

Gabriela BUJALSKA*, Leszek GRÜM*, Wiera WALKOWA**

50 lat badań Instytutu Ekologii PAN nad populacjami gryzoni

Wstęp

W badaniach nad populacjami, prowadzonych w Instytucie Ekologii, brało udział wielu pracowników, a obiektem tych badań były populacje gatunków należących do różnych grup systematycznych, zarówno spośród kręgowców jak i bezkręgowców. Jednakże najważniejsze osiągnięcia w mijającym 50-leciu tych badań należy przypisać tym naukowcom, którzy zajmowali się populacjami drobnych gryzoni.

Badania nad populacjami drobnych gryzoni prowadzone były zarówno w warunkach laboratoryjnych jak i terenowych, przy czym w warunkach terenowych obiektem badań były nie tylko wycinki obszaru zasiedlanego przez populacje naturalne, ale także populacje w różny sposób (sztuczny lub naturalny) izolowane. Podstawowe dla populacjologii pytanie o formę wzrostu populacji wymagało opracowania metod oceny liczebności (lub zagęszczenia) populacji, co w przypadku ocen opartych na monitorowaniu wycinków obszaru zasiedlanego przez populację następczo wiele kłopotów. W laboratorium ocena liczby osobników nie przedstawiała większych problemów metodycznych i z tego względu populacje laboratoryjne były obiektem generującym podstawowe pytania o czynniki wpływające na formę wzrostu liczebności populacji.

W latach 50. populacjologia światowa była zdominowana przez poglądy uznające podstawowy wpływ zagęszczenia populacji na dynamikę jej liczebności. Tak więc liczba osobników składających się na populację miała określać losy osobników: szanse rozrodu i przeżycia. Badacze pracujący nad populacjami w Instytucie Ekologii kontestowali taki model populacji, nazywany modelem „pryzmy piasku”, w którym wszystkie osobniki miały identyczne właściwości – były ekwiwalentne. Przeciwstawiano mu wyobrażenie populacji jako jednostki, w której można wyróżnić osobniki o podobnych lub różnych właściwościach, a więc mających

* Instytut Ekologii i Bioetyki, Uniwersytet Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie.

** Centrum Badań Ekologicznych PAN, Dziekanów Leśny.

określoną płęć, wiek czy też miejsce w przestrzeni oraz strukturze społecznej. Prym wiodły tu badania laboratoryjne, postulujące zasadniczo odmienną tezę: populacja ma strukturę, która w istotny sposób wpływa na dynamikę populacji. Badania nad populacjami wolnożyjącymi podążały tym tropem, dodając takie elementy struktury populacji, które ze zrozumiałych względów nie mogły zostać ujawnione w laboratorium, jak dla przykładu podział populacji na osobniki osiadłe i migrujące, czy też podział przestrzeni zasiedlanej przez populację pomiędzy odrębne kolonie zwierząt lub oddzielne terytoria osobnicze.

Historia myśli populacyjnej w Instytucie Ekologii stanowi ciąg ewoluujących poglądów: od zależności zjawisk ekologicznych od zagęszczenia, poprzez tezę o podstawowym znaczeniu struktury populacji, aż do indywidualistycznego traktowania właściwości i losów poszczególnych osobników, które wpływają na cechy najbliższych sąsiadów i same od tych sąsiadów zależą. Tę historię przedstawimy na przykładach badań nad gryzoniami.

Badania nad organizacją populacji

W latach 50., czyli od samego początku istnienia Instytutu Ekologii (wówczas jeszcze Zakładu Ekologii) badania skupiały się w dużym stopniu na problematyce populacyjnej. Były to czasy, kiedy wielu uczonych – nie tylko w Polsce, ale i za granicą, wątpiło czy ekologia jest samodzielną nauką, a co więcej byli i tacy, którzy wątpili w istnienie populacji, jako jednostki organizacji przyrody. Stąd badania Zakładu Ekologii znalazły się w czołówce światowych poszukiwań, wnosząc wiele nowatorskich rozwiązań, zarówno metodycznych jak i teoretycznych. Warto zauważyć, że pomimo weryfikacji wielu poglądów kierunek badań populacyjnych przetrwał do dziś i mamy nadzieję, będzie się dalej rozwijał.

W tym okresie postawiono, gorąco dyskutowano i sprawdzano hipotezę Petruszewicza (1965), że struktura i organizacja populacji gryzoni odgrywa znaczącą rolę w kształtowaniu liczebności populacji. Wiele badań prowadzono na populacjach myszy domowej. Okazała się ona dogodnym gatunkiem dla prowadzenia eksperymentów: szeroko rozpowszechniona na świecie potrafiła przystosować się do różnorodnych, często skrajnych warunków. A co więcej: jej hodowla jest łatwa i stosunkowo niedroga, czemu sprzyja biologia myszy domowej, a przede wszystkim duża rozrodczość. Populacje laboratoryjne myszy domowej były populacjami modelowymi. Prowadzono badania w klatkach, ale także w warunkach naturalnych: na strychu, w budynku laboratoryjnym czy w magazynach. W latach późniejszych (1986-1998) kontynuowano badania na terenie zurbanizowanym i w wolierach.

W słynnych, do dziś szeroko cytowanych eksperymentach Petrusewicza (1957, 1963) wykazano, że wzrost liczebności populacji myszy hodowanych w klatkach następował w zgoła nioeczekiwanych warunkach: po przesiedleniu populacji do innej, nawet mniejszej klatki, usuwaniu na parę dni z populacji kilku osobników, wprowadzaniu na parę dni kilku obcych, dziewiczych samic. Zjawisko to tłumaczono wpływem zaburzenia struktury i organizacji populacji na procesy odpowiedzialne za wzrost liczebności.

Próbowo oceny roli organizacji socjalnej poświęcono wiele prac – trudno tu wszystkie wymienić. Wiele z nich opiera się na bezpośrednich obserwacjach zachowania się poszczególnych osobników, a przede wszystkim samców (Petrusewicz i Wilska 1959, Petrusewicz i Andrychowska 1960, Andrzejewski i inni 1963, Walkowa 1964).

Badania myszy domowej zamieszkującej strych i pomieszczenia laboratoryjne wykazały istnienie subpopulacji; przywiązanie określonych grup osobników do tych samych karmników i pozwoliły zbadać ich migracyjność, osiadłość, łowność, aktywność dobową (Petrusewicz i Andrzejewski 1962, Wierzbowska i Petrusewicz 1963, Kaczmarzyk 1964, Adamczyk i Petrusewicz 1966). Prowadzone wówczas badania wykazały istnienie mechanizmów kolonizacji i „odbudowy” populacji, wskazując na istotną rolę stosunków międzyosobniczych (Adamczyk i Ryszkowski 1965, Adamczyk i Walkowa 1971).

Przystąpienie w latach 60. Instytutu Ekologii do Międzynarodowego Programu Biologicznego ukierunkowało prace populacyjne na badanie produktywności populacji. W populacjach zamieszkujących klatki, czy niewielkie zagrody, można było z łatwością oszacować parametry populacyjne i bioenergetyczne. Wykazano, że produktywność populacji jest uwarunkowana czynnikami ekologicznymi. Okazało się np., że budżet energetyczny całej populacji jest znacznie bardziej ekonomiczny, niż sumaryczny budżet tej samej liczby myszy hodowanych pojedynczo (Myrcha 1975). Wiele istotnych parametrów populacyjnych, jak choćby *turnover* czy produkcja biomasy różniło się w badanych populacjach, choć powstały one z tej samej liczby osobników założycielskich, żyły w tych samych warunkach bez ingerencji eksperymentatora (Walkowa i Petrusewicz 1967). Natomiast usuwanie części osobników z populacji uruchomiło mechanizmy kompensacyjne: wzrost przeżywalności młodych, produkcja biomasy i ogólnej liczby osobników (Walkowa 1969, 1971).

Powyższe prace w znacznym stopniu przyczyniły się do ugruntowania poglądów dotyczących „syntezy i określenia pojęcia populacji, jej struktury i funkcji, jej roli i znaczenia w gospodarce natury”, prezentowanych przez K. Petrusewicza w książce pt. „Osobnik, populacja, gatunek” (1978).

Późniejsze lata przyniosły opracowania dotyczące współwystępowania populacji myszy domowej z innymi gatunkami gryzoni w heterogennym środowisku podmiejskim (Adamczyk i inni 1988) oraz wieloletnich zmian liczebności i organizacji przestrzennej w warunkach naturalnych (Walkowa i inni 1994, Walkowa i inni 1998). Tak więc badania nad wielorakimi aspektami organizacji, struktury i dynamiki populacji myszy domowej, zapoczątkowane w latach 50. ewoluują i tworzą teoretyczne podstawy dla poznania prawidłowości i mechanizmów funkcjonowania populacji jako realnie istniejącej jednostki organizacji przyrody.

Lata 60. to okres intensywnych poszukiwań prawidłowości i mechanizmów rządzących populacjami wolnożyjącymi w Kampinoskim Parku Narodowym. Najpierw była to dynamika liczebności, później zaczęto coraz głębiej analizować procesy kształtujące liczebność: rozrodczość, śmiertelność, migrację. Dużym udogodnieniem dla sposobu obliczeń stał się „kalendarz złowień” (Petrušewicz i Andrzejewski 1962, Andrzejewski 1969). Śmiało można powiedzieć, że metoda ta była prototypem współczesnych, komputerowych baz danych, a wprawni badacze szybko i z ogromną łatwością zestawiali dane dotyczące losów poszczególnych osobników, tempa ubywania i pojawiania się nowych gryzoni – zarówno osiadłych, jak i migrujących (Andrzejewski i Wierzbowska 1961, Andrzejewski i Wrocławek 1962, Opuszyński i Trojan 1963). Położono wówczas podstawy teoretyczne pod koncepcję arealu osobniczego i sposobu jego użytkowania – a także co najważniejsze opracowano statystyczną metodę oceny jego wielkości (Mazurkiewicz 1969, 1971, Wierzbowska 1972).

Jednocześnie prowadzono badania laboratoryjne nad myszą domową, które w znaczący sposób ukształtowały poglądy na temat funkcjonowania populacji i przyczyniły się do powstania tzw. „szkoły warszawskiej” (trzeba pamiętać, że główną siedzibą ówczesnego Zakładu Populacji był Pałac Staszica w Warszawie).

Badania nad produktywnością wtórną

W roku 1966 rozpoczęliśmy przygotowania do stworzenia podstaw metodycznych dla oceny produktywności gryzoni. Był to jeden z wątków szerokiego, międzynarodowego programu badawczego, zwanego w Polsce Międzynarodowym Programem Biologicznym (MPB), a na zachodzie – IBP. W Instytucie Ekologii znajdowało się Międzynarodowe Centrum Grupy Roboczej „Drobne Ssaki”, którego zasługą było opracowanie uproszczonych metod oceny liczebności gryzoni, znanych pod nazwą „standard minimum” (przegląd w Petrušewicz i Ryszkowski 1969/1970). Zespoły badawcze w różnych częściach świata miały za zadanie oszacować ile kilogramów „mięsa” produkują populacje gryzoni na łąkach, polach czy w le-

sie. U progu badań nie zdawaliśmy sobie sprawy z licznych pułapek metodycznych, wynikających z ówczesnej wiedzy na temat teorii funkcjonowania populacji, a także trudności organizacyjnych. Nie przeczuwaliśmy też jak wiele radości przyniesie nam rozwiązywanie kolejnych problemów.

Naturalne populacje izolowane

Prof. K. Petruszewicz zainicjował badania na 4 ha wyspie na Jez. Bełdany, a wyniki badań florystycznych (Traczyk 1965, 1971) przyniosły wyspie nowe imię. Odtąd znana jest jako Wyspa Dzikiej Jabłoni. Badania zaplanowane były na trzy lata. Główną bohaterką przyszłych badań stała się nornica ruda. Gryzoń wprowadzie pospolity w lasach miesznych Europy, ale niepospolity jeśli chodzi o jego *modus vivendi* i trafność w rozwiązywaniu dylematu „być albo nie być”. Wyspa stwarzała idealne warunki dla badań: jej stosunkowo niewielkie rozmiary pozwoliły objąć badaniami całą populację, a ponadto jej izolacja od lądu stałego umożliwiła pominięcie migracji i przyjęcie, że wszystkie nowo pojawiające się osobniki urodziły się na Wyspie.

W 1968 roku zaprezentowaliśmy nasze, polskie, propozycje na Konferencji Międzynarodowego Programu Biologicznego w Oksfordzie. W tym też roku ukazała się pierwsza seria prac opracowywanych przez zespół: K. Petruszewicz, R. Andrzejewski, G. Bujalska i J. Gliwicz (1968, 1969).

Najpierw ustaliliśmy metodykę badań (pułapki żywołowne, rozmieszczone równomiernie na całej Wyspie, znakowanie indywidualnymi numerami, pięć serii połowów gryzoni w odstępach co 6 tygodni, każdorazowe ważenie osobników, szacowanie rozrodczości). I wprowadzie oszacowaliśmy, że produkcja „mięsa” w ciągu całego roku wynosiła nieco ponad 11 kg, to niejako „po drodze” oszacowaliśmy liczbę urodzonych i osiagających samodzielność osobników, przeżywalność w różnych okresach życia, tempo wzrostu i liczebność całej populacji.

Dla oceny parametrów populacyjnych konieczne było przyjęcie dnia, reprezentującego dwutygodniową serię połowów nornicy rudej na Wyspie Dzikiej Jabłoni. Najpierw przyjęliśmy, że wszystko rozpoczęło się dnia czternastego. Rozpoczęły się żmudne analizy i zestawienia na papierze milimetrym (jeden dzień – jeden milimetr, jedna nornica ruda – jeden milimetr). Potem prof. K. Petruszewicz zaproponował aby przyjąć dzień siódmy, a jeszcze później – pierwszy. Obie „kalkulatorki” – G. Bujalska i J. Gliwicz – zużyły kilka bloków papieru milimetrym, gdy profesor zarządził powrót do dnia czternastego. Zupełnie wyczerpana spytałam: „A więc wracamy do punktu wyjścia?” „Ależ skąd” – odpowiedział profesor – „teraz już wiemy, że dzień czternasty, to najlepsze rozwiązanie!”. I tak rzeczywiście było.

Nagrodą było uznanie uczonych (nam, młodym wówczas adeptkom znanych tylko z literatury), którzy przyjęli nasze opracowania jako wzorcowe. Dobrze zaprojektowane badania, autorstwa przede wszystkim R. Andrzejewskiego, zaowocowały kilkoma pracami doktorskimi, były też poligonem badawczym dla licznej grupy studentów – dziś wytrawnych ekologów.

Szczęśliwie uruchomione badania na Wyspie Dzikiej Jabłoni trwały do 2003 r. – należą więc do najdłuższych na świecie, bo 36-letnich, badań „monitoringowych”. To tu właśnie wykazano, że system socjalny nornicy rudej jest gynocentryczny, opierający się na wymaganiach socjalnych dojrzałych samic. Są one terytorialne, a więc liczba dojrzałych samic jest z roku na rok stała, co stabilizuje rozrodczość populacji (Bujalska 1970, 1973), arealy osobnicze mają kształt eliptyczny (Mazurkiewicz 1969, 1971), a dystans dyspersji młodzieży z gniazd wiąże się z gęstością populacji (Mazurkiewicz, Rajska 1975). Opisano także zasady funkcjonowania populacji na wyspach i lądach (Gliwicz, 1980).

Zwrócono również uwagę na rolę struktury przestrzennej środowiska, a przede wszystkim struktury zadrzewień na przeżywalność zimową nornicy (Bujalska i Sosnowska 1997). Oszacowano wskaźniki śmiertelności niedojrzałych osobników i opracowano metodę odróżniania jej od emigracji na podstawie stworzonego specjalnie dla tego celu modelu symulacyjnego (Grüm 1997). Po 25 latach obserwacji nornicy z Wyspy Dzikiej Jabłoni okazało się, że gryzonie te mogą kontynuować rozród przez całą jesień i zimę; sezon rozrodczy w roku 1991/1992 trwał, nie jak zwykle 12 a 18 miesięcy (Bujalska 1997). Dzięki długoterminowym badaniom udało się stwierdzić, że nawet urodzone zimą osobniki mogą dojrzewając płciowo wkrótce po opuszczeniu gniazda (Bujalska 1997).

Na Wyspie Dzikiej Jabłoni przeprowadzono szereg eksperymentów, które pomogły zrozumieć rolę pokamu w kształtowaniu liczebności populacji (Andrzejewski i Mazurkiewicz 1976) a także wnikać w tajniki systemu socjalnego nornicy rudej (Rajska-Jurgiel 1976).

Do dnia dzisiejszego powstało ponad 100 publikacji (w tym dwie monografie nornicy rudej – pod red. K. Petruszewicza wydanej w roku 1983 oraz pod red. G. Bujalskiej i L. Hanssona wydanej w roku 2000), dotyczących różnych aspektów demografii populacji nornicy rudej (i współwystępującej od kilku lat myszy leśnej), mechanizmów i prawidłowości posuwających naprzód naszą wiedzę i poszerzających... zakres pytań. Jednym z nich jest pytanie o cykliczne zmiany liczebności. Jak to się dzieje, że szczyty liczebności powtarzają się w „krótkich” cyklach, co 4 lata i w nakładających się na nie cyklach „długich” – co 9 lat? (Bujalska 2000). Co jest tego przyczyną? W każdym razie wykrycie tego zjawiska stało się realne dzięki długoterminowym badaniom empirycznym, które teraz mogą stanowić podstawę do modelowania zjawisk populacyjnych. Nawet

komputery najnowszej generacji trzeba karmić informacjami z realnego świata; uciezka w świat wirtualny (nawet ekologicznie spójny i logiczny) nie zawsze kończy się sukcesem.

Badania nad populacjami „otwartymi”

W latach doskonalenia metod dla potrzeb Międzynarodowego Programu Biologicznego nie ustawały badania nad oceną liczebności w populacjach zasiedlających tereny „otwarte”, gdzie możliwa była migracja a tym samym zniekształcanie rzeczywistej liczby obecnych w populacji osobników. I znów dobre opracowanie metodyki umożliwiło pogłębienie wiedzy o szeregu właściwości populacji, jak np. rozwinięcie koncepcji osiadłości i migracji, wyróżnienie mikro- i makromigracji (Petrusewicz, Andrzejewski 1962, Petrusewicz 1983). Pochodną tej koncepcji jest oczywista prawidłowość, że izolowane populacje osiągają wyższe zagęszczenie, niż populacje „otwarte” (Petrusewicz 1983).

Wiele uwagi poświęcono nornikowi polnemu, którego populacje co kilka lat osiągały bardzo wysokie zagęszczenia (przekraczające nawet 2 tys. osobników/ha) i który czynił poważne szkody w uprawach – zarówno na skutek konsumpcji jak i niszczenia roślin uprawnych. Przez kilka lat prowadziliśmy intensywne badania na Dolnym Śląsku w mozaice upraw, obserwując proces narastania liczebności populacji (K. A. Adamczewska-Andrzejewska i inni 1982, R. Mackin-Rogalska 1982). Wykazano m.in., że nornik polny posiada inną strategię rozrodczą niż nornica ruda; jest to gatunek oportunistyczny intensyfikujący rozrodczość: młode tuż po opuszczeniu gniazda przystępowały do rozrodu (Bujalska 1982). Cykl prac poświęconych badaniom nad nornikiem polnym uzyskał nagrodę sekretarza naukowego PAN.

Badania nad populacjami zasiedlającymi otwartą przestrzeń dostarczyły nowych dla nauki faktów, niemożliwych do zaobserwowania w populacjach izolowanych. Szczególnie istotne – w świetle współczesnych badań nad większymi jednostkami organizacji przyrody – są badania nad gryzoniami w dużej skali przestrzennej, w tym badania wpływu przekształcania krajobrazu i degradacji siedlisk na zmiany różnorodności biologicznej, tj. składu gatunkowego i liczebności populacji (Rajska-Jurgiel i Mazurkiewicz 1988), a także badania wpływu izolacji i fragmentacji siedlisk leśnych na występujące w nich gatunki o różnej strategii życiowej (Rajska-Jurgiel 1992). Ważnym wątkiem, także ze względu na presję gospodarki leśnej oddziałującej na strukturę przestrzenną środowiska zasiedlanego przez gryzonię, jest analiza strategii wykorzystania przestrzeni, demografii i dynamiki populacji w zależności od struktury drzewostanu (Mazurkiewicz 1994).

Wykazano, że zmieniająca się w zależności od walorów środowiska dostępność zasobów pokarmowych modyfikuje strategie przestrzenne osobników, które z kolei wpływając na rozrodczość, śmiertelność i strukturę wiekową lokalnych populacji decydują o sezonowych i wieloletnich zmianach liczebności populacji na większych obszarach leśnych (Mazurkiewicz i Rajska-Jurgiel 1998). Obserwacje nornicy rudej i myszy leśnej w dużych płatach lasu pozwoliły także na kontynuowanie badań nad historią życia osobników osiadłych i migrujących. Wykazano m.in., że w pesymalnych warunkach ubogich siedlisk, gryzonię dla realizacji swoich potrzeb życiowych wymagają znacznie większych przestrzeni, niż w środowiskach zasobnych w pokarm (Rajska-Jurgiel 2001). Uzyskane wyniki mają duże znaczenie dla prognozowania szans przetrwania gatunków leśnych w rozdrobnionych i zdegradowanych przez człowieka krajobrazach.

Literatura

- ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA K. A., BUJALSKA G., MACKIN-ROGALSKA R., 1982 – Changes in numbers of *Microtus arvalis* (Pall.) and *Apodemus flavicollis* (Melch.) of chosen crop fields -W: Problems of numbers regulation of rodents in farmland (red. G. Bujalska), Pol. ecol. Stud. 7: 175-192).
- ADAMCZYK K., CHEŁKOWSKA H., WALKOWA W., 1988 – The community of rodents in environments of the suburban zone – Pol. ecol. Stud. 14: 171-195.
- ADAMCZYK K., PETRUSEWICZ K., 1966 – Dynamics, diversity and intrapopulation differentiation of a free-living population of house mouse – Ekol. pol. A 14: 725-741.
- ADAMCZYK K., RYSZKOWSKI L., 1965 – The settling of mice (*Mus musculus* L.) released in an uninhabited and an inhabited place. – Bull. Acad. Pol. Cl II, Ser. Sci. Biol. 13: 631-637.
- ADAMCZYK K., WALKOWA W., 1971 – Compensation of numbers and production in a *Mus musculus* population as a result of partial removal – Ann. Zool. Fennici, 8: 145-153.
- ANDRZEJEWSKI R., 1969 – Analiza wyników połowów drobnych ssaków metodą „kalendacza złowień” – Zesz. Nauk. Inst. Ekol. PAN, 2: 1-104.
- ANDRZEJEWSKI R., MAZURKIEWICZ M., 1976 – Abundance of food supply and size of bank vole's home range – Acta theriol. 21: 237-253.
- ANDRZEJEWSKI R., PETRUSEWICZ K., WALKOWA W., 1963 – Absorption of newcomers by a population of white mice – Ekol. pol. A, 11: 223-241.
- ANDRZEJEWSKI R., WIERZBOWSKA T., 1961 – An attempt at assessing the duration of residence of small rodents in defined forest area and the rate of interchange between individuals – Acta theriol. 5: 153-172.
- ANDRZEJEWSKI R., WROCŁAWEK H., 1962 – Settling by small rodents a terrain in which catching out had been performed – Acta theriol. 6: 257-264.
- BUJALSKA G., 1970 – Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) – Acta theriol. 15: 381-412.
- BUJALSKA G., 1973 – The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in bank vole – J. Reprod. Fert., Suppl. 19: 465-474.
- BUJALSKA G., 1982 – Reproduction strategies in populations of *Microtus arvalis* (Pall.) and *Apodemus agrarius* (Pall.) inhabiting farmland. W: Problems of numbers regulation of rodents in farmland (red. G. Bujalska) – Pol. ecol. Stud. 7: 229-243.

- BUJALSKA G., 1997 – Winter reproduction of *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780). W: Demographic variables in Crabapple Island population of the bank vole (red. L. Grüm) – Pol. ecol. Stud. 21: 387-395.
- BUJALSKA G. 2000 – The bank vole population in Crabapple Island. W: Bank vole biology: recent advances in the population biology of a model species (red. G. Bujalska i L. Hansson) – Pol. J. Ecol. 48, Suppl: 97-106.
- BUJALSKA G., HANSSON L. (Red.) 2000 – Bank vole biology: Recent advances in the population biology of a model species – Pol. J. Ecol. 48, Suppl.
- BUJALSKA G., SOSNOWSKA D., 1997 – Zonal distribution of winter survival rates in an island population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780) . W: Demographic variables in Crabapple Island population of the bank vole (red. L. Grüm) – Pol. ecol. Stud. 21: 435-441.
- GLIWICZ J., 1980 – Island populations of rodents: their organization and functioning – Biol. Rev. 55: 109-138.
- GRÜM L., 1997 – The mortality of immature bank voles in the breeding season. W: Demographic variables in Crabapple island population of the bank vole (red. L. Grüm) – Pol. ecol. Stud. 21: 443-453.
- KACZMARZYK K., 1964 – Alimentary activity of a free house mouse population (*Mus musculus* L.) – Bull. Acad. pol. Sci, Cl. II, Ser. Sci. Biol. 12: 201-205.
- MACKIN-ROGALSKA R., 1982 – Spatial structure of rodent populations co-occurring in different crop fields. W: Problems of numbers regulation of rodents in farmland (red. G. Bujalska) – Pol. ecol. Stud. 7: 213-227.
- MAZURKIEWICZ M., 1969 – Elliptical modification of home range pattern – Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, Ser. Sci. Biol. 17: 427-431.
- MAZURKIEWICZ M., 1971 – Shape, size and distribution of home ranges of *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) – Acta theriol. 16: 23-60.
- MAZURKIEWICZ M., 1994 – Factors influencing the distribution of the bank voles in the forest habitats – Acta theriol. 39: 113-126.
- MAZURKIEWICZ M., RAJSKA-JURGIEL E., 1975 – Dispersion of bank voles from their place of birth – Acta theriol. 20: 71-81.
- MAZURKIEWICZ M., RAJSKA-JURGIEL E., 1998 – Spatial behaviour and population dynamics of woodland rodents – Acta theriol. 43: 137-161.
- MYRCHA A., 1975 – Bioenergetics of an experimental population and individual laboratory mice – Acta theriol. 20: 175-226.
- OPUSZYŃSKI K., TROJAN P., 1963 – Distribution of burrows and elements of the population structure of small forest rodents – Ekol. Pol. A, 11: 339-352.
- PETRUSEWICZ K., 1957 – Investigation of experimentally induced population growth – Ekol. Pol. A, 5: 281-309.
- Petrusewicz K. 1963 – Population growth induced by disturbance in the ecological structure of the population – Ekol. Pol. A, 11: 87-125.
- PETRUSEWICZ K., 1965 – Dynamika liczebności, organizacja i struktura ekologiczna populacji – Ekol. Pol. B, 4: 299-316.
- PETRUSEWICZ K., 1978 – Osobnik, populacja, gatunek – Państw. Wyd. Nauk. Warszawa – Kraków.
- PETRUSEWICZ K., (Red.) 1983 – Ecology of the bank vole – Acta theriol., 28, Suppl. 1.
- PETRUSEWICZ K., 1983 – Residents and migrants in the population. W: Ecology of the bank vole (red. K. Petrusewicz) – Acta theriol., 28 suppl 1: 128-133.
- PETRUSEWICZ K., ANDRYCHOWSKA R., 1960 – Further investigation of the influence of the home cage on the result of fights between male mice – Ekol. Pol. A, 8: 325-333.
- PETRUSEWICZ K., ANDRZEJEWSKI R., 1962 – Natural history of free-living population of

- house mice (*Mus musculus* Linnaeus) with particular reference of grouping within population – *Ekol. Pol. A*, 10: 85-122.
- PETRUSEWICZ K., ANDRZEJEWSKI R., BUJALSKA G., GLIWICZ J., – Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). IV. Production – *Acta theriol.* 13: 435-445.
- PETRUSEWICZ K., ANDRZEJEWSKI R., BUJALSKA G., GLIWICZ J., 1969/1970 – The role of spring, summer and autumn generation in the productivity of a free-living population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). W: Energy flow through small mammal populations (red. K. Petruszewicz i L. Ryszkowski) – Państw. Wyd. Nauk., pp. 235 -245, Warszawa – Kraków.
- PETRUSEWICZ K., RYSZKOWSKI L. (Red.), 1969/1970 – Energy flow through small mammal populations – Państw. Wyd. Nauk., Warszawa- Kraków.
- PETRUSEWICZ K., WILSKA T., 1959 – Investigation of the influence of interpopulation relations on the result of fights between male mice – *Ekol. pol. A*, 7: 357-390.
- RAJSKA-JURGIEL E., 1976 – Interactions between individuals of a population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) – *Ekol. pol.* 24: 3-35.
- RAJSKA-JURGIEL E., 1992 – Demography of woodland rodents in fragmented habitat – *Acta theriol.* 37: 73-90.
- RAJSKA-JURGIEL E., 2001 – Movement behavior of woodland rodents: looking from beyond small trapping grids – *Acta theriol.* 46: 149-159.
- RAJSKA-JURGIEL E., MAZURKIEWICZ M., 1988 – The effect of spatial structure of environment on density of rodents in suburban zone – *Pol. ecol. Stud.* 14: 145-169.
- TRACZYK H., 1971 – Relation between productivity and structure of the herb layer in associations on the „Wild Apple-Tree Island” (Masurian Lake District) – *Ekol. Pol.* 19: 333-363.
- TRACZYK H., 1975 – Roślinność „Wyspy Dzikiej Jabłoni” na Jeziorze Beldańskim [The vegetation of „The Wild Apple-Tree Island” on the Lake Beldańskie (North-Eastern Poland)] – *Fragm. Florist. et Geobot.* 11: 541-545.
- WALKOWA W., 1964 – Rate of absorption of newcomers by a confined white mouse population – *Ekol. pol. A*, 12: 325-335.
- WALKOWA W., 1969/1970 – Operation of compensation mechanisms in exploited populations of white mice. W: Energy flow through small mammal populations (red. Petruszewicz K. i Ryszkowski L.) – Państw. Wyd. Nauk., pp: 247-253, Warszawa – Kraków.
- WALKOWA W., 1971 – The effect of exploitation on the productivity of laboratory mouse population – *Acta theriol.* 16: 295-328.
- WALKOWA W., ADAMCZYK K., BARKOWSKA M. 1994 – The effect of dispersal pattern on the fates of individual house mice – *Pol. ecol. Stud.* 20: 277-283.
- WALKOWA W., KOTENKOVA E., ADAMCZYK K., BARKOWSKA M., 1998 – Behaviour of house mice in a semiconfined enclosure population: influence of spatial isolation and population numbers – *Acta theriol.* 43: 241-254.
- WALKOWA W., PETRUSEWICZ K., 1967 – Net production of confined mouse populations. W: Secondary productivity of terrestrial ecosystems, vol. I (red. Petruszewicz K.) – Państw. Wyd. Nauk., pp. 335-347, Warszawa-Kraków.
- WIERZBOWSKA T., 1972 – Statistical estimation of home range size of small rodents – *Ekol. Pol. A*, 20: 781-831.
- WIERZBOWSKA T., PETRUSEWICZ K., 1963 – Residency and rate of disappearance of two free-living populations of the house mouse (*Mus musculus* L.) – *Ekol. Pol. A*, 11: 557-574.

50 years of studies on rodent populations in the Institute of Ecology, PAS

SUMMARY

A review of rodent studies conducted in the Institute of Ecology is presented. The investigations took place both in laboratory (mostly on *Mus musculus*) and field conditions (first of all on *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus arvalis*). The aim of the studies varied in time, and was always preceded by detailed, and often new, considerations on methods to be applied. Theoretical assumptions also evolved with time: from simple density-dependent approach to population demography, through the idea on the importance of population structures, to individualistic approach and neighbourhood systems. A substantial part of the studies was aimed at interrelations between rodent species in heterogeneous habitats. The International Biological Program resulted in papers devoted to interrelations between rodent (secondary) productivity and basic habitat features (like food resources and their spatial distribution). Special attention was paid to confined populations, and among them long term (37 years) studies on a bank vole population inhabiting Crabapple Island.