki 1981). Długość okresu hibernacji nietoperzy determinują dwie termiczne pory roku: przedzimie, definiowane jako okres w którym średnie temperatury dobowe utrzymują się w przedziale 5–0°C, oraz przedwiośnie ze średnimi temperaturami dobowymi 0–5°C. Na wysokości sztolni w Sowiej Dolinie przedzimie rozpoczyna się w pierwszej dekadzie października, a przedwiośnie kończy się w trzeciej dekadzie marca (dane z lat 1951–80) (Piasecki 1997).

Sztolnię w Sowiej Dolinie otaczają sztuczne monokultury świerka i zbiorowiska porębowe, które w piętrze regla dolnego (500–1000 m n.p.m.) zastąpiły naturalne kwaśne buczyny górskie, lasy liściaste z przewagą jaworu oraz naturalne bory mieszane złożone ze świerka, jodły i buka (Fabiszewski 1985).

## **2.2. Podziemia Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego (MRU)**

### **2.2.1. Opis i lokalizacja stanowiska**

Międzyrzecki Rejon Umocniony znajduje się w makroregionie Pojezierza Lubuskiego na pograniczu dwóch mezoregionów: Pojezierza Łagowskiego i Bruzdy Zbąszyńskiej (UTM WU 30, kody mezoregionów 315,42 i 315,44) (Kondracki 1994) (Ryc. 3). Podziemia MRU są położone w województwie lubuskim, część północna i środkowa na terenie gminy Międzyrzecz, – a ich niewielka część południowa – w gminie Lubrza. Miejscowościami położonymi najbliżej podziemi MRU są Wysoka (52°23'N, 15°28'E) i Nietoperek (52°24'N, 15°32'E).

MRU został zbudowany przez Niemców w latach 30. i rozbudowany w czasie II Wojny Światowej. Najsilniej umocnioną częścią MRU jest tzw. Odcinek „Wysoka” w którym znajduje się podziemny system korytarzy łączący fortyfikacje naziemne. Łączna długość

podziemnych korytarzy Odcinka „Wysoka” wynosi ok. 30 km, a ich powierzchnia, wraz ze ścianami i stropem, zajmuje ok. 90 000 m<sup>2</sup>. Z powodu dużej ilości wejść do podziemi występuje tam dynamiczny typ mikroklimatu, podobnie jak w naturalnych jaskiniach wielootworowych (Kowalski 1965).

### 2.2.2. Klimat i szata roślinna

Średnia temperatura roczna w latach prowadzenia obserwacji (1989–92 i 1995), wynosząca 9,3°C, jest o 1,1°C wyższa niż podawana we wcześniejszych opracowaniach (Kondracki 1981). Średnia temperatura stycznia w latach 1989–92 i 1995 (1,3°C) i średnia lipca (19,6°C), są odpowiednio o 2,8°C i 1,9°C wyższe niż w latach 1881–1930 (Kondracki 1981) (Tab. 1). Średnia temperatura zimniejszego półrocza (X–III) obliczona na podstawie uzyskanych danych, wynosiła 3,5°C (Tab. 1). Na Ziemi Lubuskiej długość okresu wegetacyjnego wynosi 215–220 dni. Pokrywa śnieżna zalega na tym terenie od 40 do 50 dni, a okres występowania średniej dobowej temperatury powietrza poniżej 0°C wynosi 55–75 dni. Roczna suma opadów jest najniższa w dolinach rzek (536 mm w dolinie Odry koło Słubic), a najwyższa na wzniesieniach morenowych Pojezierza Łagowskiego (do 650 mm, z czego ok. 425 mm w okresie między kwietniem a październikiem). Na terenie MRU znajduje się ciąg jezior rynnowych (Paklicko Małe, Krzacaste, Kęszyckie) oraz fosy obronne położone między wsią Wysoka a jeziorem Krzewie; ponadto między wsiami Nietoperek i Kęszyca znajduje się kompleks stawów hodowlanych zwany Stawami Kęszyckimi.

Szata roślinna jest silnie przekształcona w wyniku prowadzonych na szeroką skalę prac związanych z budową MRU oraz obecności na tym terenie w latach 1945–1993 radzieckiej bazy wojskowej.

W miejsce naturalnego boru sosnowego lub sosnowo-dębowego (zespoły *Leucobryo-Pinetum* lub *Quercu-Pinetum*) sztucznie wprowadzono drzewostany sosnowe o ubogim składzie gatunkowym. Ten typ zbiorowisk leśnych przeważa na terenie MRU. W dolinach naturalnych potoków i nad fosami obronnymi występują lasy liściaste z dominującą olszą czarną (*Alnus glutinosa*). Południową oraz wschodnią część MRU zajmują pola uprawne i pastwiska (Świerkosz 1996).

Tabela 1. Wybrane dane klimatyczne lat 1989–92 i 1995 z punktów meteorologicznych w Lubiniku–Świebodzinie i Gorzowie Wielkopolskim.

Okresy obserwacji	Temperatura powietrza (°C)	Suma opadów (mm)	Wilgotność względna (%)
	$\bar{X}$ , SD, min–max, n	$\bar{X}$ , SD, min–max, n	$\bar{X}$ , SD, min–max, n
średnia roczna 1989	9,8 6,64 1,6–18,8 12	34,6 16,16 8,5–60,1 12	77,1 10,09 63–90 12
wrzesień 1989	15,1	32,8	75
październik 1989	10,5	22,8	83
styczeń 1989	2,20	8,50	89
lipiec 1989	18,80	60,10	65
średnia roczna 1990	9,7 6,01 0,3–18,3 12	40,4 25,57 14,9–107,0 12	78,6 8,67 63–91 12
wrzesień 1990	12,0	49,1	86
październik 1990	9,5	20,3	81
styczeń 1990	2,8	14,9	87
lipiec 1990	17,3	18,9	72
średnia roczna 1991	8,5 7,42 -3,4–20,1 12	35,0 17,41 7,4–65,2 12	79,0 6,78 69–91 12
wrzesień 1991	14,8	28,6	72
październik 1991	8,0	40,9	81
styczeń 1991	1,3	14,4	83
lipiec 1991	20,1	50,5	69
średnia roczna 1992	9,6 7,85 -0,1–20,8 12	31,3 19,08 6,8–67,0 12	77,1 12,56 55–91 12
wrzesień 1992	13,8	14,6	76
październik 1992	6,2	22,5	85
styczeń 1992	0,4	19,5	90
lipiec 1992	20,5	56,7	64
średnia roczna 1995	8,9 7,96 -3,6–21,2 12	45,6 23,26 12,6–91,4 12	78,7 9,46 60–90 12
wrzesień 1995	13,3	43,6	85
październik 1995	11,0	12,6	82
styczeń 1995	-0,1	37,7	89
lipiec 1995	21,2	49,7	60
średnie wartości dla lat 1989–1992 i 1995	9,3 6,99 -3,6–21,2 60	37,4 20,53 6,8–107,0 60	78,1 9,40 55–91 60
średnie wartości dla zimniejszego półrocza (X–III) z lat 1989–92 i 1995	3,5 3,56 -3,4–11,0 30	31,3 14,85 7,4–67,0 30	85,6 4,59 75–91 30
średnie wartości dla stycznia z lat 1989–92 i 1995	1,3 1,21 -0,1–2,8 5	19,0 11,16 8,5–37,7 5	87,6 2,79 83–90 5
średnie wartości dla lipca z lat 1989–92 i 1995	19,6 1,54 17,3–21,2 5	47,2 16,39 18,9–60,1 5	66,0 4,64 60–72 5

### 2.3. Lokalizacja miejsc odłowu *M. daubentonii* do badań respirometrycznych

Do badań nad energetycznymi kosztami torporu odłowiono nocki rude w następujących miejscach (Ryc. 4):

- Północno-wschodnia Szkocja: dwa osobniki (dorosły i młodociany samiec) złowione 16.09.1993 w kolonii rozrodzej na strychu budynku mieszkalnego w miejscowości Manse Dinnet (57°3'N, 2°54'W);
- Środkowa Szkocja: osiem osobników (4 dorosłe samice, 1 młodociana samica i 3 dorosłe samce) złowionych 3.10.1993 w kolonii rozrodzej na strychu budynku w miejscowości Lochearnhead (56°23'N, 4°17'W) nad jeziorem Loch Earn;
- Środkowa Walia: osiem osobników, w tym siedem złowionych w budkach dla nietoperzy 22.9.1993 w miejscowości Buckland House nad rzeką Usk (51°35'N, 2°59'W) (1 dorosły samiec, 2 młodociane samice i 4 młodociane samce) oraz jeden dorosły samiec złowiony tego samego dnia w budce w miejscowości Erwood w dolinie rzeki Wye (51°38'N, 2°39'W).

Ryc. 4. Lokalizacja miejsc odłowu nocków rudych przeznaczonych do badań respirometrycznych.





Środkowa Szkocja leży w strefie klimatu morskiego, którego charakterystyczną cechą jest brak zimy termicznej, tj. sezonu w którym średnia temperatura dobowa jest niższa od 0°C, oraz występowanie chłodnego lata z dużą ilością opadów. Średnia temperatura roczna wynosi ok. 7,0°C, a suma opadów 900–1180 mm. W zimniejszym półroczu (X–III) zakres temperatur powietrza wynosi 2–4°C. Klimat Środkowej Walii jest bardzo podobny do występującego w Środkowej Szkocji i również charakteryzuje się brakiem zimy termicznej. Średnia temperatura roczna wynosi ok. 7,0°C, a suma opadów 1170–1540 mm. W zimniejszym półroczu (X–III) zakres temperatur powietrza wynosi 2–4°C. Klimat północno-wschodniej Szkocji jest nieznacznie chłodniejszy od występującego w Środkowej Szkocji i Walii. Poza terenami górskimi nie występuje tam zima termiczna (White & Smith 1982).

### 3. Metodyka

#### 3. 1. Energetyczne koszty torporu nocka rudego w warunkach sztucznych

##### 3.1.1. Pochodzenie i warunki przetrzymywania nietoperzy użytych do badań respirometrycznych

Zaobraczkowane nietoperze użyte do badań respirometrycznych były przetrzymywane w warunkach naturalnego fotoperiodu i temperatury w wolieryze o wymiarach 5 x 3 x 2 m na dachu Instytutu Zoologii Uniwersytetu w Aberdeen. W wolieryze znajdowała się budka dla nietoperzy oraz cegły z otworami w środku, w których zwierzęta mogły się ukrywać w ciągu dnia. Nietoperze miały zapewniony nieograniczony dostęp do wody i pokarmu składającego się z larw mącznika młynarka (*Tenebrio molitor*).

Odłowów nietoperzy dokonano na podstawie zezwoleń wydanych przez Scottish Natural Heritage (SRAB: 04:93) i Countryside Council for Wales (BSR: 1:93). Zgodnie z warunkami określonymi w zezwoleniach po zakończeniu doświadczeń wszystkie nietoperze zostały wypuszczone w miejscu ich złowienia.

##### 3.1.2. Przebieg eksperymentu

Doświadczenia zostały wykonane w laboratorium Prof. Johna Speakmana w Instytucie Zoologii Uniwersytetu w Aberdeen. Nietoperze były przenoszone do laboratorium, ważone z dokładnością do 0,01 g za pomocą elektronicznej wagi laboratoryjnej (Sartorius Ltd) i umieszczane w komorze respirometrycznej o pojemności 802 ml wykonanej z pleksiglasu. Wewnątrz komory znajdowało się naczynie z wodą i kawałek chropowatego drewna umożliwiający nietoperzom zawieszenie się. Komora respirometryczna była umieszczona w

termostacie (Matsui) z wyłączonym wewnętrznym źródłem światła, utrzymującym temperaturę +5°C. Temperatura wewnątrz komory respirometrycznej była monitorowana przy użyciu miernika temperatury (Grant Instruments, Squirrel logger) zapisującego w pamięci wartości temperatury w odstępach co 60 s i oscylowała w zakresie  $\pm 1^\circ\text{C}$ . W torporze nietoperze zużywają niewielkie ilości tlenu (Hock 1951), dlatego przepływ powietrza przez komorę był bardzo wolny (30–80 ml  $60\text{s}^{-1}$ ). Powietrze wpływające do komory było osuszane w czasie przepływania przez żel silikonowy i pompowane do komory respirometrycznej. Po wydostaniu się z niej powietrze przepływało przez pierwszy kanał analizatora zawartości tlenu (Applied Electrochemistry Inc., S-3A) mierzącego zawartość tlenu w przepływającym powietrzu. Drugi kanał analizatora nie był połączony z respirometrem lecz mierzył zawartość tlenu w powietrzu pobieranym z zewnątrz. Różnica w zawartości tlenu między kanałem pierwszym (połączonym z respirometrem) i drugim (pobierającym powietrze z zewnątrz), powstająca w wyniku oddychania nietoperza, była automatycznie obliczana w przedziałach 40  $\mu\text{s}$ . Odczyty (ml  $\text{O}_2$   $60\text{s}^{-1}$ ) dokonywane w czasie 60s były uśredniane i automatycznie zapisywane przez komputer na dyskietce. Czas przebywania nietoperza w respirometrze wynosił zwykle ok. 24 h. Po zakończeniu doświadczenia nietoperza przenoszono do woliery, a w respirometrze umieszczano następnego osobnika.

### 3.1.3. Metody obliczania średniego zużycia tlenu i energii

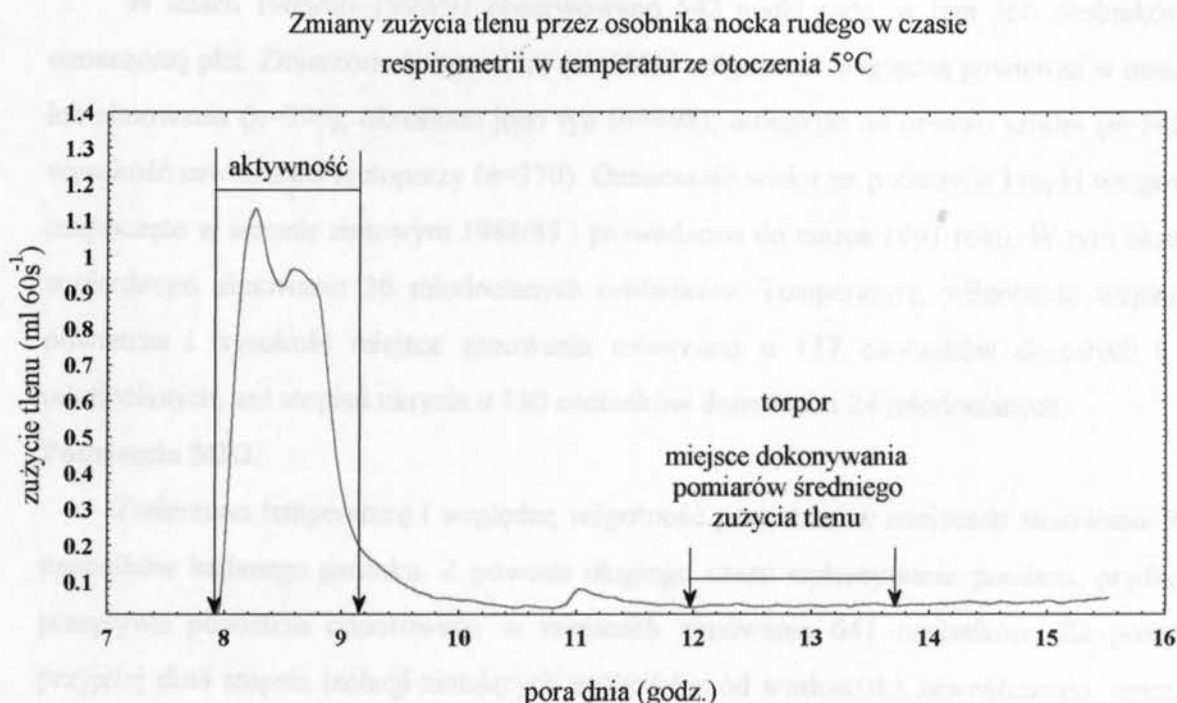
Na początku eksperymentu nietoperze były aktywne i pobierały duże ilości tlenu, ale po 1–2 godzinach zapadały w torpor (Ryc. 5).

Dane zawierające zapis zużycia tlenu były konwertowane do formatu bazy danych Fox Base+ (wersja 2,0), a następnie odczytywane przy użyciu programu Excel (wersja 4,0) w formie wykresu. Na wykresie wybierano miejsce w którym zużycie tlenu było najmniejsze, a następnie z tego fragmentu bazy danych obliczano średnie zużycie tlenu (ml  $\text{O}_2$   $60\text{s}^{-1}$ ) dla poszczególnych osobników (Ryc. 5).

Ilości tlenu zużywane przez nietoperze w trakcie torporu w temperaturze  $5^\circ\text{C}$  były bardzo niewielkie, a ich zmierzenie znajdowało się na granicy możliwości technicznych wykorzystywanego sprzętu. Możliwość dokonania pomiarów zależała w dużym stopniu od zawartości tlenu w powietrzu, mierzonej przez drugi kanał analizatora tlenu, zależnej od ciśnienia atmosferycznego. W czasie znacznych wahań ciśnienia w trakcie eksperymentu zmierzenie zużycia tlenu okazywało się niemożliwe. W czasie doświadczenia trwającego 56 dni (od 6.10 do 30.11.1993, ok. 1 300 godzin respiometrii) udało się dokonać pomiarów

zużycia tlenu u 12 osobników (66,7% posiadanej próby): 3 dorosłych samic i młodocianej samicy oraz 3 dorosłych samców i 5 młodocianych samców.

Ryc. 5.



Zużycie tlenu (ml) w ciągu godziny przeliczono na gram masy ciała ( $\text{ml g}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) (Thomas *et al.* 1990b), co umożliwiło porównanie jego zużycia przez osobniki różniące się masą i długością przedramienia. W czasie hibernacji nietoperze wykorzystują tłuszcz biały (WAT) (Kayser 1961), dlatego do obliczenia zużycia energii przyjęto cieplny równoważnik tlenu wynoszący  $19,66 \text{ J mlO}_2^{-1}$ .

### 3.2. Wybiórczość środowiskowa osobników nocka rudego zimujących pojedynczo w warunkach naturalnych

#### 3.2.1. Pomiary osobników nocka rudego

Nietoperze ważono za pomocą wagi Pesola z dokładnością do 0,1 g, oznaczono ich płeć, wiek i mierzono długość prawego przedramienia suwmiarką z noniuszem z dokładnością do 0,05 mm. Czas przeprowadzania pomiarów, oznaczania płci i wieku nigdy nie przekraczał pięciu minut. Po ich ukończeniu nietoperz był odkładany w miejsce, w którym został znaleziony. W sztolni w Sowiej Dolinie oznaczanie wieku na podstawie czarnej kropki

wargowej rozpoczęto w sezonie zimowym 1988/89 i prowadzono przez trzy sezony, do marca 1991 roku, a w podziemiach MRU w sezonach 1989/90–1991/92.

### **3.2.2. Wielkość próby**

#### **Sztolnia w Sowiej Dolinie**

W latach 1985/86–1990/91 obserwowano 542 nocki rude, w tym 366 osobników o oznaczonej płci. Zmierzono temperaturę ( $n=466$ ) i wilgotność względną powietrza w miejscu ich zimowania ( $n=396$ ), określono jego typ ( $n=498$ ), odległość od otworu sztolni ( $n=542$ ) i wysokość zawieszenia nietoperzy ( $n=370$ ). Oznaczanie wieku na podstawie kropki wargowej rozpoczęto w sezonie zimowym 1988/89 i prowadzono do marca 1991 roku. W tym okresie stwierdzono zimowanie 36 młodocianych osobników. Temperaturę, wilgotność względną powietrza i wysokość miejsca zimowania zmierzono u 137 osobników dorosłych i 32 młodocianych, zaś stopień ukrycia u 130 osobników dorosłych i 24 młodocianych.

#### **Podziemia MRU**

Zmierzono temperaturę i względną wilgotność powietrza w miejscach zimowania 987 osobników badanego gatunku. Z powodu długiego czasu wykonywania pomiaru, prędkość przepływu powietrza odnotowano w miejscach zimowania 641 osobników. Za pomocą przyjętej skali stopnia izolacji zimujących osobników od środowiska zewnętrznego, opisano miejsce zimowania 987 osobników, a dla 763 z nich zanotowano wysokość miejsca hibernacji z dokładnością do 0,1 m. W marcu 1992 r. zbierano materiał do badań nad zmiennością echolokacji i morfologią aparatu lotnego w zależności od wieku (Jones & Kokurewicz 1994). Osobniki obserwowane w tym czasie uzupełniły próbę pobraną w marcu na trzech powierzchniach próbnych (str. 19).

### **3.2.3. Podział na klasy**

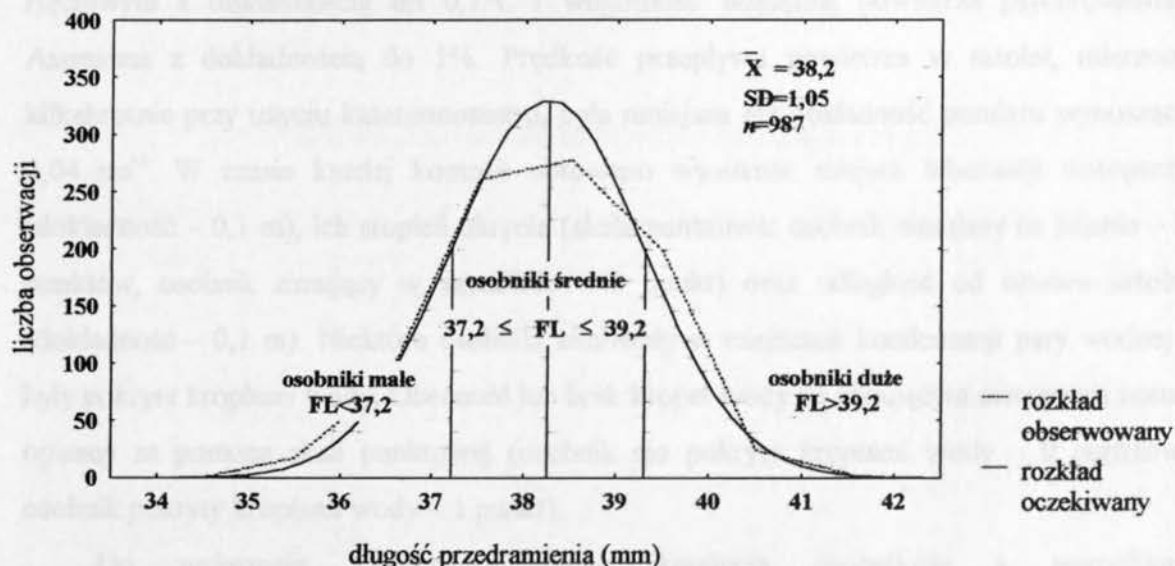
W sztolni w Sowiej Dolinie, ze względu na niską liczebność nocka rudego wynoszącą 22–34 osobniki (Kokurewicz 1991), niemożliwe było opisanie warunków zimowania młodocianych samców i samic – z tego powodu zaliczono je do jednej klasy (osobniki młodociane). W próbie wyróżniono następujące klasy: samice, samce, osobniki dorosłe (wiek 1+), osobniki młodociane (wiek 0–1), dorosłe samice i dorosłe samce.

W podziemiach MRU, ze względu na liczną próbę, wyróżniono następujące klasy: samice, samce, osobniki dorosłe (wiek 1+), osobniki młodociane (wiek 0–1), dorosłe samice, młodociane samice, dorosłe samce i młodociane samce. Dodatkowo dokonano tam podziału na klasy wielkości, który miał na celu wykazanie preferencji siedliskowych w zależności od długości przedramienia oraz ewentualnego potwierdzenia ujemnej zależności między

długością przedramienia a zużyciem energii, stwierdzonej w badaniach laboratoryjnych. Podział na klasy wielkości został dokonany na podstawie średniej i odchylenia standardowego (SD) długości przedramienia (Ryc. 6).

Ryc. 6.

Rozkład długości przedramienia nocków rudych z Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego i podział na klasy wielkości (rozkład normalny, test  $W$  Shapiro–Wilka,  $W=0,98$ ,  $P>0,05$ ).



Od średniej arytmetycznej zostało odjęte jedno odchylenie standardowe, a uzyskana wartość równa 37,17 mm stanowiła granicę między klasami osobników o małych i średnich wymiarach. Wszystkie osobniki o długości przedramienia mniejszej od 37,2 mm zostały zaliczone do klasy osobników o małych wymiarach. Osobniki o długości przedramienia większej lub równej 37,2 mm i mniejszej lub równej 39,2 mm zostały zaliczone do klasy osobników o średnich wymiarach. Górna granica tej klasy została wyznaczona przez dodanie do średniej arytmetycznej wartości jednego odchylenia standardowego. Osobniki o długości przedramienia większej od 39,2 mm zostały zaliczone do klasy osobników o dużych wymiarach (Ryc. 6).

#### 3.2.4. Pomiary parametrów siedliska

##### Sztolnia w Sowiej Dolinie

W okresie od listopada 1985 do marca 1991 w sztolni przeprowadzono 27 kontroli. W czasie pierwszych 4 sezonów (1985/86–1988/89) kontrole odbywały się przeważnie raz w miesiącu, od października lub listopada do marca lub kwietnia, a w ostatnich dwóch sezonach (1989/90–1990/91) obserwacje prowadzono w listopadzie i marcu. W czasie każdej kontroli

przeszukiwano wszystkie szczeliny i odwierty w ścianach sztolni; czas trwania kontroli wynosił średnio 6 godzin. W sztolni wyznaczono 26 punktów (reperów), których odległość od otworu wejściowego była zmierzona taśmą mierniczą z dokładnością do 0,1 m. Punkty te zostały zaznaczone na stałe i pozwalały na dokładne oznaczenie odległości zimujących osobników od otworu sztolni.

W miejscach zimowania nocków rudych temperaturę powietrza mierzono termometrem rtęciowym z dokładnością do 0,1°C i wilgotność względną powietrza psychrometrem Assmanna z dokładnością do 1%. Prędkość przepływu powietrza w sztolni, mierzona kilkakrotnie przy użyciu katatermometru, była mniejsza niż dokładność pomiaru wynosząca 0,04 ms<sup>-1</sup>. W czasie każdej kontroli notowano wysokość miejsca hibernacji nietoperzy (dokładność – 0,1 m), ich stopień ukrycia (skala punktowa: osobnik zimujący na ścianie – 0 punktów, osobnik zimujący w szczelinie – 1 punkt) oraz odległość od otworu sztolni (dokładność – 0,1 m). Niektóre osobniki zimowały w miejscach kondensacji pary wodnej i były pokryte kroplami wody. Obecność lub brak kropeł wody na zimującym nietoperzu został opisany za pomocą skali punktowej (osobnik nie pokryty kroplami wody – 0 punktów, osobnik pokryty kroplami wody – 1 punkt).

Do wykazania zależności między kondycją osobników a warunkami mikroklimatycznymi w obu stanowiskach, obliczono wskaźnik kondycji (BCI) według wzoru:  $BCI = \text{masa ciała} / \text{długość przedramienia}$  (Speakman & Racey 1986).

### **Podziemia Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego**

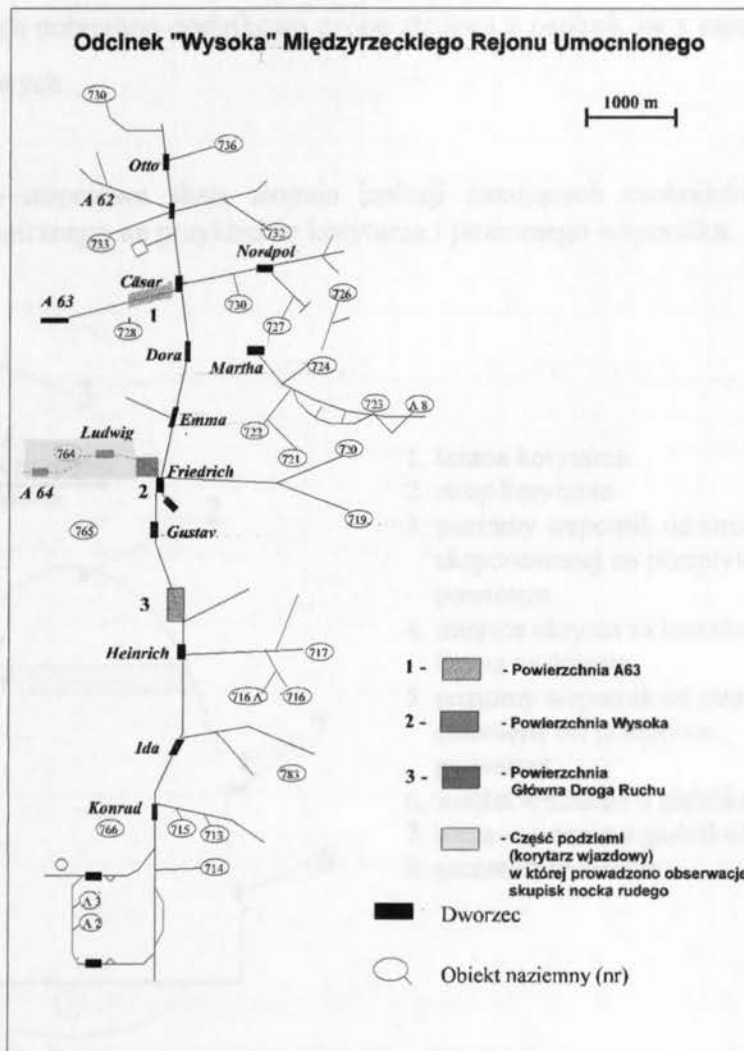
Obserwacje prowadzono raz w miesiącu, od listopada 1989 r. do marca 1992 r. W tym okresie przeprowadzono 9 kontroli w odstępach ok. 30 dni. Czas trwania kontroli wynosił 2–4 dni. Pomiarów mikroklimatu dokonywano tak samo jak w sztolni w Sowiej Dolinie. W celu opisanego zależności między badanymi parametrami mikroklimatu pomiary przeprowadzono w środku korytarza, a do opisanego wymagań siedliskowych osobników badanego gatunku także przy zimujących osobnikach. W miejscach, w których zmieniał się przekrój korytarzy, dokonywano dodatkowych pomiarów prędkości przepływu powietrza.

#### **3.2.5. Powierzchnie próbne**

Osobniki różniące się wiekiem i płcią mogą preferować różne warunki mikroklimatyczne w miejscu hibernacji, a niekiedy również wykazywać przywiązanie do tych samych części podziemi w kolejnych sezonach zimowych (Kuipers & Daan 1970, Daan 1973). W celu zapewnienia losowego pobierania prób umożliwiającego ocenę preferencji siedliskowych osobników różniących się płcią, wiekiem i kondycją wyznaczono trzy

powierzchnie próbne o odmiennych warunkach mikroklimatycznych zlokalizowane w odległych od siebie częściach podziemi MRU (Ryc. 7). W czasie kontroli na powierzchniach próbnych przeszukiwano wszystkie szczeliny i nisze w ścianach korytarzy, szczeliny między ułożonymi w stopy płytkami podłogowymi oraz zdejmowano za pomocą wełnianej rękawiczki osadzonej na tyczce o długości 2 m wszystkie osobniki zawieszono u stropu korytarza.

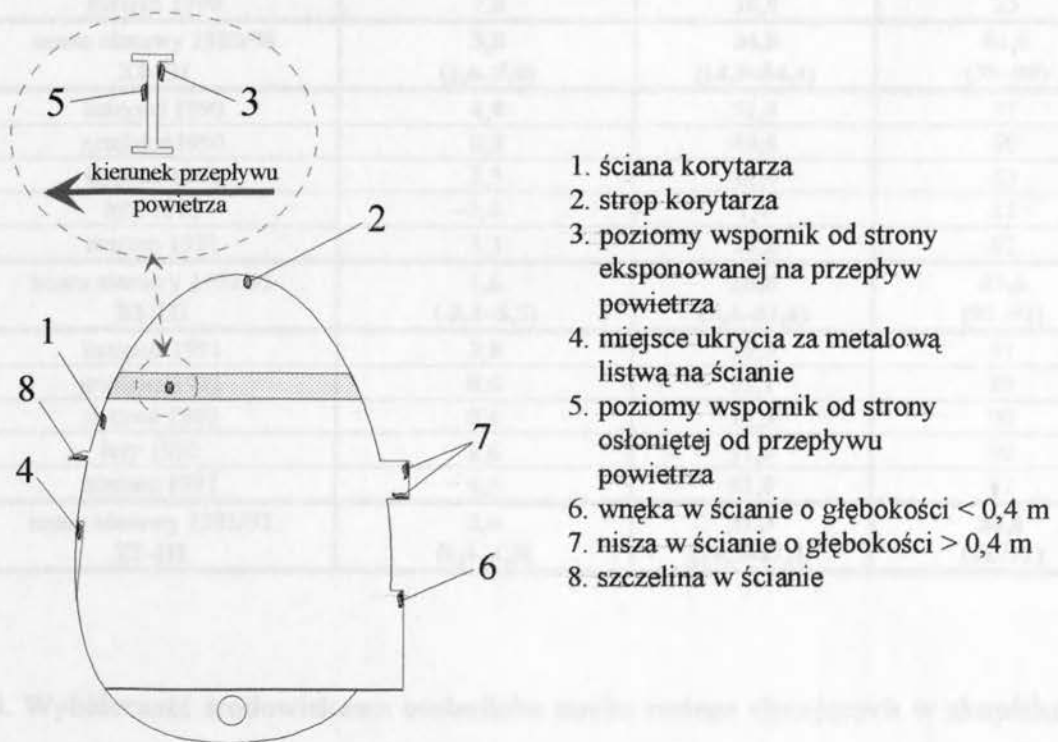
Ryc. 7. Powierzchnie próbne w podziemiach MRU i miejsce prowadzenia obserwacji skupisk nocka rudego.



Na każdej powierzchni pobierano próbę złożoną z 30 osobników, które wazono, mierzono, a następnie wypuszczano na wolność. W czasie każdej kontroli rozpoczynano obserwacje w tym samym miejscu na każdej powierzchni. Dzięki temu, podczas następnej kontroli obserwowano osobniki, które pojawiły się na nich ponownie w czasie między kontrolami, wybierając występujące tam warunki mikroklimatyczne. Długość powierzchni

próbnymi była zmienna w kolejnych miesiącach i zależała od zagęszczenia nietoperzy. W celu obliczenia zagęszczenia nocka rudego na metr kwadratowy na poszczególnych powierzchniach notowano długość, wysokość i szerokość odcinka korytarza na którym obserwowano 30 osobników *M. daubentonii*. Przyjęto założenie, że najwyższe zagęszczenia osobników badanego gatunku będą znajdowały się na powierzchni o optymalnych dla danego miesiąca warunkach zimowania. W tych samych sezonach obserwacji prowadzono ważenia mające na celu opisanie zmian masy ciała w zależności od płci i wieku (rozdział 7). W celu zwiększenia próby, poza 30-stoma osobnikami ważonymi na każdej z powierzchni, w tych samych miejscach pobierano dodatkową próbę złożoną z osobników z najmniej licznych klas wiekowo-płciowych.

Ryc. 8. Ośmio-stopniowa skala stopnia izolacji zimujących osobników od środowiska zewnętrznego na przykładzie korytarza i poziomego wspornika.



W czasie hibernacji nietoperze mogą ukrywać się w szczelinach lub zimować w odsloniętych miejscach na ścianach i stropie korytarzy (np. Kuipers & Daan 1970, Bogdanowicz & Urbańczyk 1983, Bogdanowicz 1994). Do opisania mikrosiedlisk wybieranych przez nocki rude zastosowano 8-stopniową skalę, obrazującą stopień izolacji zimujących osobników od środowiska zewnętrznego (Ryc. 8).



Przemieszczanie się zimujących osobników w kierunku otworów wejściowych w kolejnych miesiącach sezonu zimowego zostało wykazane na podstawie obserwacji średnich zagęszczeń nocków rudych na powierzchni Główna Droga Ruchu, położonej najdalej od wejść do podziemi MRU (Ryc. 7). Wybrane dane klimatyczne dla sezonów obserwacji zostały przedstawione w Tab. 2.

Tabela 2. Wybrane dane klimatyczne z punktów meteorologicznych w Lubiniku-Świebodzinie i Gorzowie Wielkopolskim. W nawiasach podano średnie wartości minimalne i maksymalne dla poszczególnych sezonów zimowych.

Okresy obserwacji	Średnia temperatura powietrza (°C)	Średnia suma opadów (mm)	Średnia wilgotność względna powietrza (%)
listopad 1989	2,0	40,3	89
grudzień 1989	1,6	54,4	90
styczeń 1990	2,8	14,9	87
luty 1990	5,6	45,4	79
marzec 1990	7,0	18,8	75
<b>sezon zimowy 1989/90 XI-III</b>	<b>3,8 (1,6-7,0)</b>	<b>34,8 (14,9-54,4)</b>	<b>84,0 (75-90)</b>
listopad 1990	4,4	51,4	91
grudzień 1990	0,3	49,4	90
styczeń 1991	1,3	14,4	83
luty 1991	-3,4	7,4	82
marzec 1991	5,3	17,2	82
<b>sezon zimowy 1990/91 XI-III</b>	<b>1,6 (-3,4-5,3)</b>	<b>28,0 (7,4-51,4)</b>	<b>85,6 (82-91)</b>
listopad 1991	3,8	35,5	91
grudzień 1991	0,6	33,1	89
styczeń 1992	0,4	19,5	90
luty 1992	2,6	31,3	90
marzec 1992	-4,5	67,0	82
<b>sezon zimowy 1991/92 XI-III</b>	<b>2,4 (0,4-4,5)</b>	<b>37,3 (19,5-67,0)</b>	<b>88,4 (82-91)</b>

### 3.3. Wybiórczość środowiskowa osobników nocka rudego zimujących w skupiskach w podziemiach Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego

Obserwacje skupisk nocka rudego prowadzono w korytarzu wjazdowym do podziemi MRU, o długości 1 500 m, w okresie od listopada 1989 r. do marca 1990 r. (5 kontroli) (Ryc. 7). Czas trwania kontroli wynosił 3-4 dni, a odstęp między kontrolami ok. 30 dni.

### 3.3.1. Pomiary warunków mikroklimatycznych i kategorie skupisk

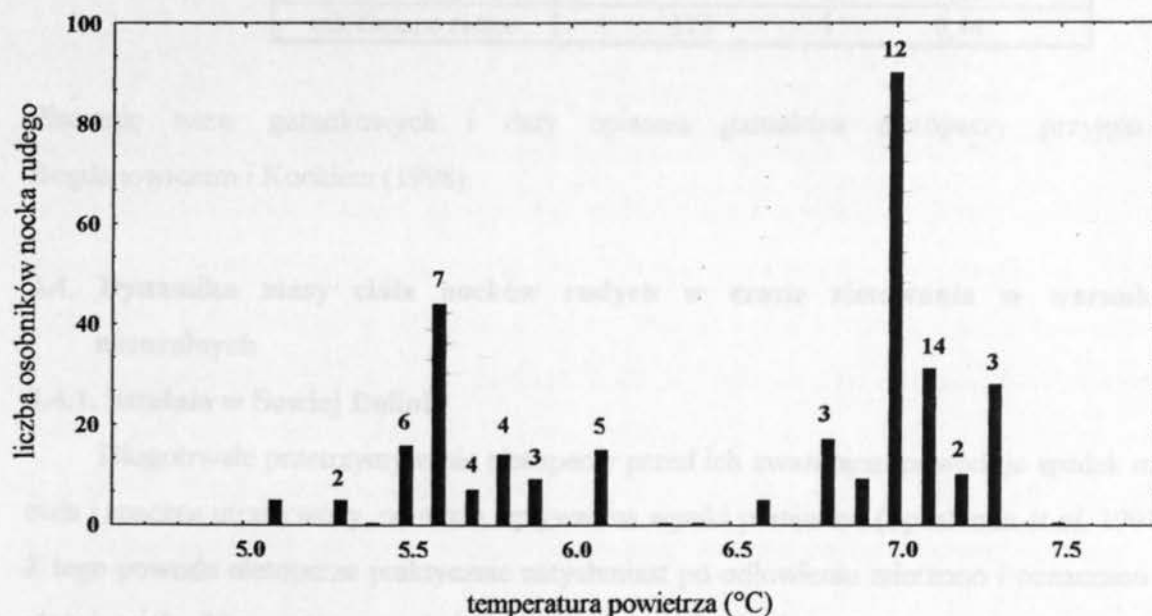
Pomiarów mikroklimatu dokonywano tak samo jak w sztolni w Sowiej Dolinie. Jako skupisko traktowano zgrupowanie minimum czterech osobników nocka rudego dotykających się wzajemnie. Do badań wybrano skupiska w których dominowały osobniki nocka rudego oraz skupiska złożone wyłącznie z osobników tego gatunku. W celu opisanja zależności między temperaturą a liczebnością skupisk w skupiskach mieszanych notowano liczbę osobników każdego gatunku. W grudniu i styczniu dokonano pomiarów temperatury w centrum skupisk z dokładnością do  $0,1^{\circ}\text{C}$ .

Rozkład skupisk w badanym przedziale temperatur powietrza ( $T_a$ ) był nieciągły i dwuszczytowy; pierwsza grupa skupisk występowała w temperaturach relatywnie niskich, a druga w wysokich (Ryc. 9). Z otrzymanego wykresu odczytano wartość graniczną dla obu typów skupisk wynoszącą  $6,35^{\circ}\text{C}$  i na jej podstawie wyróżniono następujące kategorie:

1. skupiska występujące w niskich temperaturach, poniżej wartości granicznej ( $T_a < 6,35^{\circ}\text{C}$ ), nazywane skupiskami I kategorii ( $n=32$ );

Ryc. 9.

Liczba skupisk (cyfry nad kolumnami) i liczba osobników nocka rudego w skupieniach w różnych temperaturach powietrza.



2. skupiska występujące w wysokich temperaturach, powyżej wartości granicznej ( $T_a > 6,35^{\circ}\text{C}$ ), nazywane skupiskami II kategorii ( $n=36$ ).

### 3.3.2. Oznaczanie wieku osobników w skupiskach i średnie frekwencje osobników z poszczególnych klas w populacji zimującej w podziemiach MRU

Wiek osobników w skupiskach oznaczano na podstawie czarnej kropki wargowej (Richardson 1990, 1994, Geiger *et al.* 1996). Użycie przenośnej drabiny o długości 2 m umożliwiło oznaczanie wieku z bliskiej odległości bez konieczności brania do ręki i budzenia zimujących osobników. W sezonach zimowych 1989/90–1991/92 na trzech powierzchniach próbnych różniących się warunkami mikroklimatycznymi pobrano losową próbę nocków rudych ( $n=810$ ), co umożliwiło obliczenie średniej frekwencji dorosłych i młodocianych samców i samic w populacji (Tab. 3).

Tabela 3. Średnie frekwencje osobników z poszczególnych klas w populacji zimującej w podziemiach MRU.

Klasy	Liczba osobników	Frekwencja
samice	422	0,52
samce	388	0,48
osobniki dorosłe	588	0,73
osobniki młodociane	222	0,27
dorosłe samice	313	0,39
dorosłe samce	275	0,34
młodociane samice	109	0,13
młodociane samce	113	0,14

Pisownię nazw gatunkowych i daty opisania gatunków nietoperzy przyjęto za Bogdanowiczem i Kockiem (1998).

### 3.4. Dynamika masy ciała nocków rudych w czasie zimowania w warunkach naturalnych

#### 3.4.1. Sztolnia w Sowiej Dolinie

Długotrwałe przetrzymywanie nietoperzy przed ich zważeniem powoduje spadek masy ciała i znaczną utratę wody, co może wpływać na wyniki pomiarów (Speakman *et al.* 1991a). Z tego powodu nietoperze praktycznie natychmiast po odłowieniu mierzono i oznaczano ich płeć i wiek. Nie wazono osobników pokrytych kroplami wody, powstałymi w wyniku kondensacji pary wodnej. Od 1987 r. część osobników znakowano za pomocą aluminiowych obrączek z napisem Zoologisches Forschungsinstitut u. Museum Alexander Koenig, Bonn. Ponieważ budzenie nietoperzy w czasie zimowania może powodować szybszy spadek ich

masy ciała (Thomas *et al.* 1990b, Speakman *et al.* 1991a, Thomas 1993), w celu zminimalizowania błędów w obliczeniach, do analizy wybrano próbę 23 osobników budzonych dwukrotnie, w listopadzie i marcu w sezonach 1988/89–1990/91. W próbie znajdowało się po 8 dorosłych samic i samców oraz 3 młodociane samice i 4 młodociane samce. W styczniu 1993 r. przy okazji prowadzenia badań z użyciem podwójnie znakowanej wody, w sztolni stwierdzono występowanie niektórych osobników znakowanych w latach wcześniejszych.

Dla każdej z wyróżnionych klas obliczano średnie wartości całkowitego (g), dziennego ( $\text{mg dzień}^{-1}$ ) i względnego spadku masy ciała (%). Duża próba dorosłych samic i samców zebrana w sezonach 1988/89–1990/91 umożliwiła obliczenie średnich wartości, jak i współczynnika zmienności (CV), według wzoru  $CV = SD \times 100 / \bar{X}$ . Osobniki te były budzone od 3 do 5 razy w czasie sezonu. Zmienność spadków masy ciała przedstawiono na przykładzie czterech indywidualnie znakowanych osobników, obserwowanych w sztolni w czterech kolejnych sezonach zimowych (1987/88–1990/91).

#### **3.4.2. Podziemia Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego**

Pomiarów dokonywano tak samo jak w sztolni w Sowiej Dolinie. Obserwacje prowadzono przez trzy sezony zimowe od listopada 1989 r. do marca 1992 r. Czas trwania jednej kontroli wynosił 1–3 dni, a jej pierwszy dzień był brany pod uwagę przy obliczaniu liczby dni między ważeniami.

W wyniku wcześniejszych obserwacji zauważono, że średnie masy ciała osobników z niektórych klas zwiększyły się w porównaniu ze średnimi obserwowanymi w czasie poprzedniej kontroli. Zauważono również znaczne zahamowanie prędkości spadku masy ciała w okresach między ważeniami. W celu wykazania, że wzrost masy mógł być wynikiem żerowania, a nie różnic w długości przedramienia (a więc wielkości ciała) u osobników w porównywanych próbach, za pomocą testu *t*-Studenta (po stwierdzeniu rozkładów normalnych przy użyciu testu *W* Shapiro–Wilka) zbadano istotność statystyczną różnic w długości przedramienia u osobników ważonych w dwóch kolejnych kontrolach. W analizie wykorzystano takżeienne dane klimatyczne z posterunku meteorologicznego w Lubinicku–Świebodzinie dla okresów pomiędzy ważeniami, tj. 17.02. – 20.03.1991, 23.01. – 22.02.1992, 23.02. – 15.03.1992, obejmujące pomiary temperatury powietrza o godzinie 7<sup>00</sup>, 13<sup>00</sup> i 19<sup>00</sup> oraz średnie dzienne sumy opadów. Analiza dziennych danych klimatycznych miała na celu określenie krytycznej temperatury żerowania i porównanie z wynikami obserwacji przeprowadzonych w warunkach sztucznych.

Miejsce wylotu nocków rudych z podziemi MRU znajduje się na końcu korytarza wjazdowego (Urbańczyk 1989b). Na powierzchni położonej najbliżej głównego miejsca wylotu (powierzchnia Wysoka, Ryc. 7) przeanalizowano średnie frekwencje samic w kolejnych miesiącach, w dwóch sezonach obserwacji.

### 3.4.3. Różnice dynamiki masy ciała osobników z populacji górskiej i nizinnej

W celu porównania różnic dynamiki masy ciała nocków rudych z populacji górskiej (sztolnia w Sowiej Dolinie) i nizinnej (podziemia MRU) przeanalizowano średnie masy osobników dorosłych i młodocianych oraz dorosłych samic i samców w listopadzie i marcu. Aby porównać możliwie jak największe próby, wykorzystano dane ze sztolni w Sowiej Dolinie z sezonów 1988/89–1990/91 i z podziemi MRU z sezonów 1990/91–1991/92. Do porównań zastosowano wskaźnik kondycji (BCI), co pozwoliło na wyeliminowanie międzypopulacyjnych różnic w długości przedramienia.

W celu opisanie zmienności całkowitego (g), dziennego (mg dzień<sup>-1</sup>) i względnego (%) spadku masy ciała dla każdej z wyróżnionych klas obliczono średnią ( $\bar{X}$ ), odchylenie standardowe (SD) oraz wartość współczynnika zmienności (CV).

### 3.5. Analiza statystyczna

Normalność rozkładu każdej z cech zbadano za pomocą testu *W* Shapiro–Wilka. Cechy o rozkładzie normalnym zostały scharakteryzowane za pomocą średniej arytmetycznej, odchylenia standardowego (SD) i zakresu zmienności (min–max), a niekiedy także współczynnika zmienności (CV); dla każdej z nich podawano wielkość próby (*n*). W tym przypadku do zbadania istotności różnic między średnimi posługiwano się parametrycznym testem *t*–Studenta. Dla parametrów opisywanych za pomocą skali punktowej lub posiadających rozkłady różne od rozkładu normalnego obliczano medianę ( $\kappa$ ), podawano zakres zmienności i wielkość próby. Do porównania istotności statystycznej różnic stosowano test Manna–Whitney’a (test *U*), będący nieparametrycznym odpowiednikiem testu *t*–Studenta. Zależność między wiekiem i płcią a parametrami miejsca zimowania, których rozkłady były normalne, badano za pomocą parametrycznej dwuczynnikowej analizy wariancji (two–way ANOVA). Dla parametrów opisywanych za pomocą skali punktowej lub posiadających rozkłady różne od rozkładu normalnego, stosowano nieparametryczną analizę wariancji Friedmana (*F* ANOVA).

W celu wykazania zależności między parametrami mikroklimatu a wybranymi cechami osobników badanego gatunku (długość przedramienia, masa ciała, wskaźnik kondycji), sporządzono wykres dla każdego szeregu dwucechowego oraz obliczano współczynnik korelacji  $r$  Pearsona. Dla korelacji istotnych statystycznie ( $P < 0,05$ ) obliczono równania regresji liniowej metodą najmniejszych kwadratów (model I). Wybrane linie regresji i 95% przedziały ufności zostały przedstawione na rycinach. Do zbadania zależności pomiędzy parametrami opisywanymi za pomocą skali punktowej obliczano współczynnik korelacji  $r$  Spearmana, oznaczany w tekście jako  $r_s$ . Zależności między płcią i wiekiem a zimowaniem w szczelinach lub na ścianach oraz w miejscach umożliwiających kondensację pary wodnej badano za pomocą testu  $\chi^2$  (tabele 2x2) (rozdział 5). Do oceny istotności różnic między oczekiwanymi a obserwowanymi frekwencjami osobników zimujących w skupiskach użyto testu  $\chi^2$  (rozdział 6).

## 4. Energetyczne koszty torporu nocka rudego w warunkach sztucznych

### 4.1. Wstęp

Z 31 gatunków nietoperzy występujących w Europie (Stebbins 1988, W. Bogdanowicz, inf. ustna), 16 zapada w sen zimowy w schronieniach podziemnych (Speakman *et al.* 1991a). Przyczyną hibernacji owadożernych nietoperzy strefy umiarkowanej jest niemożność efektywnego żerowania związana z brakiem pokarmu lub spadkiem zagęszczenia owadów w okresie zimowym do poziomu uniemożliwiającego zrównoważenie energetycznych kosztów łowów (McNab 1982). Zwiększenie energetycznych kosztów termoregulacji w niskiej temperaturze powietrza (Speakman 1997) w zimnych miesiącach roku może być także jedną z przyczyn zaprzestania żerowania w tym okresie (Scholander *et al.* 1950 – cyt. za Speakmanem & Raceyem 1989).

Szeroki zakres zmienności zużycia energii w czasie torporu nietoperzy w zakresie temperatur 2–10°C, wynoszący 0,85–3,55 mW (Hock 1951, Kayser 1961, Heldmaier 1970, Henshaw 1970, Thomas *et al.* 1990a), może świadczyć o dużej zmienności międzygatunkowej tej cechy. Czynniki wpływającymi na zużycie energii w tym czasie są status reprodukcyjny (Kurta *et al.* 1987, Kurta & Kunz 1988), masa ciała (Kayser 1964a, 1964b), temperatura otoczenia (Hock 1951, Kayser 1961), okres rozrodu, który ma miejsce na początku zimowania (Henshaw 1970), wiek oraz długość okresu hibernacji.

Zmienność zużycia energii w torporze w zależności od płci i wieku jest niedostatecznie poznana. Młodociane osobniki rozpoczynające hibernację mają mniejsze rezerwy energetyczne niż osobniki dorosłe (Ransome 1968, Ewing *et al.* 1970, Kunz *et al.* 1998) i są bardziej narażone na ich wyczerpanie przed końcem zimy; z tego powodu ich energetyczne koszty torporu powinny być mniejsze. Wypadki masowej śmiertelności osobników młodocianych w czasie hibernacji (Davis & Hitchcock 1965 – cyt. za Thomasem *et al.* 1990b) pozwalają przypuszczać, że zużycie energii jest czynnikiem decydującym o przeżywalności i powinno podlegać silnemu działaniu doboru naturalnego. Brak danych o zużyciu energii w torporze w zależności od wieku wynika z trudności w jego oznaczeniu u nietoperzy strefy umiarkowanej. Czas zakończenia wzrostu wynosi u nich zwykle 4–7 tygodni (Anthony 1988), a u nearktycznego gatunku *Eptesicus fuscus* zwiększanie długości kości przedramienia może kończyć się już po ok. 30 dniach (Burnett & Kunz 1982). Z tego powodu niemożliwe jest odróżnienie osobników młodocianych od dorosłych na początku hibernacji, bez ich wcześniejszego oznakowania w koloniach rozrodczych. Noczek rudy, dzięki obecności czarnej kropki wargowej umożliwiającej odróżnienie osobników

urodzonych w danym roku od osobników urodzonych w latach wcześniejszych (Richardson 1990, 1994, Geiger *et al.* 1996), jest jedynym gatunkiem na którym stosunkowo łatwo można przeprowadzić badania nad strategią hibernacji w warunkach naturalnych i energetycznymi kosztami torporu w zależności od wieku. Dotychczas jednak pomiary zużycia energii nocków rudych w czasie torporu, mieszczące się w zakresie 2,7–14,6 mW, zostały wykonane przy okazji innych badań i tylko u trzech osobników o nieoznaczonym wieku (Speakman *et al.* 1991a). Zakładane wyższe zużycie energii u osobników młodocianych, zwłaszcza urodzonych później w danym roku, może być spowodowane kontynuacją wzrostu w okresie poprzedzającym hibernację. Badania nad średnią produkcją odchodów w zależności od wieku wykazały, że młodociane podkowce duże (*Rhinolophus ferrumequinum*), kończące wzrost przed pierwszą hibernacją, mają wyższy poziom metabolizmu przez co najmniej dwa lata po urodzeniu (Ransome 1997). U podkowca dużego osiągnięcie dojrzałości płciowej następuje najpóźniej ze wszystkich gatunków nietoperzy występujących w Europie, w wieku od 15 miesięcy do 4,5 roku (Asdell 1964, Dinale 1964), co może tłumaczyć różnice stwierdzone przez Ransome'a (1997).

U gatunków z rodziny mroczkowatych (*Vespertilionidae*), do których należy noczek rudy, zakończenie wzrostu również następuje przed pierwszą hibernacją, a osiągnięcie dojrzałości płciowej zwykle ma miejsce w drugim roku kalendarzowym, w wieku 9–12 miesięcy (Racey 1974). Jednak w zależności od kondycji, samice i samce niektórych gatunków z tej rodziny mogą osiągać dojrzałość płciową bardzo wcześnie, w wieku 3–4 miesięcy (Gaisler 1965, Entwistle *et al.* 1998). Taką sytuację stwierdzono u samców *M. daubentonii* zimujących w podziemiach MRU (Kokurewicz & Bartmańska 1992). Młode osobniki nocka rudego osiągają zdolność lotu w wieku 3 tygodni (Krátký 1981, Tiunov 1989 – cyt. za Bogdanowiczem 1994), a zakończenie wzrostu następuje po 6–8 (Nyholm 1965) lub 9–10 tygodniach (Kurskov 1981).

Pomiary energetycznych kosztów torporu mają duże znaczenie w badaniach nad wybiórczością środowiskową nietoperzy w czasie hibernacji i mogą przyczynić się do wyjaśnienia geograficznego rozmieszczenia poszczególnych gatunków oraz mechanizmów działania doboru naturalnego w ich populacjach. Celem badań było zmierzenie energetycznych kosztów torporu nocka rudego w czasie hibernacji w zależności od płci, wieku, masy i rozmiarów ciała.



## 4.2. Wyniki

Rozkłady długości przedramienia i masy ciała ( $n=12$ ) były normalne (test  $W$  Shapiro–Wilka  $W=0,9$ ,  $P \gg 0,05$  i  $W=0,9$ ,  $P \gg 0,05$ ). Osobniki dorosłe miały nieco większą średnią długość przedramienia i masę ciała niż osobniki młodociane, jednak zaobserwowane różnice były nieistotne statystycznie (Tab. 4). Zużycie energii i tlenu ( $\text{ml g}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) u osobników młodocianych było 2,6–2,7 raza większe niż u osobników dorosłych. Różnica, jakkolwiek nieistotna statystycznie, znajduje się blisko granicy poziomu istotności ( $P=0,08$ – $0,09$ ) (Tab. 4). Stwierdzono statystycznie istotną ujemną korelację między zużyciem energii ( $E$ , mW) a długością przedramienia (FL, mm) ( $r = -0,72$ ,  $P < 0,01$ ), opisane równaniem regresji liniowej  $y_E = 101,02 - 2,59FL$ , oraz między długością przedramienia a zużyciem tlenu w ciągu godziny w przeliczeniu na gram masy ciała ( $r = -0,76$ ,  $P < 0,01$ ) (Ryc. 10). Masa ciała nie była istotnie skorelowana ani z długością przedramienia ani też z zużyciem energii.

Ryc. 10.

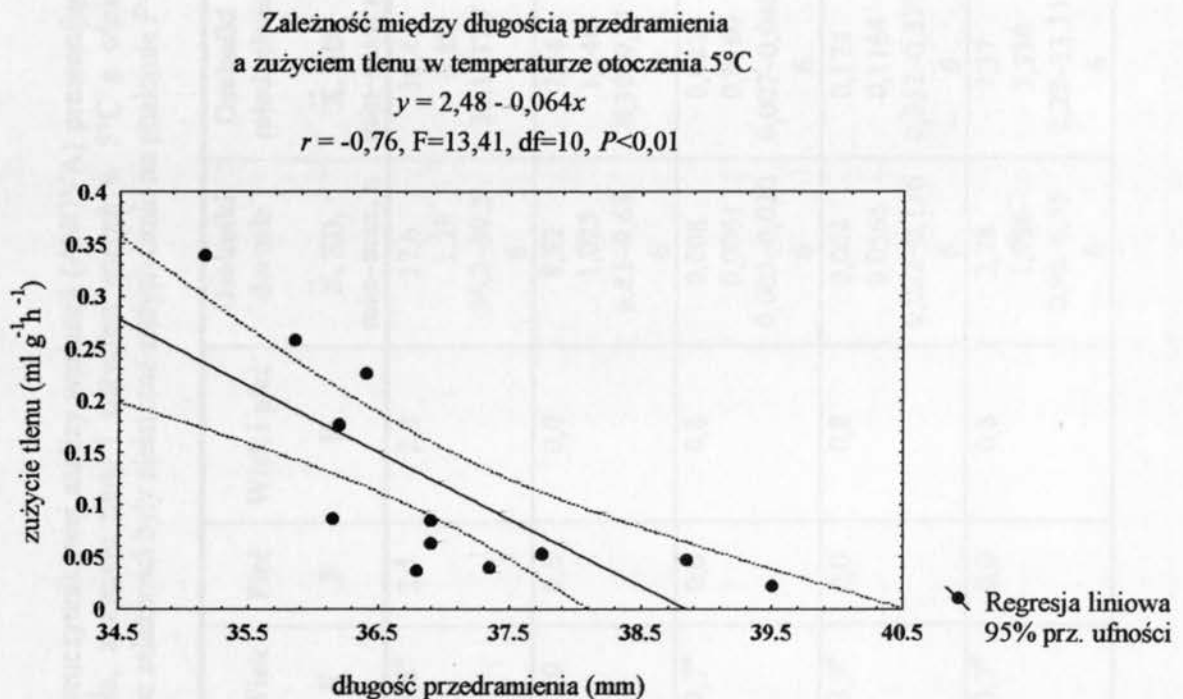


Tabela 4. Wyniki dwuczynnikowej analizy wariancji (ANOVA) prezentujące zależności między długością przedramienia, masą ciała, zużyciem tlenu i zużyciem energii w 5°C a wiekiem i płcią u 12 osobników nocka rudego. Wszystkie zależności były nieistotne statystycznie na poziomie  $P < 0,05$ .

Cecha	Wiek	Płeć	Wiek i płeć	Osobniki dorosłe	Osobniki młodociane	Samice	Samce	Wszystkie osobniki
	F	F	F	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n
długość przedramienia (mm)	3,8 <sup>a</sup>	2,5	2,3	37,6 1,29 36,2–39,5 6	36,4 0,89 35,1–37,7 6	38,0 1,41 36,4–39,5 4	36,5 0,79 35,1–37,7 8	37,0 1,24 35,1–39,5 12
masa ciała (g)	1,0	0,6	0,0	8,52 1,025 6,81–9,63 6	7,54 1,146 6,30–9,31 6	8,65 0,613 7,97–9,20 4	7,72 1,271 6,30–9,63 8	8,03 1,157 6,30–9,63 12
zużycie tlenu (ml 60s <sup>-1</sup> )	3,7 <sup>a</sup>	0,0	0,8	0,008 0,0061 0,003–0,020 6	0,022 0,0160 0,007–0,040 6	0,011 0,0124 0,003–0,030 4	0,017 0,0146 0,005–0,040 8	0,015 0,0136 0,003–0,040 12
zużycie tlenu (ml g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	3,9 <sup>a</sup>	0,0	0,8	0,064 0,0565 0,022–0,176 6	0,174 0,1164 0,052–0,339 6	0,083 0,0957 0,022–0,226 4	0,137 0,1103 0,037–0,339 8	0,119 0,1046 0,022–0,339 12
zużycie energii (mW)	3,7 <sup>a</sup>	0,0	0,8	2,78 1,996 0,98–6,55 6	7,37 5,230 2,29–13,11 6	3,77 4,079 0,98–9,83 4	5,73 4,774 1,64–13,11 8	5,08 4,470 0,98–13,11 12

<sup>a</sup> –  $0,08 \geq P \geq 0,09$

#### 4.3. Dyskusja

Średnie zużycie energii u nocka rudego w temperaturze otoczenia 5°C, równe 5,08 mW (SD=4,47,  $n=12$ , Tab. 4), jest zbliżone do średniej obliczonej dla czterech gatunków z rodziny mroczkowatych w temperaturach 0–10°C (6,17 mW, SD=3,39,  $n=182$ ) (Speakman *et al.* 1991a). Również zakres zmienności tej cechy u nocka rudego stwierdzony w czasie eksperymentu (0,98–13,11 mW,  $n=12$ ) był zbliżony do obserwowanego przez Speakmana *et al.* (1991a) w zakresie temperatur 2–9°C (2,7–14,6 mW,  $n=3$ ).

Tempo metabolizmu północnoamerykańskiego gatunku *Myotis lucifugus*, blisko spokrewnionego z nockiem rudym (Findley & Jones 1967, Findley 1970), osiągało najniższą wartość (0,03 ml g<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) w temperaturze 2°C (Hock 1951). Jeszcze niższą wartość dla tego gatunku (0,02 ml g<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) stwierdzili autorzy kanadyjscy (Thomas *et al.* 1990a) w temperaturze 5°C, co wydaje się wskazywać na istnienie dużej, wewnątrzgatunkowej zmienności tej cechy.

Średnia wartość zużycia tlenu *M. daubentonii* uzyskana w trakcie eksperymentu, wynosząca 0,119 ml g<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>, była prawie sześciokrotnie wyższa niż zaobserwowana w tej samej temperaturze u *M. lucifugus* (Thomas *et al.* 1990a), jednak wartości minimalne były identyczne (0,02 ml g<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>, Tab. 4). Badania Henshawa (1970) wykazały, że metabolizm podstawowy (BMR) *M. lucifugus* był wyższy w listopadzie niż w marcu. Pomiarów zużycia energii u nocka rudego dokonywano w październiku i listopadzie, co mogło mieć wpływ na uzyskane podczas eksperymentu wysokie wartości zużycia tlenu i energii. Niemniej jednak średnie wartości zmierzone wcześniej w laboratorium Johna Speakmana (Speakman *et al.* 1991a) również były wyższe od podawanych przez autorów amerykańskich i kanadyjskich (Hock 1951, Thomas *et al.* 1990a).

Prawdopodobnym wytłumaczeniem większego zużycia energii u *M. daubentonii* w trakcie badań, w porównaniu ze średnimi wartościami dla *M. lucifugus* (Hock 1951, Thomas *et al.* 1990a), może być fizjologiczna adaptacja nietoperzy do klimatu w okresie zimowym, a w szczególności do zróżnicowanej długości okresu hibernacji. W Ontario w Kanadzie okres hibernacji trwa ok. 190 dni, a nietoperze przebywają w tym czasie w jaskiniach i sztolniach i nie żerują (Thomas *et al.* 1990b). W Wielkiej Brytanii nocek rudy jest spotykany w jaskiniach i sztolniach jedynie sporadycznie (Stebbins & Griffith 1986). Fakt ten świadczy prawdopodobnie o zimowaniu osobników tego gatunku w termicznie słabiej izolowanych schronieniach, takich jak dziuple i strychy budynków, lub migracji do cieplejszych rejonów. W obu wypadkach nocki rude utrzymują wysoką aktywność i żerują w zimie (P. A. Racey i J.

R. Speakman, informacja ustna). W Walii i Szkocji (poza terenami górskimi) nie występuje zima termiczna, charakterystyczna dla Środkowej Europy i Kanady (White & Smith 1982). Porównanie tempa metabolizmu u osobników nocka Natterera (*Myotis nattereri*) i nocka rudego w Wielkiej Brytanii (Speakman & Racey 1989, Speakman *et al.* 1991a) oraz *M. lucifugus* w Kanadzie (Thomas *et al.* 1990a) wskazuje na kilkakrotnie większe zużycie energii u gatunków zamieszkujących Wyspy Brytyjskie przy zbliżonym zakresie zmienności masy ciała badanych osobników. Na tej podstawie można sądzić, że różnice w zużyciu energii w torporze mogą wynikać z różnic klimatycznych umożliwiających stałe lub sporadyczne żerowanie w zimie.

Czynnikiem utrudniającym porównanie zużycia energii dokonane przez różnych autorów mogą być zmiany masy ciała nietoperzy w czasie hibernacji. Najwyższe zużycie tlenu ( $0,339 \text{ ml g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ), mające duży wpływ na obliczoną średnią i wariancję w próbie (Tab. 4), zostało stwierdzone u młodocianego samca, którego masa ciała w dniu pomiaru osiągnęła najniższą wartość (7,07 g) ze wszystkich obserwowanych w czasie hodowli ( $\bar{X}=8,23$ ). W czasie niniejszych badań nie stwierdzono istotnej zależności między zużyciem energii a masą ciała zaobserwowanej przez Speakmana *et al.* (1991a) u *M. daubentonii* i trzech innych gatunków z rodziny mroczkowatych (*Myotis nattereri*, *Plecotus auritus* i *Pipistrellus pipistrellus*). Uzyskane wyniki (Tab. 4) świadczą o dużej wewnątrzgatunkowej zmienności zużycia energii podczas torporu. W próbie użytej do badań respirometrycznych ( $n=12$ ) znajdowało się 6 osobników młodocianych, których średnie zużycie energii i tlenu było prawie 3 razy większe niż u osobników dorosłych. Te różnice wiekowe były nieistotne statystycznie (Tab. 4), znajdują się jednak blisko granicy założonego poziomu istotności ( $P=0,05$ ). Wynik ten, zgodny z obserwacjami Ransome'a (1997), dotyczącymi wyższego zużycia energii przez osobniki młodociane w czasie pierwszej hibernacji, wymaga potwierdzenia w trakcie badań opartych na dużej próbie.

Dzięki badaniom Kleibera (1961) oraz Schmidta–Nielsena (1975) znana jest ujemna zależność między poziomem metabolizmu ( $\text{mlO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) a masą ciała u ssaków. Średnia masa ciała u młodocianych *M. daubentonii* była o prawie 1 g mniejsza niż u osobników dorosłych, co mogło również wpływać na zużycie energii. Różnica w poziomie metabolizmu, wynikająca z różnic masy ciała, przewidywana przez Kleibera (1961) i Schmidta–Nielsena (1975), nie pozwala jednak na wyjaśnienie prawie trzykrotnie wyższego zużycia energii u osobników młodocianych w porównaniu z dorosłymi, stwierdzonego w czasie obserwacji.

Wydatki energetyczne osobników badanego gatunku w czasie torporu są zależne od długości przedramienia (Ryc. 10), a szeroki zakres zmienności energetycznych kosztów torporu i znaczne różnice w długości przedramienia między osobnikami dorosłymi i młodocianymi (Tab. 4) dodatkowo komplikują wyjaśnienie obserwowanej zmienności. Korelacja między długością przedramienia a zużyciem tlenu była istotna statystycznie, jednak jej wartość predykcyjna jest ograniczona. Różnicami długości przedramienia można wytłumaczyć 57% obserwowanej zmienności zużycia tlenu.

Relatywnie wysokie koszty torporu osobników młodocianych można tłumaczyć brakiem zimy termicznej, co charakteryzuje klimat przeważających obszarów Wielkiej Brytanii. Można przypuszczać, że młodociane osobniki nocka rudego i innych gatunków nietoperzy na tamtym terenie mogą kontynuować wzrost znacznie dłużej niż w warunkach klimatycznych Europy Środkowej czy Kanady. W klimacie pozbawionym zimy termicznej kryteria działania doboru naturalnego są prawdopodobnie łagodniejsze, a sam dobór nie eliminuje osobników posiadających wyższe koszty torporu w takim stopniu, jak w regionach w których występuje zima termiczna. Wyższe zużycie energii u osobników młodocianych w czasie hibernacji może być behawioralnie kompensowane przez zimowanie w niższych temperaturach, co zostało stwierdzone w rezerwacie „Nietoperek” w Zachodniej Polsce (Jones & Kokurewicz 1994).

Wysoki poziom metabolizmu osobników młodocianych może utrudniać im efektywne gromadzenie tłuszczu przed hibernacją. Przebywanie w podziemiach w okresie jesiennym umożliwia nietoperzom zapadanie w torpor w ciągu dnia, w temperaturach niższych niż panujące na zewnątrz. Obniżenie poziomu metabolizmu na okres ok. 12 godzin i zmniejszenie wydatków energetycznych na termoregulację (Twente 1955) pozwala nietoperzom na zgromadzenie tłuszczu potrzebnego do przetrwania zimy. Efektywne gromadzenie rezerw energetycznych przez osobniki młodociane w okresie jesiennym może być znacznie utrudnione, jeżeli mają one wyższe zużycie energii w czasie torporu. Dodatkowe pomiary zużycia energii oparte na dużej próbie mogą być przydatne w badaniach nad wpływem warunków klimatycznych na działanie doboru naturalnego w populacjach nocka rudego. Problem ten wymaga dalszych badań laboratoryjnych i terenowych w różnych częściach zasięgu geograficznego badanego gatunku.

## 5. Wybiórczość środowiskowa osobników nocka rudego zimujących pojedynczo w warunkach naturalnych

### 5.1. Wstęp

Badania Hocka (1951) i Kaysera (1961) wykazały istnienie zakresu optymalnych temperatur (termopreferendum), w którym zużycie energii u zimujących nietoperzy jest najwolniejsze. Autorzy ci przewidywali, że nietoperze będą poszukiwały temperatur optymalnych w schronieniach zimowych, w celu zminimalizowania zużycia energii i maksymalnego wydłużenia potencjalnego czasu hibernacji. Zdolność wybierania takich warunków, jako cecha zwiększająca przeżywalność, powinna podlegać silnemu działaniu doboru naturalnego. Temperatury zimowania w warunkach naturalnych są bardzo zróżnicowane, zarówno pomiędzy rodzinami nietoperzy strefy umiarkowanej (Webb *et al.* 1996), jak i pomiędzy gatunkami w obrębie rodzin (np. Harmata 1969, 1973, Gaisler 1970, Bogdanowicz 1983, Bogdanowicz & Urbańczyk 1983, Nagel & Nagel 1991, Urbańczyk, 1991a). Zakres temperatur zimowania wykazuje również znaczną zmienność międzypopulacyjną (Kokurewicz & Kováts 1989). W badaniach laboratoryjnych nie udało się określić optymalnej temperatury lub zakresu temperatur zimowania nocków rudych. Zużycie energii było ujemnie skorelowane z temperaturą otoczenia, a najmniejsze wartości osiągało przy 8–10°C (Speakman *et al.* 1991a). Zakres temperatur wybierany przez zimujące osobniki tego gatunku w fortach Poznania wynosił 0–10°C, z maksimum preferencji w przedziale 2–6°C (Bogdanowicz & Urbańczyk 1983). Według Gaislera (1970) większość osobników zimowała w zakresie temperatur 3–8°C. Najniższe temperatury zimowania nocków rudych wynosiły -2°C (Masing 1987 – cyt. za Bogdanowiczem 1994) i -8,4°C (Urbańczyk 1991a).

Przed rozpoczęciem zimowania rezerwy energetyczne samic podkowca dużego (*Rhinolophus ferrumequinum*) były większe niż samców (Ransome 1968). Wyniki badań nad temperaturami preferowanymi przez nocki duże (*Myotis myotis*) w warunkach naturalnych wykazały, że samice tego gatunku wybierały wyższe temperatury zimowania i były bardziej stenotermiczne niż samce (Harmata 1973). Różnice średnich mas ciała samic i samców nocka rudego zimujących w podziemiach MRU (Kokurewicz 1990, Jones & Kokurewicz 1994) pozwalają przewidywać istnienie różnic w wyborze warunków hibernacji w zależności od płci. Kondycja zimujących osobników może być jedną z przyczyn szerokiego zakresu zmienności temperatur zimowania, obserwowanego w warunkach naturalnych. Osobniki w słabszej kondycji mogą wykazywać inne preferencje siedliskowe niż osobniki w lepszej

kondycji, niezależnie od płci. Badania nad wybiórczością środowiskową w zależności od kondycji nie zostały dotychczas przeprowadzone zarówno u nocka rudego, jak i u innych gatunków nietoperzy.

Młodociane osobniki nietoperzy rozpoczynające hibernację mają mniejsze zapasy tłuszczu niż osobniki dorosłe (Ransome 1968, Ewing *et al.* 1970, Kunz *et al.* 1998). Również młodociane nocki rude zimujące w rezerwacie „Nietoperek” miały mniejszą masę ciała niż osobniki dorosłe i wybierały niższe temperatury zimowania. Poza stwierdzeniem tej zależności nie podjęto dotychczas dokładniejszych badań nad tym zagadnieniem (Jones & Kokurewicz 1994). Masowa śmiertelność osobników młodocianych w czasie zimowania, spowodowana niewystarczającą wielkością rezerw energetycznych (Davis & Hitchcock 1965 – cyt. za Thomasem *et al.* 1990b), i wysokie energetyczne koszty przebudzeń, mogące wynosić ok. 75% energii zużywanej podczas hibernacji (Thomas *et al.* 1990b, Thomas, 1993), pozwalają przewidywać istnienie energooszczędnej strategii zimowania osobników młodocianych. Można założyć, że strategia ta polega na preferowaniu niskich temperatur zimowania oraz zmniejszeniu liczby spontanicznych przebudzeń. Można także przyjąć, że zakres tolerancji ekologicznej warunków mikroklimatycznych w miejscu zimowania powinien być węższy u osobników młodocianych niż u dorosłych. W przypadku osiągnięcia przez osobniki młodociane krytycznie niskiego poziomu rezerw energetycznych można oczekiwać stosowania przez nie „ryzykownej strategii mającej wartość przystosowawczą” (adaptive risk-prone strategy) (Stephens 1981 – cyt. za Brighamem 1987), polegającej na próbach żerowania w okresie zimowym.

Wybór miejsca zimowania jest także związany z wyborem typu schronienia i optymalnych warunków wilgotnościowych. W czasie hibernacji nietoperze mogą ukrywać się w szczelinach lub zimować na ścianach i stropie korytarzy, w miejscach wilgotnych lub relatywnie suchych (np. Kuipers & Daan 1970, Daan 1973, Bagrowska-Urbańczyk & Urbańczyk 1983, Bogdanowicz & Urbańczyk 1983, Bogdanowicz 1994).

Dodatkowym czynnikiem wpływającym na wybiórczość środowiskową zimujących nietoperzy jest długość okresu hibernacji, zależna od warunków klimatycznych. Wraz ze spadkiem temperatury powietrza następuje zmniejszanie się zagęszczenia latających owadów (Racey & Swift 1985). Na tej podstawie można przypuszczać, że w górach hibernacja nietoperzy rozpoczyna się wcześniej i trwa dłużej niż na nizinach. Różnice w strategiach hibernacji osobników z populacji nizinnych i górskich nie były dotychczas badane. Na podstawie wyników badań respirometrycznych, wskazujących na ścisły związek między

długością przedramienia a zużyciem energii w torporze (rozdział 4), można spodziewać się różnic w wyborze warunków zimowania w zależności od wymiarów ciała.

Celem obserwacji było opisanie różnic w wybiórczości środowiskowej nocków rudych zimujących w warunkach naturalnych w zależności od płci, wieku, kondycji i długości przedramienia oraz wykazanie różnic w strategiach hibernacji osobników zimujących w górach i na nizinach.

## 5.2. Wyniki

### 5.2.1. Wybór miejsc hibernacji w sztolni w Sowiej Dolinie

#### 5.2.1.1. Temperatura powietrza

Najniższą średnią temperaturę zimowania odnotowano w sezonie 1985/86 (6,1°C), a najwyższą (6,9°C) w sezonie 1987/88. Zaobserwowane różnice w kolejnych sezonach były istotne statystycznie (Tab. 5).

Tabela 5. Średnie wartości parametrów miejsca zimowania nocków rudych w sztolni w Sowiej Dolinie w okresie od listopada do marca w sezonach obserwacji 1985/86–1988/89. Zakreskowanymi polami zaznaczono różnice istotne statystycznie.

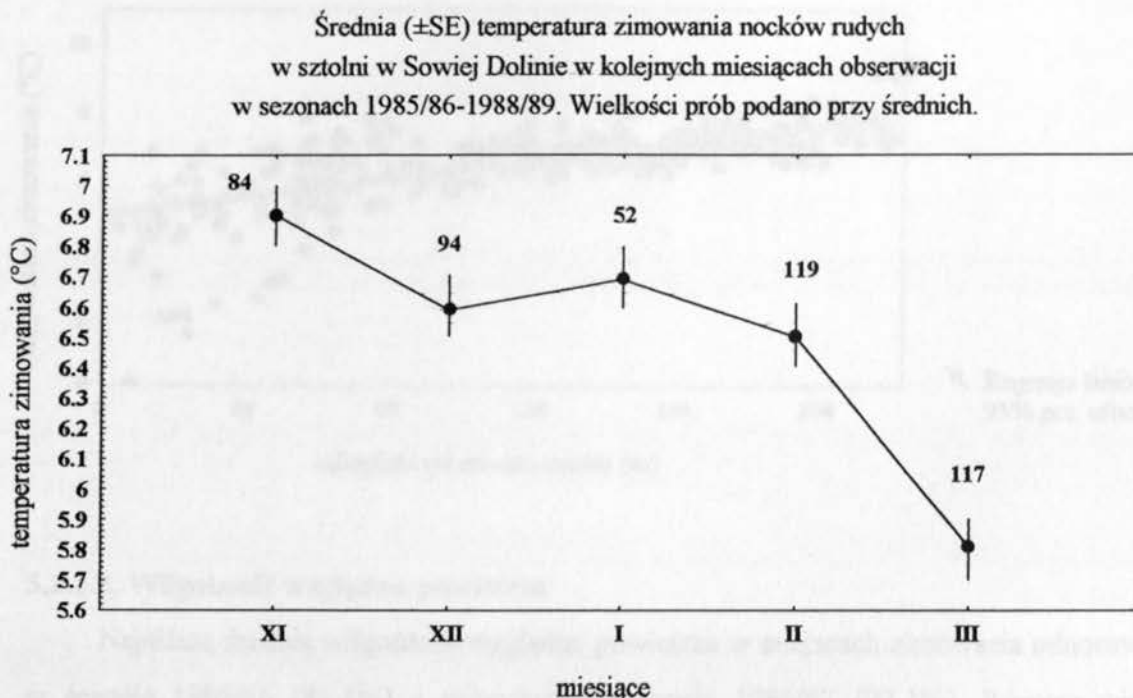
Miejsce zimowania	Sezon obserwacji 1985/86	Sezon obserwacji 1986/87	Sezon obserwacji 1987/88	Sezon obserwacji 1988/89	Istotność statystyczna różnic ANOVA	Średnia dla czterech sezonów obserwacji
	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	F, df	$\bar{X}$ , SD, min-max, n
temperatura (°C)	6,1 1,44 0,1–7,9 130	6,2 0,92 4,3–7,9 64	6,9 0,78 3,6–9,1 139	6,5 0,69 4,0–8,0 133	13,9*** 462	6,4 1,08 0,1–9,1 466
wilgotność względna powietrza (%)	83,1 11,60 66–98 60	92,1 3,55 80–98 64	90,8 4,12 77–98 139	88,9 4,78 76–99 133	29,0*** 392	89,2 6,60 66–99 396
odległość od otworu sztolni (m)	111,9 63,39 14,0–223,5 129	106,0 57,42 1,0–211,0 126	118,9 56,24 9,0–219,0 141	110,2 56,49 10,5–221,0 146	1,1 538	111,9 58,38 1,0–223,5 542
wysokość miejsca hibernacji (m)	1,6 0,39 0,5–2,0 28	1,8 0,34 1,0–2,5 60	1,7 0,47 0,3–2,5 139	1,8 0,35 0,5–2,5 143	3,5* 366	1,7 0,43 0,3–2,5 370

\* –  $P < 0,05$ , \*\* –  $P < 0,01$ , \*\*\* –  $P < 0,001$



Z kolei średnie miesięczne temperatury zimowania były najwyższe w listopadzie (średnia 6,9°C), w grudniu, styczniu i w lutym zmieniały się w wąskim zakresie 6,5–6,7°C a w marcu ulegały obniżeniu do 5,8°C (Ryc. 11).

Ryc. 11.



Stwierdzono istotną dodatnią korelację między temperaturą zimowania a odległością od otworu sztolni. Osobniki wybierające miejsca zimowania bliżej otworu zimowały w niższych temperaturach (Ryc. 12). Istotną statystycznie dodatnią korelację stwierdzono także między temperaturą powietrza ( $T_a$ ) a wysokością miejsca zimowania (wys) na całej długości sztolni ( $r = 0,20$ ,  $F=13,1$ ,  $df=368$ ,  $P<0,001$ ,  $y_{T_a}=5,9 + 0,39wys$ ). W części sztolni położonej najbliżej otworu, do głębokości 45 m, zależność między temperaturą powietrza a wysokością miejsca zimowania była najsilniejsza ( $r=0,68$ ,  $F=25,2$ ,  $df=29$ ,  $P<0,001$ ,  $y_{T_a}= 0,75 + 2,3wys$ ). Na tym odcinku sztolni nocki rude mogły, zmniejszając wysokość miejsca zimowania o 1 metr, obniżyć temperaturę hibernacji aż o 2,3°C.

### 5.2.1.3. Odległość od otworu sztolni

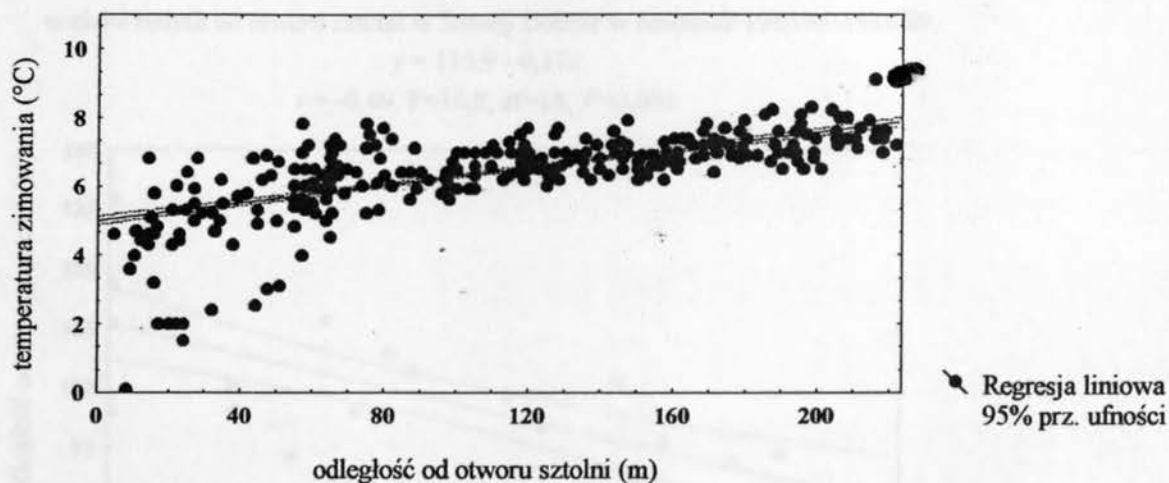
Na odcinku sztolni, który jest najbliżej otworu sztolni w porównywanych warunkach (Tab. 7), istotną dodatnią korelację między temperaturą powietrza a wysokością miejsca zimowania stwierdzono na odcinku sztolni o długości 45 m (Ryc. 13). Wykazuje

Ryc. 12.

Zależność między temperaturą zimowania ncocków rudych  
w sztolni w Sowiej Dolinie a odległością od otworu sztolni  
w sezonach 1985/86-1988/89.

$$y = 5,01 + 0,013x$$

$$r = 0,69, F=433,1, df=368, P<0,0001$$



### 5.2.1.2. Wilgotność względna powietrza

Najniższą średnią wilgotność względną powietrza w miejscach zimowania odnotowano w sezonie 1985/86 (83,1%) a najwyższą w sezonie 1986/87 (92,1%). Różnice między średnimi w kolejnych sezonach były istotne statystycznie (Tab. 5). Parametr ten nie wykazywał kierunkowych zmian w kolejnych miesiącach sezonu zimowego; średnia wartość dla wszystkich sezonów wynosiła 89,2% i zmieniała się w zakresie 66–99% (Tab. 5).

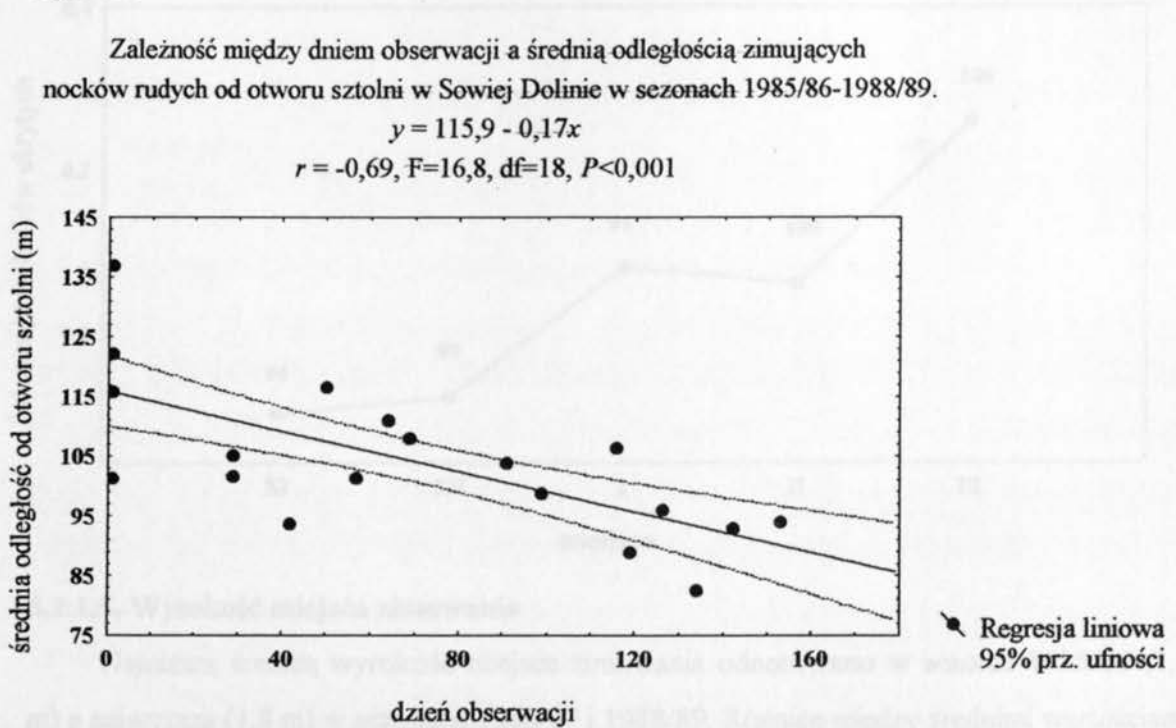
Istnienie istotnej statystycznie ujemnej korelacji zarówno między wilgotnością względną (H) a temperaturą powietrza w miejscach zimowania ( $T_a$ ) ( $r = -0,36$ ,  $F=57,7$ ,  $df=394$ ,  $P<0,001$ ,  $y_H = 108,9 - 2,97T_a$ ) jak i wilgotnością względną (H) a wysokością miejsca zimowania (wys) ( $r = -0,59$ ,  $F=175,7$ ,  $df=368$ ,  $P<0,001$ ,  $y_H = 101,4 - 6,28wys$ ) sugeruje, że wilgotność względna osiągała wyższe wartości w niższych temperaturach i w niżej położonych miejscach sztolni.

### 5.2.1.3. Odległość od otworu sztolni

Nie stwierdzono istotnych różnic między średnimi odległościami od otworu sztolni w porównywanych sezonach (Tab. 5), istniała jednak ujemna korelacja między średnią odległością zimujących osobników od otworu sztolni a dniem obserwacji (Ryc. 13). Wydaje

się zatem, że odległość zimujących osobników od otworu sztolni zmniejszała się w miarę upływu sezonu zimowego.

Ryc. 13.



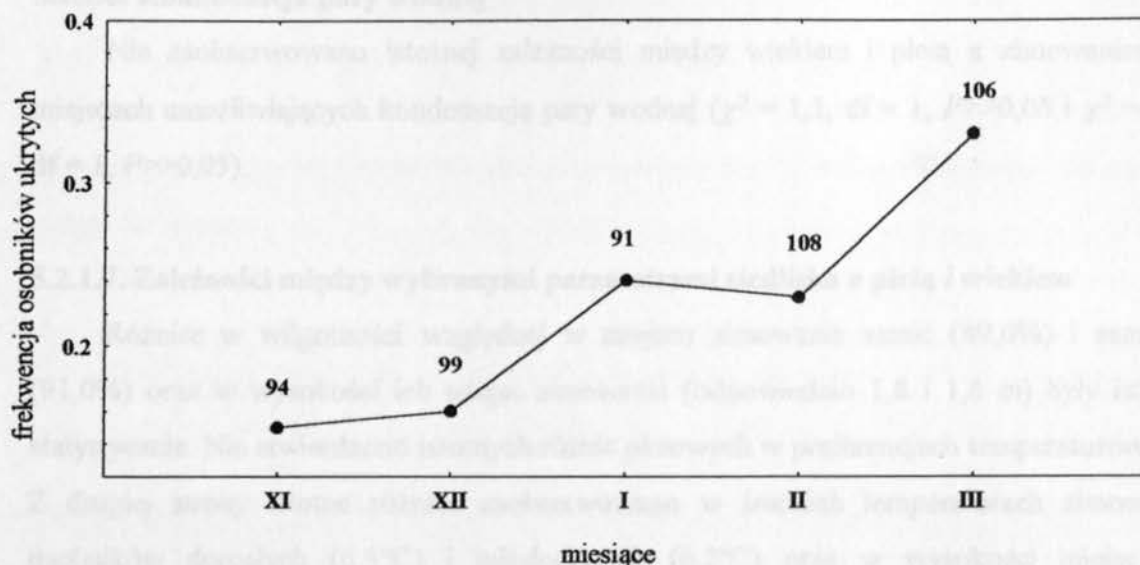
#### 5.2.1.4. Stopień ukrycia

Najniższą średnią wartość tego parametru odnotowano w sezonie 1985/86 (0,1) a najwyższą (0,3) w sezonie 1988/89. Różnice między średnimi wartościami w czterech kolejnych sezonach były istotne statystycznie ( $F$  ANOVA,  $\chi^2 = 13,7$ ,  $df=3$ ,  $P<0,01$ ).

Frekwencja osobników ukrytych w szczelinach zwiększała się w kolejnych miesiącach sezonu zimowego i osiągała najwyższe wartości w marcu (Ryc. 14).

Ryc. 14.

Zmiany frekwencji ncocków rudych zimujących w szczelinach w sztolni w Sowiej Dolinie w sezonach 1985/86-1988/89. Wielkości prób podano przy średnich.

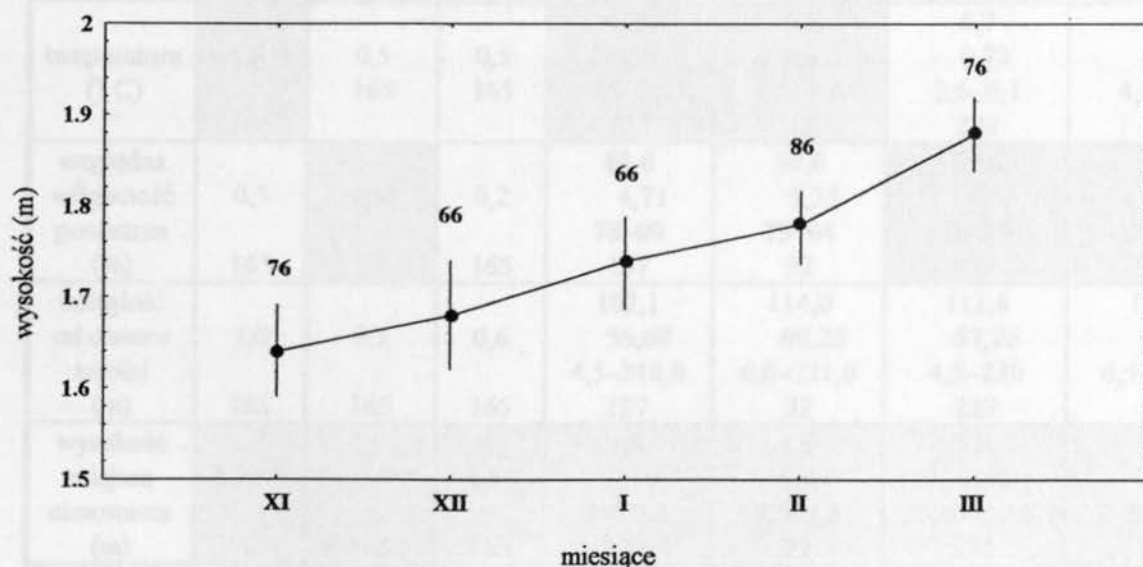


#### 5.2.1.5. Wysokość miejsca zimowania

Najniższą średnią wysokość miejsca zimowania odnotowano w sezonie 1985/86 (1,6 m) a najwyższą (1,8 m) w sezonach 1986/87 i 1988/89. Różnice między średnimi wartościami w porównywanych sezonach były istotne statystycznie (Tab. 5).

Ryc. 15.

Średnia ( $\pm$ SE) wysokość miejsca zimowania ncocków rudych w sztolni w Sowiej Dolinie w kolejnych miesiącach obserwacji w sezonach 1985/86-1988/89. Wielkości prób podano przy średnich.



W kolejnych miesiącach sezonu hibernacji następował wzrost średniej wysokości miejsca zimowania (Ryc. 15).

#### 5.2.1.6. Kondensacja pary wodnej

Nie zaobserwowano istotnej zależności między wiekiem i płcią a zimowaniem w miejscach umożliwiających kondensację pary wodnej ( $\chi^2 = 1,1$ ,  $df = 1$ ,  $P \gg 0,05$  i  $\chi^2 = 0,7$ ,  $df = 1$ ,  $P \gg 0,05$ ).

#### 5.2.1.7. Zależności między wybranymi parametrami siedliska a płcią i wiekiem

Różnice w wilgotności względnej w miejscu zimowania samic (89,6%) i samców (91,0%) oraz w wysokości ich miejsc zimowania (odpowiednio 1,8 i 1,6 m) były istotne statystycznie. Nie stwierdzono istotnych różnic płciowych w preferencjach temperaturowych. Z drugiej strony istotne różnice zaobserwowano w średnich temperaturach zimowania osobników dorosłych (6,5°C) i młodocianych (6,2°C) oraz w wysokości miejsc ich zimowania (1,8 i 1,5 m) (Tab. 6).

Tabela 6. Wyniki dwuczynnikowej analizy wariancji przedstawiającej zależność między wybranymi parametrami miejsca zimowania a płcią i wiekiem norków rudych w sztolni w Sowiej Dolinie w sezonach obserwacji 1985/86–1990/91. Zakreskowanymi polami zaznaczono różnice istotne statystycznie.

Miejsce zimowania	Wiek	Płeć	Wiek i płeć	Osobniki dorosłe	Osobniki młodociane	Samice	Samce
	F, df	F, df	F, df	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n
temperatura (° C)	4,3* 165	0,5 165	0,5 165	6,5 0,76 4,0–9,1 137	6,2 0,67 4,6–7,6 32	6,7 0,73 3,6–9,1 223	6,6 0,81 4,0–8,2 143
względna wilgotność powietrza (%)	0,5 165	4,3* 165	0,2 165	89,0 4,71 78–99 137	90,0 5,25 73–94 32	89,6 4,50 76–99 223	91,0 4,03 79–98 143
odległość od otworu sztolni (m)	1,0 165	0,2 165	0,6 165	102,1 56,69 4,5–218,0 137	114,0 60,20 6,0–221,0 32	112,6 57,26 4,5–220 222	110,9 59,15 6,5–223,5 143
wysokość miejsca zimowania (m)	8,4** 165	17,5*** 165	4,8* 165	1,8 0,39 0,4–2,3 137	1,5 0,42 0,5–2,3 32	1,8 0,34 0,40–2,50 223	1,6 0,49 0,30–2,30 143

\* –  $P < 0,05$ , \*\* –  $P < 0,01$ , \*\*\* –  $P < 0,001$

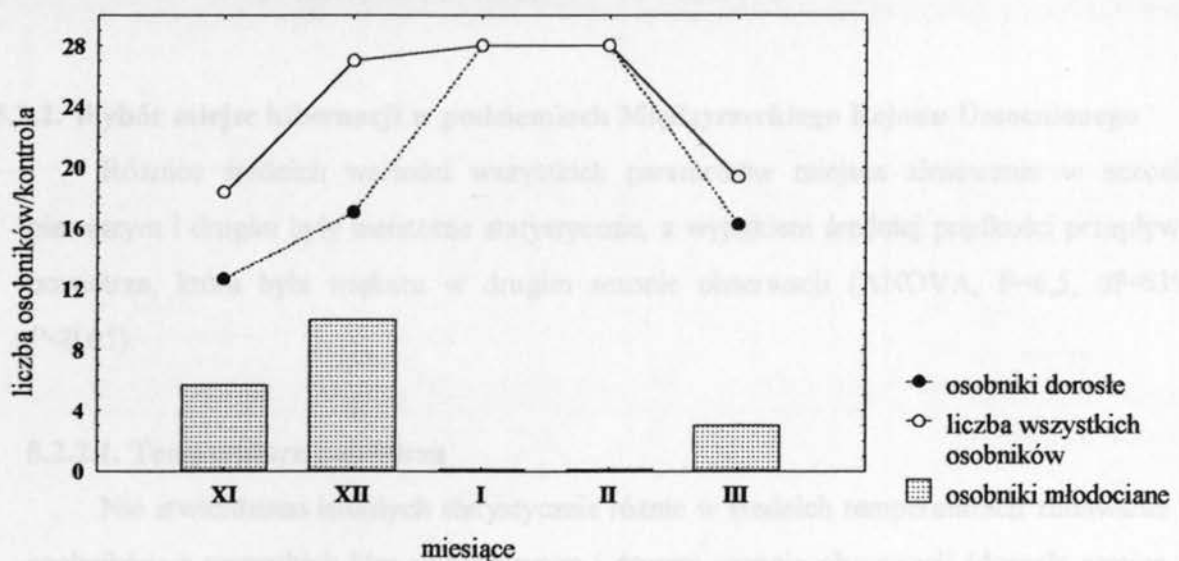
Nie stwierdzono istotnych zależności między wiekiem i płcią a zimowaniem w szczelinach lub na ścianach ( $\chi^2 = 0,8$ ,  $df = 1$ ,  $P > 0,05$  i  $\chi^2 = 0,0$ ,  $df = 1$ ,  $P > 0,05$ ).

Porównanie parametrów miejsca zimowania dorosłych samic i samców wykazało istotne dysproporcje jedynie w wysokości miejsca zimowania (dorosłe samice – 1,9 m, dorosłe samce – 1,7 m, ANOVA,  $F=4,9$ ,  $df=135$ ,  $P < 0,05$ ). Z powodu małej liczebności próby nie opisano temperatur zimowania osobników młodocianych w poszczególnych miesiącach sezonu zimowego.

Średnia liczebność osobników dorosłych w przeliczeniu na jedną kontrolę zwiększała się w okresie od listopada do stycznia, w styczniu i lutym była taka sama, a w marcu ponownie spadała. Dynamika liczebności osobników młodocianych miała przebieg odwrotny; w listopadzie stwierdzono 17 osobników (47%), w grudniu – 10 (28%), w styczniu i lutym nie udało się zaobserwować ani jednego, a w marcu – 9 (25%) (Ryc. 16). Brak stwierdzeń osobników młodocianych w styczniu i lutym był prawdopodobnie wynikiem ich zimowania w szczelinach, między kamieniami na dnie sztolni lub w innych miejscach niedostępnych dla obserwatorów.

Ryc. 16.

Średnia liczebność osobników nocka rudego obserwowanych w sztolni  
w Sowiej Dolinie w kolejnych miesiącach  
w sezonach 1988/89-1990/91 w przeliczeniu na jedną kontrolę.



### 5.2.1.8. Zależności między długością przedramienia, masą ciała i wskaźnikiem kondycji (BCI) a warunkami mikroklimatycznymi w miejscu hibernacji

Stwierdzono istotną dodatnią zależność między długością przedramienia a wysokością miejsca zimowania. Osobniki o większych wymiarach zimowały wyżej niż osobniki o mniejszych wymiarach. Korelacje między temperaturą powietrza w miejscu zimowania a masą ciała i wskaźnikiem kondycji również były dodatnie i istotne statystycznie (Tab. 7). Relacje między badanymi cechami a pozostałymi parametrami siedliska były nieistotne statystycznie.

Tabela 7. Zależności między wybranymi parametrami miejsca zimowania a długością przedramienia, masą ciała i wskaźnikiem kondycji nocków rudych w sztolni w Sowiej Dolinie w sezonach 1985/86–1990/91. Zakreskowanymi polami zaznaczono korelacje istotne statystycznie.

Miejsce zimowania	Długość przedramienia ( <i>r</i> , <i>F</i> , <i>df</i> )	Masa ciała ( <i>r</i> , <i>F</i> , <i>df</i> )	BCI ( <i>r</i> , <i>F</i> , <i>df</i> )
temperatura (°C)	-0,01 0,03 364	0,31*** 17,2 159	0,34*** 20,5 159
wysokość miejsca zimowania (m)	0,14** 7,4 364	0,05 0,3 159	0,01 0,03 159

\* –  $P < 0,05$ , \*\* –  $P < 0,01$ , \*\*\* –  $P < 0,001$

### 5.2.2. Wybór miejsc hibernacji w podziemiach Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego

Różnice średnich wartości wszystkich parametrów miejsca zimowania w sezonie pierwszym i drugim były nieistotne statystycznie, z wyjątkiem średniej prędkości przepływu powietrza, która była większa w drugim sezonie obserwacji (ANOVA,  $F=6,5$ ,  $df=639$ ,  $P < 0,05$ ).

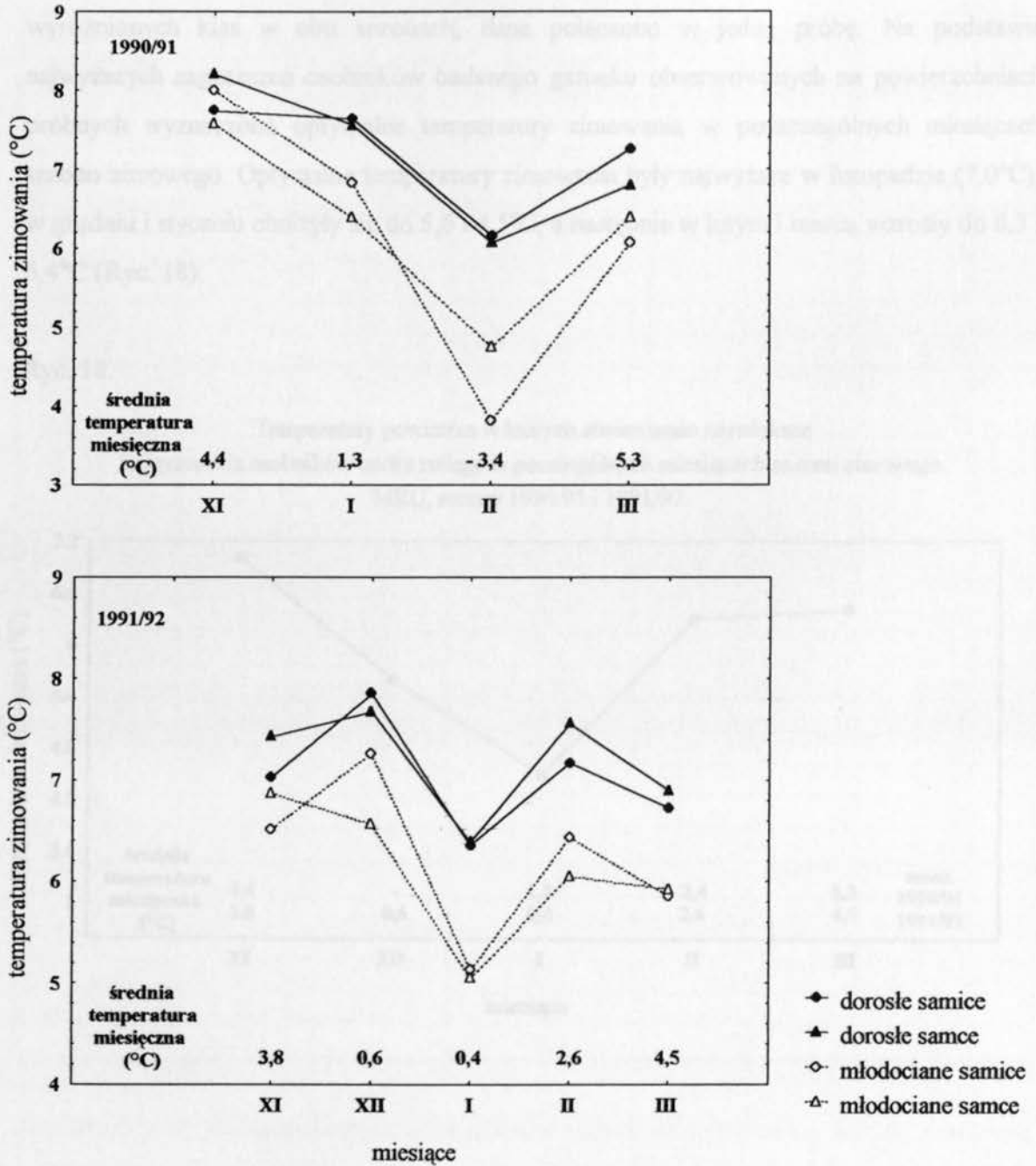
#### 5.2.2.1. Temperatura powietrza

Nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic w średnich temperaturach zimowania u osobników z wszystkich klas w pierwszym i drugim sezonie obserwacji (dorosłe samice – ANOVA,  $F=0,2$ ,  $df=361$ ,  $P > 0,05$ , młode samice –  $F=0,5$ ,  $df=305$ ,  $P > 0,05$ , dorosłe

samce –  $F=0,1$ ,  $df=151$ ,  $P>0,05$  i młodociane samce –  $F=0,9$ ,  $df=162$ ,  $P>0,05$ ). Uzyskany wynik wykazuje brak międzysezonowej zmienności tego czynnika środowiska.

Ryc. 17.

Średnie temperatury zimowania ncocków rudyh w podziemiach MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92.





W obu sezonach w najzimniejszych miesiącach średnie temperatury zimowania nocków rudych były najniższe, a różnica między średnimi temperaturami zimowania osobników dorosłych i młodocianych była wówczas największa (Ryc. 17).

W celu potwierdzenia obserwowanych zmian średnich temperatur zimowania, posłużono się danymi zebranymi na powierzchniach próbnych (Tab. 8). Z powodu braku istotnych statystycznie różnic między średnimi temperaturami zimowania osobników z wyróżnionych klas w obu sezonach, dane połączono w jedną próbę. Na podstawie najwyższych zagęszczeń osobników badanego gatunku obserwowanych na powierzchniach próbnych wyznaczono optymalne temperatury zimowania w poszczególnych miesiącach sezonu zimowego. Optymalne temperatury zimowania były najwyższe w listopadzie (7,0°C), w grudniu i styczniu obniżyły się do 5,6 i 4,5°C, a następnie w lutym i marcu wzrosły do 6,3 i 6,4°C (Ryc. 18).

Ryc. 18.

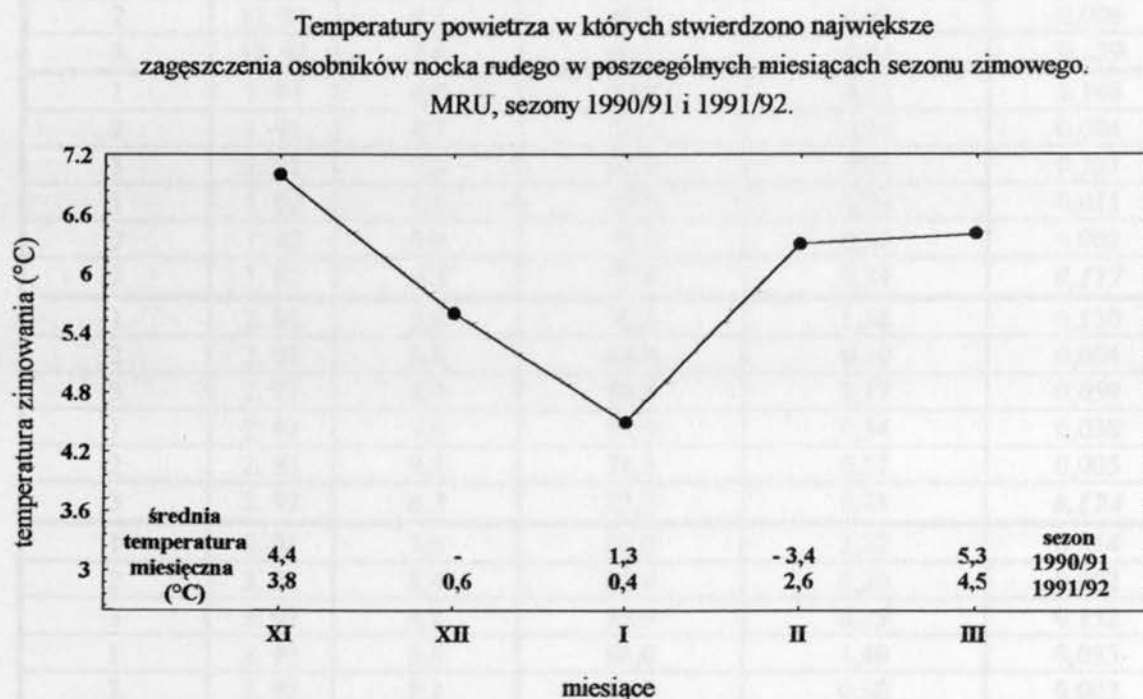


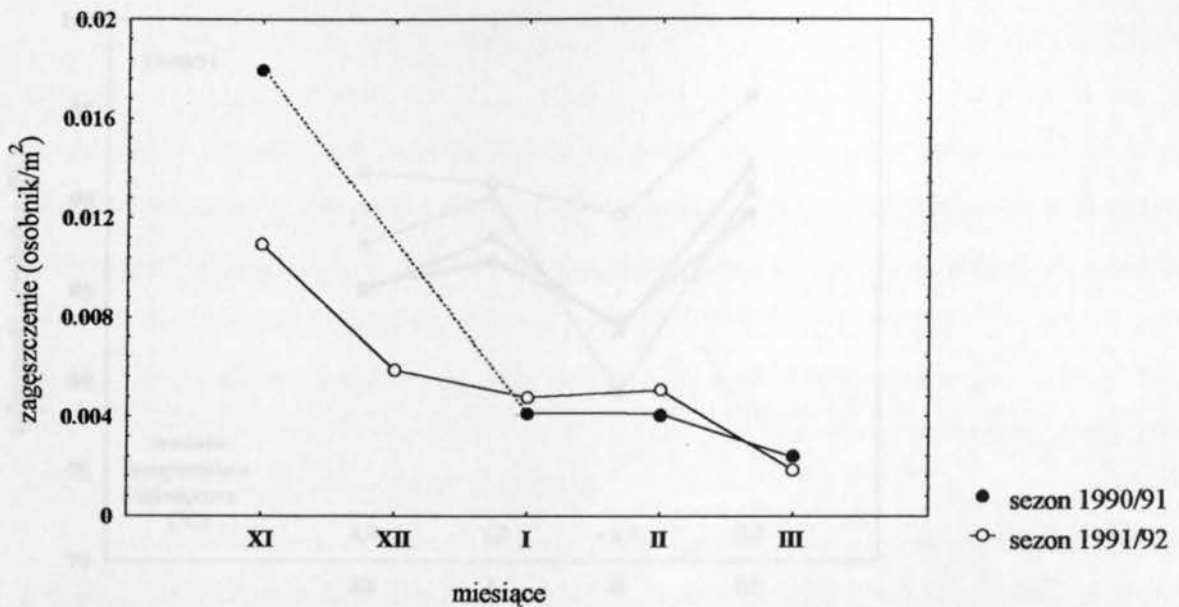
Tabela 8. Średnie zagęszczenia nocków rudych i wybrane parametry mikroklimatu na powierzchniach badawczych w poszczególnych miesiącach w sezonach zimowych 1990/91 i 1991/92. Kursywą zaznaczono najwyższe średnie wartości wilgotności względnej i najmniejsze średnie prędkości przepływu powietrza, a czcionką pogrubioną i kursywą najwyższe zagęszczenia i optymalne temperatury zimowania (1–powierzchnia Wysoka, 2–powierzchnia Główna Droga Ruchu, 3–powierzchnia A63, Ryc. 7). Wszystkie parametry mikroklimatu były mierzone w środku korytarza.

Numer powierzchni	Miesiąc i rok	Średnia temperatura powietrza (Ta) (°C)	Średnia wilgotność względna powietrza (H) (%)	Średnia prędkość przepływu powietrza (V) (ms <sup>-1</sup> )	Średnie zagęszczenie (osobnik/m <sup>2</sup> )
1	11. 90	<i>7,0</i>	83,4	1,00	<i>0,321</i>
2	11. 90	8,8	81,5	0,60	0,018
3	11. 90	7,7	82,9	0,21	0,238
1	11. 91	5,1	72,0	0,94	0,203
2	11. 91	8,1	79,3	0,25	0,011
3	11. 91	7,3	<i>93,0</i>	<i>0,20</i>	0,286
1	12. 91	<i>5,6</i>	63,0	2,02	<i>0,357</i>
2	12. 91	9,3	60,4	1,63	0,006
3	12. 91	7,6	<i>91,0</i>	<i>0,11</i>	0,159
1	1. 91	6,0	82,0	0,35	0,168
2	1. 91	8,7	74,5	0,44	0,004
3	1. 91	7,3	<i>93,0</i>	<i>0,08</i>	0,227
1	1. 92	4,8	72,0	0,78	0,041
2	1. 92	9,0	75,3	0,37	0,005
3	1. 92	<i>4,5</i>	78,0	0,34	<i>0,317</i>
1	2. 91	3,4	70,0	1,58	0,130
2	2. 91	8,6	64,8	<i>0,10</i>	0,004
3	2. 91	4,7	83,3	0,17	0,059
1	2. 92	5,4	<i>84,0</i>	0,54	0,038
2	2. 92	9,3	71,2	0,57	0,005
3	2. 92	<i>6,3</i>	83,0	0,28	<i>0,174</i>
1	3. 91	5,6	88,0	2,22	0,014
2	3. 91	8,4	82,9	0,20	0,002
3	3. 91	6,8	<i>93,0</i>	<i>0,13</i>	0,152
1	3. 92	5,6	86,0	1,40	0,035
2	3. 92	9,2	76,9	0,50	0,002
3	3. 92	<i>6,4</i>	86,0	0,20	<i>0,190</i>

Zmniejszanie się średniego zagęszczenia nocków rudych na powierzchni próbnej położonej najdalej od wejść do podziemi MRU (patrz Ryc. 7) świadczy o opuszczaniu części schronień zimowych położonych daleko od otworów wejściowych w kolejnych miesiącach sezonu hibernacji (Ryc. 19).

Ryc. 19.

Średnie zagęszczenia ncocków rudych w kolejnych miesiącach obserwacji na powierzchni próbnej położonej najdalej od wejść do podziemi MRU.



#### 5.2.2.2. Wilgotność względna powietrza

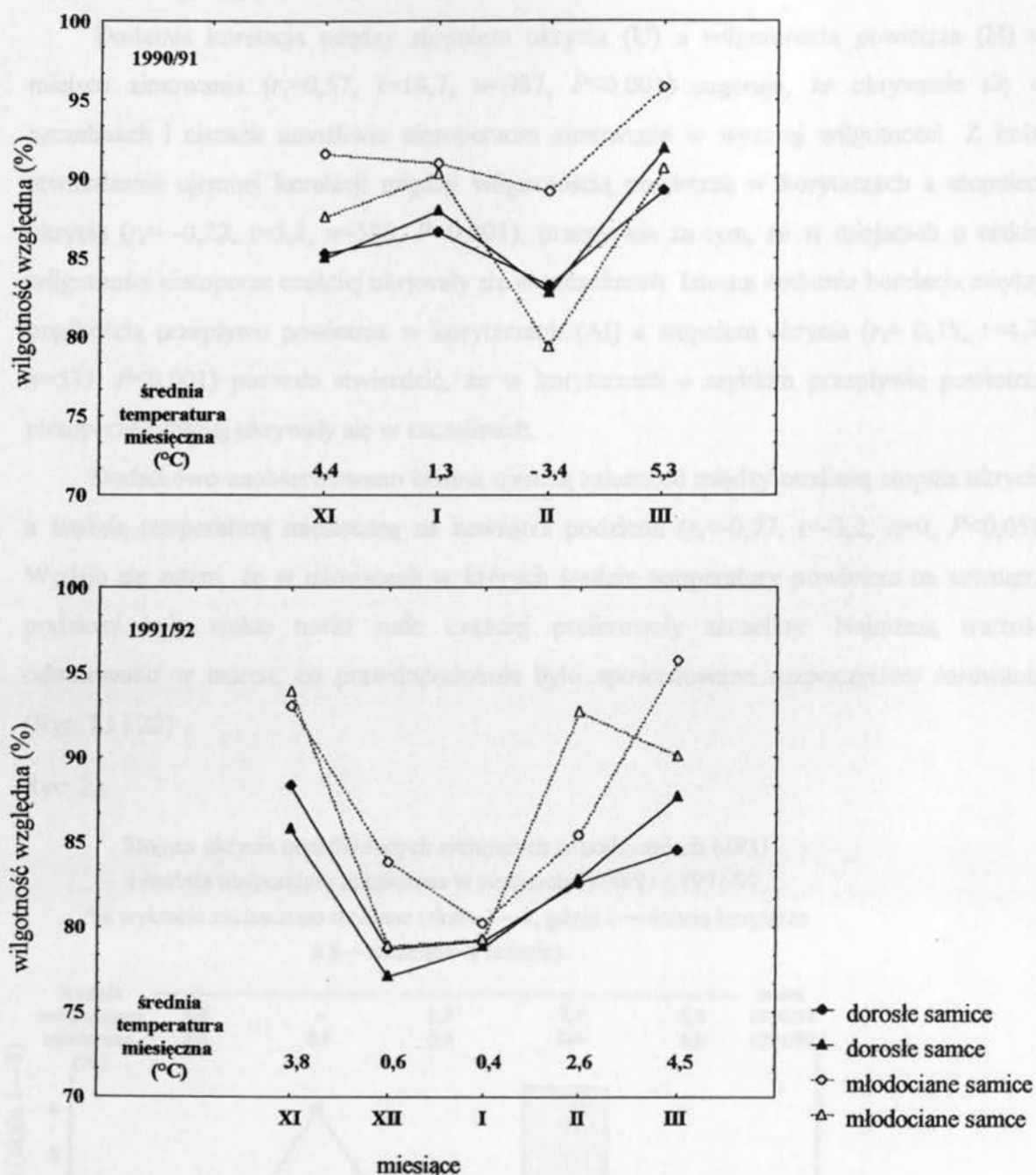
Różnice w wilgotności względnej w miejscach zimowania dorosłych samic w pierwszym (86,5%) i drugim (79,9%) sezonie obserwacji były istotne statystycznie (ANOVA,  $F=29,6$ ,  $df=361$ ,  $P<0,001$ ). Podobne międzysezonowe różnice zaobserwowano u młodocianych samic ( $F=18,1$ ,  $df=305$ ,  $P<0,001$ ) oraz u dorosłych i młodocianych samców (odpowiednio  $F=20,9$ ,  $df=151$ ,  $P<0,001$  i  $F=9,3$ ,  $df=162$ ,  $P<0,01$ ).

W przedziale temperatur 3–8°C korelacja między temperaturą powietrza w korytarzach ( $T_a$ ) a wilgotnością względną ( $H$ ) była dodatnia i istotna statystycznie ( $r=0,60$ ,  $F=358,7$ ,  $df=638$ ,  $P<0,001$ ,  $y_H=51,11 + 5,1T_a$ ). Zależność ta wyjaśnia obniżenie średnich wilgotności w miejscach zimowania (Ryc. 20), w miesiącach, w których średnie temperatury zimowania były najniższe (Ryc. 17).

Największe zagęszczenia zimujących ncocków rudych obserwowano na powierzchniach na których wilgotność powietrza, mierzona w środku korytarza, była niższa niż na pozostałych (Tab. 8). Wynik ten wykazuje, że czynnikiem mającym największy wpływ na zagęszczenie jest temperatura powietrza, a wilgotność względna w miejscach zimowania może być wybierana niezależnie od temperatury dzięki zimowaniu w szczelinach, niszach i na wilgotnych ścianach.

Ryc. 20.

Średnie wartości wilgotności względnej w miejscach zimowania ncocków rudych w podziemiach MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92.



### 5.2.2.3. Stopień ukrycia

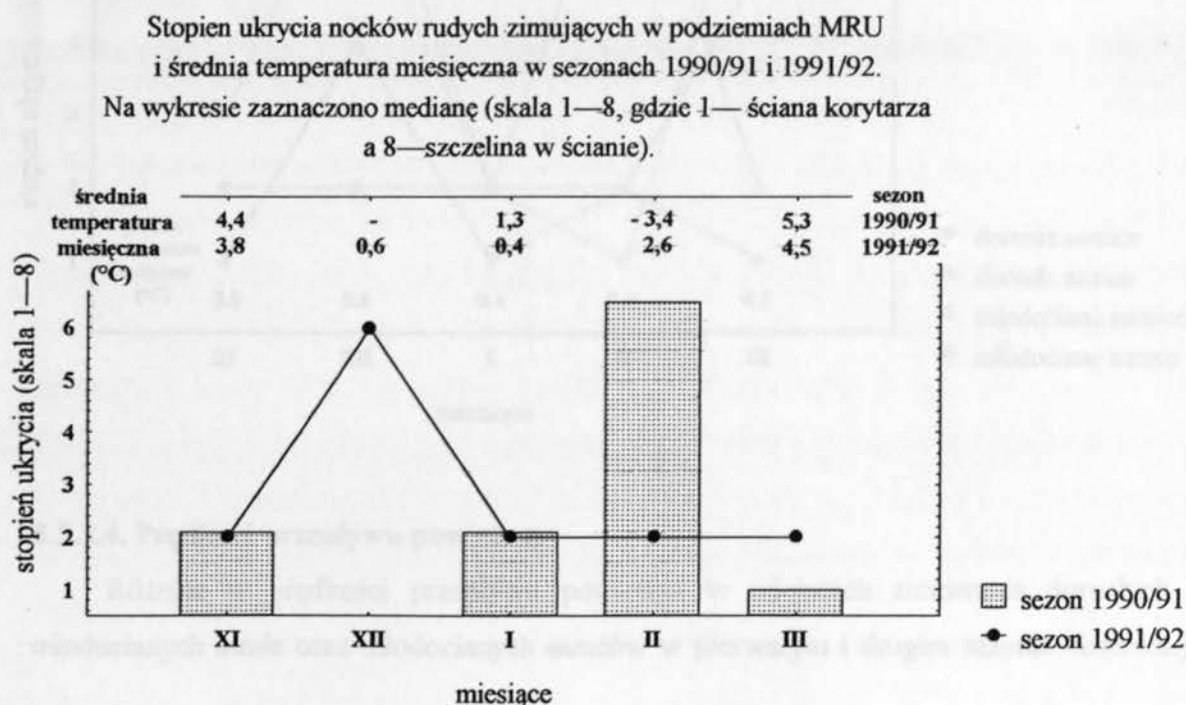
Różnice w stopniu ukrycia u dorosłych i młodocianych samic w pierwszym ( $\kappa=2$  i  $\kappa=7$ ) i drugim ( $\kappa=2$  i  $\kappa=6$ ) sezonie obserwacji były nieistotne statystycznie (test U,  $Z= -0,3$ ,  $P \gg 0,05$  i  $Z= -1,6$ ,  $P \gg 0,05$ ). Wartości tego parametru u dorosłych i młodocianych samców

w pierwszym ( $\kappa=2$  i  $\kappa=6$ ) i drugim ( $\kappa=2$  i  $\kappa=6$ ) sezonie również nie wykazały istotnych różnic ( $Z= -0,0, P>>0,05$  i  $Z=-0,3, P>>0,05$ ). Uzyskany wynik wskazuje na brak międzysezonowej zmienności tego czynnika środowiska.

Dodatnia korelacja między stopniem ukrycia (U) a wilgotnością powietrza (H) w miejscu zimowania ( $r_s=0,57, t=18,7, n=987, P<0,001$ ) sugeruje, że ukrywanie się w szczelinach i niszach umożliwia nietoperzom zimowanie w wyższej wilgotności. Z kolei stwierdzenie ujemnej korelacji między wilgotnością powietrza w korytarzach a stopniem ukrycia ( $r_s= -0,22, t=5,3, n=533, P<0,001$ ), przemawia za tym, że w miejscach o niskiej wilgotności nietoperze częściej ukrywały się w szczelinach. Istotna dodatnia korelacja między prędkością przepływu powietrza w korytarzach (Af) a stopniem ukrycia ( $r_s= 0,18, t=4,3, n=533, P<0,001$ ) pozwala stwierdzić, że w korytarzach o szybkim przepływie powietrza nietoperze częściej ukrywały się w szczelinach.

Dodatkowo zaobserwowano istotną ujemną zależność między medianą stopnia ukrycia a średnią temperaturą miesięczną na zewnątrz podziemi ( $r_s=-0,77, t=-3,2, n=9, P<0,05$ ). Wydaje się zatem, że w miesiącach w których średnie temperatury powietrza na zewnątrz podziemi były niskie nocki rude częściej preferowały szczeliny. Najniższą wartość odnotowano w marcu, co prawdopodobnie było spowodowane rozpoczęciem żerowania (Ryc. 21 i 22).

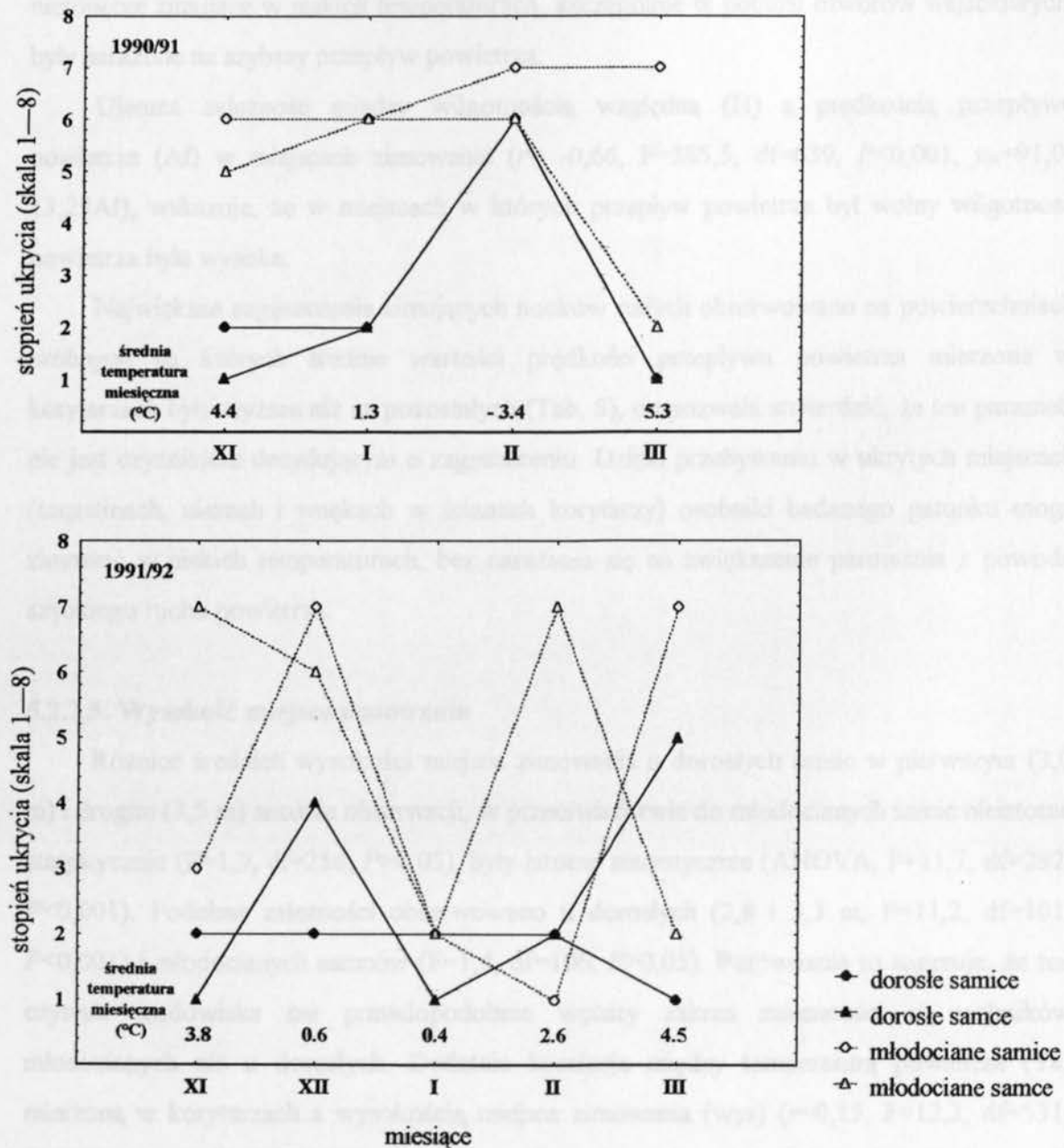
Ryc. 21.



Ryc. 22.

Zmiany stopnia ukrycia ncocków rudych  
w podziemiach MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92.

Na wykresie zaznaczono medianę (skala 1—8, gdzie 1—ściana korytarza  
a 8—szczelina w ścianie).



5.2.2.4. Prędkość przepływu powietrza

Różnice w prędkości przepływu powietrza w miejscach zimowania dorosłych i młodocianych samic oraz młodocianych samców w pierwszym i drugim sezonie obserwacji

były nieistotne statystycznie. Jedynie u dorosłych samców średnie wartości tego parametru różniły się w sposób istotny ( $0,25$  i  $0,48 \text{ ms}^{-1}$ ,  $F=5,6$ ,  $df=94$ ,  $P<0,05$ ).

Ujemna korelacja między temperaturą panującą w korytarzach ( $T_a$ ) a prędkością przepływu powietrza ( $A_f$ ) ( $r= -0,23$ ,  $F=20,4$ ,  $df=531$ ,  $P<0,001$ ,  $y_{A_f}= 1,31-0,1T_a$ ) sugeruje, że nietoperze zimujące w niskich temperaturach, szczególnie w pobliżu otworów wejściowych, były narażone na szybszy przepływ powietrza.

Ujemna zależność między wilgotnością względną ( $H$ ) a prędkością przepływu powietrza ( $A_f$ ) w miejscach zimowania ( $r= -0,66$ ,  $F=385,5$ ,  $df=639$ ,  $P<0,001$ ,  $y_H=91,0-13,29A_f$ ), wskazuje, że w miejscach w których przepływ powietrza był wolny wilgotność powietrza była wysoka.

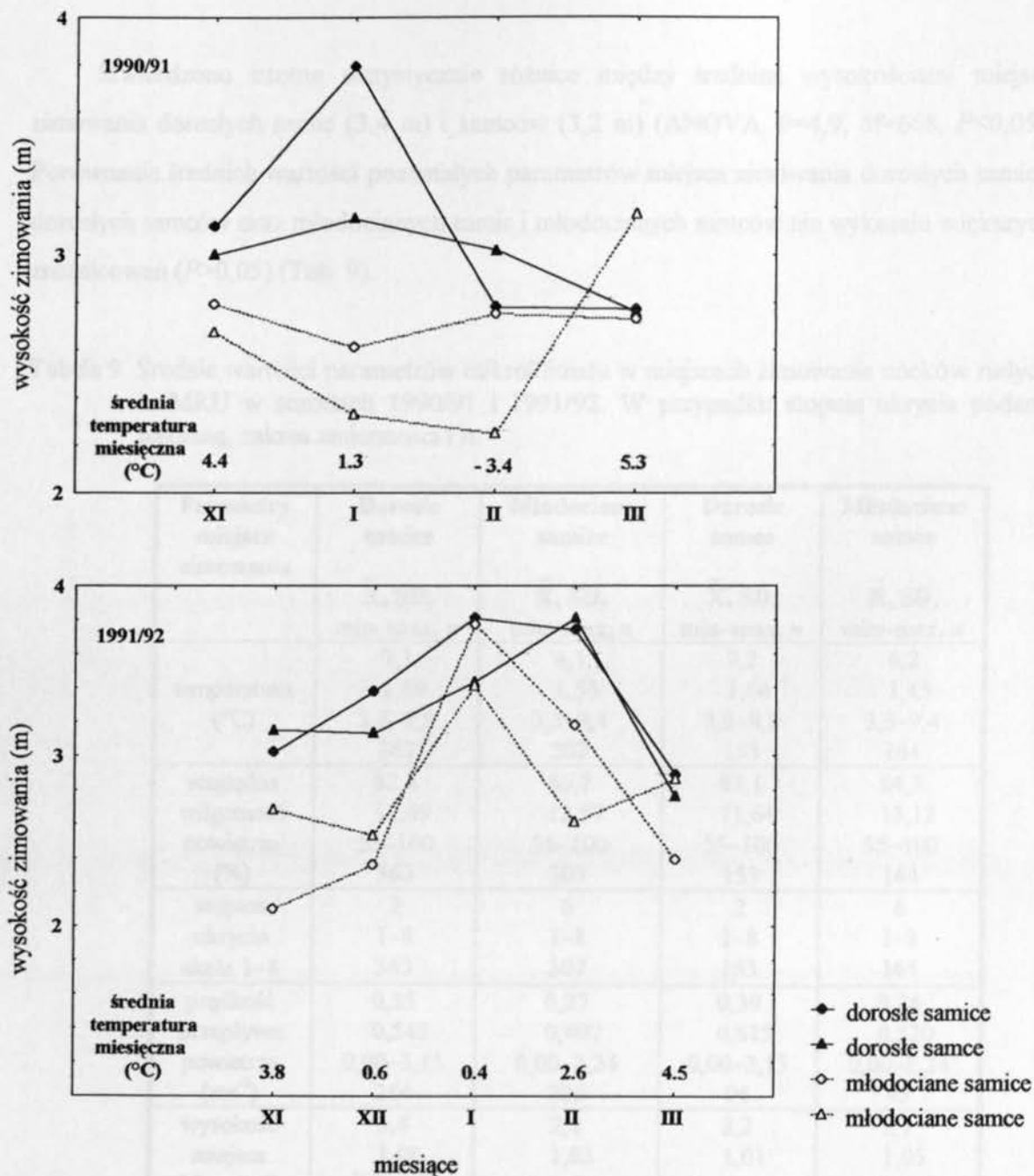
Największe zagęszczenia zimujących nocków rudych obserwowano na powierzchniach próbnym na których średnie wartości prędkości przepływu powietrza mierzone w korytarzach były wyższe niż na pozostałych (Tab. 8), co pozwala stwierdzić, że ten parametr nie jest czynnikiem decydującym o zagęszczeniu. Dzięki przebywaniu w ukrytych miejscach (szczelinach, niszach i wnękach w ścianach korytarzy) osobniki badanego gatunku mogą zimować w niskich temperaturach, bez narażania się na zwiększenie parowania z powodu szybkiego ruchu powietrza.

#### 5.2.2.5. Wysokość miejsca zimowania

Różnice średnich wysokości miejsca zimowania u dorosłych samic w pierwszym ( $3,0$  m) i drugim ( $3,5$  m) sezonie obserwacji, w przeciwieństwie do młodocianych samic nieistotne statystycznie ( $F=1,9$ ,  $df=256$ ,  $P>0,05$ ), były istotne statystycznie (ANOVA,  $F=11,7$ ,  $df=292$ ,  $P<0,001$ ). Podobne zależności obserwowano u dorosłych ( $2,8$  i  $3,3$  m,  $F=11,2$ ,  $df=101$ ,  $P<0,001$ ) i młodocianych samców ( $F=1,4$ ,  $df=106$ ,  $P>0,05$ ). Porównanie to sugeruje, że ten czynnik środowiska ma prawdopodobnie węższy zakres zmienności u osobników młodocianych niż u dorosłych. Dodatnia korelacja między temperaturą powietrza ( $T_a$ ) mierzona w korytarzach a wysokością miejsca zimowania (wys) ( $r=0,15$ ,  $F=12,3$ ,  $df=531$ ,  $P<0,001$ ,  $y_{T_a}= 6,5 + 0,21\text{wys}$ ) oraz ujemna zależność między wysokością miejsca zimowania a wilgotnością względną ( $H$ ) ( $r= -0,1$ ,  $F=4,0$ ,  $df=531$ ,  $P<0,05$ ,  $y_H= 81,55-0,68\text{wys}$ ) wskazuje, że nocki rude zimujące w wyżej położonych miejscach przebywały w wyższej temperaturze i niższej wilgotności powietrza.

Ryc. 23.

Średnia wysokość miejsca hibernacji ncocków rudych  
w podziemiach MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92.



Wybór wysokości miejsca zimowania wpływa na temperaturę i wilgotność w miejscu hibernacji, jednak z powodu niskich wartości współczynników korelacji, zdolność predykcyjna obliczonych równań regresji jest ograniczona.



### 5.2.2.6. Zależności między wybranymi parametrami siedliska a płcią i wiekiem i zmiany średniej frekwencji osobników dorosłych i młodocianych w populacji

Stwierdzono istotne statystycznie różnice między średnimi wysokościami miejsca zimowania dorosłych samic (3,4 m) i samców (3,2 m) (ANOVA,  $F=4,9$ ,  $df=668$ ,  $P<0,05$ ). Porównanie średnich wartości pozostałych parametrów miejsca zimowania dorosłych samic i dorosłych samców oraz młodocianych samic i młodocianych samców nie wykazało większych różnicowań ( $P>0,05$ ) (Tab. 9).

Tabela 9. Średnie wartości parametrów mikroklimatu w miejscach zimowania ncocków rudych w MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92. W przypadku stopnia ukrycia podano medianę, zakres zmienności i  $n$ .

Parametry miejsca zimowania	Dorosłe samice $\bar{X}$ , SD, min-max, $n$	Młodociane samice $\bar{X}$ , SD, min-max, $n$	Dorosłe samce $\bar{X}$ , SD, min-max, $n$	Młodociane samce $\bar{X}$ , SD, min-max, $n$
temperatura (°C)	7,1 1,69 3,3-9,8 363	6,1 1,55 3,3-9,4 307	7,2 1,66 3,3-9,8 153	6,2 1,45 3,3-9,4 164
względna wilgotność powietrza (%)	82,4 11,69 55-100 363	86,7 12,57 55-100 307	83,1 11,64 55-100 153	84,3 13,12 55-100 164
stopień ukrycia skala 1-8	2 1-8 363	6 1-8 307	2 1-8 153	6 1-8 164
prędkość przepływu powietrza ( $ms^{-1}$ )	0,35 0,543 0,00-3,15 244	0,27 0,492 0,00-2,24 206	0,39 0,615 0,00-3,15 96	0,24 0,520 0,00-2,24 95
wysokość miejsca hibernacji (m)	3,4 1,08 0,5-5,0 294	2,8 1,03 0,5-5,0 258	3,2 1,01 1,0-5,0 103	2,7 1,05 0,5-5,0 108

Wszystkie parametry miejsca zimowania były zależne od wieku, a wysokość miejsca zimowania również od płci (Tab. 10). Wysoki poziom istotności statystycznej różnic przemawia za decydującym wpływem wieku na wybiórczość środowiskową w czasie hibernacji.

Tabela 10. Zależności między wybranymi parametrami miejsca zimowania a wiekiem i płcią u ncocków rudych w MRU w sezonach 1990/91–1991/92. Dwuczynnikowa analiza wariancji i test *U* Manna–Whitney’a (w tym drugim przypadku jedynie dla stopnia ukrycia). Zakreskowanymi polami zaznaczono różnice istotne statystycznie.

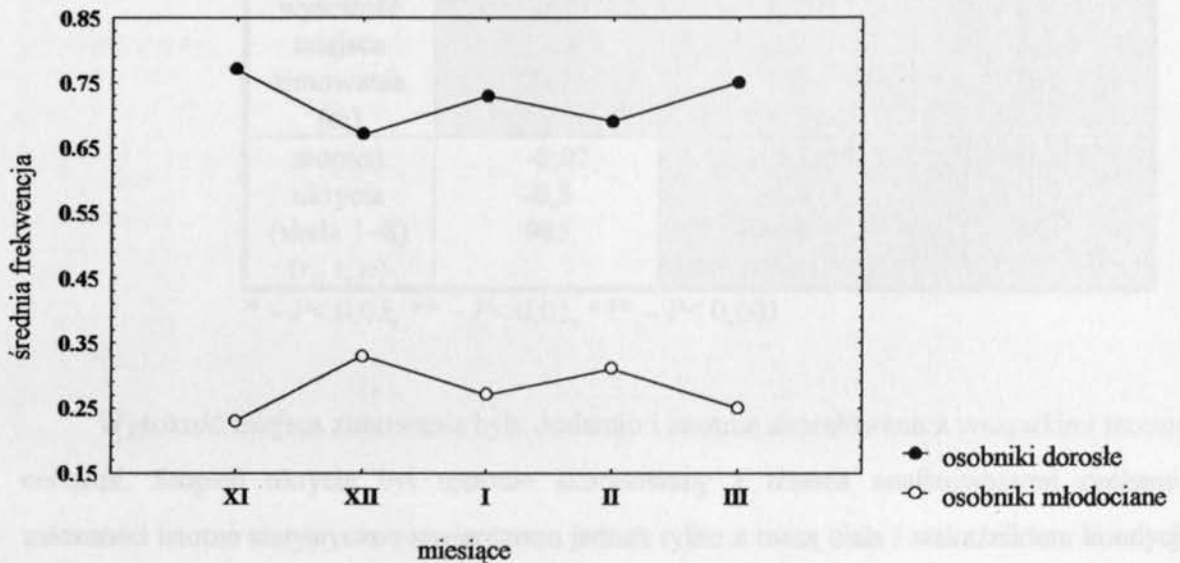
Parametry miejsca zimowania	Wiek F, df	Płeć F, df	Wiek i płeć F, df	Osobniki dorosłe $\bar{X}$ , SD, min–max, <i>n</i>	Osobniki młodociane $\bar{X}$ , SD, min–max, <i>n</i>	Samice $\bar{X}$ , SD, min–max, <i>n</i>	Samce $\bar{X}$ , SD, min–max, <i>n</i>	Średnia dla osobników z wszystkich klas w $\bar{X}$ , SD, min–max, <i>n</i>
temperatura (°C)	83,1*** 983	0,4 983	0,0 983	7,2 1,67 3,3–9,8 670	6,1 1,50 3,3–9,4 317	6,9 1,71 3,3–9,8 516	6,9 1,67 3,3–9,8 471	6,9 1,69 3,3–9,8 987
wilgotność względna powietrza (%)	10,3** 983	0,9 983	3,1 <sup>a</sup> 983	82,7 11,66 55–100 670	85,4 12,89 55–100 317	83,5 12,06 55–100 516	83,4 12,10 55–100 471	83,5 12,07 55–100 987
stopień ukrycia %, min–max, <i>n</i> test U–Z	-8,2***	-0,5	—	2 1–8 670	6 1–8 317	2 1–8 516	2 1–8 471	2 1–8 987
prędkość przepływu powietrza (ms <sup>-1</sup> )	4,4* 637	0,0 637	0,5 637	0,37 0,578 0,00–3,15 450	0,26 0,504 0,00–2,24 191	0,33 0,529 0,00–3,15 340	0,35 0,592 0,00–3,15 301	0,34 0,560 0,0–3,15 641
wysokość miejsca hibernacji (m)	34,7*** 759	4,0* 759	0,1 759	3,3 1,05 0,50–5,00 552	2,8 1,04 0,5–5,00 211	3,2 1,09 0,50–5,00 397	3,0 1,04 0,50–5,00 366	3,1 1,07 0,5–5,0 763

<sup>a</sup> –  $P=0,08$ , \* –  $P<0,05$ , \*\* –  $P<0,01$ , \*\*\* –  $P<0,001$

Najniższą średnią frekwencję osobników młodocianych stwierdzono w listopadzie (0,23), grudniu zaobserwowano jej wzrost i spodełek w styczniu. Kolejny wzrost odnotowano w lutym, a w marcu osiągnęła ona wartość zbliżoną do obserwowanej w listopadzie (0,25) (Ryc. 24). Zmniejszenie średniej frekwencji w styczniu było prawdopodobnie spowodowane zimowaniem osobników młodocianych w szczelinach, w systemie odwadniająjącym podziemia lub innych miejscach niedostępnych dla obserwatorów.

Ryc. 24.

Zmiany średniej frekwencji osobników dorosłych i młodocianych w populacji nocka rudego w podziemiach MRU w kolejnych miesiącach obserwacji w sezonach zimowych 1990/91 i 1991/92.



#### 5.2.2.7. Zależności między długością przedramienia, masą ciała i wskaźnikiem kondycji (BCI) a warunkami mikroklimatycznymi w miejscu hibernacji

Stwierdzono dodatnie korelacje między temperaturą w miejscach zimowania a długością przedramienia, masą ciała i wskaźnikiem kondycji. Najwyższą wartość współczynnika korelacji ( $r=0,31$ ) odnotowano pomiędzy temperaturą a wskaźnikiem kondycji (Tab. 11).

Tabela 11. Zależności między wybranymi parametrami miejsca zimowania a długością przedramienia, masą ciała i wskaźnikiem kondycji nocków rudych w podziemiach MRU. Zakreskowanymi polami zaznaczono korelacje istotne statystycznie.

Parametry miejsca zimowania	Długość przedramienia ( <i>r</i> , <i>df</i> , <i>n</i> )	Masa ciała ( <i>r</i> , <i>df</i> , <i>n</i> )	BCI ( <i>r</i> , <i>df</i> , <i>n</i> )
temperatura (°C)	0,06* 4,2 985	0,29*** 93,4 985	0,31*** 101,7 985
wilgotność względna powietrza (%)	0,05 2,4 985	0,10** 9,5 985	0,10** 8,9 985
wysokość miejsca zimowania (m)	0,13*** 12,2 761	0,10** 8,2 761	0,09* 5,7 761
stopień ukrycia (skala 1–8) ( <i>r<sub>s</sub></i> , <i>t</i> , <i>n</i> )	-0,02 -0,5 985	-0,11** -2,9 985	-0,11*** -3,0 985

\* –  $P < 0,05$ , \*\* –  $P < 0,01$ , \*\*\* –  $P < 0,001$

Wysokość miejsca zimowania była dodatnio i istotnie skorelowana z wszystkimi trzema cechami. Stopień ukrycia był ujemnie skorelowany z trzema analizowanymi cechami, zależności istotne statystyczne stwierdzono jednak tylko z masą ciała i wskaźnikiem kondycji (BCI) (Tab. 11). Wilgotność względna powietrza była dodatnio skorelowana z wszystkimi trzema cechami, jednak istotnie tylko z masą ciała i wskaźnikiem kondycji. Ten ostatni jest jednak pochodną masy ciała, która była istotnie skorelowana ze czterema parametrami miejsca zimowania (Tab. 11). Korelacje między badanymi cechami a pozostałymi parametrami siedliska były nieistotne statystycznie. Z powodu niskich wartości współczynników korelacji, zdolność predykcyjna obliczonych równań regresji jest ograniczona.

Różnice średnich mas ciała i średnich wysokości miejsca zimowania osobników z trzech klas wielkości były istotne statystycznie (Tab. 12).

Średnia temperatura zimowania wykazywała kierunkowe zmiany, najniższą wartość stwierdzono u osobników o najmniejszych wymiarach (I klasa wielkości), a najwyższą u

osobników największych (III klasa wielkości). Różnice między średnimi wartościami pozostałych parametrów siedliska były nieistotne statystycznie ( $P \gg 0,05$ ).

Tabela 12. Różnice średnich wartości wybranych parametrów mikroklimatu w miejscu zimowania i średnich mas ciała u nocków rudych z trzech klas wielkości w podziemiach MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92. Zakreskowanymi polami zaznaczono różnice istotne statystycznie.

Parametry siedliska	Klasy wielkości			Istotność statystyczna różnic (ANOVA) F, df
	I klasa FL<37,2 $\bar{X}$ , SD, min-max, n	II klasa 37,2≤FL≤39,2 $\bar{X}$ , SD, min-max, n	III klasa FL>39,2 $\bar{X}$ , SD, min-max, n	
temperatura zimowania (°C)	6,7 1,70 3,3–9,8 148	6,9 1,70 3,3–9,8 666	7,1 1,62 3,3–9,8 173	2,7 <sup>a</sup> 984
wysokość miejsca zimowania (m)	2,9 1,07 1–5 124	3,1 1,07 0,5–5,0 512	3,3 1,06 0,5–5,0 127	3,7 <sup>*</sup> 760
masa ciała (g)	7,8 0,95 6,0–10,3 148	8,6 1,14 6,6–12,8 666	9,6 1,21 7,4–13,7 173	93,8 <sup>***</sup> 984

<sup>a</sup> –  $P=0,07$ , \* –  $P<0,05$ , \*\* –  $P<0,01$ , \*\*\* –  $P<0,001$

### 5.3. Dyskusja

#### 5.3.1. Selekcja siedlisk

Warunki mikroklimatyczne w zimowych schronieniach nietoperzy zależą od średniej temperatury rocznej, podlegają zmianom sezonowym oraz są w różnym stopniu uwarunkowane przez czynniki zewnętrzne, w zależności od ukształtowania pionowego, liczby otworów i rodzaju podłoża (Wołoszyn 1976, Tuttle & Stevenson 1978). Mikroklimat w miejscach zimowania nietoperzy jest zwykle niestabilny (Tuttle & Stevenson 1978), co powoduje, że hibernujące zwierzęta muszą w tym czasie aktywnie poszukiwać odpowiednich miejsc zimowania (Ransome 1990), wydając dodatkowe ilości energii (Griffin 1986, Speakman & Racey 1991). Wydaje się zatem, że selekcja siedlisk podlega silnemu działaniu

doboru naturalnego, ponieważ od wyboru optymalnych warunków zimowania, zapewniających minimalne zużycie energii, zależy przeżywalność poszczególnych osobników.

W odróżnieniu od niestabilnych warunków zewnętrznych, parametry mikroklimatu w miejscach zimowania ncocków rudych w badanych stanowiskach nie różniły się znacznie w kolejnych sezonach obserwacji. W sztolni w Sowiej Dolinie różnice średnich temperatur zimowania między sezonami wynosiły maksymalnie  $0,8^{\circ}\text{C}$ , a w podziemiach MRU zaledwie  $0,1^{\circ}\text{C}$ . Wąski zakres tolerancji temperatur zimowania wskazuje na jego istotne znaczenie dla zimujących osobników badanego gatunku. Zakresy temperatur zimowania w sztolni w Sowiej Dolinie ( $0,1-9,1^{\circ}\text{C}$ , patrz Tab. 5) i w podziemiach MRU ( $3,3-9,8^{\circ}\text{C}$ , patrz Tab. 10) są zgodne z podawanymi przez innych autorów ( $0-10^{\circ}\text{C}$ ) (Bogdanowicz & Urbańczyk 1983).

Z dystrybuanty rozkładu normalnego wynika, że dwa standardowe odchylenia od średniej opisują 95% obserwowanego zakresu zmienności. Można przyjąć, że w przypadku analizowanych parametrów będzie to zakres preferencji. Tym samym preferowane temperatury zimowania w sztolni w Sowiej Dolinie kształtowały się na poziomie  $4,2-8,6^{\circ}\text{C}$  (Tab. 5) zaś w podziemiach MRU wahały się od  $3,5$  do  $10,3^{\circ}\text{C}$  (Tab. 10). Zakres preferowanych temperatur podawany przez Gaislera (1970) ( $3-8^{\circ}\text{C}$ ) i Urbańczyka (1991a) ( $4-8^{\circ}\text{C}$ ) był węższy niż stwierdzony podczas obserwacji.

Istotna zależność między wiekiem a temperaturą zimowania (Tab. 6 i 10) umożliwia wyznaczenie zakresu optymalnych temperatur osobno dla osobników dorosłych i młodocianych. W sztolni w Sowiej Dolinie wynosił on odpowiednio  $5,0-8,0$  i  $4,9-7,8^{\circ}\text{C}$  (Tab. 6), a w podziemiach MRU  $3,9-10,5$  i  $3,1-9,1^{\circ}\text{C}$  (Tab. 10).

Najniższe temperatury zimowania osobników nocka rudego zaobserwowano w Estonii ( $-2^{\circ}\text{C}$  — Masing 1987 – cyt. za Bogdanowiczem 1994) i w podziemiach MRU ( $-8,4^{\circ}\text{C}$  — Urbańczyk 1991a). W trakcie prowadzonych przeze mnie badań nie zanotowano przypadków zimowania osobników badanego gatunku w temperaturach niższych od  $0^{\circ}\text{C}$ . W schronieniach, w których występuje dynamiczny typ mikroklimatu, zimujące nietoperze mogą jednak znaleźć się w miejscach gdzie, pod wpływem gwałtownego obniżenia temperatury zewnętrznej, temperatura przyjmuje wartości  $< 0^{\circ}\text{C}$ . Zimujące osobniki borowca wielkiego (*Nyctalus noctula*) budziły się, kiedy temperatura w miejscu zimowania spadała poniżej  $-9^{\circ}\text{C}$  (Sluiter *et al.* 1973). Wydaje się prawdopodobne, że w przypadku *M. daubentonii* temperatura zimowania wynosząca  $-8,4^{\circ}\text{C}$  (Urbańczyk 1991a) jest artefaktem powstałym w wyniku gwałtownego spadku temperatury zewnętrznej. U nocka rudego nie stwierdzono

różnic między temperaturami zimowania samic i samców (Tab. 6 i 10), co zaobserwowano np. u nocka dużego (*Myotis myotis*) (Harmata 1973).

Opuszczanie przez zimujące nietoperze części schronień zimowych położonych daleko od otworów wejściowych w miarę upływu sezonu zimowego (tzw. „internal migration”) zostało opisane przez autorów holenderskich (Kuipers & Daan 1970). Zjawisko to było również obserwowane w sztolni w Sowiej Dolinie (Ryc. 13) i w podziemiach MRU (Ryc. 19).

Energetyczne koszty torporu hibernacyjnego wzrastają w temperaturach odbiegających od optimum (Hock 1951). Istotna zależność między odległością od otworu sztolni a temperaturą zimowania w sztolni w Sowiej Dolinie (Ryc. 12) wskazuje, że zimujące nocki rude mogły wybierać szeroki zakres temperatur hibernacji dzięki swobodnemu przemieszczaniu się w obrębie schronień zimowych. Z pewnością umożliwiała im to kontrolowanie zużycia energii.

Stwierdzenie mniejszych średnich mas ciała osobników młodocianych w czasie zimowania (Kokurewicz 1990) pozwalało przewidywać, że będą one wybierały warunki hibernacji umożliwiające oszczędzanie możliwie największych ilości energii. Przeprowadzone obserwacje wykazały, że energooszczędna strategia hibernacji osobników młodocianych polega na wybieraniu niskich temperatur zimowania i dobrze ukrytych schronień. Istotne zależności między stopniem ukrycia a wilgotnością i prędkością przepływu powietrza sugerują, że przebywanie w szczelinach umożliwia osobnikom młodocianym zimowanie w wyższej wilgotności i w miejscach o wolniejszym przepływie powietrza (Tab. 10), zmniejszających parowanie. Wysoki poziom istotności statystycznej różnic średnich wartości badanych parametrów miejsca hibernacji u osobników młodocianych i dorosłych świadczy o decydującym wpływie wieku na wybiórczość środowiskową w czasie zimowania.

Temperatura zimowania jest jedynym czynnikiem, który nie może być modyfikowany przez zimowanie w szczelinach. Zimujące nietoperze mogą podnosić temperaturę ciała (Sluiter *et al.* 1973), co powoduje dodatkowe zużycie energii (Hock 1951, Kayser 1961) i zagraża przedwczesnym wyczerpaniem rezerw energetycznych. Młodociane osobniki badanego gatunku w sztolni w Sowiej Dolinie i podziemiach MRU zimowały w niższych temperaturach niż osobniki dorosłe. W Sowiej Dolinie różnica ta była mniejsza niż w podziemiach MRU (odpowiednio 0,3 i 1,1°C) (Tab. 6 i 10). W styczniu i lutym osobniki młodociane hibernujące w Sowiej Dolinie przebywały prawdopodobnie w głębokich szczelinach lub między kamieniami na dnie sztolni (Ryc. 16). Można przypuszczać, że różnica

średnich temperatur zimowania osobników młodocianych i dorosłych w rzeczywistości mogła być większa niż stwierdzona w czasie obserwacji.

Gatunkiem blisko spokrewnionym z nockiem rudym, o zbliżonej średniej masie ciała (Kunz *et al.* 1998) i podobnej niszy ekologicznej (Fenton 1970), jest północnoamerykański *Myotis lucifugus* (Findley 1970). W temperaturze 2°C jego zużycie energii wynosiło 0,03 ml g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, a w temperaturze 10°C było 2,4 raza wyższe niż w temperaturze optymalnej (Hock 1951). W przeprowadzonych dotychczas badaniach nad zużyciem energii u nocka rudego w zależności od temperatury nie udało się wyznaczyć optymalnej temperatury, czy też optymalnych temperatur zimowania (Speakman *et al.* 1991a).

Na podstawie wyników badań Hocka (1951), przyjmując liniowy wzrost energetycznych kosztów torporu od 2 do 10°C, podjęto próbę oszacowania oszczędności energii uzyskanej przez osobniki młodociane dzięki zimowaniu w niższych temperaturach.

Tabela 13. Próba oszacowania oszczędności energii u osobników młodocianych(\*) dzięki wybieraniu niższych temperatur zimowania (Ta).

Miejsce zimowania	Średnia Ta zimowania u osobników młodocianych <sup>1</sup> i średnia Ta u osobników dorosłych <sup>2</sup> (°C)	Zużycie tlenu (ml g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> ) (obliczone na podstawie danych Hocka (1951))	Średnia liczba dni obserwacji (XI–III)	Zużycie tłuszczu (g)	Różnica zużycia tłuszczu wynikająca z różnic temperatur zimowania
sztolnia w Sowiej Dolinie	6,2 <sup>1</sup>	0,0510	118	ok. 0,61	0,02 g 3%
	6,5 <sup>2</sup>	0,0525		ok. 0,63	
podziemia MRU	6,1 <sup>1</sup>	0,0505	121	ok. 0,61	0,07 g 11%
	7,2 <sup>2</sup>	0,0560		ok. 0,68	

\* Średnie masy ciała osobników młodocianych zimujących w sztolni w Sowiej Dolinie i w podziemiach MRU w czasie całego okresu obserwacji wynosiły odpowiednio 8,5 i 8,4 g.

W tym celu obliczono wielkość energetycznych kosztów torporu hibernacyjnego osobników młodocianych w podziemiach MRU i sztolni w Sowiej Dolinie, w okresach o długości 121 i 118 dni (średnie liczby dni obserwacji), przyjmując za Speakmanem *et al.* (1991a) energetyczny równoważnik tłuszczu wynoszący 39,41 kJ g<sup>-1</sup> i cieplny równoważnik tlenu –



19,66 J mlO<sub>2</sub><sup>-1</sup>. Następnie obliczono jaka ilość tłuszczu zostałaaby zużyta przez osobniki młodociane zimujące w średniej temperaturze zimowania osobników dorosłych. Uzyskaną wartość odjęto od obliczonych kosztów torporu osobników młodocianych w średniej temperaturze zimowania obserwowanej w terenie i wyrażono w procentach (Tab. 13).

Oszczędność energii u osobników młodocianych w wyniku zimowania w niższych temperaturach mieści się w zakresie 3–11% energetycznych kosztów torporu w okresach o długości 118 i 121 dni (Tab. 13). Różnice masy ciała u osobników dorosłych i młodocianych w listopadzie w sztolni w Sowiej Dolinie wynosiły średnio 0,9 g, a w podziemiach MRU 1,4 g (patrz Tab. 16 i 20). Odnosząc obliczoną masę tłuszczu do różnic mas na początku hibernacji można stwierdzić, że zimowanie w niższych temperaturach umożliwia osobnikom młodocianym zaoszczędzenie ilości tłuszczu stanowiącej ok. 2–5% różnicy średnich mas między osobnikami dorosłymi a młodocianymi w listopadzie. Przyjmując, z wszystkimi ograniczeniami, założenia przedstawione w tabeli 13 oraz zakładając zużycie tłuszczu u osobników młodocianych w sztolni w Sowiej Dolinie i MRU na odpowiednio 5,2 i 5,0 mg dzień<sup>-1</sup>, można obliczyć, że ilość energii zaoszczędzona przez osobniki młodociane w sztolni w Sowiej Dolinie (dzięki zimowaniu w niższych temperaturach) pozwala wydłużyć potencjalny czas ich hibernacji o ok. 4 dni (3% średniej liczby dni hibernacji), a w MRU o ok. 14 dni (ok. 12% średniej liczby dni hibernacji).

Na podstawie przedstawionych obliczeń można stwierdzić, że ok. 90% oszczędności energii osobników młodocianych prawdopodobnie powinna być uzyskiwana przez zmniejszenie liczby spontanicznych przebudzeń. Zmniejszenie częstości spontanicznych przebudzeń następuje wraz ze spadkiem temperatury (Ransome 1971, 1990, Daan 1973). U *M. lucifugus* obniżenie temperatury zimowania w czasie hibernacji w warunkach naturalnych o 1°C, w zakresie 9–12°C, powodowało wydłużenie długości nieprzerwanego okresu torporu średnio o 3 dni (Twente & Brack 1985). Niniejsze badania sugerują, że oszczędzanie energii przez osobniki młodociane polega przede wszystkim na zmniejszeniu częstości spontanicznych przebudzeń. Potwierdzenie tego założenia wymaga przeprowadzenia dodatkowych obserwacji terenowych.

Nietoperze mogą żerować w zimie (np. Burbank & Young 1934, Swanson & Evans 1936, Gruet & Dufour 1949, Krzanowski 1961, Ransome 1968, Roer 1969 – cyt. za Daanem 1973, Avery 1985, Ransome 1990, Whitaker *et al.* 1997) w okresach wzrostu temperatur powietrza do poziomu umożliwiającego aktywność owadów. Umiejętność żerowania w okresie hibernacji, zwłaszcza wczesną wiosną, w warunkach niskich zagęszczeń owadów, jest

cechą istotnie zwiększającą przeżywalność i podlega silnemu działaniu doboru naturalnego. Z tego powodu w łagodnym klimacie południowej Anglii stwierdzono synchronizację przebudzeń z wysokimi, umożliwiającymi żerowanie temperaturami zewnętrznymi (Ransome 1971, 1990). Można sądzić, że wysokie temperatury zimowania w listopadzie i marcu (Ryc. 18) zwiększają prawdopodobieństwo żerowania nietoperzy na początku i pod koniec okresu hibernacji. W podziemiach MRU w miesiącach o najniższych temperaturach (styczeń i luty), przy znikomej szansie na żerowanie, nocki rude wybierały najniższe temperatury zimowania (Ryc. 18) i miejsca zimowania położone w szczelinach (Ryc. 21 i 22), redukując tym samym wydatki energetyczne. W okresie od stycznia do marca obserwowano stopniowy wzrost średnich temperatur zimowania (Ryc. 18).

Średnia miesięczna temperatura marca w latach 1989–92 i 1995 wynosiła 5,2°C, co pozwala stwierdzić, że przedwiośnie, definiowane jako okres ze średnią temperaturą dobową w zakresie 0–5°C, kończy się na Ziemi Lubuskiej w lutym. W sztolni w Sowiej Dolinie od stycznia do marca włącznie obserwowano spadek średnich temperatur zimowania (Ryc. 11), co mogło być spowodowane głęboką hibernacją i brakiem żerowania. Na wysokości sztolni w Sowiej Dolinie przedwiośnie kończy się w trzeciej dekadzie marca (Piasecki 1997), a żadna z przeprowadzonych kontroli nie odbyła się po 20 marca. Przedstawione wyniki pozwalają stwierdzić, że możliwość żerowania wczesną wiosną i późną jesienią może wpływać na wybór temperatur zimowania w tych okresach.

Pomimo zimowania wiosną w temperaturze o 2°C niższej niż jesienią częstość przebudzeń podkowców dużych była taka sama (Ransome 1971). Wyniki te świadczą o adaptacji umożliwiającej budzenie się nietoperzy wiosną z taką samą częstotliwością jak jesienią, pomimo niższych temperatur panujących na zewnątrz (Ransome 1971). W przypadku *M. daubentonii* optymalna temperatura zimowania w marcu była o ok. 1°C niższa niż w listopadzie (Ryc. 11 i 18), co potwierdza wyniki Ransome'a (1971, 1990). Przemieszczanie się zimujących nietoperzy w pobliże otworów wejściowych schronień zimowych w miarę upływu sezonu hibernacji (tzw. „internal migration”) obserwowane w sztolni w Sowiej Dolinie i MRU (Ryc. 13 i 19), umożliwia synchronizację częstości przebudzeń z temperaturą zewnętrzną oraz zdobycie informacji o możliwości żerowania.

Spontaniczne przebudzenia są najbardziej energetycznie kosztownym składnikiem hibernacji i mogą pochłaniać ponad 75% energii zużywanej w czasie zimowania (Thomas 1993). Badania nad energetycznymi kosztami trzech faz przebudzenia u *M. lucifugus* wykazały, że faza ogrzewania ciała od temperatury 5°C do 37°C wymagała średnio 14,5 mg

tłuszczu, co stanowiło ok. 13% całkowitego kosztu przebudzenia (Thomas *et al.* 1990b). Budzenie się w szczelinach prawdopodobnie umożliwia zmniejszenie wymiany ciepła z otoczeniem i tym samym zredukowanie jego energetycznych kosztów. W sztolni w Sowiej Dolinie nie stwierdzono istotnej zależności między wiekiem osobników a wyborem miejsca zimowania w szczelinach, natomiast w podziemiach MRU zależność ta była bardzo istotna ( $P < 0,001$ ) (Tab. 10). W sztolni w Sowiej Dolinie występuje statyczny typ mikroklimatu, prędkość przepływu powietrza była tam mniejsza niż  $0,04 \text{ ms}^{-1}$ , podczas gdy w podziemiach MRU prędkość przepływu powietrza wynosiła średnio  $0,34 \text{ ms}^{-1}$  (Tab. 10). W miejscach o szybkim przepływie powietrza straty ciepła w czasie przebudzeń są znacznie większe, co wyjaśnia stwierdzone różnice.

Nietoperze budzone w wyniku obecności ludzi w schronieniach zimowych budzą inne zimujące osobniki (Thomas 1995, Jurczyszyn 1996). Tym samym można przyjąć, że prawdopodobieństwo obudzenia jest zależne od zagęszczenia populacji. Średnie zagęszczenie populacji nocka rudego w sztolni w Sowiej Dolinie ( $0,021 \text{ osobnika/m}^2$ ) było prawie sześciokrotnie mniejsze niż w podziemiach MRU ( $0,117$ ), co tłumaczy brak istotnej zależności między wiekiem a stopniem ukrycia w pierwszej z tych kryjówek. Na tej podstawie można stwierdzić, że zimowanie w szczelinach, obok wybierania niskich temperatur zimowania, może być najskuteczniejszym sposobem oszczędzania energii podczas hibernacji przez osobniki posiadające mniejsze rezerwy energetyczne, a w szczególności przez osobniki młodociane.

Minimalna wartość wilgotności względnej powietrza w miejscach zimowania nocków rudych wynosiła 70%, a większość osobników występowała w miejscach o wilgotności przekraczającej 85% (Bogdanowicz & Urbańczyk 1983, Bogdanowicz 1994). W sztolni w Sowiej Dolinie średnia wilgotność względna w miejscach zimowania wynosiła 83–92% (Tab. 5), zaś w podziemiach MRU 81–87% (Tab. 10), zatem uzyskane wyniki są zgodne z wynikami wcześniej przeprowadzonych badań (Bogdanowicz & Urbańczyk 1983, Bogdanowicz 1994). W sztolni w Sowiej Dolinie korelacja między temperaturą a wilgotnością względną powietrza była ujemna, a w podziemiach MRU dodatnia. Przyczyną uzyskania przeciwstawnych wyników były różnice w wilgotności podłoża oraz prędkości przepływu powietrza. W sztolni w Sowiej Dolinie zimne i suche powietrze dostające się do środka dolną częścią otworu wejściowego było ogrzewane i nasycane parą wodną ze stale występującego tam zbiornika wody, w czasie przemieszczania się w głąb sztolni z niewielką prędkością ( $< 0,04 \text{ ms}^{-1}$ ). Średnia prędkość przepływu powietrza w podziemiach MRU była

dużo większa i wynosiła  $0,34 \text{ ms}^{-1}$  ( $1,2 \text{ kmh}^{-1}$ , a maksymalnie  $3,15 \text{ ms}^{-1}$ ,  $11,3 \text{ kmh}^{-1}$ ). Dno korytarza wjazdowego, którym powietrze dostaje się do wnętrza systemu, było suche i z tego powodu w miejscach położonych blisko otworu wejściowego wilgotność względna była niska.

Wysokość miejsca zimowania jest jednym z najważniejszych parametrów siedliska nocków rudych w czasie hibernacji. W obu kryjówkach wysokość miejsca zimowania była dodatnio skorelowana z temperaturą i ujemnie z wilgotnością względną. Wydaje się zatem, że zmiana wysokości miejsca zimowania jest, obok przemieszczania się w stronę otworów wejściowych, najczęściej stosowanym sposobem wybierania optymalnych warunków hibernacji i umożliwia regulację poziomu zużycia energii.

Badania nad wpływem prędkości przepływu powietrza na wybór miejsca zimowania nocków rudych nie były dotychczas systematycznie prowadzone. W sztucznych jaskiniach w Holandii prędkość przepływu powietrza mieściła się w zakresie  $0,1\text{--}0,4 \text{ ms}^{-1}$  (Daan 1973). Osobniki młodociane w podziemiach MRU zimowały w miejscach, w których przepływ powietrza był wolniejszy niż w miejscach zimowania osobników dorosłych (Tab. 10), najpewniej z powodu konieczności unikania strat wody w wyniku przyspieszenia parowania, powodującego zwiększenie zużycia energii (Daan 1973). Czynnikiem ten ma szczególnie duże znaczenie dla gatunków wymagających wysokiej wilgotności powietrza, do których należy nocek rudy.

Zdaniem Nagla i Nagla (1991a i 1991b) nietoperze mogą migrować w góry w poszukiwaniu optymalnych warunków hibernacji, ponieważ temperatura zimowisk położonych na nizinach, równa średniej rocznej danego obszaru, jest dla nich zbyt wysoka. Na wysokości sztolni w Sowiej Dolinie średnia temperatura roczna jest o ok.  $3^{\circ}\text{C}$  niższa niż na Ziemi Lubuskiej, jednak przedzime rozpoczyna się tam szybciej a przedwiośnie później niż na terenach nizinnych. Klimat Ziemi Lubuskiej jest bardzo zbliżony do występującego na Nizinie Śląskiej (Kondracki 1981). Według nowych danych dla Niziny Śląskiej z lat 1951–80, przedzime rozpoczyna się 5–10 listopada, a przedwiośnie kończy się 20–25 lutego (Piasecki 1997). Różnica długości okresu hibernacji nocków rudych w sztolni w Sowiej Dolinie i podziemiach MRU, oszacowana na podstawie danych klimatycznych, wynosi co najmniej 40 dni. Nagel i Nagel (1991a, 1991b) w swoich rozważaniach nie wzięli pod uwagę różnic w długości okresu hibernacji w górach i na nizinach. W schronieniach zimowych położonych na nizinach nietoperze mogą zimować w niżej położonych miejscach lub w pobliżu otworów (Ryc. 12) i w ten sposób skutecznie obniżać temperaturę hibernacji.

### 5.3.2. Wpływ drapieżnictwa na selekcję siedlisk

W podziemiach MRU średnia wysokość miejsca zimowania u osobników młodocianych była o 0,5 m mniejsza niż u osobników dorosłych (Tab. 10). W Sowiej Dolinie stwierdzono przemieszczanie się zimujących nocków rudych w kierunku otworu sztolni w miarę upływu sezonu zimowego (Ryc. 13), któremu towarzyszyło zwiększanie frekwencji osobników ukrytych w szczelinach (Ryc. 14) i zwiększanie średniej wysokości miejsc zimowania (Ryc. 15). W obu stanowiskach wysokość miejsca hibernacji była dodatnio skorelowana z temperaturą i ujemnie z wilgotnością względną powietrza, co powodowało, że zwiększenie wysokości miejsca zimowania wpływało na wzrost zużycia energii. Wy tłumaczeniem obserwowanych zależności może być unikanie drapieżnictwa, kosztem ponoszenia większych wydatków energetycznych.

Polowanie kuny domowej (*Martes foina*) na zimujące nocki rude zostało stwierdzone w Holandii (Bekker 1988 – cyt. za Bogdanowiczem 1994). Występowanie kuny domowej w podziemiach MRU, po raz pierwszy udokumentowane w 1976 roku (Urbańczyk 1981), zostało potwierdzone w latach późniejszych (Romanowski & Lesiński 1988, Tryjanowski 1997, Paszkiewicz & Szkudlarek 1996a, 1996b, także obserwacje własne). Udział nietoperzy w pokarmie tego drapieżnika w podziemiach MRU, badany na podstawie analizy odchodów, wahał się od 6,2% (Tryjanowski 1997) do 76% spożytej biomasy (Paszkiewicz & Szkudlarek 1996a, 1996b), a w odchodach kuny zebranych w styczniu i grudniu 1983 nocki rude i gacki brunatne stanowiły aż 81,3% suchej masy (Romanowski & Lesiński 1988). Wydaje się zatem, że w niektórych okresach, szczególnie w czasie ostrych zim (Paszkiewicz & Szkudlarek 1996b), nietoperze mogą stać się podstawowym pokarmem tego drapieżnika.

Czas osiągnięcia pełnej aktywności przez budzącego się osobnika *M. lucifugus* wynosi 45 minut (Thomas *et al.* 1990b). Nietoperz zimujący w temperaturze <12°C jest niewrażliwy na bodźce, ponieważ przewodnictwo nerwowe praktycznie ustaje w tak niskich temperaturach (Harrison 1965 – cyt. za Thomasem 1995). Czas potrzebny do osiągnięcia pełnej aktywności po przebudzeniu jest zależny od temperatury i jest tym krótszy im wyższa jest temperatura zimowania (Harmata 1987, Thomas *et al.* 1990b, Speakman *et al.* 1991a). Zimowanie w wyższych temperaturach umożliwia nietoperzom szybszą ocenę zagrożenia spowodowanego obecnością drapieżnika w schronieniu zimowym i zwiększa prawdopodobieństwo ucieczki (Speakman *et al.* 1991a).

Strategia unikania drapieżnictwa może tłumaczyć obserwowane w sztolni w Sowiej Dolinie zwiększenie frekwencji osobników zimujących w szczelinach i średniej wysokości

miejsca zimowania w częściach sztolni położonych bliżej otworu. Presja drapieżnictwa dotyczy prawdopodobnie w znacznie większym stopniu osobników młodocianych, które z powodu mniejszych rezerw energetycznych, zimują w miejscach położonych znacznie niżej niż osobniki dorosłe (Tab. 10). Problem ten dotyczy mechanizmów działania doboru naturalnego w populacjach nietoperzy i wymaga przeprowadzenia dalszych badań.

### 5.3.3. Wpływ długości przedramienia, masy ciała i kondycji na selekcję siedlisk

W obu kryjówkach stwierdzono dodatnie istotne statystycznie korelacje między temperaturą powietrza w miejscu zimowania a masą ciała i wskaźnikiem kondycji (BCI), a w podziemiach MRU dodatkowo między stopniem ukrycia a masą ciała i wskaźnikiem kondycji (Tab. 7 i 11).

Dodatnia korelacja między masą ciała a wielkością rezerw energetycznych (Ransome 1968, 1990, Kunz *et al.* 1998) sugeruje, że w niższych temperaturach i w szczelinach obserwowano zimowanie osobników w słabszej kondycji, zagrożonych deficytem energii.

Szybkość akumulacji tłuszczu zależy od temperatury powietrza i opadów w okresie jesiennym i wykazuje znaczną zmienność w poszczególnych sezonach (Łupicki & Kokurewicz 1995, w przygotowaniu). Wielkość rezerw energetycznych zgromadzonych w danym roku wpływa na wybór temperatur zimowania i jest prawdopodobnie jedną z przyczyn szerokiego zakresu zmienności tego parametru obserwowanego w warunkach naturalnych (Gaisler 1970, Bogdanowicz & Urbańczyk 1983).

### 5.3.4. Wpływ wybiórczości środowiskowej na sezonową dynamikę liczebności nocka rudego w schronieniach zimowych

Frekwencja osobników zimujących w szczelinach, zależna od warunków klimatycznych panujących na zewnątrz schronień zimowych (Ryc. 21), od warunków mikroklimatycznych występujących w tych schronieniach, a także od płci, wieku i kondycji nietoperzy (Tab. 7 i 11), wpływa na ich wykrywalność i może stanowić potencjalne źródło błędów popełnianego w czasie badań monitoringowych. Zależności między masą ciała i kondycją a parametrami miejsca zimowania i warunkami mikroklimatycznymi na zewnątrz podziemi charakteryzują się stosunkowo niskimi wartościami współczynników determinacji ( $r^2$ ) (Tab. 7 i 11), jednak łączne działanie wszystkich czynników abiotycznych i biotycznych wpływających na wykrywalność zimujących nocków rudych może prowadzić do powstania znacznego błędu w liczeniach zimowych. Warto przy tym pamiętać, że nocki rude stanowią ponad 50%

wszystkich nietoperzy zimujących w schronieniach zimowych w Polsce (Wołoszyn *et al.* 1990, Wołoszyn 1994, 1996). Można przypuszczać, że stwierdzone zależności dotyczą również osobników innych gatunków nietoperzy, zagrożonych deficytem energii.

Czynnikami abiotycznymi powodującymi ukrywanie się w szczelinach były niska wilgotność i szybki przepływ powietrza. W podziemiach MRU (obserwacje własne) i w innych zimowych schronieniach nietoperzy, w wyniku działalności człowieka lub z przyczyn od niego niezależnych, obserwuje się spadek poziomu wody prowadzący do zmniejszenia wilgotności powietrza, oraz zmiany przekroju i liczby otworów wejściowych, wpływające na zmiany prędkości przepływu powietrza. Z kolei czynnikami biotycznymi decydującymi o typie wybranego schronienia były masa ciała i kondycja osobników, zależne od temperatur i sum opadów w okresie jesiennej akumulacji tłuszczu (sierpień, wrzesień) (Łupicki & Kokurewicz, w przygotowaniu). Wydaje się zatem, że wielkość rezerw energetycznych zgromadzonych jesienią może wpływać na selekcję mikrosiedlisk i zmiany wykrywalności nietoperzy w poszczególnych sezonach.

W czasie każdej kontroli sztolni w Sowiej Dolinie przeszukiwano średnio 40 m korytarza w ciągu godziny, pomimo tego w styczniu i lutym nie udało się odnaleźć młodocianych osobników obserwowanych tam jeszcze w listopadzie i grudniu (Ryc. 16). Na wysokości sztolni w Sowiej Dolinie (800 m n.p.m.) przedzimie rozpoczyna się w pierwszej dekadzie października, a średnia temperatura stycznia wynosi  $-2,9^{\circ}\text{C}$  (Kondracki 1981, Piasecki 1997). Wydaje się nieprawdopodobne aby młodociane nocki rude opuszczały sztolnię w Sowiej Dolinie w styczniu i wracały do niej ponownie w marcu. Zmiany liczebności osobników młodocianych w sztolni są najpewniej spowodowane zimowaniem w szczelinach lub między kamieniami na dnie sztolni. Podobnie w podziemiach MRU średnia frekwencja osobników młodocianych w styczniu zmniejszyła się w porównaniu z wartościami z grudnia i lutego (Ryc. 24), co przemawia za ich zimowaniem w miejscach niedostępnych dla obserwatorów. Na jednym z zimowisk we Francji, w którym nietoperze zostały zabite za pomocą środków chemicznych, odnaleziono 21 martwych nocków rudych, 306 nocków Natterera (*M. nattereri*) i 53 nocki Bechsteina (*M. bechsteinii*) (Lemaire *et al.* 1994). Liczba osobników tych gatunków obserwowana w tym schronieniu w czasie poprzedniej kontroli wynosiła odpowiednio 12, 1 i 0. Wyniki te wykazują, że liczba nietoperzy zimujących w schronieniu zimowym może stanowić niewielki procent liczby osobników stwierdzanych w czasie liczeń.

W Twierdzy Modlińskiej w okresie od października do stycznia następował spadek liczebności zimujących nocków rudych i jej ponowny wzrost na przełomie lutego i marca (Lesiński 1986). Obserwacje zmian liczebności *M. daubentonii* w podziemiach MRU ujawniły podobny trend: wysoką liczebność we wrześniu, październiku i listopadzie, spadek liczebności w grudniu i styczniu oraz jej ponowny wzrost w marcu (Bagrowska-Urbańczyk & Urbańczyk 1983). Liczebność nocka rudego, nocka wąsatka (*M. mystacinus*) i nocka łydkowłosego (*M. dasycneme*), zimujących w sztucznych jaskiniach w Holandii, nie wykazywała gwałtownego spadku w środkowych miesiącach sezonu zimowego (Daan 1973), podobnie jak w przypadku kolonii nocka rudego w sztolni w Sowiej Dolinie (Ryc. 16). Zarówno w sztucznych jaskiniach w Holandii, jak w sztolni w Sowiej Dolinie występuje statyczny typ mikroklimatu, charakteryzujący się wolną wymianą powietrza. Z tego powodu selekcja siedlisk przez zimujące nocki rude odbywa się tam prawdopodobnie niezależnie od warunków zewnętrznych. Spadek średniej liczebności nocków rudych w styczniu i lutym dotyczył jedynie osobników młodocianych (Ryc. 16), co daje się wytłumaczyć koniecznością oszczędzania rezerw energetycznych. W Fortach Modlińskich i w korytarzu wjazdowym w MRU występuje dynamiczny typ mikroklimatu, zależny od warunków mikroklimatycznych na zewnątrz podziemi (Bagrowska-Urbańczyk & Urbańczyk 1983, Lesiński 1986). Przedstawione porównanie wykazuje konieczność stosowania różnej metodyki liczeń zimowych w jaskiniach o statycznym i dynamicznym typie mikroklimatu.

Przemieszczenia między schronieniami zimowymi są najczęściej stosowanym wytłumaczeniem sezonowych zmiany liczby nietoperzy w schronieniach zimowych (Hának & Gaisler 1959, Bárta *et al.* 1981, Bagrowska-Urbańczyk & Urbańczyk 1983, Lesiński 1986). Według Daana (1973) populacje zimujących nietoperzy są stabilne w środkowych miesiącach sezonu hibernacji. Większość przelotów między schronieniami miała miejsce w listopadzie, a względna dzienna częstość wylotów na zewnątrz schronienia nietoperzy z rodzaju *Myotis* w okresie od grudnia do lutego wynosiła ok. 0,5% (Daan 1973). Również według innych autorów (Bogdanowicz & Urbańczyk 1983) przemieszczenia między kryjówkami w czasie sezonu zimowego, mające na celu znalezienie bardziej odpowiednich warunków zimowania, dotyczą przede wszystkim nocka dużego, a u innych gatunków nietoperzy są rzadkie i nie mają istotnego znaczenia.

Energetyczne koszty lotu gacka brunatnego (*Plecotus auritus*) o masie zbliżonej do nocka rudego, wynoszące 1,35 W (Speakman & Racey 1991), są ponad 250 razy wyższe niż średnie energetyczne koszty torporu hibernacyjnego nocków rudych (patrz rozdział 2).



Nietoperz o masie 7 g w ciągu godziny lotu zużywa ilość tłuszczu wystarczającą na 80 dni głębokiej hibernacji (Griffin 1986). Zwiększenie temperatury zimowania osobników nocka rudego z 5°C do 10°C spowodowało zaledwie dwukrotne zwiększenie zużycia energii (Daan 1973). Rozpatrując zimowanie nietoperzy w kategoriach energetycznych mniej kosztowne wydaje się być poszukiwanie odpowiednich miejsc zimowania w schronieniu zimowym lub zimowanie w warunkach suboptymalnych, powodujące nieco wyższe zużycie energii niż migracja między schronieniami. Biorąc pod uwagę energetyczne aspekty lotu można przewidywać, że przeloty między kryjówkami są możliwe tylko na początku i na końcu okresu hibernacji, kiedy dzięki zerowaniu nietoperze mogą pokrywać jego wysokie koszty.

Obniżenie temperatury na zewnątrz schronień zimowych powoduje zmiany liczebności nietoperzy w schronieniach lepiej izolowanych (Hának & Gaisler 1959, Bárta *et al.* 1981). Jest to wywołane ich przenoszeniem się ze słabo izolowanych termicznie schronień (dziuple, strychy, podziemia o niewielkiej kubaturze) do schronień lepiej izolowanych, takich jak jaskinie i sztolnie, w których temperatura nie spada poniżej zera. Bagrowska-Urbańczyk i Urbańczyk (1983) i Lesiński (1986) tłumaczą zmiany liczebności nocka rudego i innych gatunków nietoperzy zimujących w Fortach Modlińskich i podziemiach MRU przemieszczeniami pomiędzy schronieniami zimowymi (patrz także Hának & Gaisler 1959, Bárta *et al.* 1981). Porównywanie dynamiki liczebności nietoperzy w schronieniach zimowych w zależności od temperatury zewnętrznej na obszarach oddalonych od siebie i różniących się klimatem wpływającym na zagęszczenia owadów, wydaje się nieuzasadnione, a rozpatrywanie ich w oderwaniu od wymagań siedliskowych poszczególnych gatunków może być obarczone dużym błędem.

Lesiński (1986) nie ustosunkowuje się do wyników sugerujących stabilność populacji nietoperzy w czasie sezonu zimowego (Daan 1973), stwierdzając jedynie, że obserwowana przez niego w Fortach Modlińskich stała wymiana osobników i niska stabilność zimujących populacji są wynikiem przemieszczeń między schronieniami zimowymi. W okresach spadku temperatury zewnętrznej następował wzrost liczebności zimujących nocków rudych, tłumaczony jako wynik przenoszenia się nietoperzy z kryjówek słabo izolowanych (strychy i dziuple drzew) do lepiej izolowanych termicznie podziemi (Lesiński 1986). Forty Modlińskie są stosunkowo niewielkim schronieniem zimowym, a obniżenie temperatury zewnętrznej powoduje wymrażanie korytarzy położonych blisko otworów. W wypadku fortów o niewielkiej kubaturze wymrażanie może dotyczyć dużego procentu powierzchni tych schronień. Spadek temperatury zewnętrznej poniżej minimalnych wartości tolerowanego

zakresu temperatur powoduje przebudzenia nietoperzy (Sluiter *et al.* 1973), co może prowadzić do opuszczania przez nie słabiej izolowanych mikrosiedlisk położonych wewnątrz kryjówek. Według Lesińskiego (1986) średnia temperatura stycznia tego regionu wynosiła  $-2,9^{\circ}\text{C}$ . Maksymalne temperatury zimowe, odnotowane przez Daana (1973) w Holandii w styczniu osiągały  $+10^{\circ}\text{C}$  i były wyższe od zera przez większą część okresu obserwacji. Na podstawie różnic klimatycznych można spodziewać się częstszych migracji i większej wymiany osobników między schronieniami zimowymi w Holandii niż w środkowej Polsce. Wyniki uzyskane przez Daana (1973) i Lesińskiego (1986) wskazują jednak na odwrotną zależność. Wydaje się zatem, że wyjaśnianie zmian liczebności nocka rudego i innych gatunków nietoperzy w schronieniach zimowych (Bagrowska-Urbańczyk & Urbańczyk 1983, Lesiński 1986) „migracjami” pomiędzy schronieniami zimowymi o różnym stopniu izolacji termicznej nie wydaje się być poparte dostatecznie przekonującymi dowodami.

Obserwacje przeprowadzone w MRU w latach 1985–89 (Urbańczyk, 1989a) wykazują odwrotną niż stwierdzana wcześniej zależność między temperaturą zewnętrzną a liczebnością zimujących nietoperzy (Hának & Gaisler 1959, Bárta *et al.* 1981, Bagrowska-Urbańczyk & Urbańczyk 1983, Lesiński 1986). Liczebność wszystkich gatunków, z wyjątkiem nocka dużego (*M. myotis*), wzrastała w czasie cieplejszych zim (Urbańczyk 1989a). Zdaniem Urbańczyka (1989a) przyczyny fluktuacji liczebności nie są jasne. Niemniej jednak wyniki podawane przez tego autora nie dadzą się wytłumaczyć przenoszeniem się nietoperzy ze słabo izolowanych termicznie schronień do podziemi MRU. Jeżeli założenie to byłoby prawdziwe, to wzrostu liczebności nietoperzy w zimowisku należałoby spodziewać się przede wszystkim w czasie ostrych, a nie łagodnych zim.

Istotna statystycznie ujemna zależność między stopniem ukrycia a średnią temperaturą miesięczną na zewnątrz podziemi wskazuje, że nocki rude reagowały na obniżenie temperatury na zewnątrz zwiększeniem średnich wartości stopnia ukrycia, a w cieplejszych okresach zimowały w miejscach odsłoniętych, na ścianach i stropie korytarzy (Ryc. 21). Zależność ta może tłumaczyć spadek liczebności nocków rudych w czasie ostrych zim obserwowane przez Urbańczyka (1989a) w podziemiach MRU. Wzrost liczebności wszystkich gatunków w czasie cieplejszych zim, z wyjątkiem nocka dużego – gatunku o największych wymiarach i dzięki temu łatwo wykrywalnego, pozwala założyć, że mogą one, podobnie jak nocek rudy, reagować ukrywaniem się w szczelinach na zmiany mikroklimatu zimowisk pod wpływem temperatury zewnętrznej.

Problem dokładności liczeń zimowych, istotny dla podejmowania skutecznych działań ochronnych, wymaga przeprowadzenia dalszych, bardziej szczegółowych badań mających na celu opracowanie ich metodyki, umożliwiającej oszacowanie popełnianego błędu.

Na obecnym etapie badań można zaproponować:

1. dokonywanie pomiarów warunków mikroklimatycznych (temperatury, wilgotności względnej i prędkości przepływu powietrza) w schronieniach zimowych w czasie przeprowadzania liczeń nietoperzy;
2. wykorzystanie danych meteorologicznych dla okresów w których prowadzono liczenia;
3. przeprowadzenie kontrolnych wazżeń reprezentatywnej próby osobników poszczególnych gatunków na początku okresu hibernacji w celu porównania średnich mas ciała, a tym samym oceny wielkości ich rezerw energetycznych.

## 6. Wybiórczość środowiskowa osobników nocka rudego zimujących w skupiskach w warunkach naturalnych

### 6.1. Wstęp

Tworzenie jedno- i wielogatunkowych skupisk przez zimujące nietoperze zostało stwierdzone u wielu gatunków z rodziny podkowcowatych i mroczkowatych (np. Twente 1955, Ransome 1968, Sluiter *et al.* 1973, Funakoshi & Uchida 1978, Bagrowska-Urbańczyk & Urbańczyk 1983, Bogdanowicz 1983, Brack & Twente 1985, Kokurewicz 1990, Findley 1993). Dzięki skupiskom gatunki zaliczane do grupy nietoperzy leśnych (wg Gaislera 1966), zimujące w słabo izolowanych schronieniach, mogą utrzymywać temperaturę zimowania znacznie powyżej temperatury otoczenia. Skupiska podkowców dużych (*Rhinolophus ferrumequimum*) częściej obserwowano w niskich i zmiennych temperaturach (Ransome 1968, Funakoshi & Uchida 1978), a skupiska *Myotis lucifugus* – w zimniejszych częściach jaskiń, położonych blisko otworu wejściowego (Brack & Twente 1985). Pojedynczo zimujące osobniki tych gatunków spotykano w temperaturach relatywnie wysokich i stałych. Wydaje się zatem, że temperatura otoczenia ma decydujący wpływ na tworzenie skupisk. Temperatura ciała osobników *M. lucifugus*, zimujących na brzegach skupiska, była o 0,2–1,0°C wyższa niż u osobników w jego centrum (Twente 1955) co wskazuje, że zimowanie w skupiskach wpływa na zużycie energii podczas hibernacji. Zdaniem Funakoshi i Uchidy (1978) najważniejszą korzyścią odnoszoną w wyniku hibernacji w skupiskach, zwłaszcza w ich centrum, jest stabilizacja temperatury zimowania dzięki zmniejszeniu wpływu fluktuacji temperatury zewnętrznej na temperaturę ciała. Podkowce duże zimujące w skupiskach w warunkach laboratoryjnych miały mniejsze procentowe spadki masy ciała i pobierały mniej wody niż osobniki zimujące pojedynczo (Funakoshi & Uchida 1978). Zimowanie w skupisku zapewnia budzącemu się osobnikowi izolację termiczną, powodując zmniejszenie energetycznych kosztów przebudzeń (Kurta 1991).

Zimowanie w skupiskach może być korzystne również z powodu zmniejszenia parowania (Fisher & Manery 1967). Straty wody w wyniku parowania decydują o długości okresu torporu (Thomas & Geiser 1997), a konieczność uzupełnienia deficytu wody jest najczęstszą przyczyną spontanicznych przebudzeń (Speakman & Racey 1989, Hays *et al.* 1992), pochłaniających ponad 75% energii zużywanej podczas hibernacji (Thomas 1993). Wilgotność względna powietrza oraz jego szybki przepływ zwiększający parowanie mogą mieć szczególnie silny wpływ na tworzenie skupisk nocka rudego, ponieważ większość

zimujących osobników tego gatunku była obserwowana w miejscach o wilgotności względnej przekraczającej 85% (Bogdanowicz & Urbańczyk 1983, Bogdanowicz 1994).

Młodociane osobniki nietoperzy posiadające mniejsze zapasy tłuszczu niż osobniki dorosłe (Ransome 1968, Ewing *et al.* 1970, Jones & Kokurewicz 1994, Kunz *et al.* 1998), powinny częściej zimować w skupiskach. Zimowanie w skupiskach, poza strona dodatnią pozwalającą na zmniejszenie zużycia energii, może mieć jednak również stronę ujemną. Aktywne nietoperze, budząc się z torporu hibernacyjnego, mogą budzić także inne osobniki (Thomas 1995, Jurczyszyn 1996). Zimujące nietoperze reagowały przebudzeniem na wszystkie bodźce dotykowe w czasie doświadczeń w warunkach laboratoryjnych (Speakman *et al.* 1991a). Prawdopodobieństwo obudzenia pojedynczego osobnika powinno być zatem większe w skupiskach i dodatnio skorelowane z ich wielkością. Skupiska, zapewniające bardziej stabilne warunki hibernacji, mogą umożliwiać osobnikom młodocianym zmniejszenie zużycia energii, z drugiej jednak strony, zimując w skupiskach, są one narażone na zwiększenie liczby energetycznie kosztownych przebudzeń. Problem optymalizacji wielkości skupisk i wyboru tego sposobu zimowania przez osobniki młodociane, zagrożone deficytem energii, wydaje się być interesujący i nie był dotychczas badany. Skupiska osobników *M. lucifugus* były obserwowane częściej w najzimniejszych miesiącach sezonu zimowego (Brack & Twente 1985). Dotychczas jednak badania nad częstością tworzenia skupisk w zależności od temperatury na zewnątrz schronień zimowych nie zostały dotychczas przeprowadzone.

Celem pracy było zbadanie frekwencji osobników młodocianych w skupiskach w zależności od temperatury, wilgotności względnej oraz prędkości przepływu powietrza, jak i wielkości skupiska. Przeanalizowano także fluktuacje temperatury w centrum skupiska w zależności od temperatury zewnętrznej, zmiany liczby skupisk oraz zmiany frekwencji osobników dorosłych i młodocianych w skupiskach w czasie pełnego sezonu zimowego.

## 6.2. Wyniki

### 6.2.1. Warunki mikroklimatyczne w miejscach występowania skupisk

Rozkłady parametrów mikroklimatu w miejscach występowania skupisk były różne od rozkładu normalnego (test *W* Shapiro–Wilka,  $P < 0,05$ ), z wyjątkiem temperatury powietrza w przy skupiskach I kategorii. Różnice między średnimi temperaturami oraz wilgotnościami względnymi powietrza w których występowały skupiska I i II kategorii były istotne statystycznie (test *U* Manna–Whitneya,  $Z = -7,14$ ,  $P < 0,001$  i  $Z = -7,13$ ,  $P < 0,001$ ) (Tab. 14).

Tabela 14. Mediana lub średnie wartości parametrów mikroklimatu w korytarzu wjazdowym oraz w miejscach występowania skupisk.

Typ skupiska	Temperatura powietrza ( $T_a$ ) (°C)	Względna wilgotność (%)	Prędkość przepływu powietrza ( $ms^{-1}$ )
	$\bar{x}$ , min-max, $n$	$\bar{x}$ , min-max, $n$	$\bar{x}$ , min-max, $n$
skupiska I i II kategorii	6,8 5,1-7,3 68	84,5 57-92 68	0,67 0,12-2,05 68
skupiska I kategorii ( $T_a < 6,35^\circ C$ )	5,7* 0,25 5,1-6,1 32	64,0 57-79 32	0,84 0,22-1,02 32
skupiska II kategorii ( $T_a > 6,35^\circ C$ )	7,1 6,6-7,3 36	88,0 82-92 36	0,30 0,12-2,05 36

\* – rozkład normalny, podano  $\bar{X}$ , SD, min-max i  $n$

Skupiska I kategorii występowały również w miejscach o istotnie szybszym przepływie powietrza ( $Z = -2,2$ ,  $P < 0,05$ ) (Tab. 14).

Stwierdzono istotną dodatnią korelację między temperaturą a wilgotnością względną powietrza w miejscach występowania skupisk ( $r_s = 0,80$ ,  $t = 10,8$ ,  $n = 68$ ,  $P < 0,001$ ). Osobniki wybierające niskie temperatury hibernacji były narażone na zimowanie w miejscach w których wilgotność powietrza także była niska. Warto podkreślić, że zależność ta charakteryzowała się wysoką wartością współczynnika korelacji ( $r_s = 0,80$ ).

Korelacja między prędkością przepływu powietrza w miejscach występowania skupisk a temperaturą zimowania była ujemna ( $r_s = -0,27$ ,  $t = -2,2$ ,  $n = 68$ ,  $P < 0,05$ ). Nocki rude zimujące w niskich temperaturach w pobliżu otworu wejściowego były narażone na szybki przepływ powietrza zwiększający parowanie.

### 6.2.2. Liczebność i struktura wiekowa skupisk

W 68 skupiskach zimowało 1 030 nietoperzy, 910 osobników nocka rudego (88,3%) i 120 osobników innych gatunków (11,7%), w tym 7 nocków Brandta (*Myotis brandtii*), 83 nocki duże (*Myotis myotis*), 20 osobników nocka Natterera (*Myotis nattereri*), 2 mopki (*Barbastella barbastellus*) i 8 gacków brunatnych (*Plecotus auritus*). W skupiskach znajdujących się w „niskich” temperaturach ( $T_a < 6,35^\circ C$ ) występowały nocki Brandta, gacki

brunatne i mopki (razem 18 osobników), a w skupiskach występujących w „wysokich” temperaturach ( $T_a > 6,35^\circ\text{C}$ ) – nocki duże i nocki Natterera (razem 102 osobniki).

Różnica w medianie liczebności skupisk stwierdzonych w temperaturach niskich ( $\kappa=7$ , min-max=4-78,  $n=32$ ) i wysokich ( $\kappa=11,5$ , min-max=5-103,  $n=36$ ) była istotna statystycznie (test  $U$ ,  $Z=-2,0$ ,  $P<0,05$ ). Liczebność skupisk była dodatnio skorelowana z temperaturą powietrza ( $r_s=0,29$ ,  $t=2,4$ ,  $n=68$ ,  $P<0,05$ ). Ich wielkość nie zależała od wilgotności względnej i prędkości przepływu powietrza ( $P>0,05$ ).

W skupiskach występujących w niskich temperaturach liczba nocków rudych ( $\kappa=7$ , min-max=4-44,  $n=32$ ) była znacznie mniejsza niż w skupiskach obserwowanych w wysokich temperaturach ( $\kappa=11,0$ , min-max=4-90,  $n=36$ ) (różnice istotne statystycznie, test  $U$ ,  $Z=-2,4$ ,  $P<0,05$ ). Zależności między liczebnością skupisk i liczbą osobników *M. daubentonii* a temperaturą powietrza były dodatnie i istotne statystycznie (odpowiednio  $r_s=0,29$ ,  $t=2,4$ ,  $n=68$ ,  $P<0,05$  i  $r_s=0,31$ ,  $t=2,7$ ,  $P<0,01$ ). Nie stwierdzono istotnych zależności między liczebnością skupisk i liczbą nocków rudych w skupiskach a wilgotnością względną i prędkością przepływu powietrza, co pozwala stwierdzić, że czynnikiem decydującym o liczebności skupisk i liczbie osobników badanego gatunku w skupiskach była temperatura powietrza.

W obu typach skupień zimowało istotnie mniej osobników młodocianych niż wynosiła wartość oczekiwana ( $\chi^2=88,1$ ,  $df=67$ ,  $P<0,05$ ). Uzyskany wynik wskazuje, że osobniki młodociane unikały zimowania w skupiskach. Stwierdzenie statystycznie istotnej różnicy między obserwowaną a oczekiwaną liczbą osobników młodocianych w skupiskach znajdujących się w niskich temperaturach ( $\chi^2=48,6$ ,  $df=31$ ,  $P<0,05$ ) sugeruje, że skupiska znajdujące się w temperaturach niższych od  $6,35^\circ\text{C}$ , były preferowane przez osobniki młodociane. W skupiskach II kategorii ( $T_a > 6,35^\circ\text{C}$ ) obserwowana liczba osobników młodocianych ( $n=143$ ) była mniejsza od wartości oczekiwanej ( $n=167$ ), różnice były jednak nieistotne statystycznie ( $P>0,05$ ).

Zależności między temperaturą powietrza i wilgotnością względną a frekwencją osobników młodocianych w skupiskach były ujemne i istotne statystycznie ( $r_s=-0,36$ ,  $t=-3,1$ ,  $P<0,01$  i  $r_s=-0,29$ ,  $t=-2,5$ ,  $P<0,05$ ,  $n=68$ ). Podobnej relacji nie stwierdzono między prędkością przepływu powietrza a frekwencją osobników młodocianych ( $r_s=0,03$ ,  $P>>0,05$ ). W przypadku ujemnej zależności między frekwencją osobników młodocianych a wilgotnością względną powietrza należy wziąć pod uwagę dodatni związek między temperaturą powietrza

a względną wilgotnością powietrza w miejscach występowania skupisk. Wydaje się zatem, że to temperatura powietrza ma decydujący wpływ na liczbę osobników młodocianych zimujących w skupiskach.

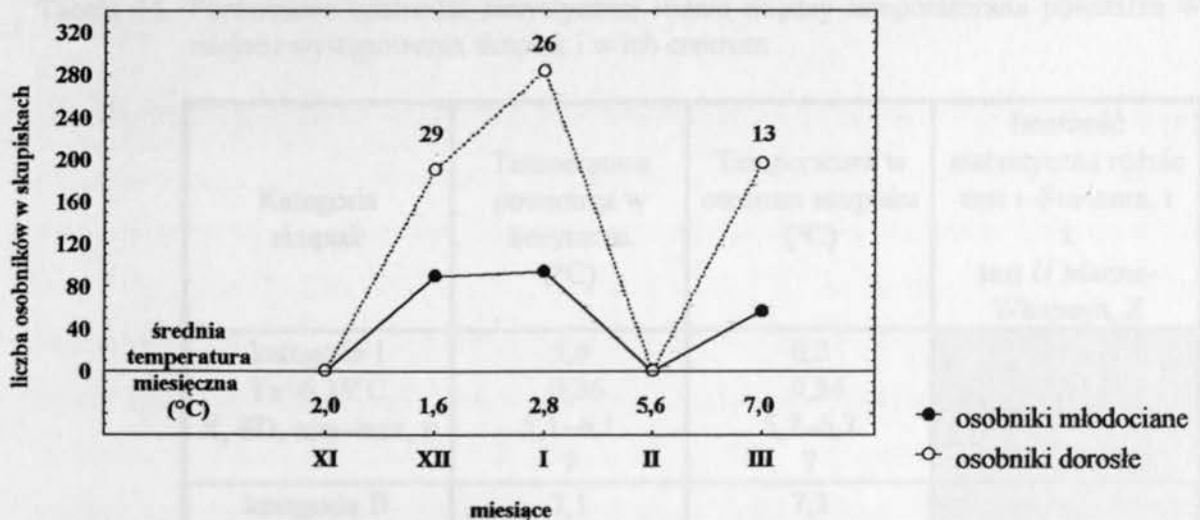
Mediana prędkości przepływu powietrza w miejscach występowania skupisk II kategorii była wyraźnie wyższa w marcu ( $1,27 \text{ ms}^{-1}$ ) niż w styczniu ( $0,27 \text{ ms}^{-1}$ ) ( $Z=-5,1$ ,  $P<0,001$ ). Takich różnic nie stwierdzono pomiędzy pozostałymi parametrami mikroklimatu w tym samym okresie. Uzyskany wynik wskazuje, że skupiska obserwowane w marcu nie umożliwiały efektywnego oszczędzania energii, lecz mogły pełnić inne funkcje, prawdopodobnie związane z rozrodem.

### 6.2.3. Sezonowe zmiany liczby i liczebności skupisk

W listopadzie nie stwierdzono występowania skupisk, co pozwala przypuszczać, że osobniki *M. daubentonii* w tym czasie były jeszcze aktywne.

Ryc. 25.

Liczba dorosłych ( $n=670$ ) i młodocianych ( $n=240$ ) osobników *M. daubentonii* zimujących w skupiskach w poszczególnych miesiącach sezonu zimowego 1989/90 w podziemiach MRU.  
Cyfry nad punktami oznaczają całkowitą liczbę skupisk.



W grudniu zaobserwowano występowanie 29 skupisk wyłącznie w niskich temperaturach ( $T_a < 6,35^\circ\text{C}$ ), w styczniu stwierdzono występowanie 3 skupisk w temperaturach niskich i aż 23 skupisk w temperaturach wysokich ( $T_a > 6,35^\circ\text{C}$ ) (Ryc. 25). W lutym nie zaobserwowano tworzenia skupisk. Średnia temperatura tego miesiąca wynosiła



5,6°C i prawdopodobnie umożliwiała nietoperzom żerowanie, podobnie jak i w marcu, kiedy średnia temperatura na zewnątrz podziemi wynosiła 7,0°C (Tab. 2). Wówczas jednak stwierdzono występowanie 13 skupisk, za to wyłącznie w wysokich temperaturach (Ryc. 25). Skupiska były preferowane przez osobniki młodociane w grudniu ( $\chi^2=42,3$ ,  $df=28$ ,  $P<0,05$ ), w styczniu i w marcu w skupiskach zimowało mniej osobników młodocianych niż wynosiła wartość oczekiwana, jednak różnice były nieistotne statystycznie (odpowiednio  $\chi^2=36,6$ ,  $df=25$ ,  $P=0,06$  i  $\chi^2=9,2$ ,  $df=12$ ,  $P>0,05$ ). W styczniu w skupiskach, przy podobnej jak w grudniu liczbie osobników młodocianych, nastąpił znaczny wzrost liczby osobników dorosłych. W styczniu i marcu frekwencje poszczególnych klas wiekowych były zbliżone do średnich frekwencji w populacji. W marcu w skupieniach dominowały osobniki dorosłe, a liczba osobników młodocianych znacznie się zmniejszyła (Ryc. 25). Nie stwierdzono istotnych zależności między temperaturą na zewnątrz podziemi a liczbą skupisk, liczbą osobników dorosłych, młodocianych i wszystkich osobników zimujących w skupiskach.

#### 6.2.4. Temperatura w centrum skupisk

W obu kategoriach skupisk temperatura w centrum była wyższa niż temperatura zewnętrzna; w skupiskach I kategorii różnica wynosiła 0,6°C, a w skupiskach II kategorii 0,2°C (patrz Tab. 15).

Tabela 15. Porównanie istotności statystycznej różnic między temperaturami powietrza w miejscu występowania skupisk i w ich centrum.

Kategoria skupisk	Temperatura powietrza w korytarzu (°C)	Temperatura w centrum skupiska (°C)	Istotność statystyczna różnic test <i>t</i> -Studenta, <i>t</i> i test <i>U</i> Manna-Whitneya, <i>Z</i>
kategoria I $T_a < 6,35^\circ\text{C}$ $\bar{X}$ , SD, min-max, <i>n</i>	5,6 0,36 5,1-6,1 7	6,2 0,34 5,7-6,7 7	2,9*
kategoria II $T_a > 6,35^\circ\text{C}$ $\bar{x}$ , min-max, <i>n</i>	7,1 6,8-7,1 11	7,3 7,1-7,9 11	-3,9***

\* -  $P < 0,05$ , \*\* -  $P < 0,01$ , \*\*\* -  $P < 0,001$

Liczebności skupisk I i II kategorii, w których dokonywano pomiarów temperatury w centrum ( $\kappa=7$ , min-max=5-47 i  $\kappa=19$ , min-max=8-70) różniły się w sposób istotny (test  $U$ ,  $Z=-2,1$ ,  $P<0,05$ ), jednak korelacja między liczebnością skupiska a temperaturą w jego centrum była nieistotna statystycznie ( $r_s=0,43$ ,  $t=1,9$ ,  $n=18$ ,  $P>0,05$ ).

### 6.3. Dyskusja

Dodatnia, istotna statystycznie zależność między liczbąnocków rudych zimujących w skupiskach a temperaturą powietrza potwierdza wyniki wcześniejszych obserwacji, wykazujących preferowanie przez osobniki tego gatunku stosunkowo wysokich temperatur hibernacji (Gaisler 1970, Bogdanowicz, 1983, Bogdanowicz & Urbańczyk 1983, Lesiński, 1986). W skupiskach *M. daubentonii* występujących w niskich temperaturach ( $T_a < 6,35^\circ\text{C}$ ) zimowały gatunki zimnolubne (nocek Brandta, gacek brunatny i mopek), a w skupiskach w wysokich temperaturach ( $T_a > 6,35^\circ\text{C}$ ) – gatunki ciepłolubne (nocek duży i nocek Natterera). Obserwacje te są zgodne z wynikami badań Bogdanowicza (1983), który stwierdził współwystępowanie w skupiskach gatunków mających podobne wymagania siedliskowe, przede wszystkim podobny zakres temperatur zimowania.

Średnia frekwencja osobników młodocianych w populacji zimującej w podziemiach MRU, wynosząca 0,27 była wyższa od zaobserwowanej w jaskiniach w Holandii (0,22) (Bezem *et al.* 1960) i w Danii (0,20) (Baagøe *et al.* 1988 – cyt. za Bogdanowiczem 1994). Wzrost liczbynocków rudych na Ziemi Lubuskiej w latach 1988–1991 (od 11 685 do 17 242 osobników) (Urbańczyk & Gólski 1994) może świadczyć o fazie wzrostu populacji i wydaje się tłumaczyć wysoką frekwencję osobników młodocianych. Osobniki młodociane, gromadzące mniej tłuszczu przed hibernacją niż osobniki dorosłe (Ransome 1968, Ewing *et al.* 1970, Jones & Kokurewicz 1994, Kunz *et al.* 1998), są narażone na wcześniejsze wyczerpanie rezerw energetycznych. Zimowanie w niskich temperaturach powoduje zmniejszenie zużycia energii (Hock 1951) i zredukowanie częstości spontanicznych przebudzeń (Twente & Brack 1985, Ransome 1971). Zależność ta wyjaśnia istotną statystycznie ujemną relację między temperaturą a frekwencją osobników młodocianych zimujących w skupiskach. Średnie temperatury zimowania osobników młodocianych zimujących pojedynczo w podziemiach MRU ( $6,1^\circ\text{C}$ ) były niższe niż osobników dorosłych ( $7,2^\circ\text{C}$ ). Temperatury w miejscach występowania skupisk preferowanych przez osobniki młodociane również były niższe ( $5,7^\circ\text{C}$ ) niż w miejscach występowania skupisk, w których

dominowały osobniki dorosłe (7,0°C) (Tab. 14). Uzyskane wyniki świadczą o decydującym wpływie wieku na wybór temperatur zimowania.

Skupiska w których liczba osobników młodocianych była większa od oczekiwanej występowały w miejscach o niższej wilgotności i szybszym przepływie powietrza niż skupiska osobników dorosłych. Różnice wynoszące odpowiednio 24% i 0,54 ms<sup>-1</sup> (Tab. 14) były istotne statystycznie. Spadki masy ciała u nocków rudych zimujących w wilgotności względnej wynoszącej 80% były 2,3 i 1,5 raza większe niż u osobników zimujących w 100% wilgotności względnej powietrza w tych samych temperaturach (Daan 1973). Na podstawie uzyskanych wyników można stwierdzić, że w przypadku nocka rudego, gatunku wymagającego wysokiej wilgotności do zimowania, podstawową funkcją skupisk było zmniejszenie utraty wody w wyniku parowania w miejscach o niskiej wilgotności i szybkim przepływie powietrza. Nocki rude w skupiskach I kategorii mogły zimować w miejscach o niskiej wilgotności względnej powietrza ( $\kappa=64\%$ , Tab. 14) znajdującej się poniżej minimalnej wartości obserwowanej u osobników zimujących pojedynczo (ok. 70%) (zob. Bogdanowicz & Urbańczyk 1983). Uzyskane wyniki potwierdzają wyniki badań przeprowadzonych w warunkach laboratoryjnych (Fisher & Manery 1967, Thomas & Geiser 1997).

Nietoperze, które obudziły się z torporu hibernacyjnego, mogą budzić inne zimujące osobniki (Thomas 1995, Jurczyszyn 1996). Prawdopodobieństwo obudzenia pojedynczego osobnika przez innego nietoperza powinno być większe w dużych skupiskach i z tego powodu takie skupiska powinny być unikane przez osobniki młodociane. Przeprowadzone obserwacje potwierdziły to przypuszczenie. Skupiska preferowane przez osobniki młodociane charakteryzowały się istotnie mniejszą liczebnością i mniejszą liczbą osobników nocka rudego. Warto zaznaczyć, że inercja termiczna skupisk jest dodatnio skorelowana z wielkością skupiska (Funakoshi & Uchida 1978). Na tej podstawie można przewidywać, że gdyby podstawową funkcją skupisk było zminimalizowanie wpływu fluktuacji temperatur zewnętrznych, to duże skupiska byłyby preferowane przez osobniki młodociane. Wyniki obserwacji wykazały, że skupiska preferowane przez osobniki w pierwszym roku życia były znacznie mniejsze od pozostałych. Wydaje się zatem, że decydujący wpływ na preferowanie małych skupisk przez osobniki młodociane ma prawdopodobnie częstość niespontanicznych przebudzeń powodowanych przez inne nietoperze. W warunkach laboratoryjnych zimujące nietoperze, reagujące przebudzeniem na każdy bodziec dotykowy (Speakman *et al.* 1991a), powinny ponosić znacznie większe straty energii niż osobniki zimujące pojedynczo. Z tego powodu interesujący wydaje się problem korzyści energetycznych odnoszonych przez

nietoperze zimujące w dużych skupiskach. Wyższe straty energii spowodowane częstszymi przebudzeniami mogą być równoważone przez zapewnienie budzącym się osobnikom zarówno większej izolacji termicznej, pozwalającej na zmniejszenie energetycznych kosztów fazy ogrzewania ciała (Thomas *et al.* 1990b, Kurta 1991), jak i obniżenie poziomu metabolizmu dzięki wysokiemu stężeniu CO<sub>2</sub> (Herreid & Schlenker 1980), prawdopodobnie występującym w dużych skupiskach. Problem ten wymaga dalszych badań.

Większość (ok. 80%) kopulacji u *M. daubentonii* została stwierdzona w październiku i listopadzie (Urbańczyk 1991a). Brak skupisk w listopadzie świadczy prawdopodobnie o aktywności związanej z okresem godowym. W tym czasie temperatura zewnętrzna była zbyt niska (2°C), aby nocki rude mogły żerować. W grudniu w 29 skupiskach, obserwowanych wyłącznie w niskich temperaturach ( $T_a < 6,35^\circ\text{C}$ ), frekwencja osobników młodocianych była wyższa od średniej w populacji. Energooszczędna funkcja skupisk (Funakoshi & Uchida 1978) była prawdopodobnie przyczyną wcześniejszego rozpoczęcia zimowania w nich osobników młodocianych, zagrożonych deficytem energii. W styczniu liczba osobników dorosłych zimujących w skupiskach znacznie się zwiększyła (Ryc. 25), co świadczy o późniejszym rozpoczęciu głębokiej hibernacji przez osobniki dorosłe. Synchronizacja przebudzeń z okresami ociepleń, zaobserwowana u podkowca dużego (Ransome 1971), zapewniająca możliwość uzupełnienia deficytu energii w wyniku żerowania w zimie oraz wczesną wiosną, zwiększa przeżywalność i posiada wartość przystosowawczą. Średnie temperatury na zewnątrz podziemi w lutym wynosiły 5,6°C, a brak skupisk w tym miesiącu świadczy prawdopodobnie o rozpoczęciu żerowania. W marcu stwierdzono występowanie 13 skupisk w których dominowały osobniki dorosłe (Ryc. 25). W tym miesiącu średnia temperatura miesięczna na zewnątrz podziemi była wysoka (7°C) a suma opadów niska (18,8 mm) (Tab. 2). Takie warunki atmosferyczne sprzyjały żerowaniu. Prędkość przepływu powietrza w miejscach występowania skupisk była znacznie wyższa w marcu niż w styczniu. Szybki przepływ powietrza w miejscach występowania wiosennych skupisk, sugeruje, że ich celem nie było jedynie oszczędzanie energii, lecz mogły pełnić inne funkcje, być może związane z rozrodem. Pomiar temperatury ciała osobników tworzących skupiska umożliwiłyby wyjaśnienie ich funkcji. Zakres różnic między średnią temperaturą w centrum skupisk a temperaturą zewnętrzną, wynoszący 0,4–0,6°C (Tab. 15), mieści się w zakresie podawanym dla temperatur ciała osobników *Myotis lucifugus* zimujących na brzegach skupiska i w jego centrum (0,2–1,0°C) (Twente 1955).

## 7. Dynamika masy ciała norków rudych w czasie zimowania w warunkach naturalnych

### 7.1. Wstęp

Procesy życiowe zimujących nietoperzy mogą zachodzić dzięki dopływowi energii pochodzącej z utleniania tłuszczu (Kayser 1961), zwłaszcza tłuszczu białego (WAT) zgromadzonego późnym latem lub jesienią (Kunz *et al.* 1998). W trakcie zimowania zmniejsza się również masa mięśni, co wskazuje, że w tym czasie zużywany jest zawarty w nich glikogen oraz prawdopodobnie białka (Ransome 1968). Obserwacje spadków masy ciała nietoperzy, spowodowane zużywaniem zapasów energetycznych, są najwygodniejszą, przyżyciową metodą pozwalającą na oszacowanie ilości energii wykorzystywanej przez te ssaki w okresie hibernacji. Większa masa ciała na początku hibernacji powinna zwiększać prawdopodobieństwo przetrwania zimy, z drugiej strony jednak, cięższe osobniki mogą mieć wyższe energetyczne koszty lotu i spontanicznych przebudzeń, koniecznych do zmiany miejsca zimowania lub uzupełnienia deficytu wody (Speakman & Racey 1989). Badania nad zużyciem energii u karlika malutkiego (*Pipistrellus pipistrellus*) i północnoamerykańskiego molosa z gatunku *Tadarida brasiliensis*, które przeprowadzono w warunkach sztucznych, wykazały jednak, że osobniki o większych masach ciała na początku obserwacji nie zużywają większych ilości energii (Herreid 1963 – cyt. za Speakmanem & Raceyem 1989, Speakman & Racey 1989). Badania te również uzmysłowiły brak zależności między prędkością zużywania rezerw energetycznych a masą ciała na początku obserwacji, co pozwoliło przewidywać, że osobniki o większej masie ciała mają dłuższy potencjalny czas hibernacji i większą przeżywalność (Speakman & Racey 1989). Na podstawie wyników badań laboratoryjnych można spodziewać się istnienia ścisłych zależności między wielkością rezerw energetycznych a przeżywalnością oraz dodatniej zależności między masą ciała na początku i na końcu okresu hibernacji. Założenie to implikuje wniosek, że osobniki o większej masie ciała na początku zimowania powinny mieć większe masy w czasie całego okresu hibernacji oraz większą przeżywalność.

Badania nad strategiami hibernacji podkowca dużego (*Rhinolophus ferrumequinum*) (Ransome 1968, 1971, 1985, 1990) i karlika malutkiego (Avery 1985) przeprowadzone w warunkach naturalnych w Anglii wykazały brak zależności między masą ciała na początku i na końcu hibernacji, jak i między masą ciała na początku hibernacji a przeżywalnością, co zaprzecza wnioskowi wyciągniętemu na podstawie badań laboratoryjnych. Wyniki tych badań doprowadziły do zaproponowania hipotezy homeostatycznej kontroli rezerw energetycznych.

Hipoteza ta sugeruje aktywne kontrolowanie przez zimujące osobniki poziomu zużycia energii, dzięki efektywnemu żerowaniu w zimie i wybieraniu optymalnych warunków mikroklimatycznych w miejscu zimowania umożliwiających regulowanie częstości spontanicznych przebudzeń (Ransome 1985, 1990).

Przyczyną różnic między wynikami badań laboratoryjnych i terenowych jest problem zimowego żerowania nietoperzy strefy umiarkowanej. Zdolność efektywnego żerowania w czasie zimowych ociepleń, w warunkach niskich zagęszczeń owadów, powinna istotnie zwiększać przeżywalność. Z tego powodu zimowe żerowanie zostało określone jako „ryzykowna strategia mająca wartość przystosowawczą” (adaptive risk-prone strategy) (Stephens 1981 – cyt. za Brighamem 1987). Przyczyny wylotów nietoperzy z zimowisk w sezonie hibernacji próbują wyjaśniać dwie konkurencyjne hipotezy. Zakładają one, że przyczyną zimowej aktywności jest konieczność uzupełnienia deficytu energii (Burbank & Young 1934, Ransome 1968, Avery 1985, Brigham 1987, Whitaker *et al.* 1997) (energy maximization hypothesis) względnie deficytu wody (dehydration hypothesis) (Speakman & Racey 1989). Niektórzy autorzy opowiadają się zdecydowanie za brakiem żerowania nietoperzy w okresie zimowym (Twente 1955, Daan 1970, 1973). Osobniki północnoamerykańskiego mrocza *Eptesicus fuscus* aktywne w zimie miały mniejsze średnie masy ciała niż osobniki hibernujące, co może wskazywać, że z powodu krytycznie niskiego poziomu rezerw energetycznych, nietoperze te próbowały żerować (Brigham 1987). Zwiększenie masy ciała indywidualnie znakowanego osobnika nocka rudego zimującego w sztucznej jaskini w Puławach zostało odnotowane w 1957 roku (Krzanowski 1961). Od tego czasu przypadki żerowania w zimie zostały także stwierdzone u karlika malutkiego (Avery 1985), podkowca dużego (Ransome 1968) i gacka brunatnego (Stebbins 1966, Roer 1969 – cyt. za Daanem 1973). Badania nad zmianami zawartości karotenoidów w skórze, mięśniach, wątrobie i jelitach nocka dużego, nocka Natterera i nocka rudego w sezonie zimowym wykazały wzrost zawartości tych związków, co pośrednio również może wskazywać na pobieranie pokarmu w zimie (Czczuga & Ruprecht 1982). Dienne loty nietoperzy w czasie zimy w Wielkiej Brytanii były obserwowane podczas dni cieplejszych i bardziej słonecznych (Speakman 1990). O decydującym wpływie klimatu na zimowe wyloty wydają się świadczyć obserwacje zimowego żerowania u nietoperzy w Północnej Karolinie i Wirginii i brak żerowania na terenie stanu Indiana, położonego ok. 400 km na północny-wschód (Whitaker *et al.* 1997). Warto zaznaczyć, że u niektórych gatunków motyli zimujących w stadium imago może występować diapauza fakultatywna, umożliwiająca aktywność zimową. Udział

osobników w stanie diapauzy fakultatywnej zwiększa się, jeżeli temperatury panujące późną jesienią są wysokie (Heintze 1990, Buszko & Nowacki 1991). Progowa temperatura umożliwiająca aktywność niektórych motyli z rodziny sówkowatych (*Noctuidae*) i miernikowatych (*Geometridae*) może, w zależności od gatunku, wynosić +0,5, -1,2, a nawet -2,6°C (Buszko & Nowacki 1991).

Duże zróżnicowanie spadków masy ciała w czasie hibernacji stwierdzone u północnoamerykańskiego nocka *Myotis sodalis*, wynoszące 15–33% masy jesiennej (Johnson *et al.* 1998), świadczy o szerokim zakresie zmienności jej strat w warunkach naturalnych. Wyniki badań spadków masy ciała samców i samic nocka rudego wykazują bardzo dużą rozbieżność (Daan 1973, Lesiński 1986, Urbańczyk 1991). Wiadomo, że możliwość zerowania późną jesienią jest zależna od klimatu i warunków atmosferycznych w poszczególnych latach. Ponadto, wszyscy wymienieni wyżej autorzy zaliczali wrzesień do okresu hibernacji, co miało duży wpływ na uzyskane wyniki. Badania nad akumulacją tłuszczu u *Myotis lucifugus* wykazały zwiększanie się masy ciała osobników dorosłych do połowy września, a młodocianych do połowy października (Kunz *et al.* 1998). Wzrost średnich mas ciała nocków rudych we wrześniu został również stwierdzony w Międzyrzeckim Rejonie Umocnionym (Łupicki & Kokurewicz 1995, w przygotowaniu).

Młodociane osobniki, które rozpoczynają hibernację, mają mniejsze zapasy tłuszczu niż osobniki dorosłe (Ransome 1968, Ewing *et al.* 1970, Kokurewicz 1990, Jones & Kokurewicz 1994). Wydaje się zatem, że osobniki młodociane, zagrożone deficytem energii, powinny częściej zerować w zimie i szczególnie wczesną wiosną niż osobniki dorosłe, a różnice w dynamice masy ciała spowodowane udanym zerowaniem, powinny być dobrze widoczne w czasie obserwacji terenowych.

W MRU w latach 1989–92 i 1995 średnia temperatura stycznia (+1,3°C) i średnia lipca (19,6°C) były odpowiednio o 2,8 i 1,9°C wyższe niż w latach 1881–1930 (Kondracki 1981). Na tej podstawie można przypuszczać, że postępujące ocieplenie klimatu (Sohi 1992) może zwiększać prawdopodobieństwo zerowania nietoperzy w czasie hibernacji.

Różnice klimatyczne między terenami badań, wpływające na długość okresu hibernacji i masę tłuszczu zgromadzoną przez nietoperze przed zimą, mogą prowadzić do powstawania międzypopulacyjnych różnic w strategiach zimowania i utrudniać porównywanie wyników obserwacji. W populacjach bytujących w zimnym klimacie, w górach lub na północnych granicach zasięgu, dobór naturalny powinien faworyzować osobniki zdolne do zredukowania liczby spontanicznych przebudzeń i zgromadzenia możliwie największych zapasów tłuszczu

(Bogdanowicz 1990, Thomas *et al.* 1990b). Częstość spontanicznych przebudzeń jest najbardziej miarodajnym wskaźnikiem umożliwiającym stwierdzenie rozpoczęcia hibernacji. Jej początek ma miejsce wówczas, kiedy nietoperze przestają codziennie budzić się z torporu i przestają żerować (Ransome 1990).

Celem obserwacji było opisanie spadków masy ciała zimujących nocków rudych w zależności od długości przedramienia, płci, wieku i klimatu. W pracy podjęto także próbę wykazania możliwości żerowania osobników badanego gatunku w okresie zimowym.

## 7.2. Wyniki

### 7.2.1. Dynamika masy ciała nocków rudych w sztolni w Sowiej Dolinie

W listopadzie i marcu samice miały zarówno średnie masy ciała, jak i średnie wartości wskaźnika kondycji (BCI) większe niż u samców. Nieznaczny wzrost różnic między tymi wartościami w marcu sugeruje, że spadek masy ciała u samic był trochę wolniejszy niż u samców (Tab. 16). Osobniki młodociane z kolei w listopadzie i marcu miały mniejszą średnią masę ciała i wartość BCI niż osobniki dorosłe. Różnice te były istotne statystycznie (Tab. 16). Zwiększenie różnic między średnimi wartościami w marcu może wskazywać, że spadek masy ciała osobników młodocianych mógł być szybszy niż u osobników dorosłych. Należy jednak pamiętać, że w marcu zważono zaledwie dziewięć osobników młodocianych, dlatego bardziej prawdopodobnym jest uznanie uzyskanego wyniku za artefakt spowodowany małą liczebnością próby (Tab. 16).

Średni dzienny spadek masy ciała u indywidualnie znakowanych dorosłych samic ( $19,0 \text{ mg dzień}^{-1}$ ) był prawie identyczny jak u dorosłych samców ( $19,1 \text{ mg dzień}^{-1}$ ). Warto również zaznaczyć, że wszystkie parametry spadku masy ciała tych pierwszych były mniej zmienne niż tych drugich (Tab. 17).

W próbie indywidualnie znakowanych osobników budzonych dwukrotnie całkowicie, dzienny i względny spadek masy ciała u osobników młodocianych był znacznie mniejszy niż u osobników dorosłych. Stwierdzone różnice, wynoszące odpowiednio  $0,7 \text{ g}$ ,  $7,6 \text{ mg dzień}^{-1}$  i  $6\%$  były istotne statystycznie (Tab. 18).



Tabela 16. Zależności między płcią i wiekiem a masą ciała i wskaźnikiem kondycji (BCI) u nocków rudych zimujących w sztolni w Sowiej Dolinie w listopadzie i marcu w sezonach 1988/89–1990/91. Średnia liczba dni między kontrolami – 118. Dwuczynnikowa analiza wariancji; zakreskowanymi polami zaznaczono różnice istotne statystycznie.

Cecha	Wiek F, df	Płeć F, df	Wiek i płeć F, df	Osobniki dorośle $\bar{X}$ , SD, min-max, n	Osobniki młodociane $\bar{X}$ , SD, min-max, n	Różnica między osobnikami doroślami i młodocianymi	Samice $\bar{X}$ , SD, min-max, n	Samce $\bar{X}$ , SD, min-max, n	Różnica między samcami i samcami
Masa ciała w XI	7,1** 58	13,7*** 58	5,3* 58	10,7 1,23 8,4–13,5 45	9,8 0,78 8,5–11,8 17	0,9	10,9 1,12 8,9–13,5 35	9,7 0,83 8,4–11,8 27	1,2
BCI w XI	7,3** 58	7,3** 58	4,3* 58	0,28 0,029 0,23–0,34 45	0,26 0,017 0,23–0,30 17	0,02	0,28 0,028 0,24–0,34 35	0,26 0,020 0,23–0,30 27	0,02
Masa ciała w III	12,3*** 55	8,7** 55	1,5 55	8,5 1,14 6,4–10,9 50	7,2 0,70 6,3–8,6 9	1,3	8,9 1,06 6,3–10,9 35	7,6 0,86 6,4–9,4 24	1,3
BCI w III	13,5*** 55	4,6* 55	1,0 55	0,23 0,028 0,17–0,28 50	0,19 0,017 0,17–0,22 9	0,04	0,23 0,027 0,17–0,28 35	0,20 0,020 0,17–0,24 24	0,03

\* –  $P < 0,05$ , \*\* –  $P < 0,01$ , \*\*\* –  $P < 0,001$

Tabela 17. Porównanie całkowitych (g), dziennych (mg dzień<sup>-1</sup>) i względnych (%) spadków masy ciała u indywidualnie znakowanych dorosłych samic (*n*=63) i samców (*n*=43) *M. daubentonii* w sztolni w Sowiej Dolinie w sezonach zimowych 1988/89–1990/91. Liczba przebudzeń tych osobników wynosiła 3–5 w czasie sezonu.

Parametr	Dorosłe samice	Dorosłe samce
	$\bar{X}$ , SD, min–max, CV	$\bar{X}$ , SD, min–max, CV
całkowity spadek masy (g)	2,2	2,2
	0,30	0,36
	1,9–2,5	1,8–2,4
	13,4	16,1
dzienny spadek masy (mg dzień <sup>-1</sup> )	19,0	19,1
	2,22	4,68
	17,0–21,4	13,7–22,0
	11,7	24,5
względny spadek masy (%)	20,2	22,6
	2,45	4,47
	17,7–22,6	17,7–26,3
	12,1	19,7

Tabela 18. Zależności między wiekiem a spadkiem masy ciała u indywidualnie znakowanych ncocków rudych budzonych dwukrotnie (XI i III). Sztolnia w Sowiej Dolinie, sezony 1988/89–1990/91. Jednoczynnikowa analiza wariancji (ANOVA); zakreskowanymi polami zaznaczono różnice istotne statystycznie.

Parametr	Wiek	Osobniki dorosłe	Osobniki młodociane	Wszystkie osobniki
	F, df	$\bar{X}$ , SD, min–max, <i>n</i>	$\bar{X}$ , SD, min–max, <i>n</i>	$\bar{X}$ , SD, min–max, <i>n</i>
spadek masy (g)	7,2* 21	2,4	1,7	2,2
		0,61	0,44	0,64
		0,9–3,5	1,1–2,4	0,9–3,5
		16	7	23
dzienny spadek masy (mgdzień <sup>-1</sup> )	10,9** 21	21,2	13,6	18,9
		5,60	3,66	6,13
		8,0–31,2	8,3–18,2	8,0–31,2
		16	7	23
względny spadek masy (%)	8,6** 21	22,8	16,8	21,0
		4,88	3,67	5,30
		10,3–30,6	11,1–21,3	10,3–30,6
		16	7	23

\* –  $P < 0,05$ , \*\* –  $P < 0,01$ , \*\*\* –  $P < 0,001$

Minimalne wartości spadków masy u dorosłych samic (*n*=8) i samców (*n*=8) budzonych dwukrotnie wynosiły 18,7 i 8,0 mgdzień<sup>-1</sup>. Maksymalna zmienność dziennego i

względego spadku masy ciała indywidualnie znakowanych osobników w czterech kolejnych sezonach, wynosząca  $\pm 70\%$  (Tab. 19), świadczy o zdolności behawioralnej regulacji tempa spadku tych parametrów. Wydaje się, że względne spadki osiągające 25 i 40% masy ciała w listopadzie i średnie spadki wynoszące 23,4 i 42,4 mg dzień<sup>-1</sup> nie miały wpływu na przeżywalność tych osobników. Maksymalne wartości badanych parametrów obserwowano u jednego z samców. U samic maksymalny względny i dzienny spadek masy wynosił odpowiednio 25% i 23,4 mg dzień<sup>-1</sup> (Tab. 19).

Tabela 19. Zmienność całkowitych, względnych i dziennych spadków masy ciała u czterech indywidualnie znakowanych nocków rudych w sztolni w Sowiej Dolinie w sezonach 1987/88–1990/91.

Osobnik	Całkowity spadek masy (g)	Względny spadek masy (%)	Dzienny spadek masy (mg dzień <sup>-1</sup> )	Sezon
samica nr 62298	1,9	18,0	16,1	1987/88
	1,8	17,0	13,6	1988/89
	1,2	12,6	10,7	1989/90
	2,2	20,7	19,8	1990/91
osobnik obserwowany w styczniu 1993				
samica nr 62293	2,3	19,8	19,5	1987/88
	2,9	23,0	22,0	1988/89
	1,6	14,9	14,3	1989/90
	2,6	25,0	23,4	1990/91
osobnik obserwowany w styczniu 1993				
samica nr 62297	2,6	20,0	22,0	1987/88
	2,0	16,3	15,1	1988/89
	1,3	12,0	11,6	1989/90
	2,7	25,5	24,3	1990/91
osobnik nie obserwowany w styczniu 1993				
samiec nr 62296	5,0	40,0	42,4	1987/88
	2,3	21,7	17,4	1988/89
	1,3	15,1	11,6	1989/90
	3,0	30,6	27,0	1990/91
osobnik nie obserwowany w styczniu 1993				

Dodatnia istotna korelacja między masą ciała w listopadzie i marcu, stwierdzona u indywidualnie znakowanych osobników budzonych dwukrotnie (Ryc. 26), wskazuje, że osobniki o większych masach ciała w listopadzie miały również większe masy w marcu. Wynik ten sugeruje brak żerowania u nocków rudych zimujących w sztolni w Sowiej Dolinie.

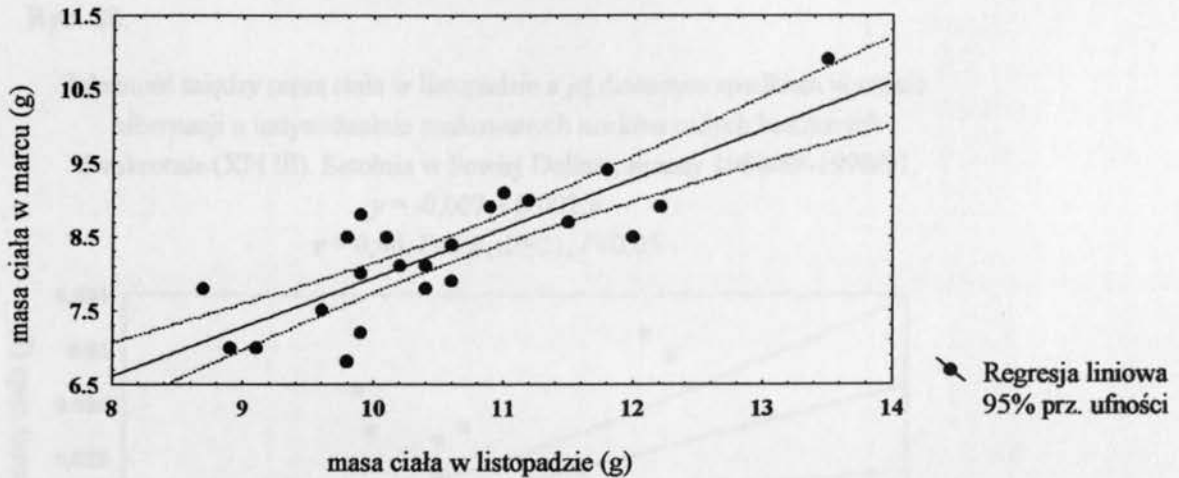
Ryc. 26.

Zależność między masą ciała w listopadzie i marcu u indywidualnie znakowanych nocków rudych budzonych dwukrotnie (XI i III).

Sztolnia w Sowiej Dolinie, sezony 1988/89-1990/91.

$$y = 1,29 + 0,666x$$

$$r = 0,82, F = 44,7, df = 21, P < 0,001$$



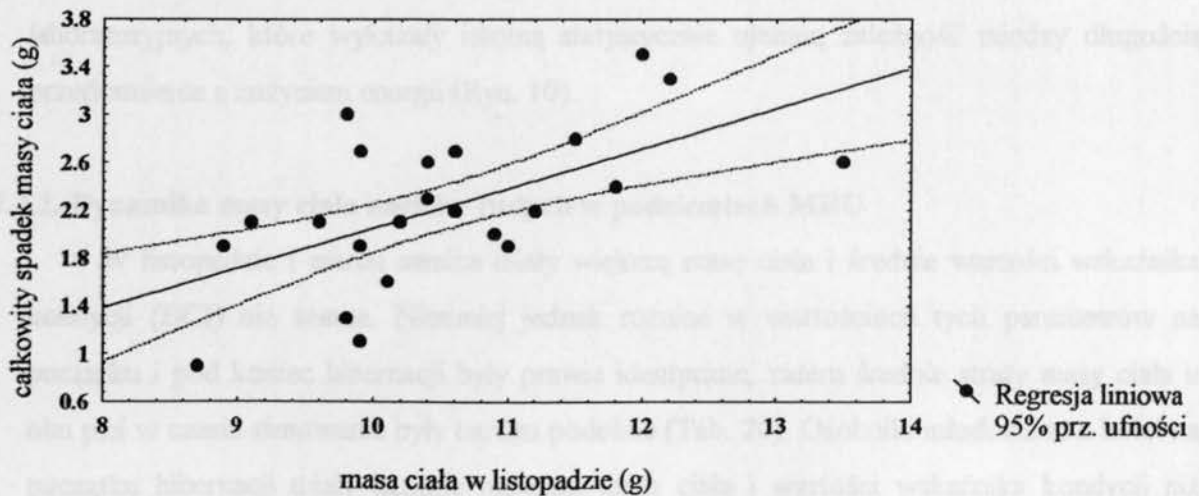
Dodatkowo obserwowano dodatnie korelacje między masą ciała w listopadzie a całkowitym i dziennym spadkiem masy (Ryc. 27 i 28).

Ryc. 27.

Zależność między masą ciała w listopadzie a jej całkowitym spadkiem w czasie hibernacji u indywidualnie znakowanych nocków rudych budzonych dwukrotnie (XI i III). Sztolnia w Sowiej Dolinie, sezony 1988/89-1990/91.

$$y = -1,29 + 0,334x$$

$$r = 0,59, F = 11,2, df = 21, P < 0,01$$



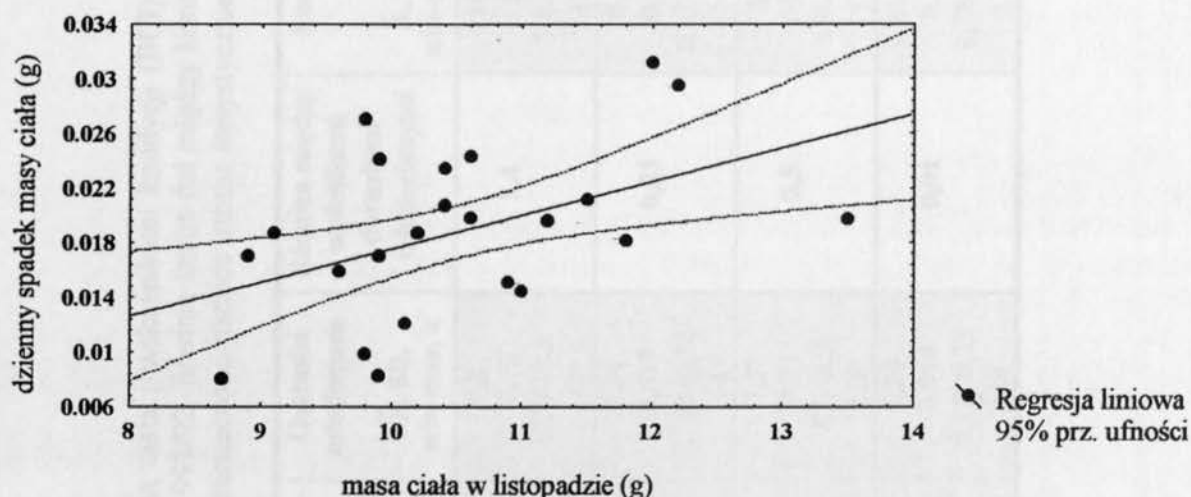
Zatem osobniki o większej masie ciała w listopadzie miały większe zużycie energii w czasie zimowania. Na tej podstawie można przypuszczać, że zużycie energii u zimujących nocków rudych jest determinowane przez wielkość rezerw energetycznych zgromadzonych w okresie jesiennym i zależy prawdopodobnie od ich aktywności w czasie hibernacji.

Ryc. 28.

Zależność między masą ciała w listopadzie a jej dziennym spadkiem w czasie hibernacji u indywidualnie znakowanych nocków rudych budzonych dwukrotnie (XI i III). Sztolnia w Sowiej Dolinie, sezony 1988/89-1990/91.

$$y = -0,007 + 0,0025x$$

$$r = 0,46, F=5,6, df=21, P<0,05$$



Nie stwierdzono istotnej zależności między długością przedramienia a całkowitym ( $r = 0,12$ ,  $F=0,3$   $df=21$ ,  $P>0,05$ ), dziennym ( $r = 0,05$ ,  $F=0,1$ ,  $df=21$ ,  $P>0,05$ ) i względnym ( $r = -0,10$ ,  $F=0,2$   $df=21$ ,  $P>0,05$ ) spadkiem masy ciała. Wyniki te są sprzeczne z rezultatami badań laboratoryjnych, które wykazały istotną statystycznie ujemną zależność między długością przedramienia a zużyciem energii (Ryc. 10).

### 7.2.2. Dynamika masy ciała nocków rudych w podziemiach MRU

W listopadzie i marcu samice miały większą masę ciała i średnie wartości wskaźnika kondycji (BCI) niż samce. Niemniej jednak różnice w wartościach tych parametrów na początku i pod koniec hibernacji były prawie identyczne, zatem średnie straty masy ciała u obu płci w czasie zimowania były bardzo podobne (Tab. 20). Osobniki młodociane z kolei na początku hibernacji miały istotnie mniejszą masę ciała i wartości wskaźnika kondycji niż osobniki dorosłe (Tab. 20). Różnica w średniej masie ciała osobników dorosłych i młodo –

Tabela 20. Zależności między płcią i wiekiem a masą ciała i wskaźnikiem kondycji (BCI) u nocków rudych z MRU w listopadzie i marcu w sezonach 1990/91–1991/92. Średnia liczba dni między kontrolami – 121. Dwuczynnikowa analiza wariancji; zakreskowanymi polami zaznaczono różnice istotne statystycznie.

Cecha	Wiek	Płeć	Wiek i płeć	Osobniki dorosłe	Osobniki młodociane	Różnica między osobnikami dorosłymi i młodocianymi	Samice	Samce	Różnica między samicami i samcami
	F, df	F, df	F, df	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n		$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	
Masa ciała w XI	53,8*** 201	23,3*** 201	3,4 <sup>a</sup> 201	10,6 1,03 8,6–13,7 141	9,2 0,75 7,7–10,9 64	1,4	10,9 1,11 8,4–13,7 105	9,7 0,83 7,7–11,6 100	1,2
BCI w XI	50,5*** 201	16,1*** 201	2,3 201	0,27 0,024 0,224–0,34 141	0,24 0,019 0,203–0,280 64	0,03	0,28 0,026 0,22–0,34 105	0,26 0,021 0,20–0,30 100	0,02
Masa ciała w III	33,1*** 325	236,0*** 325	10,5** 325	8,2 0,86 6,5–10,4 211	7,7 0,72 6,0–9,9 118	0,5	8,5 0,77 6,9–10,4 175	7,4 0,42 6,0–8,3 154	1,1
BCI w III	39,0*** 325	184,8*** 325	9,7** 325	0,21 0,019 0,18–0,27 211	0,20 0,016 0,16–0,25 118	0,01	0,22 0,018 0,18–0,27 175	0,20 0,010 0,16–0,22 154	0,02

<sup>a</sup> –  $P=0,07^*$ , –  $P<0,05$ , \*\* –  $P<0,01$ , \*\*\* –  $P<0,001$

cianych w marcu była o 0,9 g mniejsza niż w listopadzie, a różnica między średnimi wartościami BCI w porównywanych miesiącach była o 0,02 mniejsza (Tab. 20). Uzyskane wyniki świadczą o wolniejszym spadku masy ciała u osobników młodocianych i ich zdolności ograniczenia tempa jej spadku w okresie hibernacji.

Średnie spadki masy ciała u samic i samców w sezonach obserwacji 1989/90-1991/92 wynosiły 18,4 i 19,8 mg dzień<sup>-1</sup>. U dorosłych samic i samców osiągały one bardzo zbliżone wartości w pierwszym i trzecim sezonie obserwacji, w drugim natomiast, były znacznie mniejsze u dorosłych samic niż u samców (Tab. 21). W tej pierwszej grupie zmienność parametrów spadku masy ciała była 2–3 razy większa niż w przypadku dorosłych samców (Tab. 22). Podobną tendencję zaobserwowano u osobników młodocianych. Młodociane samice charakteryzowały się również dużo większą (2–4 razy) zmiennością niż młodociane samce (Tab. 21 i 22).

Tabela 21. Średnie całkowite (g), dzienne (mg dzień<sup>-1</sup>) i względne (%) spadki masy ciała u nocków rudych z MRU w sezonach 1989/90 (119 dni hibernacji, 2 kontrole), 1990/91 (116 dni hibernacji, 4 kontrole) i 1991/92 (126 dni hibernacji, 5 kontrole).

Klasa				
dorośle samice	dorośle samce	młodociane samice	młodociane samce	wszystkie osobniki
g mg dzień <sup>-1</sup>	g mg dzień <sup>-1</sup>	g mg dzień <sup>-1</sup>	g mg dzień <sup>-1</sup>	g mg dzień <sup>-1</sup>
%	%	%	%	%
<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>
<b>Sezon 1989/90</b>				
2,6	2,5	2,0	2,4	2,2
21,8	21,0	16,8	20,2	18,6
22,7	24,8	19,4	25,1	21,4
55	67	29	36	187
<b>Sezon 1990/91</b>				
1,9	2,3	0,9	1,9	1,6
16,7	19,8	9,3	16,1	14,2
17,3	23,8	10,1	20,6	16,1
137	128	57	61	383
<b>Sezon 1991/92</b>				
2,6	2,7	2,2	2,2	2,7
21,6	21,6	17,0	16,7	20,8
23,4	26,5	21,9	23,3	25,2
226	179	96	103	604

Uzyskane wyniki prawdopodobnie świadczą o zimowym żerowaniu samic, i to zarówno dorosłych, jak i młodocianych, w okresie od lutego do marca w drugim sezonie obserwacji.

Tabela 22. Średnie wartości parametrów spadku masy ciała ncocków rudych z MRU w sezonach 1989/90–1991/92.

Parametr	Klasa				
	dorośle samice	dorośle samce	młodociane samice	młodociane samce	wszystkie osobniki
	$\bar{x}$ , SD, CV	$\bar{x}$ , SD, CV	$\bar{x}$ , SD, CV	$\bar{x}$ , SD, CV	$\bar{x}$ , SD, CV
całkowity spadek masy (g)	2,4 0,42 17,9	2,5 0,18 7,2	1,7 0,69 39,6	2,2 0,27 12,7	2,2 0,55 25,0
dzienny spadek masy (mg dzień <sup>-1</sup> )	20,0 3,31 15,7	20,8 1,37 5,5	14,4 6,20 36,2	17,7 2,25 9,8	17,9 3,36 18,8
względny spadek masy (%)	21,1 2,89 14,4	25,0 0,92 4,4	17,1 4,39 30,5	23,0 2,21 12,5	20,9 4,57 21,9

Spadki masy ciała i zmiany wartości wskaźnika kondycji u dorosłych i młodocianych samic i samców oraz osobników z trzech klas wielkości w drugim i trzecim sezonie obserwacji zostały przedstawione na rycinach 29–42. Przerywanymi liniami zaznaczono zwiększenie, brak lub zahamowanie tempa spadku masy ciała u zimujących osobników w dwóch kolejnych kontrolach, które było prawdopodobnie wynikiem zimowego żerowania (zob. podrozdział 7.2.3.).

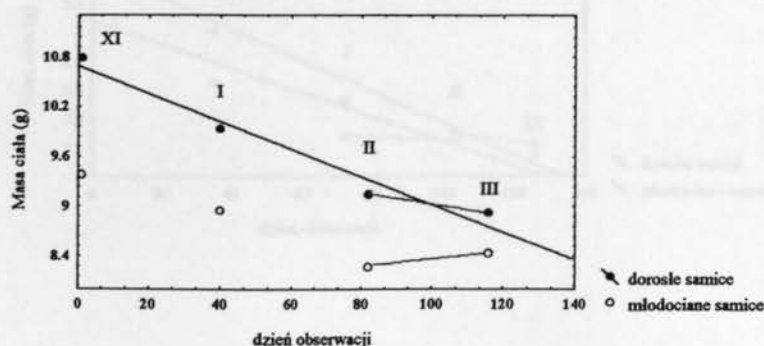
Ryc. 29.

Spadek masy ciała dorosłych i młodocianych samic w sezonie obserwacji 1990/91.

Przerywaną linią zaznaczono przypadki uznane za zimowe żerowania.

dorośle -  $r = -0,98$ ,  $F = 50,4$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0,05$ ,  $y = 10,69 - 0,0167x$

młodociane -  $r = -0,92$ ,  $F = 10,5$ ,  $df = 2$ ,  $P > 0,05$



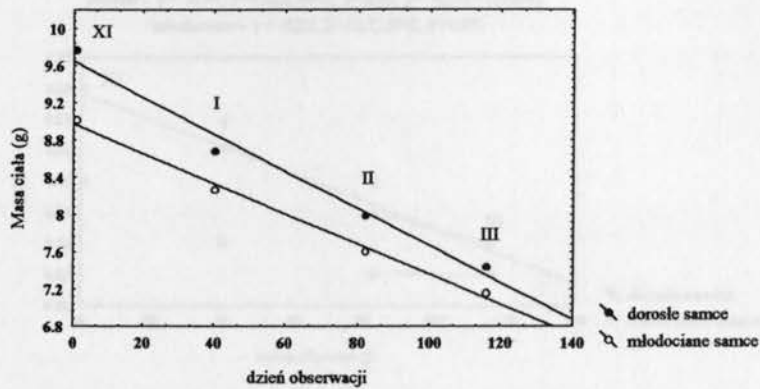


Ryc. 30.

Spadek masy ciała dorosłych i młodocianych samców w sezonie obserwacji 1990/91.

dorośle -  $r = -0,99$ ,  $F=96,1$ ,  $df=2$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 9,65 - 0,0198 x$

młodociane -  $r = -0,99$ ,  $F=288,3$ ,  $df=2$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 8,98 - 0,0161 x$



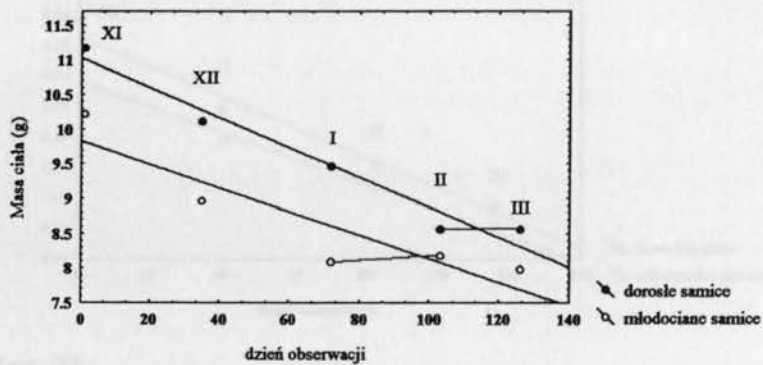
Ryc. 31.

Spadek masy ciała dorosłych i młodocianych samic w sezonie obserwacji 1991/92.

Przerwaną linią zaznaczono przypadki uznane za zimowe żerowania.

dorośle -  $r = -0,98$ ,  $F=82,1$ ,  $df=3$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 11,03 - 0,0216 x$

młodociane -  $r = -0,91$ ,  $F=14,8$ ,  $df=3$ ,  $P<0,05$ ,  $y = 9,83 - 0,017 x$



Ryc. 32.

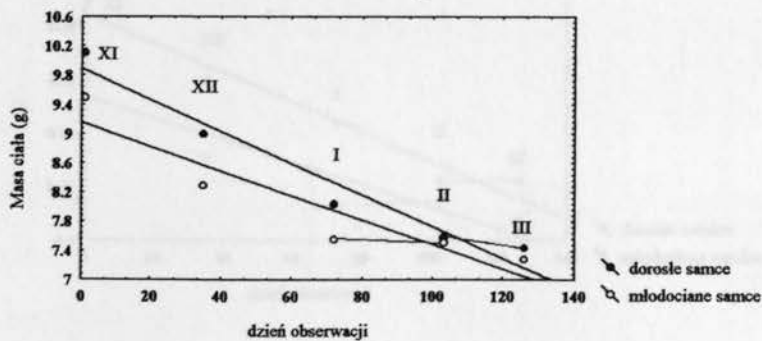
Spadek masy ciała dorosłych i młodocianych samców w sezonie obserwacji 1991/92.

Przerwaną linią zaznaczono zahamowanie tempa spadku masy

dorosłych samców i zimowe żerowanie młodocianych samców.

dorośle -  $r = -0,97$ ,  $F=57,8$ ,  $df=3$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 9,90 - 0,0216 x$

młodociane -  $r = -0,93$ ,  $F=20,3$ ,  $df=3$ ,  $P<0,05$ ,  $y = 9,16 - 0,0167 x$



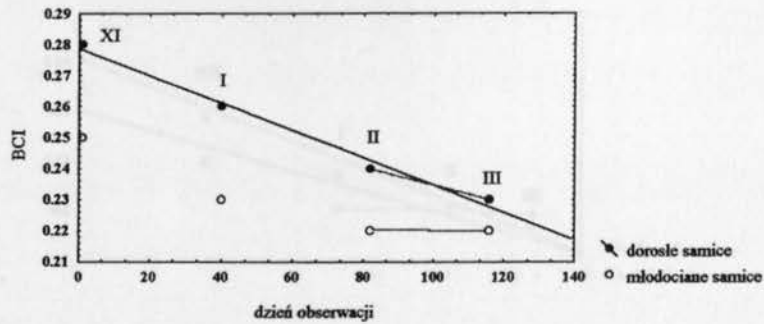
Ryc. 33.

Spadek średnich wartości wskaźnika kondycji (BCI) dorosłych i młodocianych samic w sezonie obserwacji 1990/91.

Przerywaną linią zaznaczono przypadki uznane za zimowe żerowania.

dorośle -  $r = -0,99$ ,  $F=176,4$ ,  $df=2$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 0,279 - 0,0004x$

młodociane -  $r = -0,92$ ,  $F=11,7$ ,  $df=2$ ,  $P>0,05$

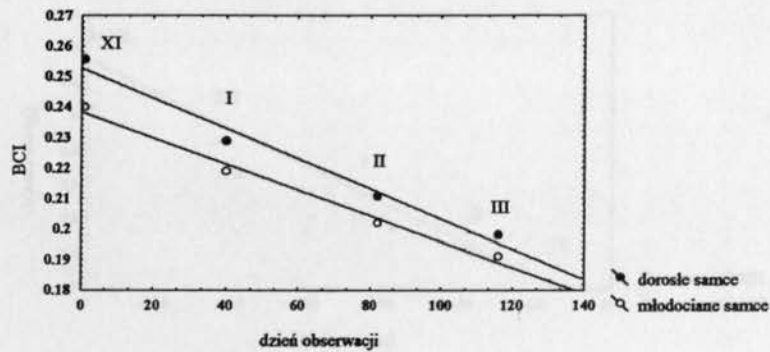


Ryc. 34.

Spadek średnich wartości wskaźnika kondycji (BCI) dorosłych i młodocianych samców w sezonie obserwacji 1990/91.

dorośle -  $r = -0,99$ ,  $F=98,6$ ,  $df=2$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 0,253 - 0,0005x$

młodociane -  $r = -0,99$ ,  $F=170,6$ ,  $df=2$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 0,238 - 0,0004x$



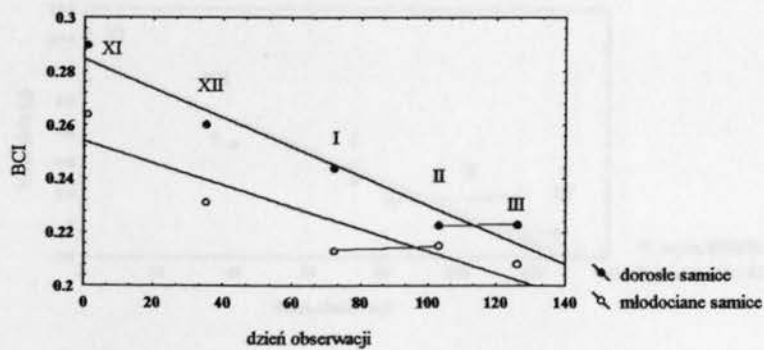
Ryc. 35.

Spadek średnich wartości wskaźnika kondycji (BCI) dorosłych i młodocianych samic w sezonie obserwacji 1991/92.

Przerywaną linią zaznaczono przypadki uznane za zimowe żerowania.

dorośle -  $r = -0,97$ ,  $F=57,7$ ,  $df=3$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 0,285 - 0,0005x$

młodociane -  $r = -0,91$ ,  $F=14,5$ ,  $df=3$ ,  $P<0,05$ ,  $y = 0,254 - 0,0004x$

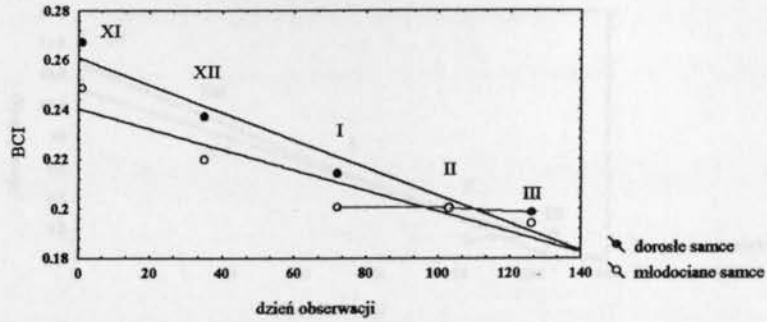


Ryc. 36.

Spadek średnich wartości wskaźnika kondycji (BCI) dorosłych i młodocianych samców w sezonie obserwacji 1991/92. Przerywaną linią zaznaczono zahamowanie tempa spadku masy dorosłych samców i zimowe żerowanie młodocianych samców.

dorośle -  $r = -0,97$ ,  $F=55,8$ ,  $df=3$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 0,261 - 0,0006x$

młociane -  $r = -0,93$ ,  $F=20,0$ ,  $df=3$ ,  $P<0,05$ ,  $y = 0,241 - 0,0004x$



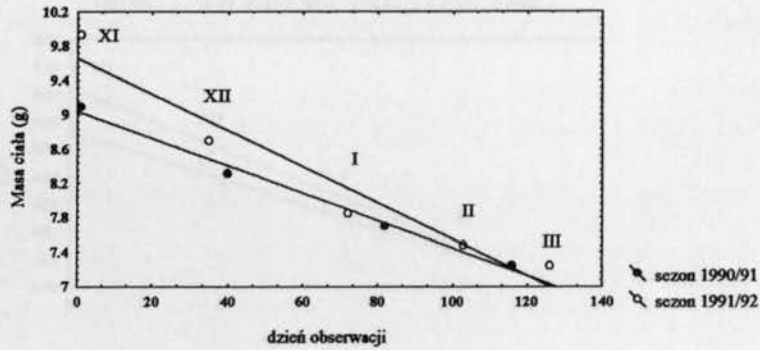
Ryc. 37.

Spadek masy ncocków rudych z I klasy wielkości (osobniki o długości przedramienia

$FL < 37,2$  mm) w podziemiach MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92.

1990/91 -  $r = -0,99$ ,  $F=224,8$ ,  $df=2$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 9,05 - 0,0160x$

1991/92 -  $r = -0,97$ ,  $F=49,3$ ,  $df=3$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 9,66 - 0,0211x$

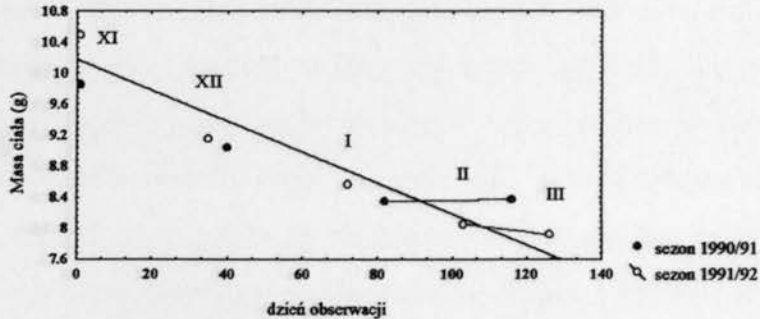


Ryc. 38.

Spadek masy ncocków rudych z II klasy wielkości (osobniki o długości przedramienia  $37,2 \leq FL \leq 39,2$  mm) w podziemiach MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92. Przerywaną linią zaznaczono przypadki uznane za zimowe żerowanie.

1990/91 -  $r = -0,95$ ,  $F=16,9$ ,  $df=2$ ,  $P>0,05$

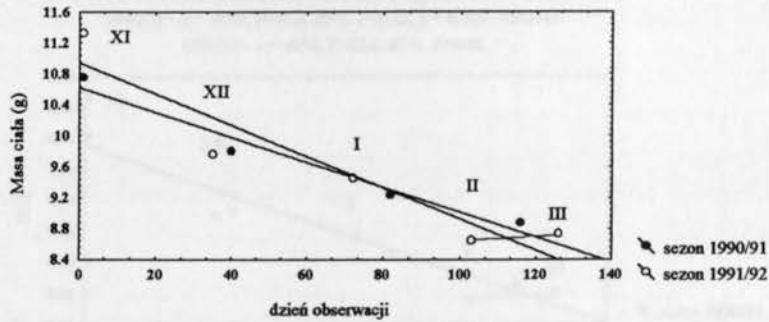
1991/92 -  $r = -0,96$ ,  $F=38,5$ ,  $df=3$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 10,18 - 0,0200x$



Ryc. 39.

Spadek masy ncocków rudych z III klasy wielkości (osobniki o długości przedramienia FL > 39,2 mm) w podziemiach MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92.

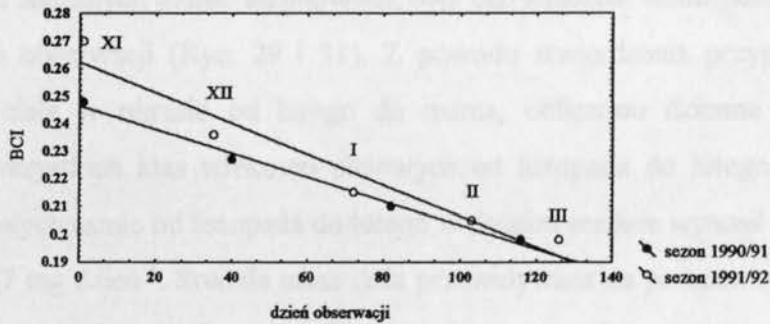
Przerwaną linią zaznaczono przypadek uznany za zimowe żerowanie.  
 1990/91 -  $r = -0,98$ ,  $F=54,8$ ,  $df=2$ ,  $P<0,05$ ,  $y = 10,62 - 0,0161x$   
 1991/92 -  $r = -0,94$ ,  $F=22,7$ ,  $df=3$ ,  $P<0,05$ ,  $y = 10,94 - 0,0202x$



Ryc. 40.

Spadek średnich wartości wskaźnika kondycji (BCI) ncocków rudych z I klasy wielkości (osobniki o długości przedramienia FL < 37,2 mm) w podziemiach MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92.

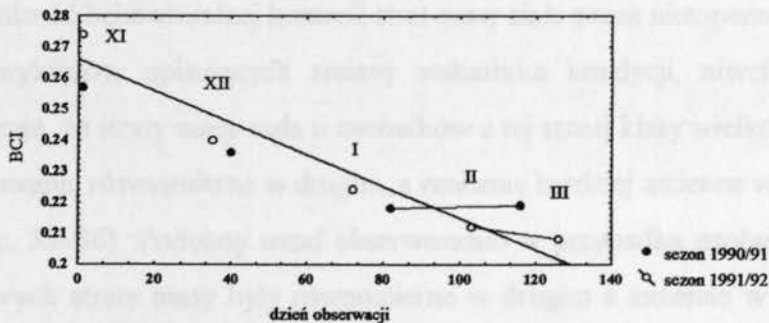
1990/91 -  $r = -0,99$ ,  $F=226,2$ ,  $df=2$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 0,247 - 0,0004x$   
 1991/92 -  $r = -0,97$ ,  $F=47,4$ ,  $df=3$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 0,262 - 0,0006x$



Ryc. 41.

Spadek średnich wartości wskaźnika kondycji (BCI) ncocków rudych z II klasy wielkości (osobniki o długości przedramienia  $37,2 \leq FL \leq 39,2$  mm) w MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92. Przerwaną linią zaznaczono przypadki uznane za zimowe żerowanie. 1990/91 -  $r = -0,94$ ,  $F=16,2$ ,  $df=2$ ,  $P>0,05$

1991/92 -  $r = -0,96$ ,  $F=38,3$ ,  $df=3$ ,  $P<0,01$ ,  $y = 0,266 - 0,0005x$

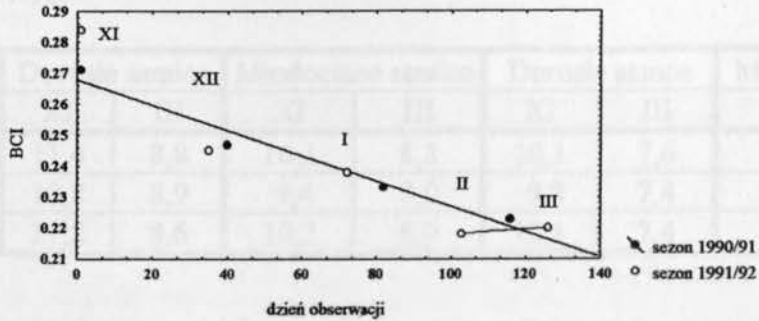


Ryc. 42.

Spadek średnich wartości wskaźnika kondycji (BCI) ncocków rudych z III klasy wielkości (osobniki o długości przedramienia FL > 39,2 mm) w MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92. Przerywaną linią zaznaczono przypadek zimowego żerowania.

1990/91 -  $r = -0,98$ ,  $F = 61,0$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0,05$ ,  $y = 0,268 - 0,0004x$

1991/92 -  $r = -0,94$ ,  $F = 22,0$ ,  $df = 3$ ,  $P > 0,05$



Analiza wykresów opisujących straty masy ciała wskazuje na występowanie u dorosłych samic znacznych różnic sezonowych; były one znacznie wolniejsze w drugim niż w trzecim sezonie obserwacji (Ryc. 29 i 31). Z powodu stwierdzenia przypadków wzrostu średniej masy ciała w okresie od lutego do marca, obliczono dzienne spadki masy u osobników z wszystkich klas wiekowo-płciowych od listopada do lutego. Średni spadek masy ciała dorosłych samic od listopada do lutego w drugim sezonie wynosił  $20,4 \text{ mg dzień}^{-1}$ , a w trzecim  $24,7 \text{ mg dzień}^{-1}$ . Średnia masa ciała przewidywana na podstawie równań regresji dla ostatniego dnia obserwacji w drugim sezonie, przy założeniu tempa spadku masy stwierdzonego w okresie od listopada do lutego, wynosiła  $8,4 \text{ g}$ , natomiast obserwowana średnia masa wynosiła  $8,9 \text{ g}$  (Ryc. 29). W trzecim sezonie średnia masa przewidywana wynosiła  $8,0 \text{ g}$ , a obserwowana  $8,6 \text{ g}$  (Ryc. 31). Przedstawione przykłady, moim zdaniem, wskazują na zdolność behawioralnej kontroli strat masy ciała przez nietoperze.

Analiza wykresów opisujących zmiany wskaźnika kondycji, niwelującego różnice wielkości, sugeruje, że straty masy ciała u osobników z tej samej klasy wielkości były również bardzo zróżnicowane, równomierne w drugim, a znacznie bardziej zmienne w trzecim sezonie obserwacji (Ryc. 33–36). Podobny trend obserwowano w przypadku osobników z III klasy wielkości u których straty masy były równomierne w drugim a zmienne w trzecim sezonie obserwacji (Ryc. 39). Po okresach przyspieszonego spadku masy ciała obserwowano jego spowolnienie, (Ryc. 31 i 32), co wskazuje na żerowanie ncocków rudych w lutym i marcu oraz różnice w ich aktywności w porównywanych sezonach.

W listopadzie w drugim sezonie średnia masa ciała młodocianych samic i młodocianych samców była znacznie mniejsza niż w pozostałych sezonach (Tab. 23), pomimo tego masy

ciała osobników z tych klas w marcu były większe lub równe średnim wartościom z pozostałych sezonów.

Tabela 23. Średnie masy ciała (g)nocków rudych na początku (listopad) i na końcu hibernacji (marzec) w podziemiach MRU w sezonach 1989/90, 1990/91 i 1991/92.

Sezon	Dorosłe samice		Młodociane samice		Dorosłe samce		Młodociane samce	
	XI	III	XI	III	XI	III	XI	III
1989/90	11,4	8,8	10,3	8,3	10,1	7,6	9,6	7,2
1990/91	10,8	8,9	9,4	8,0	9,8	7,4	9,0	7,3
1991/92	11,2	8,6	10,2	8,0	10,1	7,4	9,5	7,3

Niezależnie od dużego zróżnicowania mas ciała w listopadzie, masy ciała w marcu w trzech sezonach były bardzo podobne (Tab. 23). Wydaje się zatem, że masa ciała w listopadzie nie determinuje masy ciała w marcu.

W celu potwierdzenia ujemnej zależności między długością przedramienia a zużyciem energii stwierdzonej w badaniach laboratoryjnych (Ryc. 10) przeanalizowano tempo spadku masy ciała osobników z trzech klas wielkości (Ryc. 37–39). Z powodu wzrostu średnich mas ciałaosobników w okresie od lutego do marca (Ryc. 38 i 39), porównano średnie dzienne spadki masy osobników w okresie od listopada do lutego. W drugim sezonie obserwacji osobniki o najmniejszych wymiarach (I klasa wielkości) miały najmniejsze spadki masy ( $17,3 \text{ mg dzień}^{-1}$ ) a w trzecim sezonie, najmniejsze wartości stwierdzono u osobników o średnich wymiarach (II klasa wielkości) ( $23,1 \text{ mg dzień}^{-1}$ ). Maksymalne różnice między osobnikami z trzech klas wielkości w obu sezonach wynoszą nieco ponad  $1 \text{ mg dzień}^{-1}$  ( $1,2\text{--}1,4 \text{ mg dzień}^{-1}$ ), a różnica strat masy ciała obliczona dla 121 dni hibernacji (średnia dla obu sezonów) waha się od  $0,14$  do  $0,17 \text{ g}$  i mieści się w granicach dokładności pomiaru. Uzyskane wyniki pozwalają stwierdzić, że długość przedramienia (a zatem i wielkość ciała) u nocków rudych zimujących w podziemiach MRU nie decyduje o szybkości straty ich masy. Wynik ten jest sprzeczny z wynikami badań laboratoryjnych (Ryc. 10).

### 7.2.3. Zimowe żerowanie nocków rudych w MRU

Wzrost, brak lub zahamowanie tempa spadku średnich masy ciała u zimujących osobników w czasie dwóch kolejnych kontroli (Ryc. 29, 31 i 32), przy jednoczesnym braku

Tabela 24. Zmiany masy ciała ncocków rudych między kolejnymi kontrolami w podziemiach MRU w sezonach 1990/91 i 1991/92. Wzrost średnich mas ciała zaznaczono znakiem (+), a nieznaczne jej spadki znakiem (-). Zakreskowanymi polami zaznaczono przypadki uznane za zimowe żerowania.

Klasa, miesiąc i rok obserwacji oraz liczebność próby	Bezwzględna zmiana masy ciała (g), liczba dni między kontrolami i średnia dzienna zmiana masy (mg dzień <sup>-1</sup> )	Masa ciała $\bar{X}$ , SD	Długość przedramienia $\bar{X}$ , SD
dorośle samice luty 1991 <i>n</i> =30	-0,2 34 -5,9	9,1 0,75	38,8 0,67
marzec 1991 <i>n</i> =50		8,9 0,65	38,8 0,87
dorośle samice luty 1992 <i>n</i> =37	0,0 23 0,0	8,6 0,65	38,5 1,14
marzec 1992 <i>n</i> =75		8,6 0,71	38,4 0,82
młodociane samice luty 1991 <i>n</i> =13	+0,1 34 +2,9	8,3 0,81	38,2 0,75
marzec 1991 <i>n</i> =12		8,4 0,60	38,2 1,02
młodociane samice styczeń 1992 <i>n</i> =15	+0,1 31 +3,2	8,1 0,74	37,9 0,96
luty 1992 <i>n</i> =14		8,2 0,83	38,0 0,92
dorośle samice luty 1992 <i>n</i> =27	-0,2 23 -8,7	7,6 0,32	37,8 0,94
marzec 1992 <i>n</i> =61		7,4 0,39	37,5 0,86
młodociane samce styczeń 1992 <i>n</i> =12	-0,1 31 -3,2	7,6 0,66	37,7 0,88
luty 1992 <i>n</i> =13		7,5 0,51	37,5 0,98

\* Wszystkie różnice w średnich długościach przedramienia były nieistotne statystycznie ( $P >> 0,05$ ).

istotnych różnic w długości przedramienia w grupach kontrolnych (Tab. 24), wskazuje, że nie było to wynikiem różnic w wielkości ciała nietoperzy. Najbardziej prawdopodobnym wytłumaczeniem tego zjawiska jest żerowanie nocka rudego w zimie.

Przypadki wzrostu lub przynajmniej braku spadku masy ciała w okresie między kontrolami dotyczą dorosłych i młodocianych samic, a ich nieznaczne spadki – dorosłych samic i samców oraz młodocianych samców (Tab. 24). U dorosłych samic przyczyną zerowania były prawdopodobnie zwiększone wydatki energetyczne związane z okresem rozrodu rozpoczynającym się po zakończeniu hibernacji. W przypadku osobników młodocianych było to niejako wymuszone szybkim spadkiem ich masy ciała w okresie od listopada do stycznia w trzecim sezonie obserwacji, wynoszącym dla młodocianych samic – 29,9 mg dzień<sup>-1</sup>, a dla młodocianych samców – 27,2 mg dzień<sup>-1</sup> (Ryc. 31 i 32). Osobniki młodociane rozpoczynały hibernację z mniejszymi masami niż osobniki dorosłe (Ryc. 31 i 32) i tak szybkie spadki masy mogły doprowadzić do wyczerpania rezerw energetycznych przed końcem zimy. Niewielki średni dzienny spadek masy ciała dorosłych samców (8,7 mg dzień<sup>-1</sup>) mógł być spowodowany ograniczeniem aktywności, najpewniej brakiem spontanicznych przebudzeń w okresie o długości 23 dni (Tab. 24).

Minimalna liczba dni z temperaturą po zachodzie słońca przekraczającą 5,5°C w pierwszym analizowanym okresie wynosiła 15, w drugim 5, w trzecim 15, a średnie dzienne sumy opadów nie przekraczały 1,3 mm (Tab. 25). Relatywnie wysokie temperatury powietrza i małe dzienne sumy opadów (Ryc. 43) z pewnością sprzyjały zerowaniu.

Tabela 25. Średnie temperatury i sumy opadów w okresach zimowych żerowań nocków rudych w MRU. W i Z – odpowiednio godziny wschodu i zachodu słońca.

Okresy obserwacji	Temperatura powietrza o 7 <sup>00</sup> (°C)	Temperatura powietrza o 13 <sup>00</sup> (°C)	Temperatura powietrza o 19 <sup>00</sup> (°C)	Suma opadów (mm)
	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n	$\bar{X}$ , SD, min-max, n
<b>Okres 1</b> 17.02.–20.03.91 W – 6 <sup>48</sup> –5 <sup>39</sup> Z – 16 <sup>52</sup> –17 <sup>48</sup>	0,9 3,21 -7,2–9,4 32	7,0 4,16 -1,0–15,1 32	4,7 3,82 -3,5–10,6 32	0,4 1,51 0,0–8,1 32
<b>Okres 2</b> 23.01.–22.02.92 W – 7 <sup>30</sup> –6 <sup>38</sup> Z – 16 <sup>06</sup> –17 <sup>01</sup>	-0,3 3,90 -10,0–6,6 31	2,0 3,89 -4,7–13,1 31	1,6 3,47 -4,9–10,6 31	1,0 1,47 0,0–5,7 31
<b>Okres 3</b> 23.02.–15.03.92 W – 6 <sup>36</sup> –5 <sup>51</sup> Z – 17 <sup>03</sup> –17 <sup>39</sup>	1,7 2,24 -2,7–6,2 22	8,5 3,88 0,4–15,3 22	5,5 2,42 1,0–8,8 22	1,3 2,78 0,0–9,8 22



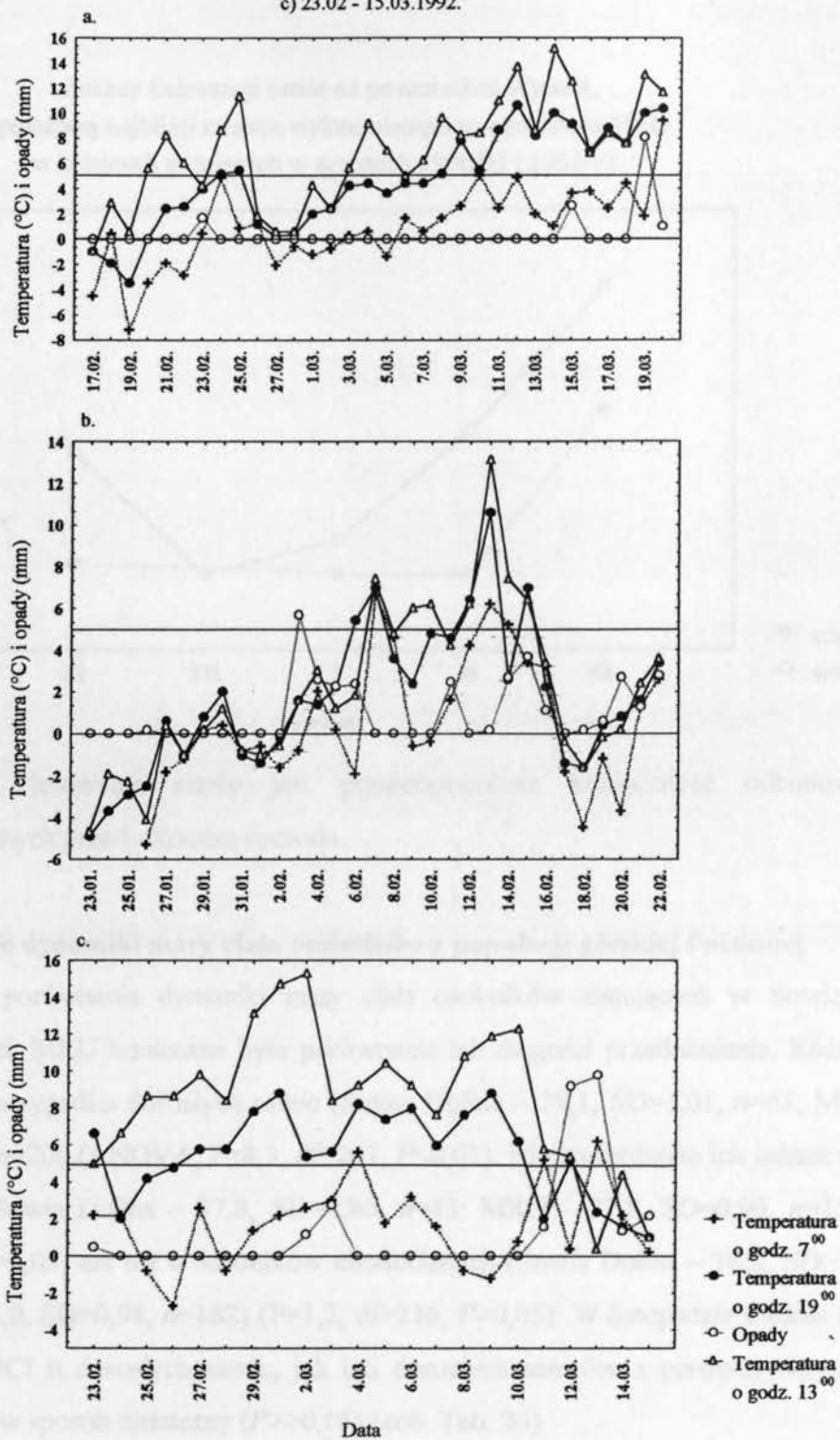
Ryc. 43.

Temperatury powietrza i opady w okresach zimowych żerowań ncocków rudych w MRU.

a) 17.02 - 20.03.1991.

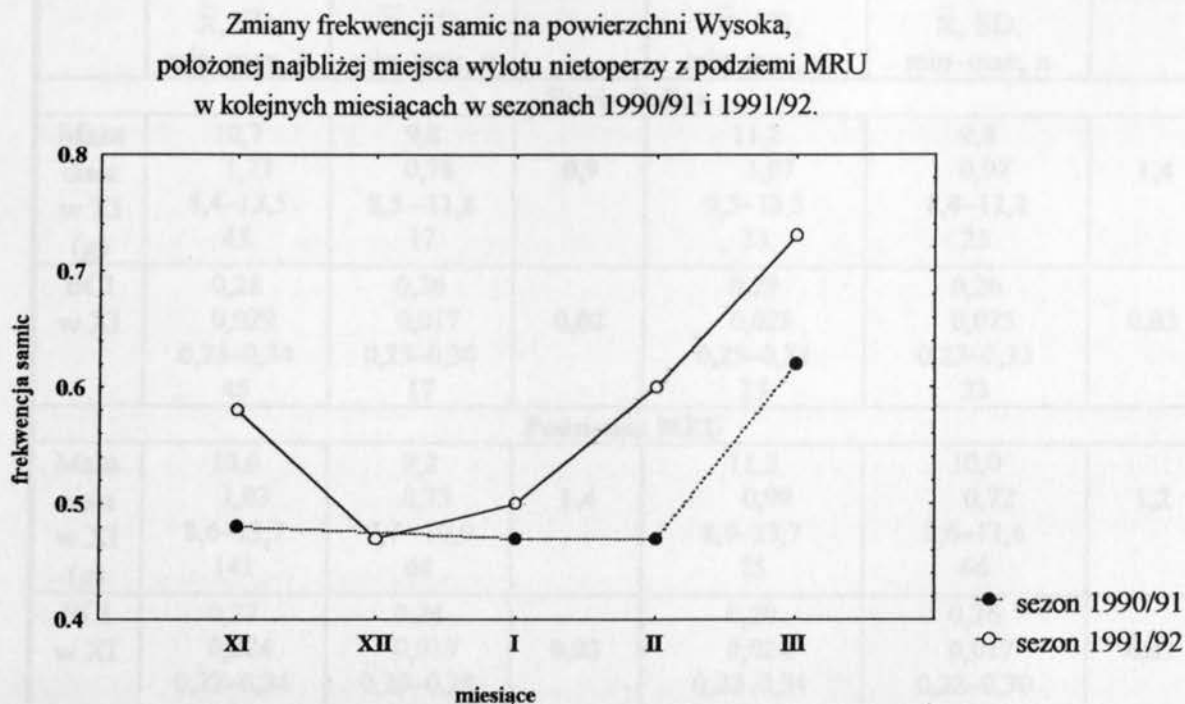
b) 23.01 - 22.02.1992.

c) 23.02 - 15.03.1992.



O zimowym żerowaniu w pewnym stopniu może świadczyć również wzrost frekwencji samic na powierzchni Wysoka, położonej najbliżej głównego miejsca wylotu nocków rudych z podziemi MRU, odnotowany w lutym i marcu w latach 1991–92 (Ryc. 44).

Ryc. 44.



Przyczyną żerowania samic jest prawdopodobnie konieczność odbudowy rezerw energetycznych przed okresem rozrodu.

#### 7.2.4. Różnice dynamiki masy ciała osobników z populacji górskiej i nizinnej

Dla porównania dynamiki masy ciała osobników zimujących w Sowiej Dolinie i podziemiach MRU konieczne było porównanie ich długości przedramienia. Różnice te były istotne w przypadku dorosłych samic (Sowia Dolina – 39,1, SD=1,01,  $n=63$ ; MRU – 38,7, SD=0,85,  $n=200$  (ANOVA,  $F=8,3$ ,  $df=261$ ,  $P<0,01$ ). Nie stwierdzono ich jednak u dorosłych samców (Sowia Dolina – 37,8, SD=0,80,  $n=43$ ; MRU – 37,8, SD=0,96,  $n=152$ ) ( $F=0,1$ ,  $df=193$ ,  $P>0,05$ ) ani też u osobników młodocianych (Sowia Dolina – 38,2, SD=1,07,  $n=36$ ; MRU – 38,0, SD=0,98,  $n=182$ ) ( $F=1,2$ ,  $df=216$ ,  $P>0,05$ ). W listopadzie średnie masy ciała i wartości BCI u dorosłych samic, jak i u dorosłych samców z porównywanych populacji różniły się w sposób nieistotny ( $P>>0,05$ ) (zob. Tab. 26).

Różnica terminów rozpoczęcia przedzimia w Karkonoszach i na Ziemi Lubuskiej, oszacowana na podstawie danych klimatycznych, wynosi 20–30 dni. Przyjmując, że średni

Tabela 26. Masa ciała i wartości wskaźnika kondycji (BCI) u nocków rudych w listopadzie i marcu w sztolni w Sowiej Dolinie (sezony 1988/89–1990/91) i podziemiach MRU (sezony 1990/91–1991/92).

Cecha	Osobniki dorosłe $\bar{x}$ , SD, min–max, <i>n</i>	Osobniki młodociane $\bar{x}$ , SD, min–max, <i>n</i>	Różnica	Dorosłe samice $\bar{x}$ , SD, min–max, <i>n</i>	Dorosłe samce $\bar{x}$ , SD, min–max, <i>n</i>	Różnica
<b>Sowia Dolina</b>						
Masa ciała w XI (g)	10,7 1,23 8,4–13,5 45	9,8 0,78 8,5–11,8 17	<b>0,9</b>	11,2 1,07 9,5–13,5 33	9,8 0,97 8,4–12,2 23	<b>1,4</b>
BCI w XI	0,28 0,029 0,23–0,34 45	0,26 0,017 0,23–0,30 17	<b>0,02</b>	0,29 0,028 0,25–0,34 33	0,26 0,025 0,23–0,33 23	<b>0,03</b>
<b>Podziemia MRU</b>						
Masa ciała w XI (g)	10,6 1,03 8,6–13,7 141	9,2 0,75 7,7–10,9 64	<b>1,4</b>	11,2 0,99 8,9–13,7 75	10,0 0,72 8,6–11,6 66	<b>1,2</b>
BCI w XI	0,27 0,024 0,22–0,34 141	0,24 0,019 0,20–0,28 64	<b>0,03</b>	0,29 0,024 0,23–0,34 75	0,26 0,017 0,22–0,30 66	<b>0,03</b>
<b>Sowia Dolina</b>						
Masa ciała w III	8,5 1,14 6,4–10,9 50	7,2 0,70 6,3–8,6 9	<b>1,3</b>	9,0 0,93 7,8–10,9 30	7,7 0,89 6,4–9,4 20	<b>1,3</b>
BCI w III	0,23 0,026 0,17–0,28 50	0,19 0,016 0,17–0,22 9	<b>0,04</b>	0,23 0,022 0,19–0,27 30	0,21 0,020 0,17–0,24 20	<b>0,02</b>
<b>Podziemia MRU</b>						
Masa ciała w III	8,2 0,86 6,5–10,4 211	7,7 0,72 6,0–9,9 118	<b>0,5</b>	8,7 0,71 6,9–10,4 125	7,4 0,39 6,5–8,3 86	<b>1,2</b>
BCI w III	0,21 0,019 0,18–0,27 211	0,20 0,016 0,16–0,25 118	<b>0,01</b>	0,22 0,017 0,19–0,27 125	0,20 0,009 0,18–0,22 86	<b>0,02</b>

spadek masy ciała u dorosłych samic kształtował się na poziomie 19 mg dzień<sup>-1</sup> (Tab. 17) można stwierdzić, że ich masa ciała w czasie rozpoczęcia hibernacji w pierwszej dekadzie października przyjmowała wartość w granicach 11,6–11,8 g i była co najmniej o 0,4–0,6 g

większa niż u dorosłych samic rozpoczynających w pierwszej dekadzie listopada hibernację w podziemiach MRU. Przy podobnym założeniu masa ciała u dorosłych samców rozpoczynających hibernację w sztolni w Sowiej Dolinie wynosiła prawdopodobnie 10,2–10,4 g i tym samym była nieco wyższa od średniej masy dorosłych samców z MRU (10,0 g, Tab. 26). Brak różnic w średnich długościach przedramienia u dorosłych samców i podobna średnia masa ciała na początku hibernacji (10–10,4 g, Tab. 26) może być wynikiem ograniczenia maksymalnej masy tłuszczu gromadzonego przed hibernacją. Być może jest to związane z mechaniką lotu.

W listopadzie masa ciała i średnie wartości wskaźnika kondycji (BCI) u osobników młodocianych ze sztolni w Sowiej Dolinie były odpowiednio o 0,6 g i 0,02 większe niż u osobników młodocianych z MRU ( $F=7,6$ ,  $df=79$ ,  $P<0,01$  i  $F=6,9$ ,  $df=70$ ,  $P<0,05$ ). Brak różnic w długości przedramienia między młodocianymi osobnikami z porównywanych stanowisk pozwala przypuszczać, że mniejsze masy ciała osobników młodocianych z MRU mogą być wynikiem konkurencji o pokarm między osobnikami dorosłymi i młodocianymi w okresie jesiennej akumulacji tłuszczu.

W marcu z kolei masy ciała i średnie wartości BCI u dorosłych samic i dorosłych samców z populacji w Sowiej Dolinie były większe niż z MRU (masa ciała –  $F=4,9$ ,  $df=153$ ,  $P<0,05$  i BCI –  $F=3,9$ ,  $df=153$ ,  $P<0,05$  oraz  $F=5,2$ ,  $df=104$ ,  $P<0,05$  i BCI –  $F=12,2$ ,  $df=104$ ,  $P<0,001$ ). Przyczyną różnic był wolniejszy spadek masy ciała u osobników dorosłych z populacji górskiej niż u osobników z populacji nizinnej (Tab. 17 i 21). W marcu osobniki zimujące w górach prawdopodobnie nie mogły jeszcze żerować, a większa masa ciała umożliwiała im dalszą hibernację.

W Sowiej Dolinie całkowity i dzienny spadek masy dorosłych samic i dorosłych samców był bardzo podobny, jednak z powodu istotnie większych wymiarów ciała (=długość przedramienia) dorosłych samic ( $P<0,001$ ) ich średni procentowy spadek masy był mniejszy (Tab. 17). W podziemiach MRU natomiast, wszystkie parametry spadku masy ciała u dorosłych samic były mniejsze niż u dorosłych samców (Tab. 22).

Na podstawie przeprowadzonych porównań można stwierdzić, że strategia zimowania dorosłych samic z obu populacji jest prawdopodobnie skierowana na oszczędzanie energii i zakończenie hibernacji w możliwie najlepszej kondycji, umożliwiającej utrzymanie stałej temperatury ciała w okresie wiosennym, warunkującej wczesną owulację i implantację. Przyczyną znacznie większego spadku masy ciała u dorosłych samców w MRU niż w Sowiej

Dolinie (Tab. 17 i 22) była prawdopodobnie aktywność związana z okresem godowym dodatkowo skorelowana z zagęszczeniem populacji.

W marcu średnie masy ciała i wartości BCI u osobników młodocianych z populacji górskiej były mniejsze niż u osobników z populacji nizinnej, a różnica w wartościach tych parametrów między osobnikami dorosłymi a młodocianymi zwiększyła się w porównaniu z obserwowaną w listopadzie. W tym miesiącu zważono jednak zaledwie 9 osobników młodocianych, a uzyskany wynik jest prawdopodobnie artefaktem (Tab. 26). Wszystkie parametry spadku masy u osobników młodocianych z populacji nizinnej miały wyższe średnie wartości niż z populacji górskiej (Tab. 18 i 21). Strategia osobników młodocianych zimujących w górach najpewniej polega na oszczędzaniu możliwie największych ilości energii z powodu dłuższego niż na nizinach okresu hibernacji oraz prawdopodobnie ograniczonych zasobów pokarmowych wczesną wiosną. Nie można wykluczyć, że wyższe zużycie energii u osobników młodocianych z populacji nizinnej (Tab. 21 i 22) było wynikiem wczesnego osiągnięcia dojrzałości płciowej i okresem godowym.

### **7.3. Dyskusja**

#### **7.3.1. Wyniki wcześniej przeprowadzonych badań**

Na wydatki energetyczne w okresie hibernacji wpływa wiele czynników abiotycznych i biotycznych, których działanie może spowodować uzyskanie przeciwstawnych wyników lub znacznych różnic w średnich wartościach badanych parametrów. Do najważniejszych z nich należą warunki meteorologiczne w okresie jesiennym, które decydują o wielkości bazy pokarmowej nietoperzy. Dostępność pokarmu wpływa na ilość tłuszczu zgromadzonego przed hibernacją (Łupicki & Kokurewicz 1995, Hamilton & Barclay 1998) i decyduje o wielkości całkowitych i względnych spadków masy w poszczególnych sezonach. Ponadto, zależność całkowitego i dziennego spadku masy ciała od masy na początku hibernacji (Ryc. 27 i 28) powoduje, że te parametry wykazują dużą zmienność w porównywanych sezonach (Tab. 22). Zdolność regulacji prędkości spadku masy ciała (Tab. 19, 23, Ryc. 39), mająca na celu niedopuszczenie do osiągnięcia wartości krytycznej w okresie wiosennym (Tab. 23), jest dodatkowym źródłem zmienności badanych parametrów. Żerowanie nocków rudych w lutym i w marcu (Tab. 24), powodujące co najmniej zahamowanie spadków masy, również wpływa na otrzymane wyniki.

Z tych powodów wyniki wcześniejszych badań (np. Daan 1973, Lesiński 1986, Urbańczyk 1991) znacznie się między sobą różnią. W okresie od grudnia do kwietnia średnie dzienne spadki masy ciała u samic mogą być większe niż u samców (16 vs. 14 mg) (Daan 1973), jednakowe dla obu płci (18 mg) (Lesiński 1986) lub, biorąc pod uwagę cały okres hibernacji, mniejsze u samic niż u samców (odpowiednio 26 vs. 28 mg) (Urbańczyk 1991a). Duże rozbieżności wykazują również wartości względnych spadków masy ciała samic i samców wynoszące odpowiednio 27 i 30% (Daan 1973) oraz 36 i 40% (Urbańczyk 1991a). Obliczona na ich podstawie różnica całkowitych strat masy ciała norków rudych z Holandii (Daan 1973) i MRU (Urbańczyk 1991a) wynosi ok. 1 g.

Średni dzienny spadek masy ciała u samic w okresie od listopada do marca w trzech sezonach obserwacji wynosił 18 mg (Tab. 21 i 22) i był identyczny z wynikiem uzyskanym w Fortach Modlińskich (Lesiński 1986) i większy niż stwierdzony w sztucznych jaskiniach w Holandii (16 mg; Daan 1973). Znaczne rozbieżności wykazywały średnie wartości obliczone dla samców, wynoszące 14 mg w Holandii, 18 mg w Fortach Modlińskich i 20 mg w podziemiach MRU. We wcześniej przeprowadzonych badaniach (Daan 1973, Urbańczyk 1991a) wrzesień i październik zostały zaliczone do okresu hibernacji, co utrudnia przeprowadzenie porównań.

### 7.3.2. Długość okresu hibernacji

Długość okresu hibernacji jest jednym z najważniejszych i najtrudniejszych do zdefiniowania czynników wpływających na wyniki badań nad zużyciem energii w czasie zimowania nietoperzy w warunkach naturalnych. Wydaje się, że częstość spontanicznych przebudzeń jest jednym z najbardziej miarodajnych wskaźników umożliwiających stwierdzenie początku hibernacji, co ma miejsce wówczas gdy nietoperze przestają budzić się z torporu codziennie, a ich procesy życiowe zaczynają zależeć wyłącznie od rezerw energetycznych zgromadzonych w czasie jesieni (Ransome 1990).

Długość okresu hibernacji norka rudego na Mazowszu, obliczona na podstawie analizy tempa spadku masy ciała, wynosiła 175–190 dni (Lesiński 1986), a w podziemiach MRU – 180–200 dni (Urbańczyk 1991a). Klimat Ziemi Lubuskiej (Dzielnicy Lubuskiej) jest jednak cieplejszy niż występujący na Mazowszu (Dzielnica Środkowa) (Kondracki 1981) i z tego powodu należy się spodziewać dłuższego okresu hibernacji na Mazowszu niż na Ziemi Lubuskiej.

Badania nad akumulacją tłuszczu u *Myotis lucifugus* wykazały zwiększanie się średnich mas ciała osobników dorosłych do połowy września, a młodocianych do połowy października (Kunz *et al.* 1998). W czasie obserwacji prowadzonych w MRU w latach 1994–1995 średnie masy ciała dorosłych nocków rudych wzrastały do drugiej dekady września, a osobników młodocianych do drugiej dekady października, (Łupicki & Kokurewicz 1995, w przygotowaniu). Zatem wyniki te są w pełni zgodne z uzyskanymi dla *M. lucifugus* (Kunz *et al.* 1998). We wrześniu i październiku w latach 1989–1992 i 1995 obserwowano żerowanie nocka rudego w MRU (obserwacje własne). W tym okresie średnie temperatury września wynosiły 13,8°C, a października – 9,0°C (Tab. 1). Za pominięciem września i października z okresu hibernacji (porównaj Daan 1973, Urbańczyk 1991a) przemawiają wyniki obserwacji częstości przebudzeń nocków rudych w MRU (Kokurewicz *et al.* 1993, Kokurewicz *et al.* w przygotowaniu). W czasie kontroli przeprowadzonych w październiku 1995, po dwóch dobach, wszystkie osobniki obserwowane w torporze zmieniły miejsce przebywania. Średnia temperatura powietrza w tym miesiącu wynosiła 11,0°C (Tab. 1).

Spermatogeneza u nocka rudego rozpoczyna się w połowie sierpnia i kończy w połowie września (Kokurewicz & Bartmańska 1992, Bartmańska, w przygotowaniu), a w MRU 59% kopulacji stwierdzono w październiku (Urbańczyk 1991a). Szybki spadek masy ciała nocków rudych we wrześniu, październiku i listopadzie (Daan 1973, Lesiński 1986, Urbańczyk 1991a) był związany z behawiorem godowym, a włączenie przez tych autorów dwóch pierwszych z wymienionych miesięcy do okresu hibernacji z pewnością spowodowało zawyżenie wyliczonych wartości całkowitego i względnego spadku masy. Spadek masy ciała związany z behawiorem godowym odnotowano również u samców karlika malutkiego (*Pipistrellus pipistrellus*), w okresie od połowy sierpnia do końca września w warunkach klimatycznych południowej Szwecji (Lundberg & Gerell 1986), oraz u gacka brunatnego w warunkach laboratoryjnych w Wielkiej Brytanii (Entwistle *et al.* 1998). U tego ostatniego w okresie najbardziej intensywnej spermatogenezy, zaobserwowano również redukcję czasu spędzanego w torporze. Średnie tempo akumulacji tłuszczu u nocków rudych w warunkach naturalnych, w zależności od długości przedramienia, wynosiło 161–205 mg dzień<sup>-1</sup> (Łupicki & Kokurewicz 1995, w przygotowaniu), a indywidualnie znakowanych osobników w warunkach sztucznych – 135 mg dzień<sup>-1</sup> (obserwacje własne). Możliwość żerowania późną jesienią jest jednym z najważniejszych czynników wpływających na wyniki obserwacji spadków masy ciała nocków rudych w okresie hibernacji. W sprzyjających warunkach atmosferycznych, zapewniających wysokie zagęszczenia owadów, nietoperze te mogą

zgromadzić 1 gram tłuszczu w ciągu 5–7 dni, uzupełniając wydatki energetyczne związane z okresem godowym.

Średnia temperatura października w latach 1989–92 i 1995 wynosiła 9,0°C a marca 5,2°C (Tab. 1), co sugeruje, że przedzimy rozpoczyna się na Ziemi Lubuskiej w listopadzie, a przedwiosnie kończy się w lutym. Przypadki zatrzymania spadku, a nawet wzrostu masy ciała nocków rudych w drugiej i trzeciej dekadzie lutego (Tab. 24), pozwalają przypuszczać, że w niektórych latach nietoperze tego gatunku mogą już w tym czasie rozpoczynać żerowanie. Tego typu założenie sugeruje z kolei, że długość okresu hibernacji nietoperzy w podziemiach MRU wynosi ok. 100–120 dni.

### 7.3.3. Czynniki determinujące wielkość rezerw energetycznych na początku hibernacji

W listopadzie w sztolni w Sowiej Dolinie i podziemiach MRU średnie masy ciała i wartości wskaźnika kondycji u osobników dorosłych były większe niż u osobników młodocianych (Tab. 16 i 20). Wybiórczość środowiskowa w czasie hibernacji jest determinowana przez wielkość rezerw energetycznych (rozdział 5).

Dotychczasowe badania wykazały, że przynajmniej u pięciu gatunków nietoperzy z trzech rodzin (*Rhinolophidae*, *Vespertilionidae* i *Hipposideridae*) osobniki młodociane emitują ultradźwięki o niższej częstotliwości niż osobniki dorosłe (Jones & Kokurewicz 1994, Hughes *et al.* 1995, Jones 1995, 1996). Genetycznie determinowany jest tylko ogólny schemat pulsu echolokacyjnego, którego częstotliwość zmienia się w trakcie ontogenezy i nie podlega dziedziczeniu (Jones & Ransome 1993). Przeprowadzone obserwacje, wykazujące zależność między wiekiem a masą tłuszczu zgromadzonego przed hibernacją, mogą być spowodowane ontogenetycznym rozwojem systemu echolokacji, wpływającym na efektywność polowania i tym samym na zdolność akumulacji tłuszczu. Oprócz tego, osobniki młodociane są mniej doświadczone i prawdopodobnie nie mogą przewidywać w jakich siedliskach w danej temperaturze mogą efektywnie żerować. W okresie „pierwszych” lotów, mniejsze masy ciała osobników młodocianych są przystosowaniem umożliwiającym zredukowanie ich energetycznych kosztów (Hamilton & Barclay 1998). Nie można wykluczyć, że dłuższy o miesiąc okres akumulacji tłuszczu u młodocianych osobników *M. lucifugus* (Kunz *et al.* 1998) jest spowodowany doskonaleniem zdolności lotu. Badania nad tym zagadnieniem zostały przeprowadzone w sierpniu (Hamilton & Barclay 1998), to jest w okresie w którym osobniki młodociane uczą się latać, a ich system echolokacji jest w trakcie



rozwoju. Wskazane byłyby dodatkowe badania w okresie bezpośrednio poprzedzającym hibernację.

W trakcie badań w warunkach laboratoryjnych zaobserwowano, że proces akumulacji tłuszczu był mniej efektywny u osobników młodocianych niż u osobników dorosłych (dane własne). Prawdopodobnym wytłumaczeniem stwierdzonych różnic, zgodnym z wynikami badań respirometrycznych (rozdział 2), może być większe zużycie energii u osobników młodocianych podczas dziennego torporu, zmniejszające efektywność gromadzenia zapasów energetycznych. Przyczyną większego zużycia energii jest prawdopodobnie wzrost osobników młodocianych w okresie jesiennym, trwający dłużej w warunkach klimatycznych Wielkiej Brytanii niż w Środkowej Europie. Problem ten został wstępnie zbadany u osobników pochodzących z populacji brytyjskich (rozdział 2). Dużą pomocą w rozwiązaniu tego problemu byłoby przeprowadzenie porównawczych badań w Polsce.

Pomimo wcześniejszego rozpoczęcia hibernacji, średnia masa ciała osobników młodocianych z populacji w Sowiej Dolinie w listopadzie była o 0,6 g większa niż w podziemiach MRU ( $P < 0,01$ ) (Tab. 26). Brak istotnych statystycznie różnic w długości przedramienia u osobników młodocianych z porównywanych populacji pozwala przypuszczać, że różnica w średniej masie ciała tych nietoperzy w listopadzie mogła być wynikiem wewnątrzgatunkowej konkurencji o pokarm między osobnikami dorosłymi a młodocianymi w okresie jesiennej akumulacji tłuszczu na terenie MRU.

Nocki rude polują głównie nad wodami, w pobliżu zarośli oraz między drzewami (m. in. Jones & Rayner 1988, Kalko & Braun 1991, Limpens & Kapteyn 1991, Boonman *et al.* 1998), a ich średni czas żerowania wynosi 2,6 h (Kalko & Braun 1991). W jesieni wysokie zagęszczenia owadów występują krócej niż w lecie ponieważ spadek temperatury po zachodzie słońca jest znacznie szybszy (obserwacje własne). W latach 1988–1992 w podziemiach MRU obserwowano średnio ok. 14 000 (maksymalnie – 17 180) zimujących nocków rudych (Urbańczyk 1991b, Urbańczyk & Gólski 1994), które w okresie jesiennym żerowały na terenie otaczającym podziemia. W sztolni w Sowiej Dolinie zimowało od 22 do 34 osobników badanego gatunku (Kokurewicz 1991). Średnie zagęszczenie zimującej populacji nocka rudego w sztolni w Sowiej Dolinie wynosiło 0,021 osobnika/m<sup>2</sup> i było sześciokrotnie mniejsze niż w podziemiach MRU (średnio – 0,117). Zdaniem Krebsa (1997) częstość negatywnych interakcji wewnątrzgatunkowych jest ujemnie skorelowana z wielkością bazy pokarmowej. Terytorializm u nocka rudego stwierdzono w czasie silnych wiatrów ograniczających wielkość żerowisk (Wallin 1961 – cyt. za Bogdanowiczem 1994).

Negatywne wewnątrzgatunkowe interakcje, zwiększające się przy niskich zagęszczeniach owadów zostały również zaobserwowane u karlika malutkiego (Racey & Swift 1985), a obrona żerowisk przez samice została wykazana u mrocza pozłocistego (*Eptesicus nilssonii*) (Rydell 1986). Karliki malutkie przestawały żerować ok. 23 h z powodu energetycznej nieopłacalności żerowania w warunkach niskich zagęszczeń owadów (Racey & Swift 1985), uniemożliwiających pokrycie wysokich energetycznych kosztów lotu wynoszących średnio 14,5 x BMR (Racey & Speakman 1987, Speakman & Racey 1991).

Na podstawie przedstawionych danych wydaje się prawdopodobne, że w okresie jesiennym, w warunkach wysokiego zagęszczenia populacji, szybkiego spadku temperatury po zachodzie słońca i długiego czasu żerowania (Kalko & Braun 1991), może dochodzić do silnej wewnątrzgatunkowej konkurencji o pokarm. U niektórych gatunków ptaków samce i samice wykorzystują różne nisze troficzne, co umożliwia im unikanie konkurencji wewnątrzgatunkowej (Selander 1966). Dotychczas nie przeprowadzono badań nad składem pokarmu dorosłych i młodocianych osobników nocka rudego, można jednak przyjąć hipotezę roboczą zakładającą istnienie istotnych różnic.

Mniejsze masy ciała osobników młodocianych na początku hibernacji są prawdopodobnie spowodowane łącznym działaniem wymienionych wyżej czynników. Problem ten jest bardzo istotny, ponieważ od wielkości zapasów tłuszczu zależy strategia hibernacji (rozdział 5) i sukces rozrodczy. Rozstrzygnięcie, które z nich decydują o wielkości rezerw energetycznych osobników młodocianych rozpoczynających hibernację, wymaga dalszych badań.

#### 7.3.4. Zimowe żerowanie nocków rudych w Międzyrzeckim Rejonie Umocnionym

W okresie od 28 stycznia do 8 lutego 1957 w sztucznej jaskini w Puławach stwierdzono przypadek wzrostu masy ciała indywidualnie znakowanego osobnika nocka rudego, wynoszący 1,43 g (Krzanowski 1961). Również na podstawie wyników badań nad zmianami zawartości karotenoidów u nocków rudych w sezonie zimowym (Czeczuga & Ruprecht 1982) można było oczekiwać ich żerowania w tym czasie.

Wzrost, brak lub zahamowanie tempa spadku średnich mas ciała zaobserwowane u dorosłych samic i młodocianych samic i samców badanego gatunku między kolejnymi kontrolami z pewnością nie był wynikiem różnic w wielkości ciała (=długość przedramienia) (Tab. 24) i moim zdaniem świadczy o żerowaniu w zimie. Nie jest pewne czy niewielki średni spadek masy dorosłych samców ( $8,7 \text{ mg dzień}^{-1}$ ) w czasie 23 dni w trzecim sezonie

obserwacji (Tab. 24) był wynikiem zerowania czy zmniejszenia liczby spontanicznych przebudzeń. Energetyczny koszt jednego przebudzenia zmierzony w warunkach laboratoryjnych wynosi od 50 mg (Speakman *et al.* 1991a) do 107,9 mg (Thomas *et al.* 1990b), a spadki masy ciała wartości 8,0 i 8,3 mg dzień<sup>-1</sup> zostały zaobserwowane u samców zimujących w sztolni w Sowiej Dolinie (Tab. 18). Maksymalna długość nieprzerwanego okresu torporu nocków rudych w warunkach naturalnych wynosiła 79 dni (Průcha & Hanzal 1989), a u osobników *M. lucifugus* w warunkach laboratoryjnych i naturalnych wahała się od 58 do 83 dni (Brack & Twente 1985, Twente *et al.* 1985). Na podstawie przedstawionych wyników można założyć, że średni dzienny spadek masy ciała u dorosłych samców (8,7 mg dzień<sup>-1</sup>) mógł zostać osiągnięty bez zerowania dzięki nie przerywaniu torporu hibernacyjnego przez 23 dni. Spadki masy u dorosłych samic w drugim sezonie obserwacji wynoszące 5,9 mg dzień<sup>-1</sup> (Tab. 24) nie były, moim zdaniem, możliwe do osiągnięcia bez zimowego zerowania ponieważ najniższe wartości zaobserwowane w sztolni w Sowiej Dolinie i MRU były ok. 3 razy większe (Tab. 17 i 21).

W czasie obserwacji terenowych stwierdzono zerowanie karlików malutkich (*Pipistrellus pipistrellus*) w zimie w zakresie temperatur 8–10°C (Avery 1985). W innych badaniach wykazano z kolei istotną zależność między aktywnością zerowania osobników tego gatunku a temperaturą zewnętrzną (Maier 1992). Również u mrocza późnego (*Eptesicus serotimus*) zanotowano dodatnią zależność między temperaturą zewnętrzną a częstością zerowania w okresie od marca do października (Gaisler *et al.* 1998). W badaniach laboratoryjnych nad gackiem brunatnym (*Plecotus auritus*) zaobserwowano istotną zależność między temperaturą w sztucznym zimowisku a temperaturą na zewnątrz, co najpewniej pozwala nietoperzom na zdobywanie informacji o temperaturze zewnętrznej bez konieczności budzenia się z torporu (Hays *et al.* 1992). Zimujące podkowce duże (*Rhinolophus ferrumequinum*) wybierały miejsca umożliwiające synchronizację spontanicznych przebudzeń z okresami zimowych ociepleń, z szansą na zerowanie (Ransome 1968, 1971). Na podstawie przedstawionych wyników wydaje się prawdopodobne że, ze względu na dużą wartość przystosowawczą, minimalna temperatura zimowej aktywności nietoperzy jest zdeterminowana genetycznie.

Wzrost masy ciała u indywidualnie znakowanego osobnika nocka rudego odnotowany przez Krzanowskiego (1961) miał miejsce w okresie w którym zakres temperatur w nocy wynosił 0–+6,1°C. Żerowanie nietoperzy w tak niskiej temperaturze wydaje się mało prawdopodobne, jednak odłowy nietoperzy w sieci w zimie w stanie Nevada (36°N)

wykazały, że 48% osobników *Myotis californicus* zostało schwytyanych w temperaturze 2–6°C (O'Farrell *et al.* 1967 – cyt. za Raceyem 1982). Najwięcej przypadków dziennych lotów nietoperzy w zimie w Wielkiej Brytanii odbywało się wczesnym popołudniem, kiedy zagęszczenia owadów były największe (Speakman 1990). Wydaje się więc prawdopodobne, że w Polsce nietoperze mogą również żerować w zimie w ciągu dnia. Analiza dziennych danych klimatycznych w okresach zimowych żerowań wskazuje, że w tym okresie było 35 dni w których temperatura powietrza o godz. 19<sup>00</sup> była wyższa od 5,5 °C. (Tab. 25, Ryc. 43). Ponadto, w czasie obserwacji w warunkach sztucznych, stwierdzono istotną statystycznie zależność między temperaturą zewnętrzną a liczbą żerowań ( $r=0,66$ ,  $F=10,6$ ,  $df=14$ ,  $P<0,01$ ). W czasie tych badań 87% żerowań odbyło się w temperaturach powietrza wyższych niż 5,5°C (obserwacje własne).

Na podstawie wyników obserwacji średnich temperatur zimowania w poszczególnych miesiącach (rozdział 5) przyjęto założenie, że zimowe termopreferendum zależy od możliwości żerowania na początku i na końcu okresu hibernacji, ponieważ wpływa na częstość spontanicznych przebudzeńnocków rudych (Daan 1973, Harrje 1994) i innych gatunków nietoperzy (Ransome 1971, Twente & Brack 1985, Twente *et al.* 1985, Harmata 1987). Średnie temperatury zimowania osobników z wszystkich klas wzrastały w okresie od stycznia do marca (Ryc. 18). Przypadki wzrostu, braku lub zahamowania spadku średnich mas ciała w okresach między kolejnymi kontrolami (Tab. 24) miały miejsce w okresie wzrostu lub stabilizacji średnich temperatur zimowania (Ryc. 17 i 18). Może to być jeszcze jeden argument przemawiający za możliwością zimowego żerowanianocków rudych.

U owadów zimujących w stadium imago występuje diapauza fakultatywna, umożliwiająca aktywność zimową. Udział osobników wykazujących diapauzę fakultatywną w populacjach owadów wzrasta w zależności od temperatur panujących późną jesienią (Buszko & Nowacki 1991). Niektóre gatunki motyli z rodziny sówkowatych (*Noctuidae*), np. zimsterla bukówka (*Eupsilia transversa*), porożnica rdzawnica (*Conistra rubiginea*), porożnica jagodówka (*Conistra vaccinii*) czy porożnica rudogłowa (*Conistra erythrocephala*), mogą zimować w stadium imago i są aktywne w okresie zimowych odwilży (Heintze 1990, Buszko & Nowacki 1991). Progowa temperatura aktywności występujących w Polsce piędzika przedzimka (*Operophtera brumata*) (*Geometridae*), żrenicówki (*Agrochola lychnidis*) i opłonki kozibródki (*Amphipyra tragopoginis*) (*Noctuidae*) wynosi odpowiednio 5–5,5°C, 6,1°C i 6,5°C (Taylor 1963, Alma 1970 – cyt. za Haysem *et al.* 1992). Latające osobniki zimówka ogołotniaka (*Erannis defoliaria*) były obserwowane w

temperaturze  $-1,2^{\circ}\text{C}$ , a piędzika przedzimka w temperaturze  $-2,6^{\circ}\text{C}$  mierzonej metr nad powierzchnią ziemi (Buszko & Nowacki 1991). Na podstawie przytoczonych danych można przypuszczać, że niektóre gatunki ciem mogą stanowić bazę pokarmową nocków rudych w okresie zimowym. Wydaje się, że przedstawiona powyżej lista gatunków motyli może się okazać przydatna w aktywnej ochronie nietoperzy. Sadzenie roślin żywicielskich larw wymienionych gatunków motyli w pobliżu schronień zimowych może przyczynić się do zwiększenia bazy pokarmowej tych ssaków w okresie zimowym i wczesnowiosennym.

Wiosną i wczesnym latem nocki rude żerują wśród drzew, a pod koniec lata prawie wyłącznie nad wodami (Nyholm 1965, Jones & Rayner 1988). Otwory wlotowe do podziemi MRU znajdują się na tzw. działkach fortecznych porośniętych lasem i krzewami (Świerkosz 1996), zwykle na dobrze nasłonecznionych szczytach wzniesień. Z tego powodu wylatujące nocki rude nie muszą pokonywać dużych odległości między miejscem zimowania a żerowiskiem. Wstępne badania nad składem pokarmu nocków rudych wylatujących z podziemi MRU w lutym 1998 r., na podstawie analizy odchodów (Schick 1998, Schick *et al.* w przygotowaniu), wykazały obecność łusek ze skrzydeł motyli. Ćmy i muchówki dominowały w składzie zimowego pokarmu nietoperzy w Północnej Karolinie i Wirginii (Whitaker *et al.* 1997).

Średnia temperatura stycznia na Ziemi Lubuskiej w latach 1881–1930 wynosiła  $-1,5^{\circ}\text{C}$  (Kondracki 1981) a w latach 1989–92 i 1995 wzrosła do  $+1,3^{\circ}\text{C}$  (Tab. 1). Dane te świadczą prawdopodobnie o zmianach klimatu spowodowanych efektem cieplarnianym. Na podstawie prognoz zmian klimatycznych (Sohi 1992) można spodziewać się wzrostu częstości żerowania nietoperzy w okresie zimowym.

### 7.3.5. Strategie hibernacji w zależności od płci i wieku

Z powodu trudności w oznaczaniu wieku nietoperzy w poprzednich badaniach niemożliwe było opisanie różnic w dynamice masy ciała osobników dorosłych i młodocianych w czasie hibernacji w warunkach naturalnych. Odkrycie dodatkowej zależności między wielkością strat masy ciała a masą ciała na początku hibernacji (Ryc. 27 i 28), jak i szerokiego zakresu zmienności strat masy (Tab. 19, 21 i 22), pozwala przypuszczać, że budżet energetyczny zimujących nietoperzy nie jest ograniczony w takim stopniu jak wcześniej przypuszczano. W niektórych sezonach, dzięki sprzyjającym warunkom meteorologicznym w okresie jesiennym, nietoperze mogą zgromadzić większe rezerwy

energetyczne umożliwiające im większą aktywność w czasie hibernacji, związaną prawdopodobnie z okresem godowym.

U nocka rudego kojarzenie zdaje się być losowe, a samce w czasie całego sezonu hibernacji mogą wielokrotnie kopulować z wieloma samicami (Bogdanowicz 1994). Prowadziło to do znacznego osobniczego zróżnicowania wydatków energetycznych w czasie hibernacji. W podziemiach MRU ok. 6% kopulacji osobników badanego gatunku obserwowano na przełomie stycznia i lutego i ok. 2% w marcu (Urbańczyk 1991a). W tym zimowisku średnie wartości wszystkich parametrów spadku masy samców były większe niż samic (Tab. 21 i 22), w przeciwieństwie do sztolni w Sowiej Dolinie, gdzie spadki masy dorosłych samców i samic były bardzo zbliżone (Tab. 17). Warto jednak pamiętać, że zagęszczenie populacji nocka rudego było sześciokrotnie większe w MRU. Zapewne czynnikiem wpływającym na wielkość spadków masy ciała u dorosłych samców jest liczba samic w schronieniu zimowym.

Zmienność wszystkich parametrów opisujących spadek masy ciała u dorosłych samic w Sowiej Dolinie była nieznacznie mniejsza niż u dorosłych samców (Tab. 17), natomiast samice zimujące w podziemiach MRU charakteryzowały się 2–3 razy większą zmiennością analogicznych parametrów niż samce (Tab. 22). Różnice te są spowodowane żerowaniem nietoperzy w MRU pod koniec sezonu hibernacji. Opisane przypadki stabilizacji a niekiedy nawet wzrostu średniej masy ciała w drugiej i trzeciej dekadzie lutego oraz w pierwszej dekadzie marca (Tab. 24), dotyczące dorosłych i młodocianych samic *M. daubentonii*, pozwalają przypuszczać, że przyczyną żerowania może być okres rozrodu. Wcześniejsza implantacja umożliwia wcześniejszy poród, a wcześniej urodzone młode mają wyższą przeżywalność w czasie pierwszej hibernacji niż młode urodzone później w danym roku (Ransome 1990). Z tego powodu długość czasu spędzanego w torporze zmniejsza się w miarę upływu ciąży (Racey & Speakman 1987).

Zwiększenie frekwencji samic na powierzchni położonej najbliżej otworu wejściowego do podziemi MRU, co odnotowano w marcu w dwóch sezonach obserwacji (Ryc. 44), było prawdopodobnie spowodowane wcześniejszym rozpoczęciem żerowania przez samice niż przez samce. Żerowanie w okresie przedwiośnia, przy niskich zagęszczeniach owadów, jest energetycznie kosztowne, a nieudane żerowanie może powodować zmniejszenie wielkości rezerw energetycznych. Z tego powodu zostało ono określone jako „ryzykowna strategia mająca wartość przystosowawczą” (adaptive risk-prone strategy; Stephens 1981 – cyt. za Brighamem 1987). Wartość przystosowawcza tej strategii zimowania polega u samic na

zgromadzeniu rezerw energetycznych już wczesną wiosną, co zapewnia utrzymanie stałej temperatury ciała i umożliwia owulację, zapłodnienie i implantację, które nie mogą nastąpić w torporze (Racey 1982). Przedstawiona hipoteza w sposób „najbardziej oszczędny” tłumaczy różnice w dynamice masy ciała samców i samic badanego gatunku.

Wczesną wiosną w warunkach niskich zagęszczeń owadów konkurencja o pokarm między samicami i samcami nocka rudego powinna być bardzo silna. Samice, z powodu większych wymiarów ciała (Ruprecht 1981, Bogdanowicz 1990, 1992, 1994), mogą prawdopodobnie bardziej efektywnie bronić terytoriów i zdobywać pokarm w tym okresie. Przyczyną wcześniejszego opuszczania zimowisk przez samce nocka rudego (Speakman 1991) może być wewnątrzgatunkowa konkurencja o pokarm, na terenach otaczających schronienia zimowe. Potwierdzenie tych założeń wymaga przeprowadzenia dodatkowych obserwacji.

W obu badanych populacjach średni spadek masy ciała u osobników młodocianych był mniejszy niż u osobników dorosłych (Tab. 18, 21 i 22). Na podstawie przeprowadzonych obserwacji można stwierdzić, że ten efekt został osiągnięty w wyniku wyboru dwóch różnych strategii zimowania. (1) W podziemiach MRU mniejsze straty masy ciała osobników młodocianych były wynikiem żerowania w zimie i wczesną wiosną (Tab. 24), wymuszonego bardzo szybką utratą rezerw energetycznych w okresie od listopada do stycznia (Ryc. 31 i 32). Zimowe żerowanie z powodu krytycznie niskiego poziomu rezerw energetycznych zostało również stwierdzone w czasie wcześniejszych badań nad innymi gatunkami nietoperzy (Brigham 1987). Wyniki przeprowadzonych obserwacji wskazują, że przyczyną zimowej aktywności osobników młodocianych zimujących w MRU jest konieczność uzupełnienia deficytu energii i potwierdzają hipotezę o zimowej aktywności nietoperzy spowodowanej deficytem energii (energy maximization hypothesis) (Ransome 1968, 1985, Avery 1985 i inni). (2) Mniejszy średni spadek masy ciała osobników młodocianych w sztolni w Sowiej Dolinie (Tab. 18) świadczy o istnieniu innego mechanizmu kontrolowania zużycia energii. Polega on na zimowaniu w niskich temperaturach i w szczelinach, co umożliwia zmniejszenie częstości spontanicznych przebudzeń (rozdział 5). Ten sposób kontrolowania budżetu energetycznego osobników z populacji występujących w zimnym klimacie był przewidywany przez autorów kanadyjskich (Thomas *et al.* 1990*b*) na podstawie wyników badań laboratoryjnych.

### 7.3.6. Wpływ klimatu na dynamikę masy

Na podstawie porównania danych klimatycznych (Kondracki 1981, Piasecki 1997, Tab. 1) można przyjąć, że okres hibernacji u ncocków rudych zimujących w sztolni w Sowiej Dolinie rozpoczyna się 20–30 dni wcześniej i kończy 20–30 dni później niż u osobników tego gatunku zimujących w podziemiach MRU. W Karkonoszach średnia temperatura stycznia wynosi  $-2,9^{\circ}\text{C}$ , a przedwiośnie kończy się w trzeciej dekadzie marca (Kondracki 1981, Piasecki 1997), co praktycznie uniemożliwia osobnikom z populacji górskich żerowanie w zimie.

Stwierdzenie bardzo istotnej ( $P < 0,001$ ) dodatniej zależności między masą ciała na początku i na końcu hibernacji w sztolni w Sowiej Dolinie (Ryc. 26) wydaje się potwierdzać brak możliwości żerowania w zimie. Jest to rezultat zgodny z wynikami badań laboratoryjnych (Speakman & Racey 1989) na podstawie których przewidywano większą przeżywalność osobników o większych masach ciała na początku hibernacji i wykluczano zimowe żerowanie jako mechanizm kontroli zużycia energii.

Dorosłe samice i samce z Sowiej Doliny miały wolniejszy spadek masy ciała niż osobniki z tych samych grup z MRU (Tab. 17 i 21), co spowodowało, że ich średnie masy i wartości BCI w marcu różniły się w sposób istotny na korzyść tych pierwszych (Tab. 26) i umożliwiały im dalszą hibernację. Najpewniej mniejsze spadki masy ciała nietoperzy z populacji górskiej są adaptacją do zimnego klimatu, z długim okresem hibernacji i z brakiem możliwości żerowania w zimie i wczesną wiosną.

Osobniki aktywne w schronieniach zimowych budzą inne zimujące osobniki (Thomas 1995, Jurczyszyn 1996). Należy zatem przypuszczać, że częstość przebudzeń może być dodatnio skorelowana z zagęszczeniem, a to było sześciokrotnie mniejsze w sztolni w Sowiej Dolinie niż w podziemiach MRU. Zastanawiające jest, że liczebność zimowych kolonii nietoperzy w górach jest znacznie mniejsza niż na nizinach i wyżynach (Wołoszyn 1994). Na podstawie uzyskanych wyników (Tab. 17, 18, 20, 21 i 24) można przyjąć hipotezę roboczą zakładającą, że o wielkości kolonii zimowych decydują międzypopulacyjne różnice w budżetach energetycznych.

Większe wymiary ciała osobników z populacji występujących w zimnym klimacie są przystosowaniem do gromadzenia większej masy tłuszczu przed hibernacją (Williams & Findley 1979, Burnett 1983, Bogdanowicz 1990). Wyniki pomiarów długości przedramienia u dorosłych samic z obu populacji są zgodne z wynikami innych autorów (Williams & Findley 1979, Burnett 1983, Bogdanowicz 1990, 1992). Dorosłe samice zimujące w górach mają



większe wymiary ciała niż zimujące na nizinach ( $P < 0,01$ ). Samice północnoamerykańskiego mrocza *Eptesicus fuscus* były znacznie większe od samców w regionach położonych w zimniejszym klimacie (Burnett 1983). Stwierdzenie większych różnic w średnich długościach przedramienia między dorosłymi samicami i samcami nocka rudego w Sowiej Dolinie niż w podziemiach MRU zdaje się potwierdzać wyniki Burnetta (1983) (patrz także Williams & Findley 1979, Bogdanowicz 1990, 1992). Niemniej jednak zadziwiający jest brak różnic w wielkości przedramienia u dorosłych samców z populacji górskiej i nizinnej.

W klimacie górskim, w którym okres hibernacji jest od 40 do 60 dni dłuższy niż na nizinach, presja selekcyjna jest skierowana na gromadzenie większych rezerw energetycznych. Brak różnic w średnich długościach przedramienia u dorosłych samców z porównywanych populacji i ich podobna średnia masa ciała na początku hibernacji (Tab. 26) może być wynikiem ograniczenia maksymalnej masy tłuszczu gromadzonego przed hibernacją wynikającej z mechaniki lotu. Siła udźwigu skrzydeł osiąga większe wartości przy większej masie ciała i jest ujemnie skorelowana ze zdolnością manewrową (Norberg & Rayner 1987, Jones & Rayner 1988). Być może maksymalna masa tłuszczu gromadzonego przed hibernacją jest ograniczona, ponieważ wpływa na zmniejszenie zdolności manewrowej. Za taką interpretacją przemawia fakt, że w okresie jesiennej akumulacji tłuszczu u nocków rudych w MRU maksymalne masy ciała dorosłych samców były o ok. 1 g mniejsze niż dorosłych samic (Łupicki & Kokurewicz, w przygotowaniu). Rozwiązanie tego problemu wymaga przeprowadzenia dalszych badań laboratoryjnych i terenowych.

W marcu średnie masy ciała i wartości BCI u osobników młodocianych z populacji górskiej były mniejsze niż u osobników z populacji nizinnej (Tab. 26). W tym miesiącu w sztolni w Sowiej Dolinie zważono zaledwie 9 osobników młodocianych. W okresie od grudnia do lutego osobniki młodociane prawdopodobnie zimują w szczelinach lub między kamieniami na dnie sztolni, zmniejszając w ten sposób zużycie energii (Ryc. 16). U *Eptesicus fuscus* osobniki wylatujące ze schronień zimowych miały znacznie mniejsze masy ciała niż osobniki obserwowane w torporze (Brigham 1987). Nie można wykluczyć, że w marcu jedynie młodociane osobniki o najmniejszych masach ciała próbowały żerować i z tego powodu tylko one zostały zważone, co wpłynęło na uzyskany wynik.

Większy spadek masy ciała u osobników z populacji nizinnej niż z populacji górskiej (Tab. 16, 17, 18 i 21) jest najpewniej spowodowany wpływem klimatu na budżet energetyczny osobników młodocianych. Z drugiej jednak strony, wyższe zużycie energii u osobników młodocianych z populacji nizinnej może być wynikiem wczesnego osiągnięcia

dojrzałości płciowej i okresem godowym. Samce nocka rudego mogą osiągać dojrzałość płciową po zakończeniu wzrostu już w pierwszym roku życia (Kokurewicz & Bartmańska 1992), a tempo wzrostu zależy od warunków troficznych (Entwistle *et al.* 1998). Można przypuszczać, że procent osobników młodocianych osiągających dojrzałość płciową w pierwszym roku życia jest większy w populacjach nizinnych niż w górskich.

### 7.3.7. Porównanie zużycia energii w warunkach laboratoryjnych i naturalnych

Na podstawie wyników badań laboratoryjnych (Tab. 4, Ryc. 10) również w warunkach naturalnych oczekiwano mniejszych strat masy ciała osobników o dużych wymiarach oraz większych strat u osobników młodocianych w czasie zimowania.

U indywidualnie znakowanych osobników w Sowiej Dolinie ( $n=23$ ) nie stwierdzono zależności między jakimkolwiek z badanych parametrów spadku masy ciała a długością przedramienia. W podziemiach MRU, w okresie od listopada do lutego, najmniejsze średnie dzienne spadki masy odnotowano u osobników najmniejszych w drugim sezonie, a u osobników o średnich wymiarach w trzecim sezonie obserwacji. Maksymalna różnica strat masy ciała między osobnikami różniącymi się długością przedramienia, obliczona dla średniej długości okresu obserwacji, wynosiła 0,14–0,17 g. Energetyczny koszt jednego przebudzenia, zmierzony u kilku gatunków nietoperzy o masach ciała zbliżonych do obserwowanych u nocka rudego w warunkach laboratoryjnych waha się od 0,05 do 0,108 g (Thomas *et al.* 1990b, Speakman *et al.* 1991a), a w warunkach naturalnych od 0,135 do 0,250 g (Krzanowski 1961, Stebbings 1969, Fenton 1970). Wydaje się zatem, że obserwowane różnice w stratach masy ciała nie mają biologicznego znaczenia.

Wszystkie wartości parametrów spadku masy ciała u osobników młodocianych z obu badanych populacji były mniejsze niż u osobników dorosłych (Tab. 16, 18 i 21). Przyczyną braku zgodności wyników uzyskanych w warunkach laboratoryjnych i naturalnych (Tab. 4, Ryc. 10) jest najprawdopodobniej behawioralna regulacja tempa spadku (Tab. 19 i 23), która zgodnie z hipotezą Ransome'a (1985, 1990), polega na żerowaniu w czasie zimy oraz na zimowaniu w niskich temperaturach, co umożliwia zmniejszenie częstości spontanicznych przebudzeń (Tab. 13).

Pomiary zużycia energii w warunkach laboratoryjnych mogą okazać się przydatne przy konstruowaniu modeli budżetów energetycznych nietoperzy i testowania przyjętych założeń podczas obserwacji terenowych. W tym celu konieczne było wykazanie porównywalności uzyskanych wyników oraz dokonanie oceny ich przydatności do dalszych badań. Pierwszym

krokiem było przeliczenie średnich spadków masy obserwowanych w warunkach terenowych w sztolni w Sowiej Dolinie na jednostki energii (Tab. 27), przyjmując za Speakmanem *et al.* (1991a) energetyczny równoważnik tłuszczu wynoszący 39,41 kJ g<sup>-1</sup> i cieplny równoważnik tlenu – 19,66 J mlO<sub>2</sub><sup>-1</sup>. Różnice między średnimi długościami przedramienia u osobników badanych w laboratorium ( $\bar{X}$ =36,98, SD=1,24, min–max – 35,15–39,40, *n*=12) i zimujących w Sowiej Dolinie ( $\bar{X}$ =38,45, SD=1,23, min–max – 36,40–40,60, *n*=23) były istotne statystycznie (ANOVA, F=11,1, df=33, *P*<0,01), dlatego do porównania wykorzystano średnie zużycie tlenu na gram masy ciała w ciągu godziny.

Z powodu energetycznych kosztów spontanicznych przebudzeń i aktywności lokomotorycznej norków rudych zimujących w warunkach naturalnych ich średnie zużycie tlenu było większe niż zmierzone w warunkach laboratoryjnych (Tab. 27). Przedstawione obliczenia wskazują, że wyniki badań respirometrycznych są porównywalne z rezultatami obserwacji terenowych i zwiększają wiarygodność pomiarów dokonanych w laboratorium.

Tabela 27. Porównanie zużycia tlenu (ml g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) u indywidualnie znakowanych norków rudych w warunkach naturalnych w Sowiej Dolinie i w warunkach laboratoryjnych.

Miejsce obserwacji	Osobniki dorosłe	Osobniki młodociane	Razem
	$\bar{X}$ , SD, min–max, <i>n</i>	$\bar{X}$ SD, min–max, <i>n</i>	$\bar{X}$ , SD, min–max, <i>n</i>
Sowia Dolina (warunki naturalne)	0,189 0,0483 0,081–0,272 16	0,120 0,0346 0,074–0,179 7	0,168 0,0544 0,074–0,272 23
laboratorium (warunki sztuczne)	0,064 0,0565 0,022–0,176 6	0,174 0,1164 0,052–0,339 6	0,119 0,1046 0,022–0,339 12

Drugim krokiem było obliczenie na podstawie średnich wartości zużycia tlenu w warunkach laboratoryjnych, wielkości energetycznych kosztów torporu hibernacyjnego u osobników młodocianych i dorosłych w podziemiach MRU i sztolni w Sowiej Dolinie, w okresach o długości odpowiednio 121 i 118 dni (Tab. 28). Średnie masy osobników dorosłych i młodocianych wykorzystane w obliczeniach wynosiły odpowiednio 9,4 i 8,4 g (MRU) oraz 9,6 i 8,5 (Sowia Dolina) (Tab. 26).

Przewidywane koszty torporu hibernacyjnego osobników młodocianych z MRU i Sowiej Doliny (ok. 2,0 g tłuszczu) były większe niż obserwowane w czasie hibernacji w warunkach naturalnych (1,8 i 1,7 g, Tab. 28). Ponadto do obliczonych kosztów torporu należy dodać wysokie koszty spontanicznych przebudzeń (Thomas 1973, Thomas *et al.* 1990b).

Tabela 28. Porównanie strat masy tłuszczu przewidywanych na podstawie wyników badań laboratoryjnych i obserwowanych w warunkach naturalnych w sztolni w Sowiej Dolinie i MRU.

Klasa	Koszty torporu przewidywane na podstawie wyników badań laboratoryjnych (g)	Średnie straty masy tłuszczu obserwowane w warunkach naturalnych (g)
Osobniki młodociane MRU	ok. 2,0	1,8
Osobniki młodociane Sowiej Dolina	ok. 2,0	1,7
Osobniki dorosłe MRU	ok. 0,9	2,3
Osobniki dorosłe Sowiej Dolina	ok. 0,9	2,2–2,4

Na podstawie przeprowadzonego porównania można stwierdzić, że średnie wartości zużycia energii u osobników młodocianych z populacji brytyjskich (Tab. 4) są nieprzydatne do konstruowania modeli budżetu energetycznego osobników zimujących w warunkach naturalnych w Środkowej Europie. Wysokie wartości średniego zużycia energii u osobników młodocianych uzyskane w warunkach laboratoryjnych są prawdopodobnie wynikiem wzrostu nietoperzy trwającego dłużej w warunkach klimatycznych Wielkiej Brytanii niż w Środkowej Europie (zobacz rozdział 4). Idąc dalej można spodziewać się znacznego obniżenia poziomu metabolizmu u osobników młodocianych rozpoczynających hibernację w warunkach naturalnych w Wielkiej Brytanii lub ich żerowania w okresie zimowym.

Przewidywane energetyczne koszty torporu hibernacyjnego u osobników dorosłych z MRU i sztolni w Sowiej Dolinie (ok. 0,9 g tłuszczu) były znacznie mniejsze niż obserwowane w czasie hibernacji w warunkach naturalnych (2,2–2,4 g, Tab. 28). Większe energetyczne koszty przebudzeń w warunkach naturalnych niż w laboratoryjnych są spowodowane znacznymi stratami wody w czasie przebudzenia (Speakman *et al.* 1991a). Z tego powodu do

dalszych obliczeń wykorzystano wyniki badań laboratoryjnych. W Tab. 29 obliczono liczbę spontanicznych przebudzeń w czasie 118 dni hibernacji w sztolni w Sowiej Dolinie i 121 dni hibernacji w podziemiach MRU, przyjmując koszt jednego przebudzenia w granicach od 107,9 mg (Thomas *et al.* 1990b) do 50, 0 mg (Speakman *et al.* 1991a), 3-godzinną długość fazy stałocieplności oraz zakładając, że obudzony osobnik nie latał po przebudzeniu (Thomas *et al.* 1990b). Wyliczony w ten sposób czas nieprzerwanego torporu u osobników dorosłych w ciągu 118 i 121 dni hibernacji wynosił 4–10 dni, a liczba spontanicznych przebudzeń wahała się od 12 do 30 (Tab. 29). Dla porównania, długość torporu obserwowana w czasie hibernacji w warunkach naturalnych wynosiła 14–22 dni w Holandii (Daan 1973), 11–15 w Niemczech (Harrje 1994) i 4–14 dni (średnio 6) w podziemiach MRU (Kokurewicz *et al.* w przygotowaniu).

Tabela 29. Oczekiwana liczba spontanicznych przebudzeń u dorosłych nocków rudych w sztolni w Sowiej Dolinie i w podziemiach MRU.

Zimowisko	Energetyczne koszty torporu przewidywane na podstawie wyników badań laboratoryjnych (g)	Średnie straty masy tłuszczu obserwowane w warunkach naturalnych (g)	Różnica obliczonych i obserwowanych strat masy tłuszczu	Liczba przebudzeń (107,9 mg) oraz długość okresu torporu (dni)	Liczba przebudzeń (50 mg) oraz długość okresu torporu (dni)
Sowia Dolina	0,9	2,2–2,4	1,3–1,5	12–14 8–10	26–30 4
MRU	0,9	2,3	1,4	13 9	28 4

Otrzymane wyniki (Tab. 29), pomimo wielu ograniczeń związanych m. in. z brakiem badań nad aktywnością nietoperzy po przebudzeniu, pozwalają stwierdzić, że pomiary zużycia tlenu w warunkach laboratoryjnych mogą być przydatne do konstruowania modeli budżetu energetycznego jedynie w przypadku dorosłych osobników *M. daubentonii* zimujących w warunkach naturalnych. Przeprowadzone obliczenia wskazują, że kontrola liczby spontanicznych przebudzeń jest najskuteczniejszym sposobem regulacji budżetu energetycznego u zimujących nietoperzy.

## 8. Wnioski

1. Zużycie energii u dorosłych osobników *M. daubentonii* w Wielkiej Brytanii, zmierzone w warunkach laboratoryjnych, było porównywalne z obliczonym dla osobników z dwóch populacji badanych w warunkach naturalnych w Polsce. Przeprowadzone porównania wskazują, że kontrola liczby spontanicznych przebudzeń jest najskuteczniejszym sposobem monitorowania budżetu energetycznego.
2. Większe zużycie energii u osobników młodocianych (<1 rok) z populacji brytyjskich niż badanych w Polsce było prawdopodobnie spowodowane wydłużoną fazą wzrostu u tych pierwszych. W łagodniejszym, praktycznie pozbawionym zimy termicznej klimacie Wysp Brytyjskich dobór naturalny prawdopodobnie nie eliminuje osobników młodocianych, posiadających wyższe energetyczne koszty torporu, w takim stopniu jak w kontynentalnej części Europy. Zużycie energii u norków rudych z populacji z Wielkiej Brytanii w temperaturze otoczenia 5°C (badania własne) było sześciokrotnie wyższe niż stwierdzone u blisko spokrewnionego północnoamerykańskiego gatunku *Myotis lucifugus*, badanego w Ontario w Kanadzie (dane z literatury). Przyczyną stwierdzonych różnic jest prawdopodobnie fizjologiczna adaptacja nietoperzy do klimatu. Łagodny klimat Wysp Brytyjskich powoduje skrócenie okresu hibernacji i umożliwia żerowanie w zimie.
3. Ujemna zależność między zużyciem energii a długością przedramienia, stwierdzona w badaniach laboratoryjnych, nie została potwierdzona w czasie obserwacji terenowych. Przyczyną braku zgodności wyników jest możliwość kontrolowania przez nietoperze szybkości zużywania energii w czasie hibernacji w warunkach naturalnych.
4. Istotne statystycznie różnice w średnich wartościach preferowanych parametrów miejsca hibernacji (temperatury, wilgotności względnej, selekcji mikrosiedlisk, prędkości przepływu powietrza i wysokości miejsca hibernacji) pomiędzy osobnikami młodocianymi i dorosłymi, świadczy o decydującym wpływie wieku na wybiórczość środowiskową w czasie zimowania. Osobniki młodociane, posiadające mniejsze rezerwy energetyczne na początku hibernacji, zimowały w niższych temperaturach, w szczelinach i w miejscach położonych niżej niż osobniki dorosłe. Wpływ zimowania w niskich temperaturach na oszczędność energii jest pośredni, ponieważ zmniejsza częstość spontanicznych przebudzeń – najkosztowniejszego energetycznie składnika hibernacji. Budzenie się w szczelinach prawdopodobnie umożliwia zmniejszenie wymiany ciepła z otoczeniem i tym samym również zredukowanie jego energetycznych kosztów.

Zmniejszenie wysokości miejsca zimowania pozwala na zimowanie w niskich temperaturach (jak i przy wysokiej wilgotności względnej powietrza) i jest prawdopodobnie najczęściej występującym sposobem regulacji szybkości zużywania rezerw energetycznych.

5. Mniejsze straty masy ciała u osobników młodocianych niż u osobników dorosłych zimujących w tej samej koloni, obserwowane zarówno w sztolni w Sowiej Dolinie jak i w podziemiach MRU, były wynikiem stosowania dwóch różnych strategii zimowania. Osobniki młodociane z populacji nizinnej (MRU) miały mniejsze straty masy ciała w wyniku żerowania w zimie i w czasie przedwiośnia. W populacji górskiej (Sowia Dolina), gdzie zimowe żerowanie jest praktycznie niemożliwe, mniejszy spadek masy ciała był osiągnięty poprzez zmniejszenie częstości spontanicznych przebudzeń, dzięki zimowaniu w niskiej temperaturze i w szczelinach.
6. Osobniki młodociane preferowały skupiska występujące w niskich temperaturach oraz w miejscach o niskiej wilgotności i szybkim przepływie powietrza. Zimowanie w skupiskach umożliwiało im obniżenie poziomu metabolizmu, zmniejszenie utraty wody w wyniku parowania i zredukowanie energetycznych kosztów przebudzeń w wyniku zwiększenia izolacji termicznej. Decydujący wpływ na preferowanie małych skupisk przez osobniki młodociane mają prawdopodobnie przebudzenia powodowane przez inne nietoperze.
7. Optymalne temperatury zimowania, wyznaczone na podstawie obserwacji największych zagęszczeń zimujących osobników, były relatywnie wysokie na początku i na końcu okresu hibernacji, a niskie w najchłodniejszych miesiącach sezonu zimowego. Może to być związane z późnojesiennym i wczesnowiosennym żerowaniem. Przemieszczanie się zimujących nietoperzy w pobliże otworów wejściowych w kolejnych miesiącach sezonu hibernacji, szczególnie wczesną wiosną, umożliwia synchronizację częstości przebudzeń z temperaturą zewnętrzną oraz zdobycie informacji o możliwości żerowania.
8. Wzrost, brak lub zahamowanie tempa spadku masy ciała zaobserwowane u dorosłych i młodocianych samic oraz młodocianych samców *M. daubentonii* w styczniu, lutym i marcu świadczy o ich żerowaniu w czasie zimowych ociepleń i w okresie przedwiośnia. Dotyczy to szczególnie dorosłych i młodocianych samic w lutym i marcu, co w połączeniu ze wzrostem ich frekwencji na powierzchni położonej najbliżej otworu wejściowego, sugeruje, że w tym przypadku przyczyną żerowania jest najpewniej okres rozrodu rozpoczynający się tuż po zakończeniu hibernacji. Żerowanie w okresie

- przedwiośnia pozwala na utrzymanie stałej temperatury ciała, umożliwiającej owulację, zapłodnienie i implantację, które nie mogą nastąpić w torporze.
9. Dodatnia zależność między wielkością strat masy ciała a jego masą na początku hibernacji oraz szeroki zakres zmienności średnich dziennych strat masy, pozwalają przypuszczać, że budżet energetyczny zimujących nietoperzy nie jest ograniczony w takim stopniu jak wcześniej przypuszczano. Wielkość rezerw energetycznych, zmienna w poszczególnych sezonach, determinuje aktywność nietoperzy w czasie hibernacji.
  10. W podziemiach MRU zagęszczenie populacji nocka rudego było sześciokrotnie większe niż w sztolni w Sowiej Dolinie, a średnie wartości wszystkich parametrów spadku masy ciała u dorosłych samców były znacznie większe niż u dorosłych samic. Wynik ten wskazuje na możliwość wpływu zagęszczenia populacji i okresu godowego na strategię zimowania.
  11. Osobniki młodociane rozpoczynające hibernację miały większe masy ciała w populacji o mniejszym zagęszczeniu (Sowia Dolina). Wynik ten sugeruje istnienie wewnątrzgatunkowej konkurencji o pokarm między osobnikami dorosłymi a młodocianymi w okresie jesiennej akumulacji tłuszczu. Potwierdzenie tego założenia wymaga przeprowadzenia dalszych badań.
  12. Dodatnia zależność między temperaturą powietrza a wysokością miejsca hibernacji, stwierdzona w obu stanowiskach, sugeruje, że zimowanie osobników dorosłych w wyżej położonych miejscach może być energetycznie kosztowną strategią unikania drapieżnictwa. Mniejsza wysokość miejsca zimowania osobników młodocianych, umożliwiająca zmniejszenie energetycznych kosztów hibernacji, pozwala przewidywać, że presja selekcyjna dotyczy w większym stopniu osobników w pierwszym roku życia, posiadających mniejsze rezerwy energetyczne.
  13. Frekwencja osobników zimujących w szczelinach zależy od ich kondycji oraz od temperatury panującej na zewnątrz schronień zimowych. Wydaje się zatem, że przynajmniej w niektórych zimowiskach fluktuacje liczebności nietoperzy w czasie hibernacji mogą być spowodowane sezonowymi zmianami wybiórczości środowiskowej. W czasie badań monitoringowych proponowane jest przeprowadzenie kontrolnych wazń reprezentatywnej próby osobników poszczególnych gatunków na początku hibernacji, wykorzystanie danych meteorologicznych, dokonywanie pomiarów warunków mikroklimatycznych oraz stosowanie różnej metodyki liczeń zimowych w schronieniach o statycznym i dynamicznym typie mikroklimatu.



## 9. Podziękowania

Przeprowadzenie obserwacji było możliwe dzięki życzliwości i pomocy wielu osób, którym chciałbym serdecznie podziękować.

Mojemu promotorowi, doc. dr hab. Wiesławowi Bogdanowiczowi, za wiele cennych uwag, stymulujące dyskusje i poświęcony mi czas.

Panu Philowi W. Richardsonowi za nauczenie mnie sposobu oznaczania wieku nocków rudyh, na długo przed opublikowaniem pierwszej pracy na ten temat.

Profesorowi Johnowi R. Speakmanowi za umożliwienie przeprowadzenia pomiarów zużycia energii w kierowanym przez niego laboratorium oraz za cenne uwagi i opiekę naukową w czasie mojej pracy w Energetic Research Group.

Profesorowi Paulowi A. Racey'owi, Dyrektorowi Instytutu Zoologii Uniwersytetu w Aberdeen, za zapewnienie środków finansowych umożliwiających mój pobyt w Instytucie oraz za wielogodzinne dyskusje na temat nietoperzy, których wpływu na moje rozumienie ekologii tych ssaków nie sposób do dziś przecenić.

Doktorowi Garethowi Jonesowi z Uniwersytetu w Bristolu za nieocenioną i nieustającą pomoc i literaturę.

Profesorowi Andrzejowi Wiktorowi, Dyrektorowi Muzeum Przyrodniczego Uniwersytetu Wrocławskiego, za wyrażenie zgody na długoterminowy wyjazd zagraniczny oraz za wiele cennych uwag do moich pierwszych prac.

Profesorowi Ludwikowi Tomiałojciowi z Muzeum Przyrodniczego Uniwersytetu Wrocławskiego za opiekę naukową w czasie mojej pracy w Muzeum.

Pani dr Zofii Czarnej, Kierownikowi Katedry Zoologii Akademii Rolniczej we Wrocławiu, za pomoc i cierpliwość.

Moim kolegom z Instytutu, Dr. Abi C. Entwistle i Dr. Colinowi M. C. Catto, za wszechstronną pomoc.

Renacie Paszkiewicz i Rafałowi Szkudlarkowi, z Instytutu Zoologii Uniwersytetu Wrocławskiego oraz Darkowi Łupickiemu i Piotrowi Schickowi za pomoc w obserwacjach terenowych, długie dyskusje i bieżącą krytykę.

Obserwacje w rezerwacie „Nietoperek” były możliwe dzięki zezwoleniom Ministerstwa Ochrony Środowiska Zasobów Naturalnych i Leśnictwa nr OPrp-4074-116/90 i Opog. 4201/14/99.

## 10. Literatura

- Alma, P. J. (1970): A study of the activity and the behaviour of the winter moth *Operophtera brumata* (L.) (Lep., Hydrimenidae). *Entomol. Mon. Mag.*, **105**: 258-265. [ cyt. za Haysem *et al.* 1992 ].
- Anthony, E. L. P. (1988): Age determination in bats. Str. 47-58, w: Kunz, T. H. (red.): Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Asdell, S. A. (1964): Patterns of mammalian reproduction. Chiroptera. Cornell University Press, Ithaca.
- Avery, M. I. (1985): Winter activity of pipistrelle bats. *J. Anim. Ecol.*, **54**: 721-738.
- Baagøe, H. J., H. J. Degn & P. Nielsen (1988): Departure dynamics of *Myotis daubentoni* (Chiroptera) leaving a large hibernaculum. *Meddelelser Dansk Naturhist. Forening*, **147**: 7-24. [ cyt. za Bogdanowiczem 1994 ].
- Bárta, Z., J. Červený, J. Gaisler, P. Hanák, V. Hanák, I. Horáček, L. Hůrka, P. Miles, M. Nevrlý, Z. Rumler, J. Sklenář & J. Žalman (1981): Results of winter census of bats in Czechoslovakia; 1969-1979. *Sb. Okresního muz. v Mostě*, **3**: 71-116.
- Bagrowska-Urbańczyk, E. & Z. Urbańczyk (1983): Structure and dynamics of a winter colony of bats. *Acta theriol.*, **28**: 183-196.
- Beck, A. (1995): Fecal analysis of European bat species. *Myotis*, **33-34**: 109-119.
- Bekker, J. P. (1988): Watervleermuis *Myotis daubentoni* als prooi van steenmarter *Martes foina* in ondergrondse mergelgroeven. *Lutra*, **31**: 82-85. [ cyt. za Bogdanowiczem 1994 ].
- Bezem, J. J., J. W. Sluiter & P. F. van Heerdt (1960): Population statistics of five species of the genus *Myotis* and one of the genus *Rhinolophus*, hibernating in the caves of S. Limburg. *Arch. Néerl. de Zool.*, **13**: 511-539.
- Bogdanowicz, W. (1983): Community structure and interspecific interactions in bats hibernating in Poznań. *Acta theriol.*, **28**: 357-370.
- Bogdanowicz, W. (1990): Geographic variation and taxonomy of Daubenton's bat, *Myotis daubentoni*, in Europe. *J. Mammal.*, **71**: 205-218.
- Bogdanowicz, W. (1992): Sexual dimorphism in size of the skull in European *Myotis daubentoni* (Mammalia: Chiroptera). Str. 17-25, w: I. Horáček & V. Vohralík (red.): Prague studies in mammalogy. Charles University Press, Praha.
- Bogdanowicz, W. (1994): *Myotis daubentonii*. *Mammal. Species*, **475**: 1-9.
- Bogdanowicz, W. & Z. Urbańczyk (1983): Some ecological aspects of bats hibernating in city of Poznań. *Acta theriol.*, **28**: 371-385.

- Bogdanowicz, W. & D. Kock (1998): Quoting and spelling names of species from H. Kuhl's "Die deutschen Fledermäuse". *Bat Res. News*, **39**: 4-5.
- Boonman, A. M., M. Boonman, F. Bretschneider & W. A. van de Grind (1998): Prey detection in trawling insectivorous bats: duckweed affects hunting behaviour in Daubenton's bat, *Myotis daubentonii*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **44**: 99-107.
- Brack, V. & J. W. Twente (1985): The duration of the period of hibernation of three species of vespertilionid bats. I. Field studies. *Can. J. Zool.*, **63**: 2952-2954.
- Brigham, M. R. (1987): The significance of winter activity by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*): the influence of energy reserves. *Can. J. Zool.*, **65**: 1240-1242.
- Burbank, R. C. & J. Z. Young (1934): Temperature changes and winter sleep of bats. *J. Physiol.*, **82**: 459-467.
- Burnett, C. D. (1983): Geographic and secondary sexual variation in the morphology of *Eptesicus fuscus*. *Ann. Carneg. Mus. Nat. Hist.*, **52**: 139-162.
- Burnett, C. D. & T. H. Kunz (1982): Growth rates and age estimation in *Eptesicus fuscus* and comparison with *Myotis lucifugus*. *J. Mammal.*, **63**: 33-41.
- Buszko, J. & J. Nowacki (1991): Aktywność zimowa sówkowatych (Lepidoptera, Noctuidae). *Wiad. entomol.*, **10**: 35-41.
- Červený, J. & P. Bürger (1990): Changes in bat population sizes in the Sumava Mts. (South-West Bohemia). *Folia zool.*, **39**: 213-226.
- Corbet, G. B. & J. E. Hill (1991): A world list of mammalian species. Oxford Univ. Press, London.
- Czczuga, B. & A. L. Ruprecht (1982): Carotenoid contents in mammals. II. Carotenoids of some Vespertilionidae from the seasonal variation aspect. *Acta theriol.*, **27**: 83-96.
- Daan, S. (1970): Photographic recording of natural activity in hibernating bats. *Bijdr. Dierk.*, **40**: 13-16.
- Daan, S. (1973): Activity during natural hibernation in three species of vespertilionid bats. *Neth. J. Zool.*, **23**: 1-71.
- Davis, W. H. & H. B. Hitchcock (1965): Biology and migration of the bat, *Myotis lucifugus*, in New England. *J. Mammal.*, **46**: 296-313. [ cyt. za Thomasem *et al.* 1990b ].
- Dinale, G. (1964): Studi sui Chiroterri italiani. II. Il raggiungimento della maturità sessile in *Rhinolophus ferrumequinum* Schreber. *Atti Soc. ital. Sci. nat. Mus. civ. Stor. nat. Milano*, **103**: 141-153.
- Devai, G. & J. Moldovan (1983): An attempt to trace eutrophication in a shallow lake (Balaton, Hungary) using chironomids. Paleolimnology Proceedings of the Third International Symposium on Paleolimnology, Joensuu, Finland. *Hydrobiologia*, **103**: 69-175.

- Entwistle, A. C., P. A. Racey & J. R. Speakman (1998): The reproductive cycle and determination of sexual maturity in male brown long-eared bats, *Plecotus auritus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Zool., Lond.*, **244**: 1-63.
- Ewing, W. G., Studier, E. H. & M. J. O'Farrell (1970): Autumn fat deposition and gross body composition in three species of *Myotis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **36**: 119-129.
- Fabiszewski, J. (1985): Szata roślinna. Str. 191-235, w: Karkonosze Polskie. Polska Akademia Nauk, Oddział we Wrocławiu, Karkonoskie Towarzystwo Naukowe, Wrocław.
- Fenton, M. B. (1970): Population studies of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Ontario. *Life Sci. Contr. R. Ont. Mus.*, **77**: 1-34.
- Findley, J. S. (1970): Phenetic relationships in the genus *Myotis*. *Bijdr. Dierk.*, **40**: 26-29.
- Findley, J. S. (1993): Bats: a community perspective. Cambridge University Press, Cambridge.
- Findley, J. S. & C. J. Jones (1967): Taxonomic relationships of bats of the species *Myotis fortidens*, *M. lucifugus*, and *M. occulatus*. *J. Mammal.*, **48**: 429-444.
- Fisher, K. C. & J. F. Manery (1967): Water and electrolyte metabolism in heterotherms. Str. 235-279, w: (K. C. Fisher *et al.*, red.): Mammalian hibernation III, Oliver & Boyd, Edinburgh and London.
- Fittkau, E. J., F. Reiss & O. Hoffrichter (1976): A bibliography of the Chironomidae. *Gunneria*, **26**: 1-177.
- Funakoshi, K. & T. A. Uchida (1978): Studies on the physiological and ecological adaptations of temperate insectivorous bats. II. Hibernation and winter activity in some cave dwelling bats. *Jap. J. Ecol.*, **28**: 237-261.
- Gaisler, J. (1965): The female sexual cycle and reproduction in the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros hipposideros* Bechstein, 1800). *Acta Soc. Zool. bohem.*, **29**: 336-352.
- Gaisler, J. (1966): A tentative ecological classification of colonies of the European bats. *Lynx*, **6**: 35-39.
- Gaisler, J. (1970): Remarks on the thermopreferendum of Palearctic bats in their natural habitats. *Bijdr. Dierk.*, **40**: 33-36.
- Gaisler, J., J. Zukal, Z. Řehák & M. Homolka (1998): Habitat preference and flight activity of bats in a city. *J. Zool., Lond.*, **244**: 439-445.
- Geiger, H., M. Lechnert & C. Kallasch (1996): Zur Alterseinstufung von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentoni*) mit Hilfe des Unterlippenflecks ("chin-spot"). *Nyctalus (N.F.)*, **6**: 23-28.
- Griffin, D. R. (1986): Listening in the dark. Cornell Univ. Press, Ithaca and London.

- Haensel, J. (1978): Saisonwanderungen und Winterquartierwechsel bei Wasserfledermäusen (*Myotis daubentoni*). *Nyctalus (N.F.)*, 1: 33-40.
- Haitlinger, R. (1976): Nietoperze Dolnego Śląska. *Przegl. zool.*, 20: 124-134.
- Hamilton, I. M. & R. M. R. Barclay (1998): Ontogenetic influences on foraging and mass accumulation by big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *J. anim. Ecol.*, 67: 930-940.
- Hanák, V. & J. Gaisler (1959): Ekologické poznámky k zimování netopýrů. *Čas. Nár. Mus.*, 128: 17-26.
- Hanák, V. & I. Horáček (1983-1984): Some comments on the taxonomy of *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819) (Chiroptera, Mammalia). *Myotis*, 21-22: 7-19.
- Harmata, W. (1969): The thermopreferendum of some species of bats (Chiroptera). *Acta theriol.*, 14: 49-62.
- Harmata, W. (1973): The thermopreferendum of some species of bats (Chiroptera) in natural conditions. *Zeszyty Naukowe UJ., 332, Pr. zool.*, 19: 127-141.
- Harmata, W. (1987): The frequency of winter sleep interruptions in two species of bats hibernating in limestone tunnels. *Acta theriol.*, 32: 331-332.
- Harrison, J. B. (1965): Temperature effects on responses in the auditory system of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Physiol. Zool.*, 38: 34-48. [ cyt. za Thomasem 1995 ].
- Harrje, C. (1994): Etho-ökologische Untersuchung der ganzjährigen Aktivität von Wasserfledermäusen (*Myotis daubentoni* Kuhl, 1819) am Winterquartier. *Mitt. natf. Ges. Schaffhausen*, 39: 15-52.
- Hays, G. C., J. R. Speakman & P. I. Webb (1992): Why do brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) fly in winter. *Physiol. Zool.*, 65: 554-567.
- Heintze, J. (1990): Motyle Polski, cz. I. Wyd. Szkolne i Pedagogiczne, Warszawa.
- Heldmaier G. (1970) Variations of body temperature and metabolism during entrance into cold lethargy in the bat *Myotis myotis*. *Bijdr. Dierk.*, 40: 45-50.
- Helversen, O. v. & R. Weid (1990): Die Verbreitung einiger Fledermausarten in Griechenland. *Bonn. zool. Beiträge*, 41: 9-22. [ cyt. za Bogdanowiczem 1994 ].
- Henshaw, R. E. (1970): Thermoregulation in bats. Str. 188-233, w: Slaughter, B. H. & Wilson D. W. (red.): About bats. Southern Methodist University Press, Dallas, Texas.
- Herreid, C. F. (1963): Survival of a migratory bat at different temperatures. *J. Mammal.*, 44: 431-433. [ cyt. za Speakmanem & Raceyem 1989 ].
- Herreid, C. F. & E. H. Schlenker (1980): Energetics of mice in stable and unstable social conditions: evidence of an air-borne factor affecting metabolism. *Anim. Behav.*, 28: 20-28.

- Hershey, A. E. (1985). Effects of predatory sculpin on the chironomid communities in an arctic lake. *Ecology*, **66**: 1131-1138.
- Hock, R. J. (1951): The metabolic rates and body temperatures of bats. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **101**: 289-299.
- Hughes, P. M., J. M. V. Rayner & G. Jones (1995): Ontogeny of "true" flight and other aspects of growth in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. *J. Zool., Lond.*, **235**: 291-318.
- Johnson, J. H. & N. H. Ringler (1981): Predation on immature midges by recently emerged coho salmon. *N.Y. Fish Game J.*, **28**: 121.
- Johnson, S. A., V. Brack & R. E. Rolley (1998): Overwinter weight loss of Indiana bats (*Myotis sodalis*) from hibernacula subject to human visitation. *Am. Midl. Nat.*, **139**: 255-261.
- Jones, G. (1995): Variation in bat echolocation: implications for resource partitioning and communication. *Le Rhinolophe*, **11**: 53-59.
- Jones, G. (1996): Does echolocation constrain the evolution of body size in bats? *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **69**: 111-128.
- Jones, G. & J. M. V. Rayner (1988): Flight performance, foraging tactics and echolocation in free-living Daubenton's bats (*Myotis daubentoni*) (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Zool., Lond.*, **215**: 113-132.
- Jones, G. & R. D. Ransome (1993): Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime. *Proc. R. Soc., Lond.*, **252 B**: 125-128.
- Jones, G. & T. Kokurewicz (1994): Sex and age variation in echolocation calls and flight morphology of Daubenton's bats *Myotis daubentonii*. *Mammalia*, **58**: 41-50.
- Jurczyszyn, M. (1996): Wpływ nietoperzy aktywnych na rozbudzenie nietoperzy hibernujących w Forcie I w Poznaniu. Str. 13 w: Streszczenia referatów X Ogólnopolskiej Konferencji Chiropterologicznej, Instytut Ekologii PAN w Warszawie, Warszawa 16-17 listopada 1996.
- Kalko, E. & M. Braun (1991): Foraging areas as an important factor in bat conservation: estimated capture attempts and success rate of *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1819). *Myotis*, **29**: 55-60.
- Kayser, C. (1961): The physiology of natural hibernation. Pergamon Press, Oxford.
- Kayser, C. (1964a): La dépense d'énergie des mammifères en hibernation. *Arch. Sci. physiol.*, **18**: 137-150.
- Kayser, C. (1964b): Stoffwechsel und Winterschlaf. *Helgol. Wiss. Meeresunters*, **9**: 158-186.
- Kleiber, M. (1961): The fire of life. An Introduction to animal energetics. J. Wiley & Sons, New York.

- Kokurewicz, T. (1990): Hibernation of two age classes of *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819) in the nature reserve "Nietoperek" (W Poland) and effect of microclimate on cluster formation. *Bat Res. News*, **31**: 43.
- Kokurewicz, T. (1991): Materiały do chiropterofauny Polskich Karkonoszy. *Pr. Kark. Tow. Nauk.*, **53**: 104-116.
- Kokurewicz, T. (1994): Increased population of Daubenton's bat (*Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Poland. *Myotis*, **32-33**: 155-161.
- Kokurewicz, T. & N. Kováts (1989): Interpopulation differences in thermopreferendum of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros* Bechstein, 1800 (Chiroptera: Rhinolophidae) in selected areas of Poland and Hungary. *Myotis*, **27**: 131-137.
- Kokurewicz, T. & J. Bartmańska (1992): Early sexual maturity in males of Daubenton's bat (*Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819) (Chiroptera: Vespertilionidae); field observations and histological studies on the genitalia. *Myotis*, **30**: 95-108.
- Kokurewicz, T., R. Paszkiewicz & R. Szkudlarek (1993): Hibernation strategies of five bat species in the "Nietoperek" bat reserve (Western Poland). Str. 28-29, w: Abstracts of the Sixth European Bat Research Symposium, 22-27 August, Évora, Portugal.
- Kondracki, J. (1981): Geografia fizyczna Polski. PWN, Warszawa.
- Kondracki, J. (1994): Geografia Polski. Mezoregiony fizyczno-geograficzne. PWN, Warszawa.
- Kowalski, K. (1965): Jaskinie Polski. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- Kowalski K. & A. L. Ruprecht, (1984): Nietoperze. Str. 85-138, w: Pucek, Z. (red.): Klucz do oznaczania ssaków Polski. PWN, Warszawa.
- Krebs, C. J. (1997): Ekologia. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Kronberg, I (1988): Structure and adaptation of the fauna in the black zone (littoral fringe) along rocky shores in northern Europe. *Mar. Ecol.*, **49**: 95-106.
- Krzanowski, A. (1959): Some major aspects of population turnover in wintering bats in the cave at Puławy (Poland). *Acta theriol.*, **3**: 27-43.
- Krzanowski, A. (1961): Weight dynamics of bats wintering in the cave at Puławy (Poland). *Acta theriol.*, **4**: 249-264.
- Kuipers, B. & S. Daan (1970): "Internal migration" of hibernating bats: response to seasonal variation in cave microclimate. *Bijdr. Dierk.*, **40**: 51-55.
- Kunz, T. H., J. A. Wrazen & C. D. Burnett (1998): Changes in body mass and fat reserves in pre-hibernating little brown bat (*Myotis lucifugus*). *Ecoscience*, **5**: 8-17.
- Kurskov, A. N. (1981): Rukokrylye Belorussii. Nauka i Technika, Mińsk.

- Kurta, A. (1991): Torpor patterns in food-deprived *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) under simulated roost conditions. *Can. J. Zool.*, **69**: 255-257.
- Kurta, A., K. Johnson & T. H. Kunz (1987): Oxygen consumption and body temperature of female little brown bats (*Myotis lucifugus*) under simulated roost conditions. *Physiol. Zool.*, **60**: 386-397.
- Kurta, A. & T. H. Kunz (1988): Roosting metabolic rate and body temperature of male little brown bats (*Myotis lucifugus*) in summer. *J. Mammal.*, **69**: 645-651.
- Lemaire, M., J. J. Chaut & L. Arthur (1994): 400 cadavres dans un site d'hibernation pollue. Str. 129-134, w: Actes des Cinquiemes Recontres Nationales "Chauves-Souris". Museum d' Histoire de Bourges et Societe Française pour l'Étude et la Protection des Mammiferés, Bourges.
- Lesiński, G. (1986): Ecology of bats hibernating underground in Central Poland. *Acta theriol.*, **31**: 507-521.
- Limpens, H. J. G. A. & K. Kapteyn (1991): Bats, their behaviour and linear landscape elements. *Myotis*, **29**: 39-48.
- Lundberg, K. & R. Gerell (1986): Territorial advertisement and mate attraction in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Ethology*, **71**: 115-124.
- Łupicki, D. & T. Kokurewicz (1995): Jesienna akumulacja tłuszczu nocka rudego (*Myotis daubentonii*) w warunkach naturalnych i laboratoryjnych. Str. 20 w: Streszczenia referatów IX Ogólnopolskiej Konferencji Chiropterologicznej, Zakład Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN w Krakowie, Kraków 25-26 listopada 1995.
- Maeda, K. (1985): New records of the eastern Daubenton's bats, *Myotis daubentonii ussuriensis* Ognev, 1927, in Hokkaido and variations in external and skull dimensions. *J. mamm. Soc. Japan*, **10**: 159-164.
- Maier, C. (1992): Activity patterns of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in Oxfordshire. *J. Zool., Lond.*, **228**: 69-80.
- Masing, M. (1987): Zimnee predviženie rukokrylych meždu ubežiščami. *Učonye Zapiski Tartuskogo Gosudarstvennogo Universiteta 769, Trudy po Zoologii*, **15**: 41-60. [ cyt. za Bogdanowiczem 1994 ].
- McNab, B. K. (1982): Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. Str. 151-200 w: Kunz, T. H.(red.): Ecology of bats. New York, Plenum Press.
- Mundie, J. H., K. S. Simpson & C. J. Perrin (1991): Responses of stream periphyton and benthic insects to increases in dissolved inorganic phosphorus in a mesocosm. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**: 2061-2072.
- Nagel, A. & R. Nagel (1991a): How do bats choose optimal temperatures for hibernation? *Comp. Biochem. Physiol.*, **99 A**: 323-326.



- Nagel, A. & R. Nagel (1991b): Remarks on the problem of optimal ambient temperatures in hibernating bats. *Myotis*, **29**: 109-114.
- Norberg, U. M. & J. M. V. Rayner (1987): Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **316 B**: 335-427.
- Nyholm, E. S. (1965): Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* (Leisl.) und *Myotis daubentoni* (Leisl.) (Chiroptera). *Ann. zool. fenn.*, **2**: 77-123.
- O'Farrell, M. J., W. G. Bradley & G. W. Jones (1967): Fall and winter bat activity at a desert spring in southern Nevada. *Southwest. Nat.*, **12**: 163-171. [ cyt. za Raceyem 1982 ].
- O'Neil, P. E. (1982): Life history of *Etheostoma coosae* (Pisces: Percidae) in Barbaree Creek, Alabama. *Tulane Stud. Zool. Bot.*, **23**: 75-84.
- Paszkiwicz, R. & R. Szkudlarek (1996a): Predation of martens on bats wintering in the "Nietoperek" Reserve. Str. 52, w: Abstracts of the Seventh European Bat Research Symposium, 12-16 August 1996, Veldhoven, The Netherlands.
- Paszkiwicz, R. & R. Szkudlarek (1996b): Udział nietoperzy w pokarmie kuny w rezerwacie „Nietoperek”. Str. 19, w: Streszczenia referatów X Ogólnopolskiej Konferencji Chiropterologicznej, Instytut Ekologii PAN w Warszawie, Warszawa 16-17 listopada 1996.
- Piasecki, J. (1997): Termiczne pory roku (1951–80). Mapa nr 48, w: Atlas Śląska Dolnego i Opolskiego. Uniwersytet Wrocławski, Polska Akademia Nauk, Oddział we Wrocławiu, Wrocław.
- Průcha, M. & V. Hanzal (1989): Some aspects of hibernation of bats wintering in the Bohemian Karst (central Bohemia, Czechoslovakia). *Acta Univ. Carolinae, Biol.*, **33**: 315-333.
- Pucek, Z. & J. Raczyński (1983): Atlas rozmieszczenia ssaków w Polsce. PWN, Warszawa.
- Racey, P. A. (1974): Ageing and assessment of reproductive status of Pipistrelle bats, *Pipistrellus pipistrellus*. *J. Zool., Lond.*, **173**: 264-271.
- Racey, P. A. (1982): The ecology of reproduction. Str. 57-104, w: Kunz, T. H. (red.): The ecology of bats. Plenum Press, New York.
- Racey, P. A. & S. M. Swift (1985): Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. I. Foraging behaviour. *J. anim. Ecol.*, **54**: 205-215.
- Racey, P. A. & J. R. Speakman (1987): The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **57**: 107-125.
- Racey, P. A., S. M. Swift, J. Rydell & L. Brodie (1998): Bats and insects over two Scottish rivers with contrasting nitrate status. *Anim. Conserv.*, **1**: 195-202.

- Ransome, R. D. (1968): The distribution of the Greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, during hibernation, in relation to environmental factors. *J. Zool., Lond.*, **154**: 77-112.
- Ransome, R. D. (1971): The effect of ambient temperature on the arousal frequency of the hibernating Greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, in relation to site selection and the hibernation state. *J. Zool., Lond.*, **164**: 353-371.
- Ransome, R. D. (1985): Homeostatic control of body food reserves in hibernating greater horseshoe bats. Abstracts of the Seventh International Bat Research Conference, Aberdeen, 1985. *Bat Res. News*, **26**, 70.
- Ransome, R. D. (1990): The natural history of hibernating bats. Christopher Helm, London.
- Ransome, R. D. (1997): Climatic effect upon foraging success and population changes of female Greater Horseshoe Bat. Str. 129-132 w: Tagungsband: "Zur Situation der Hufeisennasen in Europa" Nebra, den 26-28. Mai 1995, Arbeitskreis Fledermäuse Sachsen-Anhalt e.V.
- Richardson, P. W. (1990): Assessing age and breeding status of Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). Str. 6, w: Abstracts of the Fifth European Bat Research Symposium, 20-25 August 1990, Nyborg Strand, Denmark.
- Richardson, P. W. (1994): A new method of distinguishing Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) up to one year old from adults. *J. Zool., Lond.*, **223**: 307-344.
- Roer, H. (1969): Zur Ernährungsbiologie von *Plecotus auritus* (L.) (Chiroptera). *Bonn. zool. Beiträge*, **20**: 378-383. [ cyt. za cyt. za Daanem 1973 ].
- Romanowski, J. & G. Lesiński (1988): Kuny polują na nietoperze. *Wszechświat*, **89**, (9): 210.
- Ruprecht, A. L. (1981): Variability of Daubenton's bat and distribution of the *nathalinae* morphotype in Poland. *Acta theriol.*, **26**: 349-357.
- Rydell, J. (1986): Feeding territoriality in female northern bats, *Eptesicus nilssoni*. *Ethology*, **72**: 329-337.
- Schick, P. (1998): Zimowe żerowanie osobników nocka rudego *Myotis daubentonii* w Międzyrzeckim Rejonie Umocnionym. Str. 32-33, w: Streszczenia referatów XII Ogólnopolskiej Konferencji Chiropterologicznej, Wrocław, 14-15 listopada 1998.
- Schmidt-Nielsen, K. (1975): *Animal Physiology. Adaptation and Environment*. Cambridge Univ. Press, London.
- Scholander, P. F., R. Hock, V. Walters & L. Irving (1950): Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation and basal metabolic rate. *Biol. Bull.*, **99**: 259-271. [ cyt. za Speakmanem & Raceyem 1989 ].
- Selander, R. K. (1966): Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor*, **68**: 113-151.

- Sluiter, J. W., A. M. Voûte & P. F. van Heerdt (1973): Hibernation of *Nyctalus noctula*. *Period. biol.*, **75**: 181-188.
- Sohi, S. (1992): Pollution and forests, 2. Global warming. Str. 188-193, w: N. Dudley (red.): Forests in trouble: a review of the status of temperate forest worldwide. WWF, Banson, London.
- Speakman, J. R. (1990): The function of daylight flying in British bats. *J. Zool., Lond.*, **220**: 101-113.
- Speakman, J. R. (1991): Daubenton's bat *Myotis daubentoni*. Str. 108-111, w: G. B. Corbet & S. Harris (red.): The handbook of British mammals. Third ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London & Edinburgh.
- Speakman, J. R. (1997): Factors influencing the daily energy expenditure of small mammals. *Proc. Nutr. Soc.*, **56**: 1119-1136.
- Speakman, J. R. & P. A. Racey (1986): The influence of body condition on sexual development of male Brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) in the wild. *J. Zool., Lond.*, **210**: 515-525.
- Speakman, J. R. & P. A. Racey (1989): Hibernation ecology of the pipistrelle bat: energy expenditure, water requirements and mass loss, implications for survival and the function of winter emergence flights. *J. Anim. Ecol.*, **58**: 797-813.
- Speakman, J. R. & P. A. Racey (1991): No cost of echolocation for bats in flight. *Nature, Lond.*, **350** (6317): 421-423.
- Speakman, J. R., Webb, P. I. & P. A. Racey (1991a): Effects of disturbance on the energy expenditure of hibernating bats. *J. Appl. Ecol.*, **28**: 1087-1104.
- Speakman, J., P. A. Racey, C. M. C. Catto, P. I. Webb, S. M. Swift & A. M. Burnett (1991b): Minimum summer populations and densities of bats in N.E. Scotland, near the northern borders of their distributions. *J. Zool., Lond.*, **225**: 327-345.
- Stebbing, R. E. (1969): Observer influence on bat behaviour. *Lynx*, **10**: 93-100.
- Stebbing, R. E. (1988): Conservation of European bats. Christopher Helm, London.
- Stebbing, R. E. & F. Griffith (1986): Distribution and status of bats in Europe. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon.
- Stephens, D. W. (1981): Logic of risk-sensitive foraging preferences. *Anim. Behav.*, **29**: 628-629. [ cyt. za Brighamem 1987 ].
- Świerkosz, K. (1996): Przyroda otoczenia Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego. Str. 24-61, w: Kokurewicz, T., Świerkosz, K., C. Woźniak: Przyroda województwa gorzowskiego. Nietoperze Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego. Wojewódzki Fundusz Ochrony Środowiska i Gospodarki Wodnej, Gorzów Wielkopolski.

- Swift, S. M. & P. A. Racey (1983): Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost. *J. Zool., Lond.*, **200**: 249-259.
- Taylor, L. R. (1963): Analysis of the effect of temperature on insects in flight. *J. anim. Ecol.*, **32**: 99-117. [ cyt. za Haysem *et al.* 1992 ].
- Thomas, D. W. (1993): The physiological ecology of hibernation in vespertilionid bats. Str. 8-9, w: Abstracts of papers of the Symposium "Recent advances in bat biology". Zool. Soc. Lond., Mammal Soc., London.
- Thomas, D. W. (1995): Hibernating bats are sensitive to nontactile human disturbance. *J. Mammal.*, **76**: 940-946.
- Thomas, D. W., D. Cloutier & D. Gagne (1990a): Arrhythmic breathing, apnea and non-steady state oxygen uptake in hibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *J. exp. Biol.*, **149**: 395-406.
- Thomas, D. W., M. Dorais & J. M. Bergeron (1990b): Winter energy budgets and cost of arousals for hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *J. Mammal.*, **71**: 475-479.
- Thomas, D. W. & F. Geiser (1997): Periodic arousals in hibernating mammals: is evaporative water loss involved? *Functional Ecol.*, **11**: 585-591.
- Tiunov, M. P. (1989): Razmnożenie, rost i razvitie vodjanoj nočnicy na jugie Dal'nego Vostoka. Str. 46-53, w: Teriologičeskie issledovanija na jugie Dal'nego Vostoka. Dal'nevostočnoe Otdelenie Akademii Nauk SSSR, Vladivostok. [ cyt. za Bogdanowiczem 1994 ].
- Tryjanowski, P. (1997): Food of the stone marten (*Martes foina*) in Nietoperek Bat Reserve. *Z. Säugetierk.*, **62**: 318-320.
- Tuttle, M. D. & D. E. Stevenson (1978): Variation in the cave environment and its biological implications. Str. 108-121, w: Zuber, R., J. Chester, S. Gilbert & D. Rhoades, (red.): Proceedings of the National Cave Management Symposium. Adobe Press, Albuquerque.
- Twente, J. W. (1955): Some aspects of habitat selection and other behaviour of cavern dwelling bats. *Ecology*, **36**: 706-732.
- Twente, J. W. & V. Brack (1985): The duration of the period of hibernation of three species of vespertilionid bats. I. Field studies. *Can. J. Zool.*, **63**: 2952-2954.
- Twente, J. W., J. Twente & V. Brack (1985): The duration of the period of hibernation of three species of vespertilionid bats. II. Laboratory studies. *Can. J. Zool.*, **63**: 2955-2961.
- Urbańczyk, Z. (1981): Fledermäuse (Chiroptera) in der Nahrung des Marders (*Martes sp.*). *Säugetierkd. Mitt.*, **29**: 77-79.
- Urbańczyk, Z. (1989a): Results of the winter census of bats in Nietoperek 1985-1989. *Myotis*, **27**: 139-145.
- Urbańczyk, Z. (1989b): Nietoperze Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego. Przyroda Ziemi Lubuskiej. Muzeum Regionalne w Świebodzinie, Świebodzin.

- Urbańczyk, Z. (1991a): Hibernation of *Myotis daubentoni* and *Barbastella barbastellus* in Nietoperek bat reserve. *Myotis*, **29**: 115-120.
- Urbańczyk, Z. (1991b): Rezerwat Nietoperek. Przyroda Ziemi Lubuskiej. Lubuski Klub Przyrodników, Świebodzin.
- Urbańczyk, Z. (1995): Występowanie i rozmieszczenie nietoperzy w podziemiach Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego. Espertyza wykonana na zlecenie Urzędu Miasta i Gminy Międzyrzecz.
- Urbańczyk, Z. & Z. Gólski (1994): Zimowe spisy nietoperzy na Ziemi Lubuskiej w latach 1988-1992. Str. 149-157, w: Zimowe spisy nietoperzy w Polsce: 1988-1992. Wyniki i ocena skuteczności (red. B.W. Wołoszyn). Publikacje Centrum Informacji Chiropterologicznej ISEZ PAN Kraków.
- Utberg, G. L. & D. J. Sutherland (1982): The temporal distribution of *Chironomus decorus* (Chironomidae) in Northern New Jersey, 1979. *J. N. Y. Entomol. Soc.*, **90**: 16-25.
- Voûte, A. M., J. W. Sluiter & P. F. van Heerdt (1980): De vleermuizenstand in einige zuidlimburgse groeven sedert 1942. *Lutra*, **22**: 18-34.
- Wallin, L. (1961): Territorialism on the hunting ground of *Myotis daubentoni*. *Säugetierkd. Mitt.*, **9**: 156-159. Chiroptera [ cyt. za Bogdanowiczem 1994 ].
- Webb, P. I., J. R. Speakman & P. A. Racey (1996): How hot is a hibernaculum? A review of the temperatures at which bats hibernate. *Can. J. Zool.*, **74**: 761-765.
- Whitaker, J. O. Jr., R. K. Rose & T. M. Padgett (1997): Food of the red bat *Lasiurus borealis* in winter in the Great Dismal Swamp, North Carolina and Virginia. *Am. Midl. Nat.*, **137**: 408-411.
- White, E. J. & R. I. Smith (1982): Climatological maps of Great Britain. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge.
- Williams, D. F. & J. S. Findley (1979): Sexual size dimorphism in vespertilionid bats. *Amer. Midland Nat.*, **102**: 113-126.
- Wołoszyn, B. W. (1976): Wyniki badań nad termiką i wilgotnością powietrza w jaskiniach Gór Świętokrzyskich. *Rocznik Świętokrzyski*, **5**: 105-150.
- Wołoszyn, B. W. (1994): Dekady Spisu Nietoperzy w Polsce z perspektywy 5-ciu lat badań (1988-1992) – podsumowanie. Str. 186-218, w: Zimowe spisy nietoperzy w Polsce: 1988-1992. Wyniki i ocena skuteczności (red. B.W. Wołoszyn). Publikacje Centrum Informacji Chiropterologicznej ISEZ PAN Kraków.
- Wołoszyn, B. W. (1996): Ocena stanu populacji nietoperzy w Polsce na podstawie wyników zimowych spisów (DSN) przeprowadzonych w latach 1988-1992. Str. 181-208, w: Aktualne problemy ochrony nietoperzy w Polsce. Materiały z IX Ogólnopolskiej Konferencji Chiropterologicznej Kraków 25-26 listopada 1995 (red. B.W. Wołoszyn). Publikacje Centrum Informacji Chiropterologicznej ISEZ PAN Kraków.

Wołoszyn, B. W., M. Kowalski & Z. Urbańczyk (1990): Monitoring of the underground hibernation sites of bats in Poland, winter 1990. Str. 79, w: Abstracts of the Fifth European Bat Research Symposium, 20-25 August 1990, Nyborg Strand, Denmark.

Woźniak, C (1996): Historia i architektura podziemi Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego. Str. 78-97, w: Kokurewicz, T., Świerkosz, K., C. Woźniak: Przyroda województwa gorzowskiego. Nietoperze Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego. Wojewódzki Fundusz Ochrony Środowiska i Gospodarki Wodnej, Gorzów Wielkopolski.

Zaitsev, Yu. P. (1992): Recent changes in the trophic structure of the Black Sea. *Fish. Oceanogr.*, 1: 180-189.



