

Z Zakładu Anatomii Porównawczej Wydziału Biologii i Nauk o Ziemi U. M. C. S.
Kierownik: prof. dr August Dehnel

Andrzej Krzysztof TARKOWSKI

**Badania nad rozrodem i śmiertelnością zarodkową
u ryjówki aksamitnej (*Sorex araneus* L.)
Część II. Rozród w warunkach naturalnych**

**Исследования над размножением
и эмбриональной смертальностью (*Sorex araneus* L.)**

Часть II. Размножение в естественных условиях

**Studies on reproduction and prenatal mortality
of the Common Shrew (*Sorex araneus* L.)
Part II. Reproduction under natural conditions**

1. Wstęp	177
2. Materiał i metoda	178
3. Sezon rozrodczy	179
4. Cykl estralny i ciąży *)	195
5. Płodność	203
6. Śmiertelność zarodkowa	211
7. Wyniki	226
8. Literatura	229
9. Резюме	231
10. Summary	234

I. Wstęp

Poszczególne aspekty rozrodu *Sorex araneus* L. podnoszone już były kilkakrotnie, głównie na marginesie prac faunistyczno-ekologicznych i morfologicznych nad tym gatunkiem (Millais 1904¹⁾, Adams 1910²⁾, Barrett-Hamilton 1911³⁾, Middleton 1931, Dehnel 1949, Borowski i Dehnel 1952, Wolska 1952, Stein 1952, 1953, Dunajewa 1955).

¹⁾, ²⁾, ³⁾ Cytowani według Brambell (1935 a).

*) Autor w pracy spolszcza słowo *oestrus* pisząc zamiast *oe* — *e*.

Dopiero jednak B r a m b e l l (1935 a, b) poświęcił temu zagadnieniu wyczerpującą monografię. Rozpatruje on zarówno problem dynamiki rozrodu, jak również proces zmian morfo-histologicznych zachodzących w narządach płciowych, w cyklu estralnym i cyklu życiowym.

Szereg spostrzeżeń niezwykle cennych dla poznania biologii rozrodu ryjówki poczynił D e h n e l (1950) nad zwierzętami hodowanymi w warunkach laboratoryjnych.

W pracy niniejszej postawiony jest jedynie problem dynamiki rozrodu populacji *Sorex araneus* L. Praca nie obejmuje jednak całego kompleksu zjawisk, związanych z rozrodem gatunku, a jedynie tę stronę zagadnienia, która dotyczy samic przezimków. Pewne obserwacje dotyczące aktywności płciowej i dojrzewania płciowego samców znajdują się w cytowanej powyżej pracy W o l s k i e j. Powyższe publikacje jak również praca D e h n e l a (1949) i rozdział pracy B o r o w s k i e g o i D e h n e l a, poświęcony rozrodowi, oparte są na materiałach, pochodzących z jednego terenu (Białowieski Park Narodowy). Podkreślenie to nie ma charakteru czysto formalnego. Często bowiem zbyt mało docenia się fakt wielkiej zmienności zjawisk rozrodu, zarówno w aspekcie lokalnym, jak również czasowym. Scalanie materiału z różnych terenów i kilku sezonów może wyrównywać i zacierać zmienność i dynamikę zjawisk. Otrzymane wyniki mają wówczas charakter wypadkowy, częściowo abstrakcyjny, o wartości jedynie orientacyjnej. Przy rozpatrywaniu jakiegokolwiek zjawiska biologii rozrodu, należy naszym zdaniem dążyć, przynajmniej w pierwszym etapie do operowania możliwie jednorodnym materiałem.

Praca oparta jest zasadniczo na materiałach, pochodzących z sezonu rozrodczego 1954. Przytaczane w pewnych przypadkach dane z innych lat, mają zgodnie z powyższymi założeniami metodycznymi, znaczenie jedynie porównawcze.

Specjalny nacisk położony jest w pracy na zagadnienie śmiertelności zarodkowej i jej wpływu na płodność.

2. Materiał i metoda

Materiał pochodzi ze zbiorów Zakładu Badania Ssaków I.Z. P.A.N. i zbierany był na terenie Białowieskiego Parku Narodowego w roku 1954. Do pracy wykorzystano wszystkie samice przezimki, złapane w okresie od maja (pierwsze samice kotne) do grudnia włącznie. Ogólna ich liczba wynosi 116. Zwierzęta odławiane były na stałych powierzchniach ścieżkowych przy pomocy cylindrów Zimmera

Część powierzchni funkcjonuje bez przerwy od kilku lat, pozostałe — (tzw. „ścieżki“ 10-cylindrowe) założone zostały w różnych miesiącach 1954 roku. Powierzchnie założone są w różnych biotopach. Dokładne omówienie metodyki połowów, oraz charakterystyka poszczególnych biotopów znajdują się w pracy Borowskiego i Dehnela (1952).

Zwierzęta złowione ważono, i przeprowadzano pomiary długości ciała i ogona. Następnie przeprowadzano sekcje i wyjmowano narządy rozrodcze. W przypadku wyraźnej ciąży ważono powtórnie ciało zwierzęcia, bez układu płciowego. Jajniki wraz z jajowodami izolowano od rogów macicznych i oznaczano l_j — lewy jajnik, p_j — prawy jajnik. W przypadkach kiedy nie można było makroskopowo stwierdzić oznak ciąży, oba rogi macicy izolowano od pochwy, oznaczając ich położenie. Zarodki znajdujące się we wczesnych okresach rozwoju nie były wyjmowane z macicy tylko utrwalane wraz z rogami macicznymi. Zarodki pochodzące z późniejszych okresów ciąży, wyjmowano z macicy i błon płodowych. Przeprowadzano pomiary wielkości każdej komory płodowej, łożyska i zarodka. Notowano również liczbę zarodków w każdym rogu i określano ich położenie literą (l, p — lewy, prawy róg macicy) i cyfrą (położenie w rogu licząc od strony jajnika).

Regresywne komory płodowe nie były otwierane i utrwalano je w całości. Stanowią one podstawę oddzielnej pracy nad procesem regresji płodów u ryjówki (Tarkowski 1956). Pochwy odcinane były w okolicach szyjki macicznej i przy ujściu. Cały materiał utrwalano w płynie Bouina. Preparaty histologiczne krajane były na skrawki o grubości 10 mikronów i barwione kwaśną hematoksyliną Mayera (hemalaun) i erytrozyną. Skrajane zostały wszystkie jajniki wraz z nieodłącznymi od nich jajowodami oraz rogami maciczne tych samic, u których obecne były ciałka żółte, lecz brak było jaj w jajowodach i implantowanych zarodków w macicy.

Dla ustalenia stanu laktacyjnego samic określano stan gruczołów mlecznych (wielkość, barwa, obecność mleka) oraz zwracano uwagę na wielkość sutków i stopień ich ukrycia w sierści. Fragment gruczołu był utrwalany do badań histologicznych. Od końca sierpnia utrwalano w całości w alkoholu całe skórki z przylegającymi doń gruczołami mlecznymi. Po przeprowadzeniu tych czynności reszta ciała wraz z czaszką była konserwowana w alkoholu.

Całość materiału przedstawiona jest w tabeli 1.

3. Sezon rozrodczy

a) Rozpoczęcie sezonu rozrodczego

Okres aktywności płciowej zwierząt dziko żyjących wyznacza się zazwyczaj datami złapania w czasie sezonu rozrodczego pierwszej i ostatniej samicy kotnej. Jest rzeczą jasną, że dane takie odpowiadają raczej określeniu granic okresu, w którym rozmnażanie jest już, czy też jest jeszcze możliwe. Nie jest to natomiast całkowicie jednoznaczne z okresem aktywności płciowej populacji.

Z drugiej strony okres aktywności płciowej gatunku nie pokrywa się z okresem aktywności płciowej poszczególnych osobników, który

Tabela 1 — Table 1
Zestaw materiału — Material

Nr samicy No. of the female	Data złowienia Date of trapping	Powierzchnia Surface	Waga ciała (bez układu płciowego) w mg Body weight (without genital tract) in mg	Stan aktywności płciowej Character of sexual activity	Okres ciąży Stage of pregnancy	Liczba owulowanych jaj No. of ova ovulated	Liczba zarodków No of embryos	Uwagi Remarks
4341	4.V	III		P. (pp)	E. 5,0	8	8	1)
4342	5.V	VII		P. (pp)	E.	8	8	2)
4371	21.V	VI	9000	P. (pp)	E. 8,5	7	7	
4381	23.V	III	10580	P. L.	B.	8	8	
4382	23.V	IV	12600	P. L.	B.	11	11	
14083	24.V	IIB	9800	P. L.	E. 8,0	9	7	
4403	27.V	VI	9150	P. L.	E. 12,4	10	0	
4404	27.V	VI	12800	P. L.	E.	8	8	
4461	3.VI	I	11550	P. L.	E. 8,3	8	8	
4473	4.VI	IV	9900	P. L.	E. 8,6	7	7	
4502	7.VI	I	6200	P. L.	E. 10,5	8	8	
4565	12.VI	I	9650	P. L.	O.	4+1 c.l.a.	4	3)
4661	15.VI	I	10450	L.	—	—	—	
4718	18.VI	III	9700	P.	E.	7	7	
4795	27.VI	VI	8750	P. L.	E. 10,0	8	8	
4796	27.VI	VI	10440	P.	B.	4+3 c.l.a.	4	
4806	27.VI	III	9000	P. L.	O.	7	7	
4813	28.VI	IV	10500	P. L.	E. 11,7	9	4	
4890	1.VII	IV	10050	P.	E. 13,9	7	7	
4904	2.VII	VI	10220	P. L.	E. 9,5	9	9	
4995	6.VII	IV	10300	P. L.	E. 7,4	7	7	
5072	9.VII	VI	12350	P. L.	E.	7	7	
5180	12.VII	IV	11500	P.	E.	10	9	
5276	17.VII	VII	8900	P. L.	E.	1+1 c.l.a.	1	4)
5302	18.VII		13500	P. L.	B.	6	6	
14169	19.VII	IIB	8500	P.	E. 4,2	6	5	
5322	20.VII	I	9700	P.	B.	5	5	
5345	21.VII	I	8150	P.	E.	6	6	
5371	22.VII	VI	8400	P.	E. 4,8	6	6	
5445	26.VII	I	10270	P.	E. 6,5	5	5	
5469	26.VII	VI	9450	P.	E. 14,0	6	5	
5581	28.VII	VI	8450	P.	E. 3,5	6	6	
5612	29.VII	I	9550	P.	E. 6,4	6	6	
5621	29.VII	IV	10020	P.	E.	7	7	
5689	31.VII	V/10	11720	P. L.	E.	6	5	
5693	1.VIII	I	12500	L.	—	—	—	
5726	1.VIII	VII	10550	L.	—	—	—	5)
14195	2.VIII	IIB	10700	P.	E. 8,2	9	6	
5784	3.VIII	VI	11670	P.	E. 13,6	7	7	
5849	6.VIII	I	10750	L.	—	—	—	
5856	6.VIII	IV	10100	P. L.	E. 11,0	6	6	
5897	7.VIII		9040	N.	—	—	—	
5938	10.VIII	VI	9200	P.	E. 8,0	7	6	
14250	14.VIII	IIB	9850	P.	E. 10,2	6	4	
6124	18.VIII	VI	11000	P.	E. 7,5	6	4	
6175	20.VIII	I	11060	P. L.	E. 9,9	6	5	

Ciąg dalszy tabl. I.

Nr samicy No. of the female	Data złowienia Date of trapping	Powierzchnia Surface	Waga ciała (bez układu płciowego) w mg Body weight (without genital tract) in mg.	Stan aktywności płciowej Character of sexual activity	Okres ciąży Stage of pregnancy	Liczba owulowanych jaj No. of ova ovulated	Liczba zarodków No of embryos	Uwagi Remarks
6241	21.VIII	IVa	13950	P. L.	B	7	7	
6244	21.VIII	VI	9900	P.	E. 13,0	6	6	
6284	22.VIII	VI	9200	P.	E. 2,8	8	5	
6288	22.VIII	II/10	9700	P.	B.	7	7	
6308	23.VIII	V 10	11900	L.	—	—	—	6)
6326	25.VIII	VI	9500	P.	E. 3,6	7	4	
6327	25.VIII	VII	9400	P.	E. 12,8	6	5	
6344	26.VIII	VII	7650	P.	E.	6	6	
6366	27.VIII	IV/10	8700	N.	—	—	—	
14288	29.VIII	IIB	10010	P.	O.	7	7	
6441	31.VIII	VII	7400					7)
6442	31.VIII	IVa	7400	P.	E. 6,0	7+1 c.l.a.	5	
6456	1.IX	I	8750	P.	O.	5	5	
6457	1.IX	VI	8300	P.	B.	6	6	
6482	2.IX	IV	9800	L.	—	—	—	
14301	2.IX	IIB	10350	N.	—	—	—	
6494	3.IX	IV	9100	P.	E. 14,0	6	4	
6495	3.IX	IVa	9500	P.	E. 9,9	5+1 c.l.a.	5	
6516	4.IX		10000	N.				8)
6528	5.IX	IV	9600	P.	E. 5,5	6	6	
6537	5.IX	IVa	9000	P.	E. 9,7	6	6	
6558	7.IX	IV	10900	P. L.	E.	8	8	
6559	7.IX	IVa	8530	N.	—	—	—	
6563	7.IX	VI	8200	P.	E. 14,3	6	6	
6578	8.IX	III/10	6770	P.	E. 6,9	5	4	
6594	9.IX	IV/10	8300	P.	E. 3,5	4	4	
14316	9.IX	IIB	8050	P.	E. 7,0	6	4	
6615	11.IX	VII	8960	P.	E.	8	6	
6616	11.IX	VII	10900	L.	—	—	—	
6622	12.IX	VII	9540	P.	E. 13,0	8	7	
6638	13.IX	VI	10250	P.	E. 7,0	6	3	
14342	15.IX	IIB	9240	P.	E. 9,0	6	5	
6668	16.IX	VI	10400	P.	E. 5,0	6	5	
6680	17.IX	VI	9470	P.	E.	6	6	
6687	18.IX	IV	9300	P.	E. 9,9	8	5	
6702	19.IX	VII	9700	N.	—	—	—	9)
6706	19.IX	VII/10	9220	N.	—	—	—	
6710	20.IX	VII	7640	P.	E.	7	6	
6711	20.IX	VII	8750	P.	B.	6+1 c.l.a.	6	
6729	22.IX	IV	8500	N.	—	—	—	
6732	23.IX	VII	7800	N.	—	—	—	
6742	23.IX	IV	9200	P.	E. 14,0	7	4	
6746	23.IX	VI	8250	N.	—	—	—	
6757	24.IX	IVa	8900	N.	—	—	—	
6760	24.IX	VII	9300	P.	E.	7	7	
6761	24.IX	I/10	8750	P.	E. 5,0	8	8	
6763	25.IX	I	9990	N.	—	—	—	

Ciąg dalszy tabl. I.

Nr samicy No. of the female	Data złowienia Date of trapping	Powierzchnia Surface	Waga ciała (bez układu płciowego) w mg Body weight (without genital tract) in mg.	Stan aktywności płciowej Character of sexual activity	Okres ciąży Stage of pregnancy	Liczba owulowanych jaj No. of ova ovulated	Liczba zarodków No of embryos	Uwagi Remarks
14344	27 IX	IIB	10750	P.	E 5,4	6	2	
6812	28 IX	IV	10400	N.	—	—	—	
6835	30.IX		9000	N.				
6846	1.X	IVa	8750	N.				
6852	1.X	VII/10	10600	P.	E.	7	6	
14358	1.X	IIB	9600	N.				
6873	3.X	VI	8800	P.	B.	6	6	
6889	4.X	VI	10800	L				
6890	4.X	I	7800	N.				
6893	5.X	VI	9750	L.				10)
6924	7.X	V/10	11400	L.				
6934	8.X	VI	8400	N.				
6938	9.X	VII	8050	N				
6974	15.X		8500	N.				
6989	17.X	IVa	8800	N.				
7008	19.X	VII	11000	L.				
14365	19.X	IIB	8300	N.				
7036	22.X	VII	8750	N.				
7041	24.X	I	8400	N				
7075	30.X	IV	8600	N.				
7106	4.XI	IV	8700	N.				
14377	8.XI	IIB	9150	N.				
14381	3.XII	IIB	9100	N.				

Objaśnienia w tabeli:

P — kotna; L — karmiąca; N — nieaktywna, (P. P.) — prima para, O — jaja w jajowodzie; B — blastocysty w macicy; E — zarodki implantowane. Cyfra oznacza długość zarodka w milimetrach, c. l. a — corpus luteum atreticum.

U w a g i :

- 1) Waga ciała wraz z układem płciowym — 8790
- 2) Waga ciała wraz z układem płciowym — 10070
- 3) Zachowany tylko lewy jajnik
- 4) Zachowana tylko jedna strona układu płciowego
- 5) W jajowodach znajduje się 5 degenerujących jaj
- 6) Samica pokryta — sperma w pochwie
- 7) Układ płciowy zniszczony
- 8) 7 uwsteczniionych ciałek żółtych, w macicy 1 jajo niebruzdkujące i jedno 4 blastomerowe
- 9) W jajowodach 3 degenerujące jaja
- 10) W jajowodach 3 degenerujące jaja

z reguły jest zawsze krótszy, gdyż w ciągu sezonu rozrodczego część samic przestaje się rozmnażać. Zjawisko może stać się jeszcze bardziej skomplikowane, gdy rozmnażać się rozpoczyna młode pokolenie, urodzone w tym samym sezonie. U ryjówki ten ostatni czynnik nie odgrywa jednak właściwie żadnej roli. Jakkolwiek bowiem dojrzewanie płciowe młodych samic w pierwszym roku życia może mieć miejsce, to jednak obejmuje ono tylko nieznaczny ich procent (B o r o w s k i i D e h n e l 1952, S t e i n 1952, D u n a j e w a 1955).

Określenie początku sezonu rozrodczego w roku 1954 napotyka na dość znaczne trudności, wynikające ze stosowanej metodyki połówów i pewnych klimatycznych własności okolic Białowieży. Wiosna jest tu na ogół stosunkowo późna. W kwietniu i maju częste są nocne przymrozki i brak deszczu. W takich warunkach odłowu ryjówek są z reguły minimalne (Tabela 2). Jest rzeczą jasną, że zmniejszone ilości odławianych zwierząt świadczą jedynie o ich obniżonej aktywności. Podwyższenie temperatury i ciepłe deszcze wpływają natychmiast na zwiększenie liczby odławianych samic.

Dane odnośnie pierwszych samic ciężarnych przedstawiają się następująco.

Samica nr 4341 złapana 4 maja i samica 4342 z 5 maja znajdują się w okresie ciąży wskazującym, że ruja i kopulacja musiały się odbyć w końcu trzeciej dekady kwietnia. Samica nr 4371 złowiona 21 maja, musiała natomiast zająć w ciążę później, — w pierwszej dekadzie

Descriptions to the table

P — pregnant; L — lactating; N — not active; (P. P.) — prima para
O — ova in oviduct; B — blastocysts in uterus; E — implanted embryos.
The number denotes length of the embryo in milimeters, c. l. a. — corpus luteum atreticum.

Remarks:

- 1) Body weight with genital tract 8790
- 2) Body weight with genital tract 10070
- 3) Only left ovarium preserved
- 4) Only one side of the genital tract preserved
- 5) Five degenerating ova in the oviducts
- 6) Female copulated — sperm in the vagina
- 7) Genital tract destroyed
- 8) Seven regressive corpora lutea. In the uterus one ovum not segmentating and one — 4 blastomeres
- 9) In oviducts 3 degenerating ova
- 10) In oviducts 3 degenerating ova

Tabela 2 — Table 2

Odłowy samic przezimków i młodych od 1.IV do 2.VI

Catches of old adult females and young females from the 1th April to 2th June

Data Date	Warunki atmosferyczne Atmospheric conditions	Numer samicy No of the female	Ogółem samic Total No. of females	Wiek Age	Stan aktywności płciowej Character of sexual activity
1 IV	Ocieplenie i deszcz Warmer and rain		0	ad.	niesaktywna nonactive
2.IV			12	ad.	..
3.IV			4	„	„
4.IV			0	„	„
5.IV			1	„	„
6 IV			4	„	„
7.IV			6	„	„
8-13 IV	Chłodno i sucho Cool and dry		0		
14.IV			1	„	„
15.IV			0	„	„
16.IV			1	„	„
17.IV			0		
18.IV			0		
19.IV			1	„	„
20.IV			1	„	„
21.IV — 3.V			0		
4.V		4341	1	„	kotna — gravid
5.V		4342	1	„	„
6.V — 20 V			0		
21.V	Ocieplenie — Warmer	4371	1	„	„
22.V			0		
23.V		4301, 4382	2	„	kotna i karmiąca gravid and lactating
24.V		14083	1	„	„
25.V			0		
26.V			0		
27.V		4403, 4404	2	„	„
28.V — 1.VI			0		
2.VI			2	juv.	niesaktywna nonactive

maja. Pierwsze samice kotne i jednocześnie karmiące (4381, 4382) zostały złapane 21 i 23 maja. U obydwu tych samic, obecność nieimplantowanych blastocyst w macicy wskazuje, że poród pierwszego miotu musiał się odbyć około 20 maja. Pierwsza ruja i kopulacja u tych osobników miały więc miejsce około 1 maja (ciąża u ryjówki jak wykazał Dehnel (1950) w obserwacjach hodowlanych trwa 20 dni).

Dodatkową informację stanowi moment złowienia młodych ryjówek z pierwszego miotu. Miało to miejsce w 1954 roku dnia 2 czerwca. Ponieważ według Dehnela okres życia gniazdowego wynosi 22 dni, młode te pochodziłyby więc z miotów, urodzonych nie później niż około 10 maja (rozpoczęcie ciąży miało więc miejsce około 20 kwietnia).

Powyższe dane oraz fakt, że od dnia złapania pierwszej samicy kotnej (4.V.) nie złapano ani jednej samicy dziewiczej, (w tym do 7 sierpnia ani jednej nieaktywnej (aktywna = kotna lub karmiąca) wskazuje, że ruja ogarnęła gwałtownie wszystkie samice mniej więcej w przeciągu 15 dni (20.IV — 5.V.). Podobnie raptowne osiągnięcie aktywności płciowej u wszystkich samic zaobserwował Brambell (1935,a) na terenie Anglii.

Warto zwrócić uwagę, że data złowienia pierwszych młodych w roku 1954 leży w granicach czasowej zmienności ich pojawów z lat poprzednich, które nie przekroczyły jak dotąd nigdy 10 dni. Zwrócili już na to zjawisko uwagę Borowski i Dehnel (1952) podkreślając brak widocznego wpływu zmiennych w kolejnych latach warunków klimatycznych na rozpoczęcie rui.

Ponieważ samce dojrzewają płciowo dużo wcześniej niż smice (koniec marca, początek kwietnia) rozpoczęcie sezonu rozrodczego u ryjówki jest uwarunkowane osiągnięciem aktywności płciowej przez samice. (Bliżej o dojrzewaniu samców patrz Brambell 1935 (b), Dehnel 1949, Borowski i Dehnel 1952, Wolska 1952).

b) Natężenie aktywności płciowej w populacji w ciągu sezonu rozrodczego

Długość trwania sezonu rozrodczego i natężenia aktywności płciowej w populacji jest wypadkową aktywności płciowej poszczególnych osobników. Punktem zatem wyjściowym do tych rozważań musi być poznanie indywidualnego cyklu estralnego.

Cykl estralny u ryjówek może, jak to stwierdził Brambell (1935 a) przebiegać dwiema drogami:

- 1) Estrus, owulacja, ciąża, poród, estrus poporodowy, owulacja, następna ciąża (przebiegająca równoległe z laktacją) itd.,
- 2) Estrus, owulacja, ciąża, poród, estrus poporodowy, anoestrus laktacyjny, estrus polaktacyjny¹⁾.

Ten drugi typ cyklu estralnego wydaje się, według Brambella przeważać w późniejszych miesiącach sezonu rozrodczego.

Natężenie aktywności płciowej w populacji w kolejnych miesiącach sezonu rozrodczego zależy od tego, który z tych dwu typów cyklu estralnego odgrywa dominującą rolę. Miernikiem tego będzie procent samic kotnych i procent samic karmiących w poszczególnych miesiącach. Przewaga typu 2 „z anoestrus laktacyjnym”, wpływa na obniżenie procentu samic kotnych w danym okresie. Wystąpienie u poszczególnych osobników tego typu cyklu estralnego nie wyklucza ich jednak z dalszego rozrodu. Jest w tej chwili kwestią otwartą czy po zakończeniu anoestrus laktacyjnego nowy estrus następuje bezpośrednio, czy też po pewnym czasie. Należy również wziąć pod uwagę i to, że zapewne przebieg tych zjawisk nie jest podobny w ciągu całego sezonu rozrodczego.

W każdym bądź razie przejście do dłużej trwającego anoestrus, czy też do anoestrus zimowego (zakończenie aktywności płciowej) dokonuje się na podstawie drugiego typu cyklu estralnego.

Dane dotyczące aktywności płciowej samic w roku 1954 wymagają, przy porównaniu z danymi z innych lat, przeprowadzenia odpowiedniej korekty. Material z lat poprzednich nie był badany histologicznie, co spowodowało automatycznie wykluczenie wszystkich ciąży z okresu preimplantacyjnego. Nie jest wykluczona również możliwość, że przeoczone były niektóre wczesne ciążę postimplantacyjne, ze względu na istnienie tylko nieznacznych zgrubień na macicy.

Z wielką rezerwą należy się również odnieść do danych odnośnie samic karmiących, gdyż określanie stanu laktacyjnego przeprowadzone było z konieczności bardzo powierzchownie. Można się tu spodziewać, pomiędzy innymi, zaliczania samic z wczesnymi ciążami do

¹⁾ Uwagi odnośnie merytorycznej słuszności tego drugiego schematu omówione są na stronie 195 i 196.

grup samic karmiących i zupełnie nie uwzględniania istnienia ciąży przebiegających jednocześnie z karmieniem.

Dane odnośnie aktywności płciowej samic w sezonie 1954 przedstawione są w tabeli 3. Porównanie procentów samic kotnych w latach 1947—1954 przedstawione jest na wykresie 1. Zestawione są tu dane dotyczące ciąży z okresu postimplantacyjnego, oraz dane całkowite z 1954 r.

Tabela 3 — Table 3

Aktywność płciowa samic w ciąży sezonu rozrodczego 1954
Sexual activity of the females during breeding season 1954

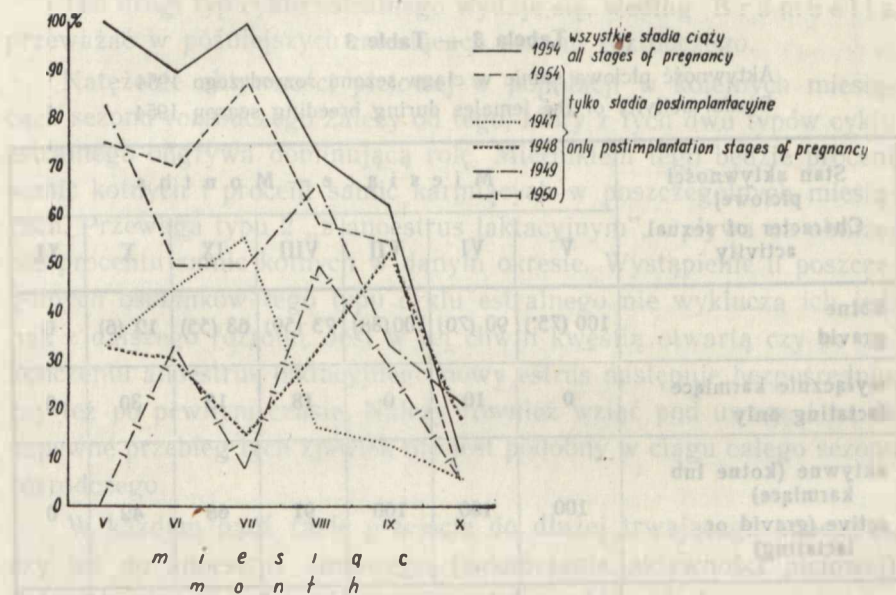
Stan aktywności płciowej Character of sexual activity	M i e s i ą c e — M o n t h s						
	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
kotne gravid	100 (75*)	90 (70)	100 (88)	73 (59)	63 (55)	12 (6)	0
wyłącznie karmiące lactating only	0	10	0	18	15	30	0
aktywne (kotne lub karmiące) active (gravid or lactating)	100	100	100	91	68	42	0
nieaktywne nonactive	0	0	0	9	32	58	100

*) bez ciąży w okresie preimplantacyjnym
without pregnancies in preimplantation period

Zestawienie procentów lub porównanie krzywych wykazuje, że procent samic kotnych jest w 1954 roku najwyższy jaki dotąd stwierdzono w materiałach białowieskich. Wskazuje to na wyjątkowy charakter sezonu 1954 i istnienie optymalnych warunków dla rozrodu w tym roku. Należy zwrócić uwagę również na to, że nałożenie aktywności płciowej w populacji (procent samic kotnych) może w kolejnych latach osiągać maksima w różnych miesiącach. W roku 1947 przypada ono w lipcu, 1948 we wrześniu, w 1949 w maju, 1950 w sierpniu, w 1954 roku zaś w maju, czerwcu i lipcu.

Również dane dotyczące aktywności płciowej samic (aktywna — kotna lub karmiąca) z roku 1954, przedstawiają obraz wyjątkowy,

gdyż przez pierwsze trzy miesiące (maj, czerwiec, lipiec) 100% złapanych samic jest aktywnych płciowo (tabela 3). Dane te potwierdzają wyraźnie wysuniętą wyżej tezę o osiągnięciu aktywności płciowej na początku sezonu przez wszystkie samice i utrzymaniu jej przez maj, czerwiec i lipiec. Jest rzeczą nieprawdopodobną, aby istniejące w tym okresie w lęrze samice nieaktywne nie zostały wy-



Wykres 1. Samice kotne w sezonach 1947, 1948, 1949, 1950, 1954.

Graph. 1. Gravid females in breeding seasons 1947, 1948, 1949, 1950, 1954.

kryte w odłowach. Samice nieaktywne z sierpnia i września należy eo ipso traktować jako uprzednio aktywne, które weszły w okres anoestrus (chwilowy, bądź permanentny, — prowadzący do zaniku aktywności płciowej).

Wyniki te nakazują negatywnie ustosunkować się do hipotezy Borowskiego i Dehnela (1952) dotyczącej kształtowania się aktywności płciowej samic przezimków podczas sezonu rozrodczego oraz związanego z tym zagadnienia liczby miotów u tego gatunku. Autorzy ci uważają, że w ciągu sezonu rozrodczego aktywność płciowa samic w populacji jest wypadkową aktywności płciowej dwóch grup. Główną podstawą tej hipotezy jest stwierdzenie układania się materiału (samic przezimków) w dwie grupy wagowe. Skład wiekowy

tych grup zmienia się wraz z przebiegiem sezonu rozrodczego. Początkowo (kwiecień — czerwiec) w grupie „lekkich” są samice młodsze (małe starcie zębów), w grupie „ciężkich” — samice starsze (silne starcie zębów). W lipcu następuje odwrócenie sytuacji i przejście samic z grupy „ciężkich” do grupy „lekkich” i odwrotnie. Autorzy wiążą to z przypuszczalnym osiągnięciem i utratą aktywności płciowej przez samice. Na tej podstawie wysuwają oni przypuszczenie, że w pierwszej rui biorą udział tylko samice z grupy „ciężkich”, w drugiej wszystkie. Po drugiej rui samice z grupy „ciężkich” stają się nieaktywne a rozmnażają się tylko te, które na początku sezonu nie były całkowicie dojrzałe płciowo. W tym układzie każda samica miałaby



Wykres 2. Dziennic dane z odłowów młodych ryjówek i przezimków w czerwcu i lipcu 1954.

Graph. 2. Daily data of catches of young and old adult Shrews in June and July, 1954.

tylko dwa mioty. Przypuszczenie to nie znajduje potwierdzenia na materiale z 1954 i słuszność jego wydaje się w ogóle wysoce wątpliwa. B o r o w s k i i D e h n e l na podstawie danych własnych i danych z pracy D e h n e l a (1949) usiłują znaleźć potwierdzenie swych wniosków w analizie nasileń odłowów młodych ryjówek, które mają miejsce na początku czerwca i w lipcu. Jednakże zamieszczone w tych pracach dane miesięczne, są moim zdaniem do tego celu nie przydatne ze względu na zbyt szerokie klasy czasu, do których się odnoszą.

Określenie liczebności populacji na podstawie analizy kształtowania się odłowów jest bardzo niepewne, i wymaga przy wyciąganiu wniosków dużej ostrożności. Dla sprawdzenia wyników powyższych autorów przeprowadziłem analizę odłowów młodych ryjówek na materiałach z czerwca i lipca 1954 (wykres 2). W trakcie pracy okazało się, że dane sumaryczne (choćby z okresów kilkudniowych) są bardzo mylące i konieczne jest operowanie danymi dziennymi. Związane to jest w głównej mierze z silnym uzależnieniem wysokości codziennych odłowów od panujących warunków atmosferycznych (deszcz — sucho). Zależność ta jest wyraźnie uwidoczniła na wymienionym wyżej wykresie. Deszcz powoduje z reguły gwałtowny wzrost odłowów w następnym dniu. Po upływie dalszych 24 godzin, wysokość odłowów może spaść z powrotem do stanu poprzedniego. Wzrost odłowów bywa nieraz tak znaczny, że operując nawet bardzo krótkimi okresami czasu, może zostać zatarty krótkotrwały charakter nasilenia, a liczby sumaryczne mogą sugerować rzeczywisty wzrost liczebności populacji. Aby chociaż częściowo uwolnić się od tych zakłóceń, podane są na wykresie numer 2 (str. 189), również dane z odłowów przezimków *S. araneus* (samce i samice). Dane te układają się na ogół zgodnie z wynikami odłowów młodych ryjówek, wykazując, że raptowne zwiększenie młodych w odłowach na przestrzeni 1—2 dni nie oznacza bynajmniej rzeczywistego zwiększenia stanu liczbowego populacji a jedynie wzrost aktywności zwierząt wywołany deszczem.

Jeżeli uwzględni się te zakłócenia, można dostrzec jednak, że o ile w czerwcu po jedno- czy dwudniowych nasileniach, wysokość odłowów młodych stale powraca do podobnego niskiego poziomu, to od początku lipca minimalny poziom odłowów jest prawie stale wyższy niż w czerwcu. Natomiast wysokość odłowów ryjówek przezimków utrzymuje się w obu tych miesiącach na jednakowym poziomie.

Wyniki te należy rozpatrzyć w powiązaniu z uzyskanymi danymi dotyczącymi kształtowania się aktywności płciowej samic przezimków na początku sezonu rozrodczego (str. 185). Wysunięty został tam wniosek, że ruja objęła raptownie wszystkie samice w przeciągu 15 dni (20.IV—5.V). Znajduje on potwierdzenie w utrzymaniu jednakowego poziomu liczebności młodych od momentu ich pierwszego pojawu aż do końca czerwca. Gdyby bowiem pierwsza ruja u samic była bardziej rozciągnięta w czasie, należałoby oczekiwać stopniowego przyrostu liczbowego młodych i braku raptownej zwyżki na początku lipca. Dwu-

dziestokilkudniowy odstęp czasu między pierwszym pojawem i lipcowym zwiększeniem liczebności jest wywołany tym, że wszystkie samice po porodzie pierwszego miotu, zaszły natychmiast w drugą ciążę (patrz tabela 3). Wszystkie te obserwacje wskazują na mylny charakter wniosków wyprowadzonych przez B o r o w s k i e g o i D e h n e l a. Przy braku bowiem przeprowadzanych dokładnych badań nad rozrodem samic przezimków, wnioskowanie na podstawie odłowów młodych o kształtowaniu się aktywności płciowej matek, może mieć charakter wieloznaczny. Wzrost liczebności młodych zaobserwowany przez tych autorów w lipcu, nie był prawdopodobnie wynikiem nałożenia się miotów dwóch grup samic, a wywołany był podobnie jak w r. 1954 pojawieniem się drugiego miotu, pochodzącego z drugiej ciąży, przebiegającej równoległe u wszystkich samic. Należy tu dodać, że takiej fałowości w rozrodzie nie obserwuje się poza pierwszym i drugim miotem. Związane jest to z odmiennym u różnych samic przebiegiem cyklu estralnego po drugiej ciąży.

Liczba miotów u ryjówki podawana przez innych autorów jest bardzo zmienna. B a r r e t — H a m i l t o n uważa, że ryjówka ma dwa, ewentualnie trzy mioty, A d a m s mówi o dwóch, M i d d l e t o n o jednym, D u n a j e w a o dwóch—trzech, B r a m b e l l nie precyzując bliżej wspomina o możliwości kilku kolejnych miotów. Materiał białowieski z roku 1954 wskazuje, że przynajmniej w warunkach optymalnych liczba miotów może być dużo większa i wynosić 4 do 5 w sezonie. Jak wspominaliśmy, brak samic nieaktywnych w maju, czerwcu i lipcu wskazuje, że aktywne płciowo samice z sierpnia i września były już poprzednio ciężarne. Liczba miotów będzie zależała od tego czy cykl estralny u samic idzie według pierwszego czy drugiego typu. Określić będzie stosunek samic w ciąży przebiegającej równocześnie z laktacją, do samic ciężarnych nie karmiących.

Przy rozwiązywaniu powyższego zagadnienia, jak również w kilku innych momentach, konieczne było określenie stanu laktacyjnego samic. Sprawa ta napotykała jednak bardzo często na poważne trudności. O ile w ciążach wczesnych określenie czy dana samica jest jednocześnie karmiąca, czy też zaszła w ciążę po zakończeniu karmienia nie napotyka na trudności, o tyle w ciążach późnych i bardzo późnych ocena jest często wątpliwa. Szczególnie w ciążach będących na ukończeniu trudno jest nieraz powiedzieć czy stan gruczołów mlecznych jest wynikiem kończącego się karmienia czy też przygotowaniem do laktacji. Jeżeli przedłużenie trwania ciąży na skutek laktacji ma rzeczywiście miejsce u ryjówki, trzeba uwzględnić, że samice w późnej ciąży nie są już aktualnie karmiące. Podobnie trudno

jest nieraz określić czy samica niekolna jeszcze karmi, czy już karmić przestała. Uderzający jest często brak korelacji między wyglądem sutków i stanem gruczołów mlecznych, co bardzo utrudnia przeprowadzenie oceny. Gruczoły mleczne, szczególnie w końcowych okresach sezonu rozrodczego, mają często wygląd niejednorodny. Być może jest to związane z niskimi miotami w tym okresie.

Tabela 4 — Table 4

Stan laktacyjny samic kotnych w kolejnych miesiącach sezonu rozrodczego
Lactating state of gravid females in the successive months of the breeding season

Miesiąc Month	Ogółem samic Total No. of females	Samice karmiące Females lactating		Samice niekarmiące Females not lactating	
		Liczba No.	%	Liczba No.	%
V	8	5	100	3 (przmi para)	
VI	9	7	78	2	22
VII	17	6	35	11	65
VIII	16	3	19	13	81
IX	24	1	4	23	96
X	2	—		2	
Ogółem Total	76	22	29	54	71

Pierwsze ciąży bez jednoczesnego karmienia spotyka się w czerwcu. We wrześniu procent takich samic dochodzi do 96 (tabela 4). W czerwcu jedna trzecia samic przechodzi na drugi typ cyklu estralnego. Zakładając nawet, że począwszy od drugiego miotu samice nie zachodzą w ciążę bezpośrednio po porodzie i przyjmując, że w maju, czerwcu i lipcu estrus występuje bezpośrednio po zakończeniu laktacji (brak samic nieaktywnych) wynikałoby, że samice kotne złapane w sierpniu znajdują się w co najmniej w trzeciej, lub nawet w czwartej ciąży. Ponieważ niewątpliwie u niektórych samic trzecia ciąża przebiega również jednocześnie z karmieniem (tabela 4) jest rzeczą bardzo prawdopodobną występowanie nawet pięciu ciąży, naturalnie tylko u pewnej części samic w populacji.

c) Zakończenie sezonu rozrodczego

Ostateczne zakończenie sezonu rozrodczego w roku 1954 nastąpiło w październiku. W listopadzie nie złowiono już żadnej samicy kotnej lub karmiącej. Ostatnia samica kotna została złowiona 3 października,

jednakże w początkach tego miesiąca spotykało się dużo samic karmiących. Jaśniejszy obraz zakończenia aktywności płciowej w populacji otrzymamy analizując sytuację w kolejnych dekadach września i października (tabela 5).

Tabela 5 — Table 5

Stan aktywności płciowej samic w kolejnych dekadach września i października
Sexual activity of the females in decades of September and October

Decady Decades		Ogółem samic Total No. of females	kotne gravid		karmiące lactating		nieaktywne not active	
			Liczba No	%	Liczba No.	%	Liczba No.	%
Wrzesień September	I	15	11	73	1	7	3	20
	II	12	9	75	1	8	2	17
	III	11	4	36	—	—	7	64
Październik October	I	10	2	20	3	30	5	50
	II	4	—	—	1	25	3	75
	III	5	—	—	—	—	3	100

Dane te wskazują, że procent samic kotnych jest wysoki w I i II dekadzie września (73% i 75%) i załamanie następuje w III dekadzie (36%). Ostatnie samice kotne złapane zostały w I dekadzie października. Ostatnia samica karmiąca złowiona w drugiej dekadzie tego miesiąca wykarmi niewątpliwie ostatni miot. Widzimy, że zakończenie sezonu rozrodczego jest stopniowe.

W związku ze stwierdzeniem stopniowego wygasania aktywności płciowej samic w populacji i stopniowego wzrostu procentu samic nieaktywnych pod koniec sezonu rozrodczego, powstaje pytanie czy przyczyny tego zjawiska nie leżą między innymi w różnicach wieku samic. W skład populacji samic przezimków wchodzi teoretycznie zwierzęta o różnicy wieku dochodzącej do pięciu miesięcy. Taka różnica wieku w stosunku do długości życia ryjówki (teoretyczna maksymalna długość życia — około półtora roku, w przyrodzie prawdopodobnie nigdy nie mająca miejsca), mogłaby w rozmnażaniu samicy odgrywać poważną rolę. Jednoczesne osiągnięcie dojrzałości płciowej na początku sezonu przez wszystkie samice, oznacza jednak, że różnice w wieku tych osobników nie odgrywają pod tym względem żadnej roli. Nie ma w tym nic specjalnie dziwnego, gdyż dojrzewanie płciowe

u ryjówki nie wymaga długiego okresu poprzedzającego. Jeżeli młoda samica „potrafi” dojrzeć płciowo w dwa tygodnie po opuszczeniu gniazda¹⁾, trudno oczekiwać, aby różnica wieku samic przezimków mogła pod tym względem odgrywać jakąkolwiek rolę. Z drugiej strony rozpiętość wahań wieku samic przezimków nie jest w rzeczywistości taka duża. Pokolenie wiosenne, ze względu na najdłuższy okres życia podległo niewątpliwie największemu „wykruszeniu” i jest nielicznie reprezentowane w grupie przezimków. Późno jesiennie pokolenie urodzone w końcowym okresie sezonu rozrodczego, nie odgrywa również, na skutek swej małej liczebności, decydującej roli. W związku z tym skład wiekowy przezimków jest bardziej jednolity, niż powinno to wynikać z czasokresu rozrodu ich matek.

Decydującym (i jedynym) dowodem zaniku aktywności płciowej na skutek starzenia się byłoby stwierdzenie uwsteczniania starczego gonad. Wspominaliśmy już, że zmian takich nie obserwuje się w jajnikach samic nieaktywnych z sierpnia i września; pojawiają się one dopiero od początku października. Spośród 14 samic złowionych między 1—20 tego miesiąca u trzech stwierdzono pewne uwstecznienie, a u jednej (złowionej 1.X:) — jajniki o typowym wyglądzie anoestrusowym. Po 20 października, z wyjątkiem samicy 14377 (złowionej 7.XI.) wszystkie pozostałe mają jajniki bądź typowe dla anoestrus, bądź też bardzo zbliżone do tego stanu. Powyższe dane wskazują, że przejście samic do anoestrus zimowego jest w populacji zjawiskiem stopniowym, podlegającym dużym wahaniom indywidualnym.

Uwstecznienie gonad u samic złowionych w tym okresie uważamy jednakże za związane w głównej mierze z wystąpieniem warunków klimatycznych okresu jesienno-zimowego, a nie za bezpośredni wyraz zmian starczych. Na rzecz takiego traktowania tego zjawiska przemawia fakt uwsteczniania w okresie jesienno-zimowym gonad samic młodych. Zanik aktywności płciowej na skutek starości i przeżywania osobników starczych należy u zwierząt dziko żyjących do przypadków sporadycznych. Większość zwierząt nigdy nie dożywa do okresu starczego. Przyczyny zaniku aktywności płciowej w aspekcie populacyjnym, przynajmniej w przeważającej swej części, nie leżą, naszym zdaniem, w zjawiskach starzenia się osobników.

¹⁾ W roku 1954 pierwsze młode ryjówki pojawiły się 2 czerwca, a już 12 czerwca złowiono kotną młodą samicę.

Jakkolwiek praca ta nie obejmuje zagadnienia aktywności płciowej samic, warto zwrócić uwagę na fakt, obserwowanego co roku raptownego spadku ich liczebności we wrześniu (Dehnel, 1949; Borowski i Dehnel, 1952). W roku 1954 samce stanowiły w grupie przezimków: w maju 70%, w czerwcu 88%, w lipcu 74%, w sierpniu 70%, we wrześniu tylko 46%. Być może wpływa to w pewnym stopniu na zwiększenie % samic nieaktywnych w tym okresie.

4. Cykl estralny i ciąży

a) Charakter owulacji.

Przyjmuje się na ogół za Brambellem (1935, a), że owulacja u ryjówki nie jest „spontaniczna” i że koniecznym bodźcem do jej wywołania jest kopulacja. Wniosek tego autora oparty jest na następujących stwierdzeniach: 1) kopulacja poprzedza owulację, 2) wszystkie samice z młodymi ciałkami żółtymi były ciężarne, 3) u nieciężarnych samic karmiących brak było ciałek żółtych, choć przechodziły one prawdopodobnie przez estrus poporodowy.

Spostrzeżenia te są naszym zdaniem dla rozstrzygnięcia tego zagadnienia niewystarczające. Po pierwsze — samice innych gatunków, u których owulacja jest spontaniczna, dopuszczają samca również najczęściej przed nastąpieniem owulacji. Po drugie — nawet całkowity brak w materiale samic nieciężarnych o rozwiniętych ciałkach żółtych jest dowodem zupełnie nie wystarczającym do uznania owulacji jako niespontanicznej.

U zwierząt dziko żyjących przypadki niedojścia do kopulacji w czasie rui są niezmiernie rzadkie. Możliwość nienatrafienia przez samicę na samca, szczególnie na terenach o dużej gęstości zasiedlenia (co ma np. miejsce w Białowieży) jest praktycznie równa zeru. Powyższe uwagi dotyczą również trzeciego założenia Brambella. Zasadnicze zastrzeżenie polega w tym przypadku jednakże na tym, że wątpliwe wydaje się nam stanowisko tego autora sugerujące występowanie u zwierząt nieciężarnych karmiących estrus poporodowy. Gdyby bowiem, jak chce Brambell, estrus poporodowy u ryjówki był zjawiskiem regularnym, przechodzenie samic na drugi typ cyklu estralnego (laktacja bez jednoczesnej ciąży), mogłoby być tylko spowodowane brakiem kopulacji, wynikającym ze zmniejszenia liczeb-

ności samców. Jakkolwiek ilość samców w odłowach zmienia się w różnych miesiącach sezonu, to jednak w sposób zupełnie nie równoległy do zmian w stosunku liczbowym między samicami ciężarnymi z równoczesnym karmieniem i samicami ciężarnymi niekarmiącymi. Moim zdaniem wzrost w czasie sezonu rozrodczego częstości występowania ciąży bez równoległego karmienia, jest wynikiem nie występowania u takich samic estrus poporodowego. Ponieważ Brambell nie uwzględnia zupełnie roli samców, stwierdzenie przez niego przewagi drugiego typu cyklu estralnego pod koniec sezonu, nie znajduje przyczynowego umotywowania.

Wątpliwości odnośnie przyjęcia bez zastrzeżeń poglądu o niespontanycznym charakterze owulacji u ryjówki, znajdują ponadto podstawę w dokonanych przeze mnie obserwacjach. W materiałach moich znajduje się samica (nr 5726, złowiona I.VIII.), u której przy braku plemników w drogach rodnych, obecne są owulowane jaja w jajowodach (w lewym jajowodzie 2 jaja, w prawym — 3). Jaja te wykazują wyraźnie oznaki degeneracji. Stan zachowania treści plazmatycznej jest jednak wystarczająco dobry, aby odrzucić możliwość obumarcia we wczesnych okresach brudzkowania. Ciałka żółte (w liczbie odpowiadającej ilości jaj) mają wewnątrz całkowicie wypełnione, jednakże luteinizacja tkanki jest ledwie zaznaczona. Macica wykazuje wyraźne zmiany przygotowawcze do implantacji. Powyższe obserwacje wskazywałyby na to, że w tym przypadku owulacja nie była poprzedzona kopulacją. Przypadek ten jakkolwiek odosobniony jest poważnym dowodem przeciwko pogładowi Brambella i przemawiałby raczej za spontanicznym charakterem owulacji. Jednakże ze względu na wielką rzadkość takich przypadków (1 na 115 zbadanych samic) i możliwość zaistnienia kopulacji sterylnej, nie można go traktować jako dostateczną podstawę dla definitywnego wyjaśnienia tego zagadnienia¹⁾.

¹⁾ Być może pewną wskazówkę przemawiającą za spontanicznym charakterem owulacji, stanowić może kilkakrotne stwierdzenie obumarłych jaj w jajowodach samic nieaktywnych. Jaja te występują w niewielkich ilościach (2, 3), a jednocześnie brak jest w jajnikach śladów niedawnej owulacji. Ponieważ jednak treść plazmatyczna jest całkowicie zniszczona, nie można wykluczyć możliwości, że śmierć ich nastąpiła już w okresie brudzkowania i że nie pochodzą z miotów, które całkowicie obumarły przed implantacją (patrz str. 213, 214 — śmiertelność przed implantacją).

b) Próba określenia długości trwania wędrówki jaj przez jajowód.

Długość ciąży u ryjówki, którą sugerował B r a m b e l l (ca 20 dni) na podstawie odstępów czasu między odłowieniem pierwszych samic kotnych, karmiących i zwierząt młodych, została potwierdzona przez D e h n e l a (1950) obserwacjami na materiale hodowlanym. Autor ten stwierdził, że długość ciąży trwa 20 dni, a długość życia gniazdowego (laktacji) 22 dni.

Danych odnoszących się do tempa rozwoju embrionalnego ryjówki (czasu trwania poszczególnych okresów ciąży) do tej pory nie posiadamy. B r a m b e l l przeprowadził próbę obliczenia czasu wędrówki jaj przez jajowód, opierając się na założeniu, że stosunek liczby samic z jajami w jajowodzie do liczby samic z zarodkami w macicy, powinien odpowiadać stosunkowi długości tych okresów względem siebie. Otrzymał on stosunek 2:11, co przy długości ciąży 20 dni, wskazywałoby, że czas wędrówki jaj w jajowodzie wynosi około 3,5 dnia. Dane moje ustawione na tej samej zasadzie przedstawiają się następująco: samice z jajami w jajowodzie — 4, samice z zarodkami w macicy — 72. Otrzymujemy stosunek $4:72 = 1:18$, czyli czas wędrówki jaj przez jajowód wynosić miałby nieco więcej, niż jeden dzień. Jest to wynik raczej nieprawdopodobny. Wynik B r a m b e l l a wydaje się być dużo bliższy prawdy, niemniej jednak wartość jego metody, na skutek otrzymania przy jej pomocy tak niezgodnych rezultatów, zostaje poważnie podważona. Otrzymanie przy stosowaniu jej tak odmiennych rezultatów skłoniło mnie do zrezygnowania z obliczania tą drogą długości trwania poszczególnych okresów rozwoju postimplantacyjnego.

c) Wpływ laktacji na implantację.

B r a m b e l l (1935, a) na drodze pewnych operacji liczbowych uważa za bardzo prawdopodobne, że u ryjówki w przypadkach ciąży przebiegających jednocześnie z laktacją, następuje opóźnienie implantacji, a tym samym przedłużenie trwania samej ciąży. Podstawowe jego założenie jest następujące: liczebność samic znajdujących się w różnych okresach ciąży stoi w prostym stosunku do długości trwania tych okresów. Autor ten podzielił cały materiał samic kotnych na dwie grupy: 1) samice będące w pierwszej ciąży (pierworódki), 2) samice będące w następnych ciążach. W drugiej grupie zaobserwowano poważne przesunięcie liczebności na korzyść samic o nieimplantowanych

blastocystach w macicy (tabela 6). Wyciągnięty zostaje z tego wniosek o występowaniu opóźnienia implantacji w ciążach przebiegających równolegle z karmieniem.

W sposobie podzielenia materiału zastosowanym przez Brambella, leży, moim zdaniem, bardzo poważny błąd metodyczny. Wśród wieloródek tylko pewien % stanowią samice równocześnie kotne

Tabela 6 — Table 6

Liczebność samic w różnych okresach ciąży w zależności od stanu laktacyjnego
Number of females in various periods of pregnancy in relation to lactating state

Okres ciąży Stage of pregnancy	Liczebność samic — Number of females			
	Brambell (1935 a)		Obserwacje własne Authors Observations	
	Pierwsza ciąża First pregnancy	Następne Successive	Ciąże bez karmienia Pregnancies without lactation	Ciąże z równo- czesnym kar- mieniem Pregnancies with coincident lactation
Jaja w jajowodzie Eggs in oviduct	7	11	2	2
Blastocysty w świetle macicy Blastocystes in the lumen of uterus	3	26	6	4
Implantowane zarodki Implanted embryos	32	20	46	16
Ogółem Total	42	57	54	22

i karmiące. Pozostałe, u których ciąża rozpoczęła się po zakończeniu laktacji, należy bezwarunkowo dołączyć do pierwszej grupy, tzn. traktować łącznie z pierworódkami. Jak już mówiliśmy, % samic jednocześnie kotnych i karmiących zmniejsza się wraz z przebiegiem sezonu bardzo znacznie, tak, że w materiale z całego roku, tylko 28% wieloródek było jednocześnie kotnych i karmiących (patrz tabela 3). Stosowanie podziału materiału zastosowanego przez Brambella, usprawiedliwione jest częściowo tylko w tych przypadkach, gdy operuje się materiałem z początkowych miesięcy sezonu rozrodczego, kiedy dominującą rolę w rozrodzie odgrywa pierwszy typ cyklu estralnego. To też wnioski tego autora jest w przybliżeniu poprawne,

gdyż 82% samic kotnych, w jego materiale pochodzi z maja i czerwca. Natomiast zupełnie niesłuszne byłoby zastosowanie takiego podziału w obrębie moich materiałów (gdyby nawet były w nich licznie reprezentowane pierworódki). W tabeli 6 znajdują się dane B r a m b e l l a odnoszące się do tego zagadnienia, oraz dane uzyskane przeze mnie na podstawie podziału materialu na samice kotne i równocześnie karmiące i tylko kotne. Dane moje układają się w mało przekonywający sposób, jakkolwiek stosunek liczebności samic z zarodkami nieimplantowanymi do samic z ciążami postimplantacyjnymi jest wyższy w grupie samic karmiących. Chociaż dane B r a m b e l l a i stwierdzona przez D e h n e l a (1950), zbieżność długości trwania ciąży i laktacji przemawiałyby raczej za występowaniem opóźnienia implantacji, to jednak nadal brak jest bezpośrednich dowodów.

d) W ś r ó d m a c i c z n a w ę d r ó w k a b l a s t o c y s t .

Zjawisko przewędrowywania blastocyst z jednego rogu macicznego do drugiego, zostało stwierdzone u ryjówki przez B r a m b e l l a (1935, a). Ze względu na to, że jajnik jest całkowicie zamknięty w kapsuli, a połączenie obu rogów nad wylotem szyjki macicznej jest łożysko, różnice między ilością owulowanych jaj i implantowanych zarodków po lewej i prawej stronie, mogą być wytłumaczone tylko jako wynik przewędrowywania blastocyst.

W materiale moim, określono u każdej samicy liczbę ciałek żółtych w prawym i lewym jajniku oraz liczbę implantowanych zarodków w odpowiednich rogach. Pozwala to na ściśle określenie liczby przesuniętych blastocyst z jednego do drugiego rogu we wszystkich ciążach, w których nie wystąpiła śmiertelność zarodkowa. Natomiast u samic, u których część miotu obumarła stwierdzenie przewędrowywania blastocyst jest możliwe tylko wtedy, gdy niezgodność liczby ciałek żółtych i zarodków jest całkowicie pokryta przez obecność degenerujących jaj lub regresywnych komór płodowych. W związku z tym w tabeli 7 podany jest rozkład ciałek żółtych i implantowanych zarodków tylko u tych samic, u których suma ciałek żółtych jest równa sumie wszystkich zaobserwowanych zarodków (żywych i obumarłych).

Już na pierwszy rzut oka widać, że przewędrowywanie blastocyst jest zjawiskiem bardzo częstym i prowadzi do wyrównania liczby zarodków w lewym i prawym rogu. W wyjątkowych przypadkach może powstać w wyniku wędrówki blastocyst nierównomierność wtórna po

drugiej stronie. Implantowanie się zarodka w położeniu środkowym, nad wylotem szyjki macicznej, jest zjawiskiem stosunkowo częstym.

Efekt przewędrowywania blastocyst jest szczególnie uderzający, jeżeli będzie się go rozpatrywać nie oddzielnie u poszczególnych samic, a generalnie w całym materiale. Diagram 1 ułożony został na pod-

Tabela 7 — Table 7

Wśródmaciczna wędrówka blastocyst
Trans-uterine migration of blastocysts

Nr samicy No. of the female	Liczba owulowanych jaj No. of ova ovulated		Liczba implantowanych zarodków No. of implanted embryos		Rozmiary wędrówki Mi-gra-tion	Nr samicy No. of the female	Liczba owulowanych jaj No. of ova ovulated		Liczba implantowanych zarodków No. of implanted embryos		Rozmiary wędrówki Mi-gra-tion
	lewy jajnik left ovary	prawy jajnik right ovary	lewy róg left horn	prawy róg right horn			lewy jajnik left ovary	prawy jajnik right ovary	lewy róg left horn	prawy róg right horn	
4341	1	7	4	4	3	5689	4	2	2	4	2
4342	4	4	4	4	0	5784	4	3	3	4	1
4371	3	4	3	4	0	5856	2	4	2	4	0
14083	1	8	4	4	3	6175	3	3	3	3	0
4403	3	7	4	5	1	6244	5	1	3	3	2
4404	6	2	4	4	2	6344	2	4	3	3	1
4461	3	5	4	4	1	6495	3	2	3	2	0
4473	4	3	4	3	0	6528	5	1	4	2	1
4502	3	5	3	4	0	6537	4	2	3	2	0
4718	2	5	4	3	2	6558	5	3	4	4	1
4795	6	2	4	4	2	6563	4	2	3	3	1
4890	4	3	4	3	0	6578	4	1	4	1	0
4904	4	5	4	5	0	14316	2	4	3	3	1
4995	4	3	3	3	0	6594	2	2	2	2	0
5072	4	3	3	4	1	6622	4	4	3	4	0
5345	3	3	3	3	0	14342	1	5	3	3	2
5371	3	3	3	3	0	6668	3	3	3	3	0
5445	1	4	3	2	2	6680	3	3	2	3	0
5581	4	2	3	3	1	6710	1	6	2	4	2*
5612	4	2	3	3	1	6760	2	5	3	4	1
5621	3	4	3	3	0	6761	5	3	4	3	0

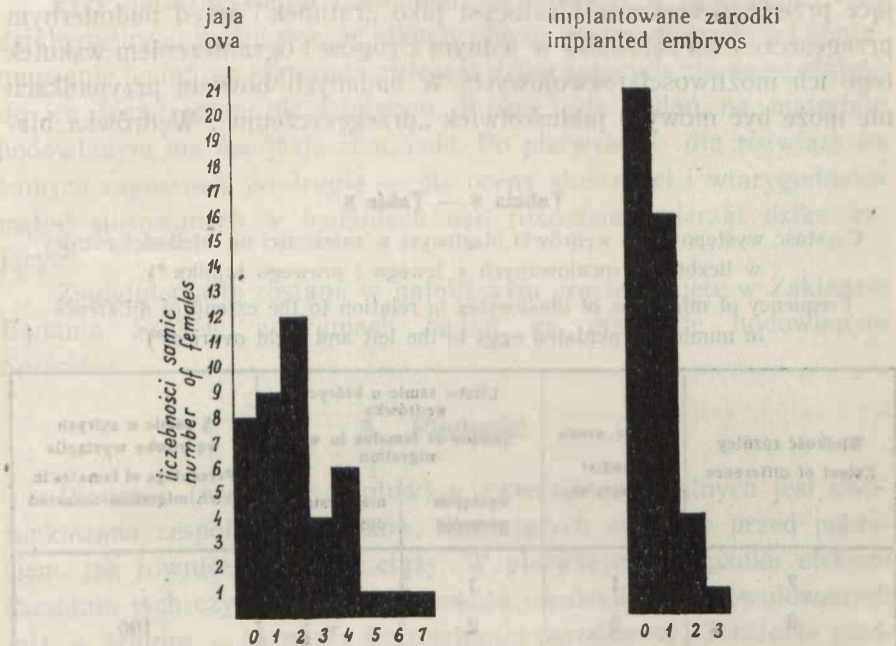
*) Degenerujące jajo w lewym jajowodzie
Degenerating egg in left oviduct

stawie danych z tabeli 7. Podane są tutaj liczebności samic o zaobserwowanej różnicy między liczbą jaj owulowanych z jednego i drugiego jajnika, oraz między liczbą implantowanych zarodków w lewym i prawym rogu. Rzecz jasna, że przy takim ustawieniu absolutne liczby owulowanych jaj i implantowanych zarodków nie są uwidoczniona. Stwierdzone liczebności samic o występujących różnicach między liczbą

Diagram 1.

Wpływ wśródmacicznej wędrówki blastocyst na ułożenie zarodków w macicy.

Influence of intrauterine migration of blastocysts on the arrangement of embryos in the uterus.



Różnica między liczbą jaj owulowanych z lewego i prawego jajnika

Difference between number of ovulated ova from left and right ovary

Różnica między liczbą zarodków implantowanych w lewym i prawym rogu

Difference between number of embryos implanted in the left and right horn

owulowanych jaj z lewego i prawego jajnika, potwierdzają „na oko” wniosek Brambella o przypadkowym charakterze rozkładu jaj na oba jajniki i braku tendencji do rozłożenia równomiernego.

Jednocześnie w tej samej grupie samic, ułożenie zarodków w macicy spełnia niemal idealnie warunki rozłożenia równomiernego.

Samice o ułożeniu równomiernym (różnica 0 — w miotach o parzystej liczbie płodów i różnica 1 — w miotach o liczbie nieparzystej) stanowią łącznie 88%. Dane umieszczone w tabeli 7 i diagramie 1 dowodzą, że przewędrowywanie blastocyst występuje bez względu na wysokość miotu i jest uzależnione jedynie od zaistnienia różnicy w pierwotnym ich rozkładzie. Twierdzenie to ma moim zdaniem, bardzo istotne znaczenie dla wyjaśnienia przyczyn i znaczenia wędrowki blastocyst.

W pierwszym rzędzie uderza ono we wszelkie hipotezy, traktujące przewędrowywanie blastocyst jako „ratunek” przed nadmiernym przegęszczeniem zarodków w jednym z rogów i ograniczeniem wskutek tego ich możliwości rozwojowych. W badanych bowiem przypadkach nie może być mowy o jakimkolwiek „przegęszczeniu”. Wędrowka bla-

Tabela 8 — Table 8

Częstość występowania wędrowki blastocyst w zależności od wielkości różnicy w liczbie jaj owulowanych z lewego i prawego jajnika *)

Frequency of migration of blastocytes in relation to the extent of difference in number of ovulated eggs in the left and right ovaries *)

Wielkość różnicy Extent of difference	Liczba samic Number of females	Liczba samic u których wędrowka Number of females in which migration		% samic u których wędrowka wystąpiła Percentage of females in which migration occurred
		wystąpiła occurred	nie wystąpiła did not occur	
7	1	1	—	100
6	2	2	—	
5	1	1	—	
4	8	8	—	100
3	6	5	1	83
2	13	9	4	69
1	9	2	7	22
0	8	—	8	0

*) W tabeli wykorzystano również niektóre samice, u których wystąpiła śmiertelność zarodkowa (nie uwzględnione w tabeli 7).

*) In the table are also included some females, in which prenatal mortality appeared (not included in table 7).

stocyst ma miejsce nawet w miotach niskich, równych pod względem liczby zarodków połowie najwyższych spotkanych miotów. Odnosi się wrażenie (tabela 8), jakby wędrówka blastocyst była wynikiem naruszenia „równowagi fizjologicznej” między obu rogami, wywołanej samą różnicą w liczbie znajdujących się w nich pierwotnie blastocyst. Zachwianie tej równowagi (wyrażające się w częstości występowania wędrówek), byłoby w pewnym stopniu zależne od absolutnej wysokości różnicy (w jaskrawej postaci występuje od różnicy 2 blastocyst).

* * *

Przy opracowywaniu zagadnień poruszonych w powyższym rozdziale nasuwa się wniosek, że utknęły one na martwym punkcie i kontynuowanie badań na materiale zwierząt dziko żyjących nie może wnieść do ich rozwiązania nic istotnego. Rozpoczęcie badań na materiale hodowlanym ma dwojakie znaczenie. Po pierwsze — dla rozwiązania samych zagadnień, po drugie — dla oceny słuszności i wiarygodności metod stosowanych w badaniach nad rozrodem zwierząt dziko żyjących.

Zagadnienia te zostaną w najbliższym czasie podjęte w Zakładzie Badania Ssaków w ramach badań na materiale hodowlanym *Soricidae*.

5. Płodność

Płodność (wysokość miotów) u zwierząt polifetalnych jest warunkowana zespołem czynników, działających zarówno przed pokryciem, jak również w czasie ciąży. W pierwszym przypadku efektem działania tych czynników jest wysokość owulacji (ilość owulowanych jaj), w drugim — rozmiary śmiertelności zarodkowej. Obniżenie płodności może następować zarówno przez zmniejszenie liczby owulowanych jaj, jak i również na drodze obumierania płodów w różnych okresach ciąży. Bardzo często oba te mechanizmy działają równocześnie i wysokość miotów w momencie porodu jest wypadkową ich działania. Interesujące jest jednak określenie — jaką rolę odgrywają oba te mechanizmy. Zjawisko śmiertelności zarodkowej stanowi samo w sobie problem o wielu aspektach, jednakże jako punkt wyjścia przyjmujemy tylko znaczenie jego dla kształtowania płodności w ciągu sezonu rozrodczego. Dla określenia tego znaczenia konieczna jest w pierwszym rzędzie znajomość wysokości owulacji.

a) Wysokość owulacji.

Wysokość owulacji określa się pośrednio przez obliczenie liczby ciałek żółtych w jajnikach. W tym celu przeprowadzono badania histologiczne wszystkich jajników. Jajniki ryjówki są niewielkie i zamknięte w kapsuli. Dokładne policzenie ciałek żółtych na drodze makroskopowej jest zupełnie niemożliwe. Metoda makroskopowa, nawet w zastosowaniu do zwierząt dużych, u których ponadto ciała żółte nie uwsteczniają się w końcowych okresach ciąży tak silnie, jak u ryjówki, nie jest nigdy całkowicie ścisła. Istnieje zawsze niebezpieczeństwo przeoczenia niektórych ciałek żółtych, na skutek ich silnego zbliżenia i pozornego zespolenia lub przesunięcia do wnętrza jajnika. Możliwość popełnienia pomyłek jest szczególnie duża w początkowych okresach ciąży (okres formowania) i końcowych (uwstecznianie). Badania makroskopowe nie uwzględniają również istnienia corpora lutea atretica, powstałych z pęcherzyków Graafa, z których nie owulowały oocyty. Rzecz jasna, że w takich przypadkach określenie liczby owulowanych jaj będzie przewyższać stan rzeczywisty. Wiarygodność metody makroskopowej jest szczegółowo zanalizowana w pracy Allen et al (1947)¹⁾.

Przy metodzie histologicznej pewne trudności powstają tylko w ciążach bardzo zaawansowanych, w związku z silnym uwstecznięciem ciałek żółtych. Stopień ich uwstecznienia podlega u poszczególnych samic bardzo dużym wahaniom. Zdarza się nieraz nawet, że stan zachowania ciałek żółtych jest gorszy u samic w późnej ciąży, niż u niektórych samic będących już po porodzie.

Określanie liczby owulowanych jaj na podstawie liczby ciałek żółtych oparte jest na założeniu owulowania tylko jednego jaja z każdego pęcherzyka. Jednakże aby stosowana ocena była ścisła, trzeba uwzględnić możliwość występowania pęcherzyków poliowularnych i ewentualnie — określić rozmiary tego zjawiska. Dokonać tego można dwiema drogami. Po pierwsze — przez stwierdzenie przewagi liczby zarodków nad liczbą ciałek żółtych (w materiale moim nie stwierdziłem takich przypadków²⁾).

¹⁾ W tej sytuacji trzeba odnieść się krytycznie do danych Dunajewej (1955), która obliczała ilość ciałek żółtych wyłącznie na drodze makroskopowej.

²⁾ Taka ewentualna „nadwyżka“ może być jednak wtórnie zamaskowana na skutek wystąpienia śmiertelności zarodkowej.

Po drugie — przez określenie częstości występowania poliovitarnych pęcherzyków Graafa. Przeglądając materiał stwierdziłem jednak wśród tysięcy pęcherzyków tylko kilka dwujajowych, przy czym były to pęcherzyki bardzo małe. Dojrzewających pęcherzyków poliovitarnych nie zaobserwowałem nigdy.

Powyższe obserwacje przemawiają przekonująco, za tym, że u ryjówki przypadki owulowania więcej niż jednego jaja z pęcherzyka, jeśli się w ogóle zdarzają, to tylko niezmiernie rzadko i nie mają istotnego wpływu na ocenę natężenia śmiertelności zarodkowej.

Tabela 9 — Table 9

Liczebności samic o różnej liczbie owulowanych jaj
Number of females of various numbers of ovulated ova

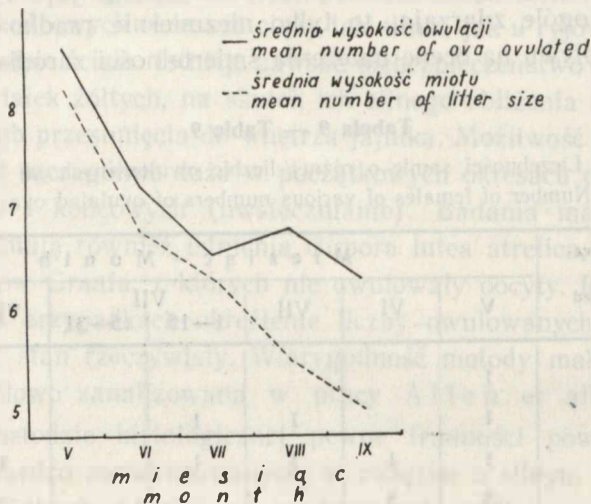
Liczba owulowa- nych jaj No. of ovulated ova	M i e s i ą c — M o n t h						
	V	VI	VII	VII 1—15 15—31		VIII	IX
11	1						
10	1		1	1			
9	1	1	1	1		1	
8	3	3				2	5
7	2	3	4	3	1	6	3
6			8		8	7	11
5			2		2		4
4		1					1
Ogółem samic Total No. of females	8	8	16	5	11	16	24
Średnia wysokość owulacji Mean number of ovulated ova	8,6	7,2	6,5	8,0	5,9	6,8	6,3

Średnie miesięczne wysokości owulacji przedstawione są na wykresie 3 i w tabeli 9, w której podane są również liczebności samic o danej liczbie owulowanych jaj.

Obecność corpora lutea atretica stwierdzono u 6 samic, przy czym u 4 samic obecne było jedno takie ciało, u 1 — dwa i u 1 — trzy. Samice z tego rodzaju ciałkami żółtymi spotyka się sporadycznie

przez cały sezon. Corpora lutea atretica stanowią 1,8% wszystkich ciałek żółtych. Pod względem wielkości są one na ogół mniejsze od rzeczywistych ciałek żółtych.

Rozpatrując kształtowanie się wysokości owulacji w ciągu sezonu rozrodczego można w pierwszym rzędzie wyróżnić dwa okresy. Pierwszy — od początku sezonu do 15 lipca, drugi — od 15 lipca.



Wykres 3. Średnia wysokość owulacji i średnia wysokość miotu w kolejnych miesiącach sezonu rozrodczego 1954.

Graph 3. Mean numbers of ovulated ova and litter size in successive months of the breeding season 1954.

W pierwszym okresie wysokość owulacji jest duża, a dolną granicę stanowi liczba 7 (samica nr. 4796 miała 4 ciała żółte rzeczywiste i trzy atretyczne). Wahania wysokości owulacji skupione są głównie w granicach 7–10.

W drugim okresie, druga połowa lipca przedstawia obraz bardzo swoisty, zarówno w stosunku do okresu poprzedniego, jak i następującego. Od 15 do 31 lipca górną granicę owulacji stanowi 7, dolną 5, przy czym główne skupienie samic przypada na 6 jaj. W sierpniu i wrześniu średnia wysokości owulacji podlega niewielkim wahaniom w stosunku do średniej lipcowej (w sierpniu nieznaczne podwyższenie, we wrześniu obniżenie). Obserwuje się jednak nadal szerokie granice rozpiętości wahań ilości owulowanych jaj. W sierpniu liczba ta waha się od 9 do 6 (najczęściej reprezentowane są owulacje o 6 i 7 jajach),

we wrześniu od 8 do 4. Należy zwrócić uwagę, że jakkolwiek we wrześniu najczęściej spotyka się samice o 6 owulowanych jajach, to jednak rozkład liczebności samic w granicach wahań wysokości owulacji, jest stosunkowo równomierny (tabela 9). Zjawisko to jest ciekawe ze względu na to, że wrzesień jest praktycznie ostatnim miesiącem sezonu rozrodczego, wszystkie samice mają za sobą cały wiosenno-letni okres aktywności płciowej, a tym niemniej część z nich charakteryzuje się tak wysokim poziomem owulacji. W kształtowaniu się średniej wysokości owulacji w ciągu sezonu rozrodczego charakterystyczne jest stopniowe jej obniżanie już na samym początku sezonu. Wyraźne obniżanie średniej ma miejsce w miesiącach (czerwiec, lipiec), które ze względu na inne strony rozrodu (natężenie aktywności płciowej w populacji, niewielkie rozmiary śmiertelności zarodkowej) stanowią okres optymalny. Odwrotnie — w sierpniu i wrześniu, kiedy występuje ogólna depresja populacji, odbijająca się między innymi również na pozostałych zjawiskach rozrodu, średnia wysokości owulacji nie wykazuje już tendencji zniżkowej w stosunku do średniej lipcowej. Brak całkowitej równoległości w kształtowaniu się poszczególnych zjawisk rozrodu wskazywać by mógł, że w zespole warunków istnieją specyficzne dla każdego z nich czynniki, których występowanie, czy też natężenie, w czasie sezonu nie jest całkowicie zbieżne.

Próba porównania wysokości owulacji u samic pochodzących z różnych powierzchni jest utrudniona ze względu na szczupłość materiału. Średnie roczne owulacji u osobników łowionych w grondach, gdzie zwierzęta odławiały się najliczniej przez cały rok, wynoszą odpowiednio dla powierzchni IV — 6, 8 i dla powierzchni VI — 7, 8 (tabela 10). Różnica ta sprawdzana za pomocą testu Studenta okazuje się nieistotna¹⁾.

Należy w tym miejscu zwrócić uwagę, że u samic z powierzchni II B (bór iglasty), u których mioty są najniższe na skutek wysokiej śmiertelności zarodkowej, średnia roczna owulacji (6, 8) leży w granicach wahań średnich z innych powierzchni.

¹⁾ Rozbieżność średnich szacowano przez zastosowanie wzoru $t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{S_x}$ ponieważ otrzymana wartość $t = 1,6$ jest mniejsza od wielkości 3 zaobserwowana rozbieżność należy uznać za nieistotną.

Tabela 10 — Table 10

Wysokość owulacji u samic łowionych na różnych powierzchniach
Ovulation in females trapped on various surfaces

Miesiąc—Month	Wysokość owulacji — Number of ovulated ova				
	Powierzchnia I (ground) Surface I <i>Quer.-Carp.</i>	Powierzchnia IV (ground) Surface IV <i>Quer.-Carp.</i>	Powierzchnia VI (ground) Surface VI <i>Quer.-Carp.</i>	Powierzchnia VII (ground) Surface VII <i>Quer.-Carp.</i>	Powierzchnia IIB (bór iglasty) Surface IIB Pine forest
V	—	11	10, 8, 7	8	9
VI	8, 8	7, 9	8, 4	—	—
VII	5, 6, 5, 6	7, 7, 7, 10	9, 7, 6, 6, 6	—	6
VIII	6	6	8, 7, 7, 7, 6, 6	6, 6	9, 7, 6
IX	5	6, 6, 7, 8, 8	6, 6, 6, 6	8, 8, 7, 7, 6, 6	6, 6, 6
Ogółem samic Total No of females	8	13	20	9	8
Średnia wysokość owulacji Mean number of ovulated ova	6,1	7,6	6,8	6,8	6,8

b) Wysokość miotów i zjawiska regulacyjne.

Wysokość miotu zostaje w pierwszym etapie wyznaczona w momencie owulacji, przez ilość owulowanych jaj. Liczba urodzonych młodych może być jednak niższa na skutek wystąpienia śmiertelności zarodkowej. Na zjawisko to składa się śmiertelność z okresu poprzedzającego implantację oraz śmiertelność występująca po implantacji (regresja płodów), (Tarkowski, 1956). Jakkolwiek charakter i mechanizm tych dwóch rodzajów śmiertelności jest różny, to jednak efekt końcowy ich wystąpienia jest jednakowy — obniżenie wysokości miotu.

Mówiąc o płodności rozumiemy ją jako wysokość miotów w momencie porodu. Takiej informacji w badaniach nad zwierzętami dziko żyjącymi nie jesteśmy jednak w stanie uzyskać. Płodność samic określać trzeba pośrednio opierając się na wysokościach miotów u samic ciężarnych. Nie bierze się jednak przy tym pod uwagę śmiertelności płodów mogącej wystąpić w późniejszych kresach ciąży. Odbija się to automatycznie na różnicy między wartościami średniej owulacji i wysokości miotów. Pierwsza wartość oparta jest na danych ustalonych

przez jednorazowe zjawisko, druga natomiast na danych, które w żadnym przypadku nie charakteryzują stanu końcowego. W związku z tym różnice między tymi średnimi są mniejsze niż to ma miejsce w rzeczywistości. Wypływa to również z przyjęcia w pracy uproszczenia metodycznego polegającego na uznaniu wysokości miotu we wszystkich ciężach preimplantacyjnych, za równą wysokości owulacji. Konieczność przyjęcia takiego uproszczenia wynikła z trudności określenia stanu żywotności blastocyst i zaszeregowania ich odpowiednio do normalnych lub obumierających. Ustawienie takie nie uwzględnia obumierania zarodków, które przebiega na bieżąco, lub zaszło już w poprzednich okresach.

Średnie miesięczne wysokości miotów podane są w tabeli 11 i na wykresie 3, (str. 206).

Widzimy, że w maju, czerwcu i lipcu średnie owulacji i wysokości miotu obniżają się równolegle, ale różnica ich wartości jest niewielka. W sierpniu i wrześniu średnia wysokość owulacji utrzy-

Tabela 11 — Table 11

Liczebność samic o różnej wysokości miotu
Number of females of various size of litter

Wysokość miotu Litter size	Miesiąc — Month				
	V	VI	VII	VIII	IX
11	1				
10	1				
9			2		
8	3	3			2
7	3	3	4	3	2
6			5	5	6
5			5	5	5
4		2		3	6
3					1
2					1
Ogółem samic Total No. of females	8	8	16	16	24
Średnia wysokość miotu Mean size of litter	8,2	6,8	6,3	5,5	5,0

muje się mniej więcej na poziomie z lipca, gdy tymczasem średnia wysokości miotów obniża się bardzo znacznie. Na tej podstawie można stwierdzić, że stopniowe obniżanie się wysokości miotów w czasie sezonu rozrodczego, realizuje się w maju, czerwcu i lipcu głównie na drodze obniżenia wysokości owulacji, a w sierpniu i wrześniu — głównie na skutek wystąpienia śmiertelności zarodkowej. Ta wzmożona śmiertelność w sierpniu i wrześniu jest tym charakterystyczniejsza, że zachodzi u samic o obniżonej już przez zmniejszoną owulację, początkowej wysokości miotów. Jakkolwiek zanalizujemy to dokładniej później, trzeba zwrócić uwagę, że wzmożenie śmiertelności zarodkowej związane jest głównie tylko z pewnym okresem sezonu rozrodczego (sierpień, wrzesień) i tylko w tym czasie wpływa istotnie na obniżenie płodności.

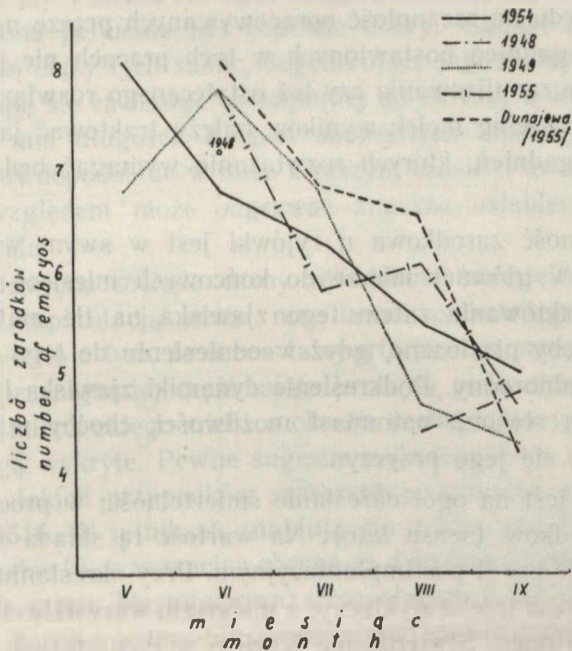
Zjawisko to posiada cechy prawidłowości, powtarzającej się co roku. W materiałach białowieskich z innych lat dostępne są jednak dane tylko odnośnie wysokości miotów (Borowski i Delnel, 1952). W związku z tym nie można określić ściśle, w jakim stopniu zmniejszenie miotów spowodowane jest obniżeniem owulacji w jakim zaś wzrostem śmiertelności zarodkowej. Istotną wskazówką przemawiającą za tym, że kształtowanie płodności zachodzi co roku na tych samych podstawach, jest rokroczne stwierdzanie wzmożonej regresji płodów w sierpniu i wrześniu (patrz str. 219 i tabela 16). Stwierdzenie obumierania zarodków przed implantacją jest już rzecz jasna niemożliwe bez badania jajników.

Kształtowanie się płodności w ciągu kilku sezonów przedstawione jest na wykresie 4. Dla porównania z materiałami białowieskimi podane są również dane Dunajewej (1955). Wszystkie te dane (porównaj również Brambell, 1935 a) wskazują, że niezależnie od wahań sezonowych i geograficznych, wysokość miotów u ryjówki wykazuje na przestrzeni sezonu rozrodczego z zasady tendencję spadkową. Średnie z sierpnia i września utrzymują się we wszystkich latach w granicach plus minus 4 — 5,5, przy czym nie obserwuje się we wrześniu dalszego ostrego zmniejszenia miotów w stosunku do sierpnia. Inaczej nieco kształtuje się sytuacja w roku 1955. Wysokość miotów w sierpniu utrzymuje się na poziomie lipcowym (średnia jest nawet nieco wyższa), a dopiero we wrześniu ma miejsce poważne obniżenie.

W tabeli 11 przedstawione są dane z 1954 roku, dotyczące liczebności samic o określonej liczbie normalnie rozwijających się zarodków.

W kolejnych miesiącach obserwuje się stale przesuwanie granic rozpiętości ku niższym wartościom, przy jednoczesnym utrzymywaniu samej rozpiętości. Jest rzeczą ciekawą, że największą rozpiętość miotów obserwuje się we wrześniu (2—8). Wskazywać by to mogło, że w tym okresie następuje silne zróżnicowanie środowiska, stwarzające bardzo różne warunki egzystencji dla poszczególnych samic.

Jest rzeczą prawdopodobną, że kształtowanie się płodności w czasie sezonu rozrodczego ma we wszystkich latach podobne podłoże, jak w r. 1954. (Por. również B r a m b e l l, 1935 a).



Wykres 4. Średnia wysokość miotu w sezonach 1948, 1949, 1954, 1955.

Graph 4. Mean number of litter size in season 1948, 1949, 1954, 1955.

6. Śmiertelność zarodkowa

Przeprowadzona powyżej analiza znaczenia śmiertelności zarodkowej dla kształtowania płodności, nie dotyczy istoty samego zjawiska, tylko skutków jego występowania. Zjawisko śmiertelności zarodkowej traktowane dotychczas najczęściej na marginesie prac nad rozrodem zwierząt polifetalnych, postawione zostało jako problem badań

dopiero przez szkołę B r a m b e l l a. Badania swoje przeprowadzają oni wyłącznie nad królikiem. Z całego dorobku szczególnie istotne w tym miejscu są prace poświęcone analizie zjawiska śmiertelności zarodkowej w populacji dziko żyjącej (Allen et al., 1947, Brambell i Mills 1947, 1948). Wartość tych prac polega między innymi na dokładnym opracowaniu metodyki badań nad tym problemem i krytycznego ustosunkowania się do metod dotychczas stosowanych. Ogromny materiał — przeszło 5 tysięcy samic ciężarnych, umożliwił wszechstronne stosowanie metod statystycznych i uzyskanie wyników o dużej wiarygodności.

Ze względu na szczupłość opracowywanych przeze mnie materiałów wiele zagadnień postawionych w tych pracach nie jest w ogóle możliwych do zanalizowania czy też ostatecznego rozwiązania. Z tego względu cały szereg moich wyników należy traktować jako zasygnalizowanie zagadnień, których rozwiązanie wymagać będzie dalszych badań.

Śmiertelność zarodkowa u ryjówki jest w swym występowaniu ograniczona w głównej mierze do końcowych miesięcy sezonu rozrodczego. Traktowanie zatem tego zjawiska na tle materiału całorocznego byłoby niesłuszne, gdyż w odniesieniu do tego zagadnienia nie jest on jednorodny. Podkreślenie dynamiki zjawiska i jego czasowego aspektu stwarza natomiast możliwości, choćby w przyszłości, doszukiwania się jego przyczyn.

Przyjęte jest na ogół określanie śmiertelności w procentach obumarłych zarodków (sensu lato). Na wartość tą składa się śmiertelność w okresie pre- i postimplantacyjnym. Przy określaniu obu rodzajów śmiertelności trzeba wykluczyć z materiału wszystkie ciąży z okresu preimplantacyjnego. Stwierdzenie bowiem w tych ciążach degeneracji niektórych jaj czy blastocyst, nie ma istotnej wartości, gdyż nie dotyczy całego okresu, w którym śmiertelność może jeszcze mieć miejsce. Całkowite rozmiary tej śmiertelności można określić dopiero po nastąpieniu implantacji. Dokonuje się tego przez porównanie liczby ciałek żółtych z liczbą miejsc implantacyjnych (implantation sites — wg. terminologii używanej przez B r a m b e l l a), czyli liczbą wszystkich komór płodowych (normalnych i regresywnych).

Śmiertelność występującą po implantacji określa się różnicą między liczbą wszystkich miejsc implantacyjnych (wszystkich komór płodowych) i liczbą normalnie rozwijających się zarodków.

Śmiertelność z okresu preimplantacyjnego nie jest zjawiskiem jednorodnym, gdyż obejmuje zarówno obumieranie oocytów na skutek braku zapłodnienia, jak również śmiertelność zarodków podczas bruzdkowania, czy też na skutek nieudanej implantacji¹⁾.

Wykrycie śmiertelności przed implantacją na drodze bezpośredniej, przez stwierdzenie obecności obumarłych jaj i zarodków w drogach rodnych, jest praktycznie prawie niemożliwe. Związane to jest z ich dużą delikatnością i szybką dezintegracją po obumarciu. Jednakże u 4 samic, u których stwierdzono niezgodność w liczbie ciałek żółtych i implantowanych zarodków, udało się wykryć w jajowodach część brakujących jaj. Plazma ich była zdegenerowana, natomiast stan zachowania zona pellucida był zupełnie dobry. Sądząc po stanie zaawansowania ciąży tych samic, degenerujące jaja zatrzymane w jajowodach, mogą się zachować co najmniej do okresu, w którym zarodki osiągną 6 mm długości. Rozpad obumarłych blastocyst w macicy zachodzi prawdopodobnie w dużo krótszym czasie. Poważne znaczenie pod tym względem może odgrywać znaczne osłabienie lub zanik zona pellucida.

Przedstawiona metoda oceny rozmiarów śmiertelności występującej przed implantacją może nie dawać całkowitego jej obrazu. Związane jest to z tym, że ocena ta oparta jest na przypadkach ciąży, w których przynajmniej część miotu przeżyła poza okres implantacji. Przypadki śmierci całego miotu w okresie preimplantacyjnym nie mogą być tą drogą wykryte. Pewne sugestie wskazujące na możliwość występowania takich przypadków reprezentuje sytuacja zaobserwowana u samicy 6516. W jajnikach znajdują się u niej uwstecznione ciała żółte (w liczbie 7), a w macicy obecne są dwa jaja (jedno nie bruzdkujące, drugie cztero blastomerowe). Pozostałych 5 jaj nie można było stwierdzić. Zarodek cztero blastomerowy wykazuje oznaki degeneracji. Na nienormalną sytuację wskazuje również jego umiejscowienie w macicy. Normalnie rozwijające się zarodki osiągną bowiem stadium czterech blastomerów już w początkowych partiach macicznej części jajowodu. Ogólnie jednak biorąc przypadek ten nie jest całkowicie jasny i nie można go traktować jako absolutnie pewny dowód obumierania

1) Zjawisko obumierania oocytów na skutek braku zapłodnienia nie wchodzi zasadniczo w pojęcie śmiertelności zarodkowej. Jednakże przy stosowanych metodach, przypadki takie zostają siłą rzeczy włączone do oceny rozmiarów śmiertelności występującej przed implantacją.

u ryjówki całych miotów przed implantacją. Stwierdzenie takich przypadków łatwiejsze jest do osiągnięcia u zwierząt, u których występuje ciąża rzekoma. U ryjówki, zarówno w materiałach Brambella, jak i moich, nie spotkano nigdy samicy o rozwiniętych normalnie ciałkach żółtych i jednoczesnym braku żywych blastocyst w narządach rodnych.

Śmiertelność występująca po implantacji (regresja) jest możliwa do stwierdzenia na drodze makroskopowej, gdyż regresywne komory płodowe utrzymują się przez długi czas. Jednakże trzeba się liczyć z tym, że w ciążach bardzo zaawansowanych (długość zarodka > 10 mm), ślady uprzednio odbytej regresji mogą całkowicie zaniknąć (Tarkowski, 1956). W takich przypadkach określenie rodzaju śmiertelności jest niemożliwe.

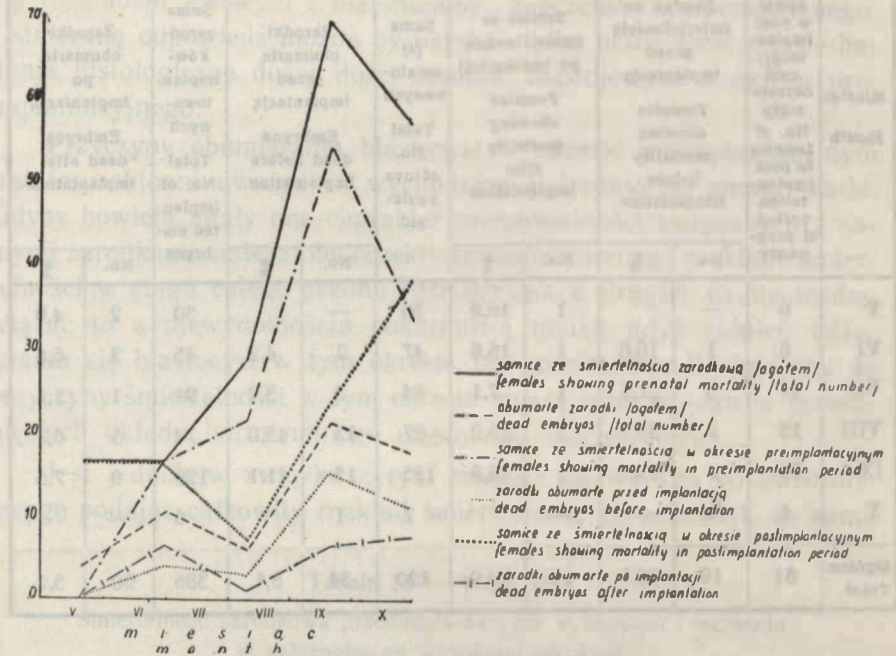
Tabela 12 — Table 12
Całkowita śmiertelność zarodkowa
Total prenatal mortality

Miesiąc Month	Liczba samic w postimplantacyjnym okresie ciąży No. of females in postimplantation period of pregnancy	Samice ze śmiertelnością zarodkową Females showing prenatal mortality		Suma jaj owulowanych Total No. of ovulated ova	Obumarłe zarodki Dead embryos	
		Liczba Number	%		Liczba Number	%
V	6	1	16,6	50	2	4,0
VI	6	1	16,6	47	5	10,6
VII	14	4	28,5	94	4	6,1
VIII	13	9	69,2	87	18	20,7
IX	21	12	57,1	135	24	17,7
X	1	1		7	1	
Ogółem Total	61	28	45,9	420	54	12,8

Dane dotyczące % całkowitej śmiertelności zarodkowej, %/% śmiertelności pre- i postimplantacyjnej i % samic, u których wystąpiła śmiertelność, podane są w tabeli 12 i 13 oraz na wykresie 5.

Procent obumarłych zarodków, obliczony na połączonych materiałach ze wszystkich miesięcy, wynosi 12,8 i zbliżony jest do wyniku Brambella, obliczonego na tej samej drodze (9,7). Procent samic, u których wystąpiła śmiertelność zarodkowa wynosi w materiałach z całego roku 45,9. Jednakże dane z kolejnych miesięcy wykazują

wyraźnie, ogromny wzrost śmiertelności w sierpniu i wrześniu, kiedy około 20% jaj owulowanych nie jest reprezentowanych przez normalnie rozwijające się zarodki. Jeszcze bardziej uderzający jest wzrost % samic ze śmiertelnością zarodkową, dochodzący w tych miesiącach



Wykres 5. Śmiertelność zarodkowa w sezonie 1954.

Graph 5. Prenatal mortality in the season 1954.

do 69 i 57. Porównanie tych liczb wskazuje, że na ogólny % obumarłych zarodków składa się śmiertelność występująca w nieznacznych rozmiarach u poszczególnych samic, rozłożona natomiast na przeważającą część całej populacji. Dane z sierpnia i września różnią się tak wyraźnie od danych z maja, czerwca i lipca, że trzeba je traktować jako oddające rzeczywiste stosunki. Sprawdzenie statystyczne wykazuje również, że nie leżą one w granicach wahań przypadkowych¹⁾.

¹⁾ Obliczenia: a) samice, u których wystąpiła śmiertelność zarodkowa

$$\sigma_p = 0,082; \quad x = \frac{(P_1 - P_2)}{\sigma_p} = 4,7$$

b) obumarle zarodki: $\sigma_p = 0,02; \quad x = \frac{(P_1 - P_2)}{\sigma_p} = 6,6$

Ponieważ w obydwu przypadkach otrzymaną wartość $x > 3$, rozbieżności należy uznać za istotne.

Tabela 13 — Table 13

Śmiertelność zarodkowa przed i po implantacji
Prenatal mortality before and after implantation

Miesiąc Month	Liczba samic w postimplantacyjnym okresie ciąży No. of females in postimplantation period of pregnancy	Samice ze śmiertelnością przed implantacją Females showing mortality before implantation		Samice ze śmiertelnością po implantacji Females showing mortality after implantation		Suma jaj owulowanych Total No. of ova ovulated	Zarodki obumarłe przed implantacją Embryos dead before implantation		Suma zarodków-implantowanych Total No. of implanted embryos	Zarodki obumarłe po implantacji Embryos dead after implantation	
		No.	%	No.	%		No.	%		No.	%
V	6	—		1	16,6	50	—		50	2	4,0
VI	6	1	16,6	1	16,6	47	2	4,2	45	3	6,6
VII	14	3	21,4	1	7,1	94	3	3,2	91	1	1,1
VIII	13	7	53,8	3	23,0	87	13	15,0	74	5	6,7
IX	21	7	33,3	8	38,0	135	15	11,1	120	9	7,5
X	1	1		—		7	1		6	—	
Ogółem Total	61	19	31,1	14	22,9	420	34	8,1	386	20	5,2

a) Śmiertelność przed implantacją.

Natężenie śmiertelności z okresu preimplantacyjnego przypada na sierpień i wrzesień (tabela 13). Udział jej w ogólnej śmiertelności zarodkowej tych miesięcy jest większy, niż śmiertelności postimplantacyjnej (15,0% i 11,1% zarodków obumarłych w stosunku do 6,7% i 7,5%).

Istnienie ewentualnej tendencji do lokalizacji śmiertelności po jednej ze stron układu rozrodczego jest w tej chwili niemożliwe do stwierdzenia, ze względu na zdolność blastocyst do przewędrowywania z jednego do drugiego rogu. Wskazać tylko można, że ułożenie implantowanych zarodków w macicach samic, u których miała miejsce śmiertelność przed implantacją wykazuje, podobnie jak w grupie samic, u których śmiertelność przed implantacją nie wystąpiła, tendencję do układu równomiernego (por. diagram 1 i 2). Oznacza to, że i w tych przypadkach następuje wyrównanie kompensacyjne. Jakkolwiek teore-

tycznie możliwa jest wzmożona śmiertelność po jednej ze stron układu płciowego, jednak wydaje się, że i w tych przypadkach, równomierne rozłożenie wywołane jest wśródmaciczną wędrówką blastocyst. W takim przypadku obumieranie płodów przed implantacją charakteryzowałoby się rozkładem losowym i nie miałyby znaczenia kompensacyjnego. Ostateczną odpowiedź można by uzyskać tylko przez szczegółowe badania histologiczne dużej ilości stadiów rozwojowych z okresu preimplantacyjnego.

Przyczyny obumierania blastocyst w okresie preimplantacyjnym jesteśmy skłonni uważać za wychodzące pośrednio od strony matki. Gdyby bowiem miały one charakter nienormalności związanych z samymi zarodkami, należałoby oczekiwać równomiernego rozkładu śmiertelności w ciągu całego sezonu rozrodczego. Z drugiej strony trudno wiązać to z niewydolnością pokarmową matki, gdyż stopień odżywiania się blastocyst w tym okresie jest minimalny. Wydaje się, że przyczyny śmiertelności w tym okresie muszą leżeć w jakichś przesunięciach układu hormonalnego organizmu macierzystego.

Jest jednak w związku z tym rzeczą ciekawą (na co zwrócono uwagę podając całkowity rozkład śmiertelności zarodkowej), że sama

Tabela 14 — Table 14

Śmiertelność zarodkowa przedimplantacyjna w sierpniu i wrześniu
w zależności od wysokości owulacji
Preimplantation mortality in August and September according to number
of ovulated ova

Liczba jej owulowanych No. of ova ovulated	Liczba obumarłych zarodków No. of dead embryos					Suma jej owulowanych Total No. of ova ovulated	Zarodki obumarłe Dead embryos		Ogółem samic Total No. of females	Samice ze śmiertelnością Females showing mortality	
	0	1	2	3	4		Liczba Number	%		Liczba Number	%
9	—	1	—	—	—	9	1	11,1	1	1	
8	3	—	2	1	—	48	5	10,4	6	3	50
7	2	3	2	—	—	49	7	14,2	7	5	71
6	11	1	4	—	1	102	13	12,7	17	6	35
5	2	—	—	—	—	10	—	—	2	—	—
4	1	—	—	—	—	4	—	—	1	—	—

śmiertelność przed implantacją nie wykazuje również tendencji do zlokalizowania u pewnych samic, lecz w niewielkich rozmiarach występuje u wielu zwierząt. W sierpniu, przy śmiertelności wyrażającej się w obumarciu 15,0% zarodków, procent samic, u których wystąpiła śmiertelność wynosił 53,8. We wrześniu następuje zmniejszenie rozmiarów śmiertelności przed implantacją, i rzecz charakterystyczna, zarówno w % obumarłych zarodków, jaki i w % samic, u których wystąpiła śmiertelność. Wahania te będące być może natury przypadkowej, wskazują jednak na istnienie podobnego rozkładu śmiertelności w obu miesiącach.

Na połączonych materiałach z sierpnia i września przeprowadzona jest próba powiązania natężenia śmiertelności z wysokością miotu w momencie wyjściowym ciąży, tzn. ilością owulowanych jaj (tabela 14). Nie obserwuje się tu jednak specjalnych zależności. Śmiertelność jaj rozłożona stosunkowo równomiernie przy każdej wysokości owulacji. Można by tylko sugerować, że obniżenie wysokości owulacji do 6 jaj (lub mniej) stwarza już u większości samic możliwość implantowania się wszystkich zarodków.

Próby uzależnienia śmiertelności od stanu laktacyjnego matki przeprowadzić nie można, gdyż okres występowania ciąży równoczesnych z karmieniem (głównie maj i czerwiec) i okres natężonej śmier-

Tabela 15 — Table 15

Tabela korelacyjna współwystępowania śmiertelności przed i po implantacji
Correlation table of simultaneous appearance of mortality before and after implantation

Śmiertelność po implantacji Mortality after implantation	Śmiertelność przed implantacją Mortality before implantation		No
	nie wystąpiła did not appear	wystąpiła appeared	
nie wystąpiła did not appear	33	14	47
wystąpiła appeared	9	5	14
No.	42	19	

$$a = 33; b = 14; c = 9; d = 5; \chi^2 = \frac{(ad-bc)(a+b+c+d)}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} = 0,004$$

Liczba stopni swobody
Degree of freedom $(k) = 1$

telności (sierpień, wrzesień) nie pokrywają się ze sobą. Ponieważ śmiertelność przed implantacją występuje jako zjawisko powszechne dopiero w okresie, kiedy samice ciężarne już nie karmią, źródeł tego zjawiska nie można wiązać z laktacją. Uwaga powyższa odnosi się również do śmiertelności występującej po implantacji.

Jakkolwiek mechanizm śmiertelności przed i po nastąpieniu implantacji jest niewątpliwie odmienny, nasunąć się może pytanie, w jakim stopniu występowanie tych zjawisk jest ze sobą powiązane. Chodziłoby o stwierdzenie, czy istnieje jakaś tendencja do występowania regresji płodów u tych samic, u których wystąpiła już uprzednio śmiertelność przed implantacją. Odnośne dane znajdują się w tabeli 15. Sprawdzając za pomocą testu χ^2 wzajemne zależności między występowaniem obu rodzajów śmiertelności, okazuje się, że tendencji takiej nie ma, a śmiertelność po implantacji występuje zupełnie niezależnie od uprzedniego wystąpienia śmiertelności przed implantacją.

Do podobnych wyników doszła Allen (1947) w badaniach nad królikiem.

b) Śmiertelność po implantacji.

Wzrost śmiertelności w okresie postimplantacyjnym ciąży następuje również w sierpniu i wrześniu. W maju, czerwcu i lipcu regresję płodów stwierdzono tylko u trzech samic (po jednej w każdym miesiącu). Jakkolwiek w latach poprzedzających rok 1954 nie zwracano na to zjawisko dokładnej uwagi, po przeglądzie materiału alkoholowego samic z tych lat, znaleziono u całego szeregu macice z regresywnymi komorami płodowymi. Materiały te mają znaczenie jedynie orientacyjne i nie nadają się do określenia natężenia samego zjawiska. Oddają one tylko w pewnym stopniu względny wzrost rozmiarów tej śmiertelności w ciągu sezonu. Dane z roku 1954 przedstawione są w tabeli 13 i 16, dane z pozostałych lat w tabeli 16. Wskazują one na podobne we wszystkich latach kształtowanie się rozmiarów regresji w ciągu sezonu rozrodczego.

Pewne strony zjawiska obumierania płodów w okresie postimplantacyjnym układają się podobnie jak przy śmiertelności przed implantacją. Zwiększenie rozmiarów tej śmiertelności dokonuje się tylko na drodze wystąpienia jej u większej liczby samic w populacji. W roku 1954 oprócz jednej samicy z czerwca (nr. 4813) z trzema zarodkami w regresji, regresja obejmowała najwyżej 2, a najczęściej tylko jednego

zarodka w miocie. Podkreślić tu trzeba bardzo wyraźnie, że u ryjówki śmierć całych miotów w okresie postimplantacyjnym obserwuje się niezmiernie rzadko. W roku 1954 nie zanotowano ani jednego takiego przypadku. W materiałach z pozostałych lat stwierdzono jeden przypadek we wrześniu 1955 roku. Samica ta posiadała trzy komory płodowe, wszystkie ulegające regresji. W związku z tym, że przebieg

Tabela 16 — Table 16

Liczba samic z regresywnymi komorami płodowymi w kolejnych miesiącach sezonów rozrodczych 1948, 1949, 1950, 1952, 1953, 1954

Number of females with regressive foetal chambers in succeeding months of breeding seasons 1948, 1949, 1950, 1952, 1953, 1954

Miesiąc Month	Sezon rozrodczy Breeding season					
	1948	1949	1950	1952	1953	1954
V	—	—	—	—	—	1
VI	—	1	—	—	1	1
VII	—	1	—	—	—	1
VIII	1	4	2	—	6	3
IX	3	3	1	1	2	8
X	1	1	—	—	—	—

procesu był niemal indentyczny jak w regresywnych komorach płodowych, pochodzących z ciąży kontynuowanych (Tarkowski, 1956), wydaje się, że czas trwania procesu jest w takich przypadkach wystarczająco długi, aby samice te mogły być w materiale reprezentowane. Uważamy, że śmierć całych miotów w okresie postimplantacyjnym należy u ryjówki do przypadków sporadycznych i nie odgrywa w zjawisku śmiertelności zarodkowej żadnej roli¹⁾.

Stwierdzenie to jest niezmiernie ważne w związku z wynikami pracy Brambella i Millsa (1948) nad śmiertelnością zarodkową występującą w okresie postimplantacyjnym u królika. Autorzy ci wykazali, że u tego zwierzęcia w okresie od 11 do 15 dnia ciąży u dużej części samic następuje obumieranie całych miotów. Wszystkie

¹⁾ Nie dotyczy to ewentualnych poronień, których stwierdzenie u zwierząt dziko żyjących jest praktycznie niemożliwe.

te osobniki nie są już eo ipso następnie reprezentowane w grupie samic ciężarnych, znajdujących się w ciążach późniejszych. W związku z tym tradycyjny sposób określania śmiertelności występującej po implantacji, daje obraz niepełny, gdyż uwzględnia tylko śmiertelność w ciążach kontynuowanych. Na tej podstawie autorzy odnoszą się sceptycznie do wartości dotychczasowych danych określających rozmiary śmiertelności zarodkowej u innych gatunków. Jeżeli jednak u danego gatunku, obumieranie całych miotów należy do rzadkości jak np. u ryjówki, czy u szczura (Perry, 1945) zastrzeżenia te przestają mieć istotne znaczenie.

Jakkolwiek nie stwierdziliśmy u ryjówki zjawiska obumierania całych miotów w pewnym okresie ciąży, trzeba zwrócić uwagę, że istnieje okres, w którym regresja płodów występuje ze specjalnym nasileniem. Autor, w pracy nad procesem regresji płodów u ryjówki, stwierdził, że spośród 26 dostępnych komór płodowych, w 22 proces regresji rozpoczął się we wczesnych okresach ciąży i przypadał mniej więcej na początkowy okres funkcjonowania łożyska kosmówkowo-omocznioowego. W dalszych badaniach będzie konieczne ustalenie tego momentu. Narzuca się pytanie, czy podobnie jak u niektórych innych ssaków nie wiąże się to z przejmowaniem funkcji łożyska żółtkowego przez łożysko omocznioowo-kosmówkowe, co stanowić może moment krytyczny w rozwoju płodu.

Położenie w macicy płodów podlegających regresji nie wykazuje żadnej ogólnej prawidłowości. Układ danych przedstawionych w diagramie 2 wskazuje, że w wyniku wystąpienia regresji zostaje w większości przypadków włócznie naruszony równomierny rozkład implantowanych zarodków. Nie obserwuje się aby obumieranie płodów miało miejsce częściej w tych rogach macicznych, w których liczba zarodków jest większa niż po przeciwnej stronie. Oznacza to, że objęcie regresją określonego zarodka w miocie, nie leży w sferze zjawisk kompensacyjnych, ale ma podłoże swoiste, o całkowicie odmiennej naturze.

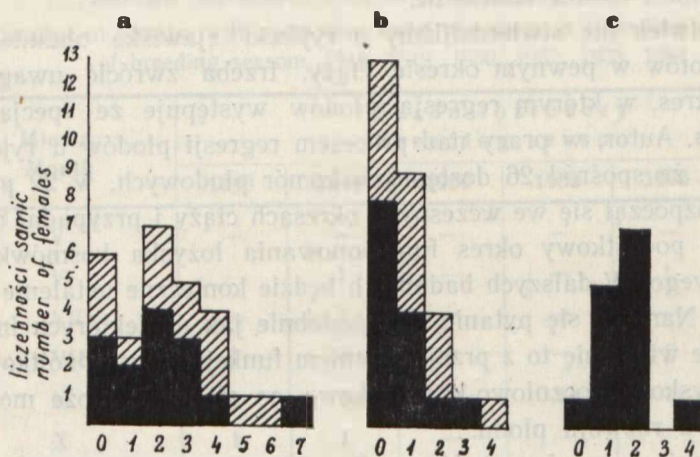
W cytowanej powyżej pracy (Tarkowski, 1956) stwierdzono możliwość zakończenia procesu regresji, w okresie ciąży, w którym zarodki osiągną wielkość 8—10 mm. W tych końcowych etapach nie można już stwierdzić z zewnątrz oznak zaszłej uprzednio regresji. Dokonać tego można tylko na podstawie wykrycia detrytu tkankowego lub fragmentów łożyska w świetle macicy. Jest kwestią otwartą czy przy przeprowadzaniu tak szczegółowego przeglądu macic wykrywa się istnienie wszystkich regresywnych komór płodowych, czy też w nie-

których przypadkach proces został zakończony bez pozostawienia jakiegokolwiek śladów. Próbę sprawdzenia tej drugiej możliwości można przeprowadzić porównując średnie arytmetyczne liczby wszystkich komórek płodowych w kolejnych okresach ciąży. Istotność wahań uzyskanych

Diagram 2

Rozłożenie jaj (a), zarodków implantowanych (b) i zarodków normalnie rozwijających się u samic ze śmiertelnością zarodkową (c).

Distribution of ova (a), implanted embryos (b) and embryos normally developing in females showing prenatal mortality (c).



- samice u których wystąpiła śmiertelność po implantacji
females showing mortality after implantation
- ▨ wszystkie samice
all females

Różnice między liczbą:

- jaj owulowanych z lewego i prawego jajnika,
- zarodków implantowanych w lewym i prawym rogu,
- zarodków rozwijających się normalnie w lewym i prawym rogu u samic, u których wystąpiła regresja.

Differences between the number of:

- ova ovulated from the left and right ovary,
- embryos implanted in the left and right horn,
- embryos normally developing in the left and right horn in females, in which regression did appear.

średnich sprawdzimy podając jednocześnie dla każdej grupy średnie wysokości owulacji, które nie są w żadnym stopniu zależne od stanu zaawansowania ciąży.

Wszystkie te dane znajdują się w tabeli 17. Jak widać układ średnich arytmetycznych ilości komórek płodowych nie tylko nie wykazuje niższych wartości w grupie ciąży późnych, lecz nawet wyższe. Podwyższenie to nie jest jednak również istotne, gdyż wiąże się z wyższą owulacją u samic wchodzących w skład tej grupy. Brak obniżenia średniej arytmetycznej ilości komórek płodowych w ciążach późnych jest niewątpliwie w pewnym stopniu spowodowany zbyt małymi rozmiarami zjawiska regresji. Z drugiej strony wskazywać by mógł również na to, że w przeważającej większości przypadków, ślady materiału nekrotycznego pochodzącego z regresji płodu, zostają w macicy zachowane aż do porodu.

Tabela 17 — Table 17

Srednie wszystkich komórek płodowych w kolejnych okresach ciąży
Mean numbers of all foetal chambers in succeeding stages of pregnancy

Stan zaawansowania ciąży (wyrażony w długości zarodków) Stage of pregnancy (length of embryos)	Średnia liczba wszystkich komórek płodowych Mean number of all foetal chambers	Średnia wysokość owulacji Mean number of ovulated ova	Różnica między średnimi Difference between mean numbers	Liczba samic Total No. of females
implantation — 4 mm	6,9	6,5	0,4	18
4 — 7 mm	6,4	5,6	0,8	12
4 — 10 mm	7,2	6,6	0,6	15
more than 10 mm	7,1	6,4	0,7	15

Próbując powiązać zjawisko regresji płodów z pogorszonymi warunkami bytowania samic (brakami jakościowymi w pożywieniu, warunkami klimatycznymi) należałoby się spodziewać zwiększonej śmiertelności w miotach wyższych. Ponieważ jednak część wysokich miotów pochodzi z początku sezonu, kiedy śmiertelność występowała tylko sporadycznie, wykorzystać można do tego celu tylko materiał z sierpnia i września. Natomiast w wyodrębnionych materiałach sierpniowo-wrzesniowych, rozmiary regresji płodów wydają się być już w pewnym stopniu uzależnione od wysokości miotu po nastąpieniu implantacji (tabela 18).

Należy zwrócić uwagę, że wzmożona regresja płodów w tych miesiącach ma miejsce pomimo uprzedniego obniżenia wysokości mio-

tów, na skutek zmniejszonej owulacji i zwiększonej śmiertelności przed implantacją. Dane te na tle materialu całorocznego wskazują na to, że głównej roli w wystąpieniu regresji (i śmiertelności zarodkowej w ogóle) nie odgrywa sama wysokość miotu, ale okres roku, w którym dany miot się rozwija.

Nie można jednak również pomijać wpływu środowiska, które także kształtuje rozmiary śmiertelności zarodkowej. Świadczyć o tym mogą różnice rozmiaru śmiertelności, u samic pochodzących z różnych bio-

Tabela 18 — Table 18

Śmiertelność zarodkowa postimplantacyjna w sierpniu i wrześniu w zależności od liczby implantowanych zarodków

Mortality after implantation in August and September according to number of implanted embryos

Liczba zarodków im-plantowanych No. of im-plantated embryos	Liczba obumarłych zarodków No. of dead embryos			Suma zarodków im-plantowanych Total No. of im-plantated embryos	Obumarłe zarodki Dead embryos		Ogółem samice Total No. of females	Samice ze śmiertelnością Females showing mortality	
	0	1	2		Liczba No.	%		Liczba No.	%
8	2	1	1	32	3	9,3	4	2	50,0
7	2	—	—	14	—	—	2	—	—
6	10	4	2	96	8	8,3	16	6	37,5
5	4	2	—	30	2	6,6	6	2	33,3
4	4	1	—	20	1	5,0	5	1	20,0
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	1	—	—	2	—	—	1	—	—

topów B. P. N. Trzeba zwrócić uwagę, że nie może tu odgrywać roli czynnik czasu (ten sam sezon) i czynnik geograficzny (powierzchnie znajdują się od siebie w odległościach kilkukilometrych). Wykorzystamy do tego materiał z powierzchni VI założonej w biotopie grindowym i powierzchni II B znajdującej się w biotopie boru iglastego (tabela 19). U samic z powierzchni II B obserwuje się największe rozmiary śmiertelności zarodkowej (śmiertelność wystąpiła u wszystkich samic i wyraziła się obumarciem 32% zarodków). Warto przypomnieć (str. 207), że średnia wysokości owulacji nie jest tu niższa niż u samic z innych powierzchni. Porównanie przy pomocy sprawdzianu

Fishera rozmiarów śmiertelności (procentu obumarłych zarodków) u samic z powierzchni II B i VI wykazuje, że rozbieżności są istotne i nie leżą w granicach wahań przypadkowych¹⁾.

Trzeba zwrócić uwagę, że zjawisko to ma charakter permanentny. U samic złowionych w biotopie boru iglastego, obserwuje się bowiem co roku najwyższy poziom śmiertelności zarodkowej. W związku z tym, przyczyn wzmożonej śmiertelności w tym biotopie należy się doszukiwać w charakterze samego środowiska. Trudno jest w tej chwili sprecyzować bliżej jakie czynniki odgrywają tu decydującą rolę. Bór

Tabela 19 — Table 19

Śmiertelność zarodkowa u samic odłowionych na powierzchni VI (grond) i II B (bór iglasty)

Prenatal mortality in females trapped on surface VI (*Querceto—Carpinetum*) and II B (*Piceeto—Pinetum*).

Nr powierzchni i rodzaj biotopu No of surface and kind of biotype	Średnia wysokość owulacji Mean number of ovulated ova	Średnia wysokość miotu Mean number of litter size	% samic ze śmiertelnością zarodkową % of females showing prenatal mortality	% obumarłych zarodków % of dead embryos
VI grond <i>Querceto-Carpinetum</i>	6,8	6,1	35	10
II B bór iglasty <i>Piceeto-Pinetum</i>	6,8	4,6	100	32

iglasty ma, w porównaniu z grondem, dużo jednostajniejszą florę i bardzo słabo rozwinięte dolne piętra (podszycie i runo). Naświetlenie jest tu na ogół znacznie słabsze niż w innych biotopach.

Ogólny „ubogi” charakter biotopu podsuwa przypuszczenie, czy u podłoża zwiększonej śmiertelności nie leżą, między innymi, niedobory pokarmowe natury jakościowej.

¹⁾ Kolejne etapy rachunku są następujące:

$$\sigma p = 0,056; x = \frac{(P_1 - P_2)}{\sigma p} = 3,5; \Phi(x) = 0,999; 1 - \Phi(x) = 0,001$$

7. Wyniki

Sezon rozrodczy

1. Osiągnięcie dojrzałości płciowej przez samice miało w r. 1954 charakter gwałtowny i dokonało się w przeciągu 15 dni (20.IV—5.V). Ruja ogarnęła w tym okresie wszystkie samice przezimki (urodzone w poprzednim roku). Data rozpoczęcia rui u samic wykazuje dużą stałość, gdyż w okresie kilkuletnim wahania nie przekroczyły 10 dni.

2. Procent samic kotnych w ciągu sezonu rozrodczego 1954 roku, był najwyższy jaki dotąd notowano w materiałach białowieskich.

3. W maju, czerwcu i lipcu 100% samic było aktywnych płciowo (kotne lub karmiące). Potwierdza to wniosek o jednoczesnym osiągnięciu dojrzałości płciowej na początku sezonu przez wszystkie samice. Dane te nie potwierdzają hipotezy B o r o w s k i e g o i D e h n e l a (1952) sugerującej rozciągnięcie w czasie pierwszej rui u samic. Stwierdzone w lipcu raptowne zwiększenie liczebności młodych wyjaśniono jako wynik pojawienia się fali młodych pochodzących z drugiej ciąży, która przebiega równolegle u wszystkich samic przezimków.

4. Procent samic znajdujących się w ciążach przebiegających równolegle z karmieniem spada w kolejnych miesiącach sezonu (maj — 100%, wrzesień — 4%).

5. Dane z roku 1954 wskazują, że samice przezimki mogą mieć 3—4, a ewentualnie nawet pięć miotów w ciągu sezonu.

6. Zakończenie sezonu rozrodczego w 1954 roku miało miejsce w październiku. Zanik aktywności płciowej w populacji, w przeciwieństwie do jej osiągania na początku sezonu, ma charakter stopniowy. Nagłe zwiększenie procentu samic nieaktywnych następuje w trzeciej dekadzie września. Ze względu na brak w jajnikach samic nieaktywnych z sierpnia i września zmian charakterystycznych dla anoestrus, nie ma podstaw aby traktować utratę aktywności płciowej jako wynik starzenia się tych osobników. Zmiany w jajnikach typowe dla anoestrus obserwuje się dopiero w październiku. Jakkolwiek zjawisko to podlega dużym wahaniom indywidualnym, jest ono, jak się wydaje, wywołane wystąpieniem warunków klimatycznych okresu jesienno-zimowego. Przyczyny zaniku aktywności płciowej w aspekcie populacyjnym nie leżą w zjawiskach starzenia się osobników.

Cykl estralny i ciąża

7. Wniosek B r a m b e l l a (1935, a) sugerujący niespontaniczny charakter owulacji oparty jest na nieprzekonywujących założeniach. W materiałach autora zanotowano jeden przypadek, w którym pomimo nastąpienia owulacji brak było plemników w drogach rodnych samicy. Ostateczne wyjaśnienie tego zjawiska jest możliwe jednak wyłącznie w hodowli.

8. Stopniowe obniżanie w ciągu sezonu rozrodczego procentu samic kotnych i równocześnie karmiących, jest zdaniem autora wywołane niewystępowaniem u tych osobników estrus poporodowego.

9. Przy pomocy metody zastosowanej uprzednio przez B r a m b e l l a przeprowadzono ocenę długości trwania wędrówki jaj przez jajowód. Otrzymanie wyników zupełnie niezgodnych z wynikami tego autora wskazuje na małą wiarygodność stosowanej metody.

10. Sugestia B r a m b e l l a dotycząca wpływu laktacji na opóźnienie implantacji i na przedłużenie czasu trwania ciąży, jakkolwiek bardzo przekonująca, nie znalazła w moich materiałach tak wyraźnego potwierdzenia, jak w materiałach tego autora.

11. Wśródmaciczne przewędrowywanie blastocyst ma wyraźnie charakter regulacyjny, prowadzący w efekcie do wyrównania liczby zarodków w obu rogach. Przewędrowywanie występuje bez względu na wysokość miotu i jest uzależnione jedynie od zaistnienia różnicy w pierwotnym rozkładzie blastocyst. Częstość występowania wędrówki jest zależna od wielkości tej różnicy.

Płodność

12. Średnia miesięczna wysokości owulacji jest najwyższa w maju, a następnie opada do lipca. W sierpniu i wrześniu średnie utrzymują się na poziomie lipcowym.

13. Średnie wysokości owulacji u samic łowionych na różnych powierzchniach i w różnych biotopach nie wykazują istotnych różnic.

14. Średnia wysokość miotów podlega stałemu obniżaniu w kolejnych miesiącach sezonu rozrodczego. W czerwcu i lipcu związane jest to w głównej mierze z obniżeniem wysokości owulacji, w sierpniu i wrześniu zaś — z wystąpieniem śmiertelności zarodkowej. Ponieważ oba te mechanizmy działają w różnych okresach roku, można sądzić, że podłoże przyczynowe tych zjawisk jest całkowicie lub częściowo różne.

Śmiertelność zarodkowa

15. W materiałach z całego roku śmiertelność zarodkowa objęła 12,8% owulowanych jaj i wystąpiła u 45,9% samic. Rozmiary śmiertelności wzrastają wybitnie w sierpniu i wrześniu (20,7% i 17,7% obumarłych zarodków, 69,2% i 57,1% samic, u których wystąpiło to zjawisko).

16. Ze względu na wyraźny wzrost rozmiarów śmiertelności w pewnych miesiącach sezonu, przyczyny obumierania płodów nie mogą leżeć w nienormalnościach rozwojowych, ale wpływać muszą pośrednio ze strony organizmu macierzystego.

17. Obumieranie zarodków, zarówno przed jak i po implantacji, nie wykazuje tendencji do zlokalizowania u pewnych samic, lecz w niewielkich rozmiarach występuje u dużej części samic w populacji.

18. Nie stwierdzono tendencji do współwystępowania u pewnych osobników śmiertelności zarodkowej przed i po implantacji. Wystąpienie śmiertelności po implantacji jest niezależne od uprzedniego wystąpienia śmiertelności przed implantacją.

19. W obrębie całkowitych rozmiarów śmiertelności zarodkowej udział śmiertelności przedimplantacyjnej jest większy niż śmiertelności po implantacji (w sierpniu i wrześniu 15% i 11,1% obumarłych zarodków w stosunku do 6,7% i 7,5%).

20. Samice, u których wystąpiła śmiertelność zarodków przed implantacją wykazują, podobnie jak i pozostałe osobniki tendencję do równomiernego układu zarodków w macicy. Jakkolwiek teoretycznie możliwa jest wzmożona śmiertelność po jednej ze stron układu płciowego, jednak wydaje się, że i w tych przypadkach, równomierny układ wywołany jest wśródmaczną wędrówką blastocyst. W takim układzie obumieranie płodów przed implantacją charakteryzowałoby się rozkładem losowym i nie miałyby znaczenia kompensacyjnego.

21. Brak jest wyraźnej zależności między rozmiarami śmiertelności przed implantacją a liczbą owulowanych jaj.

22. Zwiększenie rozmiarów śmiertelności występującej po implantacji (regresja płodów), ma miejsce również w sierpniu i wrześniu. Podobny obraz kształtowania się tego zjawiska obserwuje się co roku.

23. Regresja obejmuje najczęściej tylko jednego — dwa zarodki w miocie. Śmierć całych miotów po implantacji należy do rzadkości (jeden przypadek w materiałach z dwóch sezonów).

24. W wyniku regresji zostaje najczęściej wtórnie naruszony równomierny rozkład implantowanych zarodków. Wskazuje to, że

objęcie regresją określonego zarodka w miocie nie ma znaczenia kompensacyjnego, ale ma podłoże o całkowicie odmiennej naturze.

25. Jest rzeczą bardzo prawdopodobną, że pomimo całkowitego zakończenia procesu regresji, ślady materiału nekrotycznego mogą być w większości przypadków zachowane aż do porodu.

26. Nasilenie regresji w sierpniu i wrześniu ma miejsce pomimo uprzedniego obniżenia wysokości miotów na skutek zmniejszonej owulacji i zwiększonej śmiertelności przed implantacją. Dane te na tle materiału całorocznego wskazują na to, że głównej roli w wystąpieniu regresji (i śmiertelności zarodkowej w ogóle) nie odgrywa sama wysokość miotu, ale okres roku, w którym dany miot się rozwija. Natomiast w wyodrębnionych materiałach sierpniowo-wrzesniowych rozmiary regresji płodów wydają się być już w pewnym stopniu uzależnione od wysokości miotu po nastąpieniu implantacji.

27. Porównanie rozmiarów śmiertelności zarodkowej u samic złwionych w biotopie grondowym i w biotopie boru iglastego wykazuje, że różnice między nimi są istotne. Wzmozżona śmiertelność w biotopie boru iglastego ma charakter permanentny, powtarzający się co roku. Być może u podłoża tego zjawiska leżą niedobory pokarmowe natury jakościowej, związane z ogólnym „ubogim” charakterem tego środowiska.

Praca niniejsza została wykonana w Zakładzie Anatomii Porównawczej UMCS, Zakładzie Badania Ssaków IZPAN pod kierunkiem prof. dr. Augusta Dehnela i w Zakładzie Zoologii Instytutu Zoologicznego U. W. pod kierunkiem prof. dr. Zdzisława Raabego. Pozwalam sobie złożyć na tym miejscu swe głębokie podziękowanie obu Panom Profesorom za ich pomoc i cenne rady w czasie opracowywania mej publikacji.

L I T E R A T U R A

- Adams — Manchester Lit. Phil. Soc., 54, Nr 10, 1910. (Cytowane według Brambell, 1935 a).
- Allen P., Brambell F. W. R., Mills I. H. — Studies on sterility and prenatal mortality in Wild Rabbits. I The reliability of estimates of prenatal mortality based on counts of corpora lutea, implantation sites and embryos. J. Ex. Biol., 23, 1947.

- Barrett—Hamilton — A History of British Mammals. London, 1911.
(Cytowane według Brambell, 1935 a).
- Borowski S., Dehnel A. — Materiały do biologii *Soricidae*. Annales UMCS. Sectio C, IV, Lublin, 1952.
- Brambell F. W. R. — Reproduction in the Common Shrew (*Sorex araneus* L.) I. The Oestrus Cycle of the Female. Philos. Trans., B, 1935 a.
- Brambell F. W. R. — Reproduction in the Common Shrew (*Sorex araneus* L.) II The Oestrus Cycle of the Male. Philos. Trans., B, 1935 b.
- Brambell F. W. R., Mills I. H. — Studies on sterility and prenatal mortality in Wild Rabbits. Part III. The loss of ova before implantation. J. Exp. Biol., 24, 1947.
- Brambell F. W. R., Mills I. H. — Studies on sterility and prenatal mortality in Wild Rabbits. Part IV. The loss of embryos after implantation. J. Exp. Biol. 25, 1948.
- Dehnel A. — Studies on the genus *Sorex* L. Annales UMCS, Sectio C, IV, Lublin, 1949.
- Dehnel A. — The biology of breeding of Common Shrew, *Sorex araneus* L. Annales UMCS, Sectio C, V, Lublin, 1950.
- Dunajewa T. N. — K izuczeniju biologiji razmnoženija obyknowiennoj burozubki (*Sorex araneus* L.). Biul. Mosk. Obsz. Isp. Prir., Otd. biolog., LX, 1955
- Middleton A. D. — A Contribution to the Biology of the Common Shrew, *Sorex araneus* L. Proc. Zool. Soc., Lond., 1931.
- Millais — The Mammals of Great Britain and Ireland, London, 1904, vol. 1, (Cytowane według Brambell, 1935, a).
- Perry J. S. — The Reproduction of the Wild Brown Rat (*Rattus norvegicus* Erxleben). Proc. Zool. Soc., Lond., 115, 1945.
- Stein G. H. W. — Über das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei der Feldmaus, *Microtus arvalis*. Zool. Jahrb. Bd. 82. Jena, 1953.
- Stein G. H. W. — Über Umweltabhängigkeit bei der Vermehrung der Feldmaus, *Microtus arvalis*. Zool. Jahrb. Bd. 81. Jena, 1952.
- Stein G. W. H. — Materialien zum Haarwechsel deutscher Insectivoren. Mitt. Zool. Museum in Berlin, Bd. 30, 1954.
- Tarkowski A. K. — Studies on the reproduction and prenatal mortality of the Common Shrew (*Sorex araneus* L.). Part I. Foetal regression. Annales UMCS, Sectio C, IX, Lublin, 1956

Р Е З Ю М Е

1. Достижение половой зрелости самками *S. araneus* имело в 1954 году бурный характер и продолжалось всего 15 дней (с 20.IV по 5.V). Течка в этом промежутке времени выступала у всех перезимовавших особей (родившихся в предыдущем году). Время начала течки у самок характеризуется огромным постоянством ибо в течение нескольких лет колеблется в пределах не превышающих 10 дней.

2. В мае, июне и июле 100% самок оказались активными в половом отношении (беременными или кормящими). Этот факт подтверждает предположение об одновременном достижении половой зрелости в начале сезона всеми самками. Эти данные не подтверждают выдвинутой Боровским и Денелем (1952) гипотезы утверждающей что весенняя течка пробегает раньше у выделенной группы старших самок. Наблюдаемое в июле месяце неожиданное увеличение количества молодых особей можно выяснить появлением новой волны молодняка, происходящего из второго помета имевшего место параллельно у всех перезимовавших самок.

3. Процент беременных самок, одновременно кормящих постепенно падает в течение очередных месяцев (май—100%, сентябрь—4%).

4. Данные с 1954 года указывают, что у перезимовавших самок может быть 3—4, и даже 5 пометов в течение сезона.

5. Окончание размножения наступило в 1954 году в октябре месяце. Исчезание половой активности в популяции имеет постепенный характер. Внезапное увеличение процента неактивных самок наступает во время третьей декады сентября. В виду того, что в яичниках неактивных самок с августа и сентября отсутствуют характерные изменения для *anoestrus*, нет никаких оснований, чтобы рассматривать потерю половой активности, как результат старения этих особей. Изменения в яичниках типичные для *anoestrus* наблюдаются лишь в октябре месяце. Причин потери половой активности у самок следует искать не в их старении, а они зависят скорее от климатических условий.

Эстральный цикл и беременность.

6. Предположение выдвинутое Брамбеллом (1935 а), а внушающее неспонтанический характер овуляции опирается на вовсе неубедительные положения. В материалах автора отмечен

один случай, когда, помимо выхода яиц из яичника, сперматозоиды в половых путях самки отсутствовали.

7. Постепенное снижение в течение сезона размножения, процента беременных и одновременно кормящих самок, вызвано, по мнению автора, невыступанием послеродового *oestrus*.

8. При помощи метода, примененного уже предварительно Брамбеллом, была сделана оценка, сколько времени требуется для передвижения яиц через яйцевод. Полученные результаты, совершенно несогласные с результатами этого автора, указывают на малую достоверность применяемого метода.

9. Предположение Брамбелла, внушающее влияние лактации на замедление имплантации и на удлинение продолжительности беременности не нашло в материалах автора ясно выраженного подтверждения.

10. Внутриматочное перемещение бластоцист имеет отчетливо выраженный регулятивный характер, приводящий в конечном итоге к выравниванию количества зародышей в обоих рогах матки. Перемещение выступает независимо от величины помета и зависит исключительно от существования разницы в первичном распределении бластоцист. Частота выступления перемещений пропорциональна величине этой разницы.

Плодовитость.

11. Средняя месячная величины овуляции достигает максимума в мае месяце и затем падает до июля. В августе и сентябре средние удерживаются на июльском уровне.

12. Средние величины овуляции у самок словленных на разных площадках и в разных биотопах не разнятся между собой существенно.

13. Средняя величина пометов подвергается постоянному уменьшению в течение очередных месяцев сезона размножения. В июне и июле связано это явление главным образом с уменьшением числа овулированных яиц в августе же и сентябре — с выступившей смертностью зародышей. В виду того, что оба эти механизма действуют в разные периоды года, можно думать, что причинная основа этих явлений или совершенно, или частично разная.

Смертность зародышей.

14. В материалах, собранных в течение всего года, смертностью охвачены 12,8% вышедших из яичника яиц. Это явление имела место у 45,9% самок. Размеры смертности резко возрас-

тают в августе и сентябре (20,7% и 17,7% омертвевших зародышей; 69,2% и 57,1% самок, у которых выступило это явление).

15. В виду на ясно выраженное возрастание размеров смертности во время определенных месяцев сезона, причин следует искать не в ненормальностях развития, но их источником должен быть материнский организм.

16. Смертность зародышей, как перед, так и после имплантации, не проявляет тенденции к локализации у некоторых лишь самок, но в небольших размерах наблюдается у многих самок в популяции.

17. Если принять во внимание всю смертность, то смертность зародышей перед имплантацией выше, чем смертность после имплантации (в августе и сентябре 15% и 11,1% перед имплантацией, 6,7% и 7,5% после имплантации).

18. Нет ясно выраженной корреляции между размерами смертности перед имплантацией и количеством вышедших из яичника яиц.

19. Возрастание размеров смертности, наступившей после имплантации (регрессии) имеет место также в августе и сентябре. Весьма сближенная картина хода этого явления наблюдается каждый год.

20. Регрессией постигнуты чаще всего один—два зародыша в помете. Гибель целых пометов после имплантации выступает очень редко (один лишь случай в материалах, собранных в течение двух сезонов).

21. Является очень правдоподобным, что несмотря на полное окончание процесса регрессии, следы детрита могут сохраниться в большинстве случаев вплоть до родов.

22. Эти данные на фоне материала целогоднего периода размножения за один год указывают на то, что одна лишь величина помета не играет главной роли в выступлении регрессии (и смертности зародышей вообще), но период года, в котором данный помет развивается. Однако в выделенных материалах с августа и сентября размеры регрессии зародышей, кажется, в некоторой степени зависят от величины помета после имплантации.

23. Повышенная смертность зародышей у самок, обитающих в хвойном лесу имеет перманентный характер, повторяющийся каждый год. Быть может, у основ этого явления лежат кормовые недостатки качественного характера, стоящие в связи с общим весьма „бедным” характером этой среды.

SUMMARY

The work deals with the dynamics of reproduction of old adult females of a wild living population. Certain problems connected with the oestral cycle and pregnancy are also raised in this work. Special stress is laid on the problem of foetal mortality. The work is based on materials collected on the terrain of the Białowieża National Park in 1954. Data concerning other years (cited mainly from Borowski's and Dehnel's work, 1952) are quoted solely for comparative purposes. The material has been derived from the collections of the Department of Investigation of Mammals, Zoological Institute, Polish Academy of Science, Białowieża. The total material (116 specimens) is represented in the table I. The employed technic of trapping (Zimmer's cylinders) and the characteristic of the biotypes are described in the cited paper of Borowski and Dehnel (1952).

The weight and measurement of the trapped animals were taken. In case the females were visibly pregnant the body weight of the animals was again taken after the removal of the genital system. Ovaries together with oviducts were isolated from the uterine horns and their position was attested. In the early stages of pregnancy the embryos were not removed from the uterus, in the advanced stages, however, they were removed from the foetal membranes and measured. The vaginae were isolated in the region of the uterine cervix and the orifice. The material was fixed in Bouin's fluid. All sections were cut at 10 microns and were stained with Mayer's haemalum and erythrosin. Complete serial sections were made of both ovaries together with the attached oviducts of all females and of uterine horns of those individuals, in which there were no ova in the oviducts, nor embryos implanted in the uterus.

To determine the lactation state the character of the mammary gland was defined and the appearance of the nipples was examined. A part of the mammary gland was fixed for further histological examinations.

This material is also the basis of the work dealing with the morpho-histological side of foetal regression (Tarkowski 1956).

Breeding season

Determination of the beginning of the breeding season in the population living on the terrain of the Białowieża National Park

involved in 1954, similarly as in other years relatively serious difficulties. Delayed spring and frequent slight-frosts in May cause a depression of the activity of the Shrews, therefore in consequence of this there was a serious diminishing of the number of animals trapped in this period (table 2).

The state of advance of pregnancy in the first pregnant females (No. 4341 of the 4th of May, No. 4342 of the 5th of May) indicates, that pregnancy was initiated in the third decade of April.

The female No. 4371 of the 21th of May, initiated pregnancy at a later date, — in the first decade of May.

The presence of not implanted blastocystes in the uteri of the first lactating females No. 4381 and No. 4382 of the 21th and 23rd May indicate, that parturition took place prior to the 20th of May and the beginning of pregnancy — about the 1th of May.

The date, at which the first young specimens of the Shrews were trapped (2nd of June) proves, that they descend from litters, born not later than on the 10th of May.

Since the first pregnant female was trapped no virgin old adult female was caught to the end of the season.

The above cited data prove that the oestrus appeared rapidly in all females of the population in the course of approximately 15 days (the 20th of April — the 5th of May). The date of the trapping of the first young specimens of the Shrews lies in 1954 within the limits of time variability of their appearance in the previous years. This confirms the conclusion of Borowski and Dehnel (1952), which points to the lack of any apparent influence of climatic conditions, variable in the successive years on the attainment of oestrus by females. Because sexual maturation of males takes place earlier, the onset of the breeding season is dependent on the attainment of sexual activity by females.

The intensity of sexual activity in a population during a breeding season may be determined on the one hand by estimating the percentage of pregnant females (table 3, graph. 1), on the other hand, it may be expressed by stating the percentage of active females (pregnant or lactating females, table 3). Difference between these values results from the fact, that a certain number of females does not become pregnant directly after parturition and entered upon lactation anoestrus. The lactation anoestrus occurring in some individuals exerts an influence on the diminishing of the percentage of pregnant females, but does not exclude their subsequent reproduction.

It still remains an open question, whether new oestrus appears directly after the termination of lactation. It may be supposed, that only in the terminal months of the breeding season (August, September) this type of the oestral cycle is a preliminary step to the final disappearance of the sexual activity.

Comparing data concerning the percentage of pregnant females in the successive months of the 1954 season with data of other years, attention should be drawn to the fact, that in the previous years the material was not examined histologically, therefore only pregnancies of the postimplantation period contributed to the obtained values. However, taking into consideration only pregnancies following implantation (graph. 3) it is seen, that the intensity of sexual activity was in spite of this in 1954 the highest recorded hitherto on the terrain of the Białowieża National Park. The data, which concern the percentage of females sexually active are not comparable, because in the previous years the evaluation of the lactation state was of necessity performed relatively superficially. It was found in 1954, that in May, June and July 100 per cent of the trapped females were sexually active. This confirms the above drawn conclusion, that all females of the population attain sexual activity at the beginning of the season. It is hardly possible to accept that inactive females, present at that time were not discovered in the catches. The above cited data do not confirm Borowski's and Dehnel's (1952) hypothesis, according to which at the beginning of the season the oestrus does not appear in all old adult females. These authors maintain at the same time, that the Shrew gives during a season only two litters. The numerical increase of young observed in July is interpreted by the authors as an imposition of two litters (the second litter of earlier maturing females and of the first litter of later maturing females). Analysis of the daily trappings of young Shrews in June and July 1954 (graph. 2) indicates, that during the whole month of June there is a constant level of the youngs and a rapid numerical increase from the beginning of July. In connection with data relating to the character of the reproduction of the mothers, the increase should be interpreted as a result of the appearance of the second litter from the second pregnancy, which runs a parallel course in all females (these females become pregnant immediately following the parturition of the first litter).

The number of litters in the Shrew may be determined only indirectly, on the basis of the following indications:

1) A hundred per cent of sexually active in May, June and July denotes, that the females in this period breed continuously.

2) The number of litters depends on the type of the oestral cycle, according to which the reproduction of females runs its course (pregnancy running parallelly to lactation, lactation anoestrus). This determines the proportional ratio of the lactating pregnant females to females exclusively pregnant (table 4).

If it even be assumed, that after the second litter the females pass into the second type of the oestral cycle and taking into consideration the duration of pregnancy and lactation (Dehnel, 1950), it must be accepted that the pregnant females in August are in the third, or even in the fourth pregnancy. Because in a number of females the third pregnancy runs undoubtedly also simultaneously with lactation (table 4), it may be stated with great certainty, that a number of females give five litters during a season.

Data in the table 4 indicate at the same time, that pregnancy running simultaneously with lactation is a rule only at the beginning of the season. In the successive months the oestral cycle with lactation anoestrus dominates ever increasingly.

The last pregnant female was trapped on the 3rd of October, but a sudden drop of the percentage of pregnant females takes place in the third decade of September (table 5). Because in the inactive females in August and September there are in their ovaries no changes typical to anoestrus, therefore there is no reason 1) to treat them as animals, which lost irrevocably sexual activity, 2) to interpret this loss of sexual activity as a result of senility of those individuals. Females, in which changes typical to anoestrus were found in the ovaries were trapped not earlier, than starting from the 1th of October. Although this phenomenon is submitted to considerable individual fluctuations, it should be rather interpreted as a result of the influence of the climatic conditions of the autumnal-winterly period. The causes of the loss of sexual activity cannot rest in the phenomena of senility of the individuals, which under natural conditions, excluding exceptional cases, do not live to old age.

Oestral cycle and pregnancy

Brambell (1935 a) is of opinion that ovulation in the Shrew may not be spontaneous. The assumptions accepted by Brambell do not permit to reach such a conclusion. In a wild living population cases of missing chances of copulation practically do not occur. A precedence of ovulation by copulation is very often observed also in animals characterized by spontaneous ovulation. Lack of corpora lutea in suckling not-pregnant females is interpreted by the author of this work by the absence of the post-partum oestrus in those individuals. Accepting Brambell's assumption the absence of ovulation in those females should be interpreted as a consequence of a very strong diminishing of the number of males and lack of copulation. Because actually such a considerable decrease of the number of males is not observed, the recognition of the post-partum oestrus as a regular phenomenon, which appears after each parturition in the span of the whole season, is deprived of causative motivity.

In the author's material, one case (female No. 5726) was found, in which the ovulation of the ova was not accompanied by a simultaneous presence of spermatozoa in the genital tract. The degenerating ova do not show signs of segmentation, the tissue of the corpora lutea is not significantly luteinized and in the mucosa of the uterus there are seen certain changes preparatory to implantation. The author does not solve finally the problem, but he regards, that the above described case may seriously serve as an evidence supporting the opinion of the spontaneous character of ovulation.

Making use of the method previously employed by Brambell (1935 a), an attempt was made to estimate the length of duration of the passage of the ova along the oviduct. This method is based on the assumption, that among the trapped animals the proportion of the number of females with ova in the oviducts to the females with embryos in the uterus should correspond to the reciprocal proportion of the length of duration of those periods. The obtained data (1:18) — period of persistence of the ova in the oviducts below one day), differ very considerably from Brambell's data (2:11). This is at the same time an indication that the method is not too reliable.

The influence of lactation on the delaying of implantation and on the prolongation of the duration of pregnancy was analyzed in a way similar to that, employed by Brambell (1935 a). And so, in

the group of lactating females and not lactating females their numerical values in the various stages of pregnancy was compared (ova in the oviducts, blastocysts in the uterus, implanted embryos). According to the above mentioned method the numerical values should remain in direct relation to the length of duration of those periods. Subdivision of the material of pregnant females into not parous and parous animals, applied by Brambell is not wholly justified for only a number of females, which are in one of the successive pregnancies are at the same time lactating (table 4). The author's materials (table 6) do not offer such a convincing picture as do results of Brambell's work; however, his suggestion remains very convincing. The coincidence of the duration of pregnancy and lactation reported by Dehnel (1950) gives a supporting evidence to this suggestion.

The author's materials confirm Brambell's (1935 a) conclusion concerning the presence in the Shrew of transuterine migration of blastocysts and point to the serious extend of this phenomenon. Precise estimation of the number of transferred blastocysts and determination of the direction of their movement could be conducted only on those females, in which foetal mortality did not take place. Among individuals, however, in which this phenomenon took place the above mentioned estimations were made only in those, in which the number of corpora lutea and the embryos was totally covered by the presence of degenerating ova, or regressive foetal chambers. These data are shown in the table 7 and diagram 1. They indicate, that whilst the distribution of the ovulated ova on both sides has a fortuitous character, the arrangement of the implanted embryos in the uterus represents a tendency to compensate the primary not uniform distribution. Females, which show uniform distribution (difference 0 and 1) constitute 88 per cent of cases. Migration of blastocysts takes place regardless of the size of the litter and is dependent solely on the difference arisen in their primary distribution. This would indicate, that the migration of blastocysts is a result of differences of the physiological state prevailing in both horns, caused by the numerical difference of blastocysts, present primary in them. The disturbance of this „balance” between both horns expressed by the frequency of appearance of migration of blastocysts seems to be to a certain degree dependent on the absolute value of the difference (table 8).

Solution and closer explanation of the above mentioned problems reached according to the author a deadlock and requires investigations on breeding material.

Fertility

In polytocous animals fertility is conditioned by the number of ovulated ova and by the extent of foetal mortality. Estimation of fertility in wild living animals must be of necessity performed on the basis of the size of the litters of females at various stages of pregnancy. Inaccuracy of such an evaluation results from the impossibility to take into consideration the total extent of foetal mortality.

In all females the corpora lutea in the ovaries were histologically counted. It was found, that to determine the number of ovulated ova this method is reliable, because of the extremely rare occurrence of polyovular follicles.

Data referring to the ovulation are shown in table 9 and graph. 3. The mean monthly number of ovulation is the highest at the very beginning of the season (May), then it gradually falls off till July. In August and September the mean values are maintained on the level of the mean value of July.

Differences between the mean values of ovulation in females trapped on various surfaces (table 10) estimated by the use of Student's test, proved to be insignificant.

The mean size of the litters (table 11, graph. 3) decreases gradually during the whole breeding season. In June and July this is caused by the decrease of the number of ovulated ova, in August and September — by the increased foetal mortality. Independently of seasonal fluctuations the size of the litters in the Shrew exhibits in the span of every season fundamentally a depressing tendency (graph. 4). Although the material of other years was not examined histologically it appears that the establishment of the litters size has every year a similar basis. This is evidenced by the increased intensity of foetal regression observed every year in August and September (table 16). Lack of time coincidence in the span of a breeding season in the appearance of both these phenomena, which modulate the size of litters suggests, that their causative basis is totally, or partially different.

Foetal mortality

Foetal mortality, which is most commonly taken into consideration in respect to its influence on fertility, constitutes itself a problem of manifold aspects. Although this problem has been raised many a time, its univesal elaboration is connected with the cycle of works of Brambell and his collaborators. Scarcity of material represented in this work permits at present only to signalize certain aspects of this phenomenon in the Shrew. In this situation it is, however, impossible to employ more precise statistical methods. Introduction to this part of the work deals with the specificity of investigations on the phenomenon of prenatal mortality, presents methods of determination of the extent of mortality before and following implantation and the reliability of the methods is analized. The employed method did not enable the author to discover eventual cases of loss of whole litters before implantation.

Foetal mortality involved in materials of the whole year 12.8 per cent of ova and appeared in 45,9 per cent of females. The extent of mortality raises markedly in August and September (20.7 per cent and 17.7 per cent of dead embryos, 69.2 and 57.1 per cent of females respectively, in which this phenomenon appeared (table 12, graph. 5). Comparison by the use of Fisher's test of the extent of mortality during May, June and July with the extent of mortality during August and September proved, that it is significant. This is an indication to study a number of aspects of this phenomenon exclusively on the basis of the material from August and September. The wole annual material is not uniform in respect to this problem.

Distinct increase of mortality during certain months of the season indicates, that causes of embryonic mortality cannot be attributed to developmental abnormalities, but that they must originate indirectly on the side of the maternal organism.

Analysis of the extent of mortality in the separate specimens and a comparison of numbers, defining the general percentage of the dead embryos and percentage of females, in which this phenomenon appeared leads to the conclusion, that foetal mortality does not show tendency to be localized to certain individuals but in a not large extent it appears in a considerable part of females in a population.

Although the mechanism of mortality before and after implantation is undoubtedly different a question arises, whether there is a tendency

to simultaneous appearance in some individuals of those two kinds of mortality. Using the test χ^2 for the correlation of the appearance of both kinds of mortality (table 15) it was proved, that such a tendency does not exist. Mortality in the postimplantation period is in no degree implicated by the appearance of mortality before implantation.

The participation of mortality before implantation in the total extent of the prenatal mortality is greater, than is the participation of mortality appearing after implantation (in August and September 15 per cent and 11.1 per cent of dead embryos in proportion to 6.7 per cent and 7.5 per cent table, 13).

Females in which prenatal mortality appeared before implantation exhibit, similarly to the remaining individuals a tendency to an uniform distribution of the embryos in the uterus (compare diagrams 1 and 2). Although theoretically an increased mortality on one of the sides of the genital system is possible, it seems, that in such cases the uniform distribution is also caused by the transuterine migration of blastocysts. In such a situation the prenatal mortality would be characterized by a chance distribution and would be of no compensatory value.

In materials of August and September no dependence was found between the extent of mortality before implantation and the number of ovulated ova (table 14). It could be only suggested, that a decrease of the number of ovulated ova to six creates already in the majority of females a possibility of implantation of all embryos.

An increase of the extent of prenatal mortality after implantation takes place also in August and September (table 13). A similar picture of modulation of this phenomenon is observed every year (table 16). Data shown in this table do not determine the extent of this phenomenon; they represent only the relative intensity of regression in the successive months.

Regression involves most commonly only one to two embryos in a litter (table 13). Loss of all embryos in postimplantation period is in the Shrew a rare event. One such a case (a female with three embryos in the litter, all undergoing regression) was noted in 1955, in the season 1954, of which the present material originated, none was found. In connection with the fact, that the course of the process was almost identical to the process in the regressive foetal chambers from continued pregnancies (Tarkowski, 1956) it seems, that the duration of the process is in such cases sufficiently long enough to allow the females to be represented in the material. Therefore it may

be supposed that death of whole litters following implantation is in the Shrew a sporadic case and does not play in the phenomenon of mortality any significant role.

As a result of regression the uniform distribution of implanted embryos is most commonly disturbed (diagram 2). This is an indication that the involvement of a definite embryo in a litter by regression is of no compensatory significance (compensation of the number of embryos in both horns) but arises on a basis of a totally different character.

It was previously found (Tarkowski, 1956) that in case regression is initiated at the early periods of pregnancy, the process may be completed already at a period, at which the normally developing embryos reach 8—10 mm in length. However, it was not decided, how long after the termination of the process the necrotic material remains in the uterus and whether it may be completely removed before parturition. Attempts were made to solve this problem by comparing mean numbers of all foetal chambers (implantation sites) in the successive periods of pregnancy (table 17). As shown in the table the mean numbers of ovulated ova correspondingly to every group (a value independent from the stage of pregnancy) constitute an index for the evaluation of the significans of differences between means of the number of foetal chambers. Because no decrease of the mean value in the group of late pregnancies was found (increase is not significant — higher mean value of ovulation) it might be supposed, that in the majority of cases the necrotic material, if even in small amounts, remains in the uterus till parturition. However, it should be taken also into consideration, that slight intensity of the phenomenon of regression may altogether remain without a modulating effect on the arrangement of mean values.

A increase of regression in August and September takes place in spite of the preceding decrease of the size of litters, caused by the diminished ovulation and intensified mortality before implantation. These data viewed on the background of the material of the whole year indicate that the main role in the appearance of regression as well as the appearance of mortality before implantation is not played by the litter size itself, but by the period of the year, in which a given litter develops. However, in the isolated material from August and September the mortality rate in the postimplantation period seems to be to a certain degree dependent on the size of the litter, following implantation (table 18).

A comparison by the use of Fisher's test of the extend of foetal mortality of females trapped in a *Querceto—Carpinetum* forest type and females trapped in a *Piceeto—Pinetum* forest type indicates, that the differences between them are significant (table 19). The increased mortality in the pine forest biotype has a permanent character and recurs every year. May be, that nutritional deficiencies of a qualitative nature, connected with a generally „poor” character of this environment lies in the background of this phenomenon.

This work has been completed at the Department of Comparative Anatomy of the Marie Curie-Skłodowska University and at the Department of Investigation of Mammals, Zoological Institute, Polish Academy of Science under the direction of Professor Dr. A. Dehnel and at the Department of Zoology, Zoological Institute, Warsaw University under the direction of Professor Dr. Z. Raabe. I am indebted to both Professors for their valuable instructions offered to me in the course of conducting this work.