

**Gabriela Bujalska**

Instytut Ekologii PAN  
Dziekanów Leśny  
05-092 Łomianki

**Wyspowe populacje gryzoni:  
efekt miejsca czy metody badań?**

Island populations of rodents:  
the effect of location or study method?

**1. Na wyspach i lądzie**

Od dziesiątków lat wyspy przyciągały uwagę biologów. Podsumowania i przeglądy badań porównawczych na wyspach stały się podstawą do tworzenia teorii: zarówno przez zoogeografów (Simberloff 1969, Simberloff i Wilson 1969, Grant 1970, MacArthur i in. 1972, Crowell 1973), jak i ekologów (Lidicker 1973, Gliwicz 1980). Z kolei teorie mobilizowały krytycznych badaczy chcących sprawdzić, czy potrafią one w pełni wyjaśnić dane empiryczne (np. A. Schoener i T. W. Schoener 1984, Takada 1985a, Ebenhard 1990). Na ogół uzyskiwano potwierdzenie głęboko zakorzenionego w wyobraźni badaczy przeświadczenia, że wyspy, już z faktu samej izolacji, modyfikują zachowanie się zwierząt, „zmuszając” je niejako do ścisłego dostosowania się do warunków, jakie stwarza ograniczenie przestrzeni (np. Gliwicz 1980). To przeświadczenie, słuszne w wielu przypadkach, nie oznacza jednak, że „wyjątkowość” ograniczania przestrzeni i izolacji wyzwala zachowanie się zwierząt, nie spotykane na lądzie otwartym. Często bowiem zaobserwowane zjawiska łatwiej jest przypisać warunkom ograniczenia przestrzeni, niż przyjąć, że na wyspie łatwiej je było zauważyć. Tu bowiem badaniami obejmuje się całą populację, a nie tylko przypadkowo wybrany wycinek, jak to ma miejsce w badaniach nad populacjami zasiedlającymi duże przestrzenie na lądzie otwartym. A co więcej, badania wyspowe są często prowadzone przez wiele lat (Gliwicz 1980). Gdy dawno temu, właśnie na wyspie, zaobserwowałam, że dojrzałe samice *Clethrionomys glareolus* cechuje terytorializm, to inni ekolodzy uznali to za rezultat ograniczenia swobody przemieszczania się gryzoni i wymuszenia konieczności podziału przestrzeni między rozmnażające się samice. Przekonanie to utrzymywało się dość długo i trzeba było dopiero czekać na potwierdzenie istnienia tego zjawiska również w populacjach z lądu stałego (Bondrup-Nielsen i Karlsson 1985, Bujalska 1985).

Nie chciałabym negować odmienności populacji wyspowych (utożsamianych czasem z populacjami izolowanymi, np. w laboratorium) od tych z lądu stałego. Chciałabym tylko zaproponować dokonanie przeglądu niektórych badań wyspowych i rozważyć, czy rzeczywiście określone zjawiska mogą zdarzyć się wyłącznie na wyspach, czy być może widzimy je tu wyraźniej. Wynika to z metodyki badań; na wyspach z zasady prowadzi się badania intensywne, a także, o czym wspomniano wyżej, bada się na ogół całą populację, co ułatwia nie tylko obserwacje

zachowania się osobników w różnych miejscach areału populacji, ale także interpretację wyników w postaci opisu procesów np. rozrodczości czy dyspersji. Przeglądu literatury, który miałby przybliżyć wiedzę na temat specyfiki wyspowych procesów populacyjnych, dokonałam pod pewnym tylko kątem. Celem, jaki sobie postawiłam, było porównanie badań prowadzonych równoległe na wyspach i lądzie, co pozwoliłoby krytycznie przeanalizować opisywane rezultaty badań i próbować rozstrzygnąć, czy są one wynikiem specyfiki życia w izolowanej przestrzeni, czy sposobu interpretacji. Niestety okazało się, że brak jest dobrze udokumentowanych prac porównawczych. Na ogół wyniki otrzymane z badań wyspowych uznaje się za typowe tylko dla wysp (G l i w i c z 1980). A tymczasem wydaje się, że taka filozofia badań prowadzi do stworzenia błędnego obrazu zachowań się osobników i istoty procesów populacyjnych na skutek niedoceniań ich uniwersalizmu. Dlatego podjęłam próbę interpretacji niektórych wyników uzyskanych z obserwacji prowadzonych na wyspach. Założyłam, że podważając ich wyjątkowość skłonię do refleksji nad sposobami dowodzenia racji przez badacza – a tym samym nad sztuką badań naukowych.

## 2. Kolonizacja wysp

Spróbujmy prześledzić proces pojawiania i utrzymania się populacji gryzoni na wyspach. Jakie warunki muszą spełnić gryzonie, aby dotrzeć do wyspy i zasiedlić ją? Aby kolonizacja była skuteczna, musi być spełniony pierwszy warunek: na wyspie pojawić się musi co najmniej jedna „propagula”. Termin ten, zaproponowany przez Simberloffa (1969), oznacza najmniejszą liczbę osobników danego gatunku, które są zdolne rozmnażać się i założyć populację w idealnych dla tego gatunku warunkach. Jest więc to wielkość, którą w naturze można określić *a posteriori*, gdyż warunki idealne są jedynie abstrakcją.

Najpierw jednak osobniki założycielskie (pionierskie) muszą dotrzeć na wyspę. Mogą tego dokonać biernie, korzystając z transportu np. umożliwionego przez człowieka. W ten sposób *Peromyscus maniculatus* dotarł na wyspę Deer (Crowell 1973). Na ogół jednak więcej uwagi poświęca się naturalnej zdolności dyspersji i pokonywania barier wodnych lub okresowych mostów. Ta właśnie zdolność oraz odległość wyspy od lądu stałego, a także warunki klimatyczne (jak np. temperatura wody) warunkują dotarcie na wyspę. Z przeglądu dokonanego przez A. Schoener i T. W. Schoenera (1984) wynika, że maksymalny dystans jaki przepływały drobne gryzonie nie przekraczał 1 km (tab. I). W eksperymentach gryzonie przepływały dystans 66–1410 m, przy czym rekord należy tu do *Lemmus lemmus* (tab. II).

**Tab. I.** Naturalna dyspersja gryzoni poprzez wody słodkie lub słone (według różnych badaczy, za A. Schoener i T. W. Schoenerem 1984, zmienione)

Natural dispersal of rodents via fresh or salt water (data of various authors, after A. Schoener and T. W. Schoener 1984, modified)

Gatunek Species	Odległość (m) Distance (m)
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	≤ 1000
<i>M. californicus</i>	≤ 12,2
<i>Peromyscus leucopus</i>	8–233
<i>P. maniculatus</i>	3,1
<i>Lemmus lemmus</i>	450–1000

**Tab. II.** Odległości (w metrach) przebywane w wodzie przez gryzonia w eksperymentach (według różnych badaczy, za A. Schoener i T. W. Schoenerem 1984, zmienione)

Experiments on swimming and floating ability (in metres) of rodents (data of various authors, after A. Schoener and T. W. Schoener 1984, modified)

Gatunek Species	Minimalna Minimum	Maksymalna Maximum	Średnia Mean
<i>Peromyscus leucopus</i>	102	210	144
<i>Clethrionomys gapperi</i>	66	380	207
<i>Microtus ochrogaster</i>	162	275	226
<i>M. pennsylvanicus</i>	86	277	172
<i>Lemmus lemmus</i>	900	1410	1095

Zwierzęta, które dotarły na wyspę muszą teraz wydać potomstwo, czego efektem będzie powstanie populacji. Powodzenie zależy od wielu czynników. Spośród nich za najważniejsze uważa się:

**a) Wielkość propaguli.** Model demograficznego sukcesu w kolonizowaniu wysp opracowany przez MacArthura i Wilsona (1967) wiąże powodzenie kolonizacji z wielkością propaguli. Sprawdzał to eksperymentalnie Crowell (1973), wprowadzając różną liczbę par *Peromyscus maniculatus* i *Clethrionomys gapperi* na wyspy Pennobscot Bay. Autor ten wykazał dużą zgodność wyników empirycznych z przewidywaniami modelu MacArthura i Wilsona (tab. III). Według Crowella (l.c.) 1 para *Peromyscus maniculatus* może odnieść sukces w założeniu

**Tab. III.** Obserwowane i oczekiwane powodzenie eksperymentalnych introdukcji gryzoni (za Crowellem 1973, zmienione)

Observed and expected rates of success for experimental inoculants (after Crowell 1973, modified)

	Liczba introdukowanych par Number of introduced pairs				
	1	2	3	6	8
<i>Peromyscus</i>					
obserwowane observed	0,33	0,67	1,00	–	1,00
oczekiwane expected	0,30	0,51	0,66	–	0,94
<i>Clethrionomys</i>					
obserwowane observed	0,00	0,00	0,50	1,00	0,50
oczekiwane 1 expected 1	0,36	0,59	0,73	0,92	0,97
oczekiwane 2 expected 2	0,07	0,14	0,30	0,37	0,46

populacji. Natomiast na Wyspie Dzikiej Jabłoni populacja *Clethrionomys glareolus* licząca na początku sezonu rozrodczego 4 osobniki (1 samicę i 3 samce), pod koniec roku osiągnęła liczebność zaledwie 23 osobników. Nawet przy bardzo niewielkiej śmiertelności zimowej była więc ona zagrożona wymarciem (Bujalska, dane nie publ.).

**b) Obecność konkurentów.** Np. zaobserwowano, że liczebność *Microtus pennsylvanicus* była ograniczana przez *Clethrionomys gapperi* i *Peromyscus maniculatus* (Crowell i Pimm 1976). Zgodnie z zasadą konkurencyjnego wykluczania, ekologicznie różne gatunki zwierząt z danego taksonu występują na wyspach częściej, niż gatunki podobne. Sprawdzone to u *Microtus*, *Clethrionomys*, *Peromyscus* i *Apodemus*. Tym tłumaczy się, że np. *Clethrionomys* i *Microtus* występują razem na wyspach niezwykle rzadko (Grant 1970) (tab. IV). Choć oczywiście zdarzają się wyjątki: na Wyspie Dzikiej Jabłoni populacja *Clethrionomys glareolus* współwystępowała przez szereg lat z populacją *Microtus agrestis* (Bujalska, dane nie publ.). Powstaje zatem pytanie, czy są to rzeczywiście gatunki podobne (kryteria podobieństwa nie są jasne), czy jest to wyjątek od zasady.

Brak konkurentów pozwala prawdopodobnie na zasiedlenie nietypowych siedlisk. Zostało to zaobserwowane u *Mus musculus molossinus* (Takada 1985b).

**Tab. IV.** Częstość występowania dwóch różnych rodzajów gryzoni na tych wyspach, na których żyły tylko dwa gatunki (rodzaje) gryzoni (za Grantem 1970)

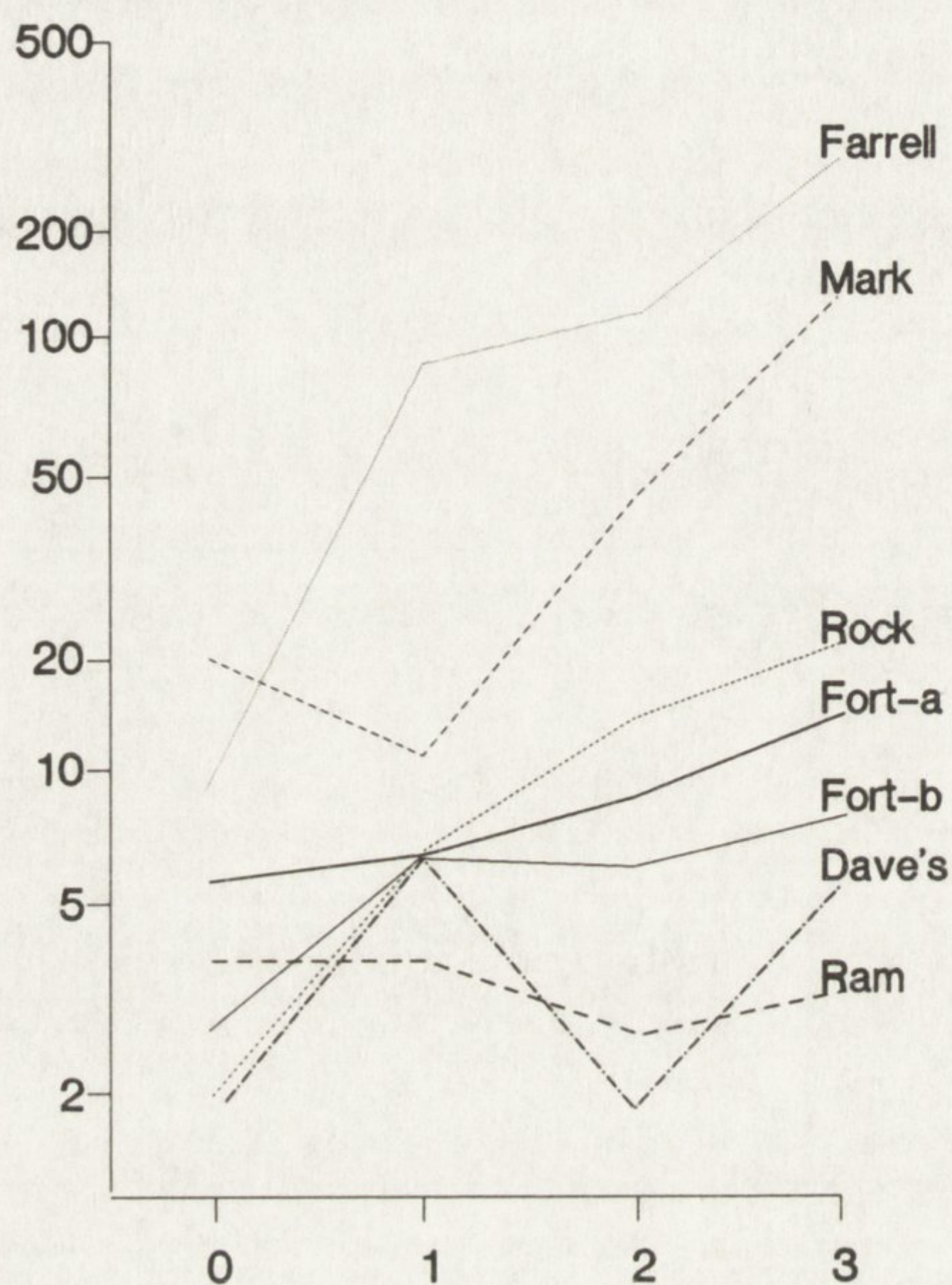
The frequencies of different combinations of pairs of genera on those islands supporting two species (genera) only (after Grant 1970)

Wyspy Islands	Częstość występowania pary rodzajów Frequencies of combination of genera		
	<i>Clethrionomys</i> – <i>Microtus</i>	<i>Clethrionomys</i> – <i>Peromyscus</i>	<i>Microtus</i> – <i>Peromyscus</i>
Kanadyjskie Canadian	0	3	11
	<i>Clethrionomys</i> – <i>Microtus</i>	<i>Clethrionomys</i> – <i>Apodemus</i>	<i>Microtus</i> – <i>Apodemus</i>
Brytyjskie British	0	3	11
Duńskie Danish	0	1	2

Podobne zjawisko, uznawane za rozszerzanie się niszy ekologicznej (Williamson 1981), opisywano także dla rodzajów *Clethrionomys*, *Microtus* i *Peromyscus* (Cameron 1964, Williamson 1981, Crowell 1983). Nie wiadomo, czy jest to cecha wszystkich gatunków gryzoni; być może jest to przejaw plastyczności gatunku. Tak np. interpretowano zachowanie się populacji *Mus musculus faeroensis* na wyspie Lunga w archipelagu Treshnish. Na tej, nie zamieszkannej od lat, wyspie myszy żywiły się jajami ptaków, chrząszczami i nasionami *Festuca ovina* (Evans i Ververs 1938). Natomiast na wyspach brytyjskich pozbawionych lasu i pokrytych zbiorowiskami traw, paproci i wrzosów, populacje *Clethrionomys glareolus* i *Apodemus sylvaticus* występowały w wysokich zagęszczeniach, choć jak wiadomo są to gatunki leśne (Fullager i in. 1963, Grant 1970).

Proces rozszerzania niszy badano również na drodze eksperymentalnej, poprzez wprowadzanie bądź odławianie konkurentów (Grant 1971, Crowell i Pimm 1976, Crowell 1983).

**c) Wielkość wyspy.** Eksperyment przeprowadzony przez Crowella (1973) miał na celu empiryczne sprawdzenie wcześniejszej hipotezy autora (Crowell 1963), rozwiniętej następnie w modelu Mac Athura i Wilsona (1967), która uzależnia sukces kolonizacji od wielkości wyspy (rys. 1). Wolniejsze tempo wzrostu liczebności populacji na wyspach Rock, Fort a i b, Dave's i Ram jest, zdaniem autora, rezultatem niższej pojemności środowiskowej małych wysp. Ponadto według



**Rys. 1.** Eksperymentalna introdukcja *Peromyscus* na wyspy (wzrost populacji od początkowej propaguli w roku 0 aż do 3. roku w lecie) (za Crowllem 1973, zmienione)

Na osi pionowej – liczba osobników, na osi poziomej – rok

Experimental introduction of *Peromyscus* to islands (population growth from original propagule in year 0 to 3rd summer) (after Crowell 1973, modified)

Vertical axis – number of individuals, horizontal axis – year

które są interpretowane jako zdolność do kolonizacji.

**f) Zdolność gatunku do kolonizacji.** Introdukcja nowych dla wysp Maine Gulf gatunków: *Clethrionomys gapperi* i *Peromyscus maniculatus* nie powiodła się i ich populacje wkrótce zginęły. Natomiast, obecny również na szeregu pobliskich wysp, *Microtus pennsylvanicus* okazał się dobrym kolonizatorem. Zdaniem Crowella i Pimma (1976) wynika to z oportunistycznego tego gatunku. Być może jest to cecha rodzaju; na wielu wyspach archipelagu sztokholmskiego *Microtus agrestis* charakteryzował się szerokim zakresem zmian liczebności: często ulegał redukcji i równie często pojawiał się na nowo (Eberhard 1990).

### 3. Kłopoty z interpretacją

Niełatwo jest podsumować przytoczone wyżej rezultaty badań i poglądy autorów. Przyczyna tkwi przede wszystkim w poznaniu tylko części istotnych dla

Crowella (1983) czynniki socjalne lub środowiskowe mogą manifestować się wcześniej na małych wyspach.

**d) Warunki klimatyczne.** Mogą one, szczególnie zimą, przyczynić się do redukcji populacji. Na wyspie Skokholm śmiertelność zimowa *Mus musculus* wahała się w granicach 60–90% i była wyraźnie skorelowana ze średnią temperaturą zimową (Berry 1968).

**e) Ograniczanie liczby gatunków.** Uważa się, że na wyspach spotyka się mniejszą niż na lądzie liczbę gatunków gryzoni (Takada 1985b). Jeśli uznamy to za zjawisko powszechne, to można by wówczas wysnuć wniosek, że nie wszystkie gatunki gryzoni występujące na lądzie mogą być „przyjęte” na wyspie. Należy więc być ostrożnym w formułowaniu poglądów na temat „dobrych” i „złych” kolonizatorów. Brak sukcesu może być bowiem rezultatem mniejszej „pojemności gatunkowej” kolonizowanej wyspy, wynikającej np. z mniej zróżnicowanego niż na lądzie środowiska. Niemniej jednak, dla porządku, trzeba przedstawić wyniki eksperymentów,

takiego podsumowania faktów. Wiele wątpliwości może budzić schematyczne traktowanie różnych gatunków gryzoni i samych wysp. A tymczasem gatunki gryzoni różnią się biologią i ekologią (np. systemem socjalnym). Podobnie wyspy mają swoją historię, a tym samym różne warunki środowiskowe (MacArthur i in. 1972). Stąd może wynikać różny sukces kolonizacyjny różnych gatunków gryzoni. Np. mogą istnieć bariery wynikające z fizycznych możliwości kopania nor. *Clethrionomys glareolus* buduje gniazda korzystając z naturalnych schronień (leżące pnie, korzenie drzew) lub kopiąc nory w luźnej glebie. Dlatego sukces kolonizacyjny może osiągnąć przede wszystkim na wyspach porośniętych lasem. Czy na tej podstawie można więc budować teorię, że jest gorszym kolonizatorem niż *Microtus agrestis*, który potrafi budować gniazda w twardym podłożu? Należałoby też sprawdzić, czy nowo zasiedlana wyspa była już kiedyś zamieszkała przez przedstawicieli tego gatunku, czyli odróżniać kolonizację pionierską od wtórnej.

Ponadto nie zwraca się uwagi na właściwości osobników założycielskich. Innych cech można oczekiwać od osobników, które aktywnie pokonują bariery wodne w poszukiwaniu nowych miejsc egzystencji, a innych od osobników, które dotarły na wyspę niejako przypadkowo – w wyniku przemieszczeń pasywnych lub w drodze eksperymentalnych introdukcji.

Znaczna większość badaczy przypisuje populacjom wyspowym odmienne właściwości od obserwowanych w populacjach na lądzie stałym. Należałoby jednak zastanowić się, czy obserwowane różnice nie wynikają ze specyfiki badań i oczekiwań badacza. Mogą na to wskazywać pewne niejednoznaczności wyników dociekań.

Jedną z cech populacji wyspowych jest osiąganie przez nie wyższych liczebności niż ma to miejsce w populacjach otwartych. Gliwicz (1980) dokonała przeglądu, który dobrze ilustruje powyższą tezę. Przyczyn tego zjawiska znanego jako „efekt Krebsa”, a opisanego znacznie wcześniej przez Petrusewicza (1963), badacze doszukują się w fakcie izolacji (dotyczy to zarówno populacji wyspowych, jak i izolowanych w zagrodach czy laboratorium), a tym samym braku możliwości obniżenia liczebności na drodze emigracji (Krebs i in. 1969). Ten pogląd, pozornie oczywisty, kryje w sobie jednak pułapkę logiczną. Uwaga koncentruje się bowiem na regulacji liczebności przez emigrację – nie mówi się jednak o możliwości regulacji przez imigrację (a są to przecież dwa aspekty tego samego procesu). Można spodziewać się, że w pewnych sytuacjach liczba imigrantów może istotnie zaważyć na liczebności populacji. A wówczas przekonanie o szczególnej roli emigracji winno być zweryfikowane.

Jeśli przyjmujemy, że populacje wyspowe rzeczywiście osiągają wyższe zagęszczenia niż populacje otwarte (*sensu* Gliwicz 1980), to trzeba uporządkować i zweryfikować niektóre twierdzenia – jak np. o typowym rzekomo

dla wysp procesie rozszerzania się niszy (Takada 1985b). Opisywane bowiem wyżej zjawisko może być tylko funkcją gęstości populacji. Np. na Wyspie Dzikiej Jabłoni wzrostowi liczebności populacji *Clethrionomys glareolus* towarzyszyło wkraczanie przez młode osobniki do zbiorowisk leśnych, nie zasiedlanych przy niskiej liczebności (Bock 1972). Trudno przypuszczać, aby podobne zjawisko nie zachodziło także i w terenie otwartym.

Uważa się również, że sezon rozrodczy krótszy jest na wyspach niż na lądzie (Jewell 1966, Lidicker 1973 i inni). Ale i to zjawisko może być funkcją gęstości populacji: skrócenie sezonu rozrodczego było obserwowane przy wysokim zagęszczeniu zarówno na lądzie (Kalela 1957), jak i na wyspie (Bujalska 1970). Przypisywanie populacjom wyspowym zdolności hamowania tempa dojrzewania płciowego samic także nie może zostać utrzymane. Proces ten jest rezultatem terytorializmu dojrzałych samic (Bujalska 1973, 1985) i hamowanie tempa dojrzewania zachodzi po nasyceniu przestrzeni życiowej przez samice wcześniej dojrzałe, zarówno w populacjach otwartych jak i izolowanych (Bujalska 1985).

Dowodzi się również, że wielkość areałów osobniczych dojrzałych samic mniejsza jest na wyspach, niż na lądzie (Gliwicz 1980, 1989). Autorka wiąże to ze zmianą zachowania się matek, które poprzez udostępnienie części swojego terytorium zwiększają szansę na sukces rozrodczy córek (Gliwicz 1989). Jest to tylko jedna z możliwości. Wiadomo, że wielkość areału osobniczego jest m. in. zależna od obfitości pokarmu i zmniejsza się wraz ze wzrostem pojemności pokarmowej środowiska (Andrzejewski i Mazurkiewicz 1976). W rezultacie, wielkość areałów różnych kategorii osobników zmienia się w szerokim zakresie. Np. na Wyspie Dzikiej Jabłoni areały dojrzałych samic zmieniały się w latach 1966-1994 w zakresie od 516 do 2466 m<sup>2</sup> (Bujalska, dane nie publ.).

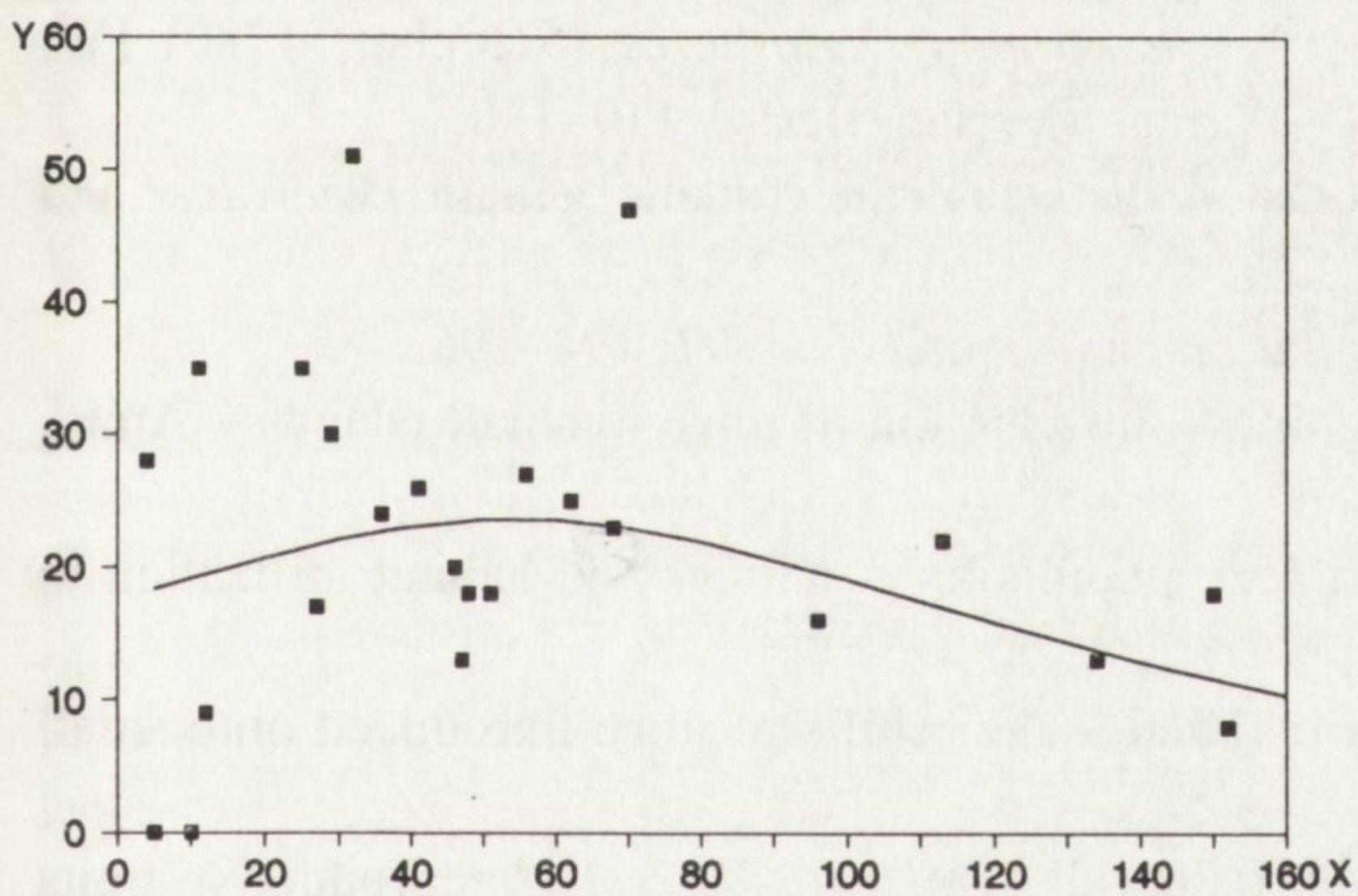
Takada (1985a) zbyt pochopnie wysnuł wniosek, że hamowanie tempa dojrzewania płciowego samic w populacji *Mus musculus molossinus* na wyspie Saku jest zjawiskiem typowym dla wysp; na lądzie stałym nie zaobserwował on bowiem tego zjawiska. Niestety, autor ten nie oceniał liczebności populacji ani na wyspie, ani na lądzie stałym i jego hipoteza zawisła w próżni.

Już ten krótki przegląd literatury wskazuje, jak wiele zależy od interpretacji, która w cytowanych badaniach jest podstawą do artykułowania poglądów powtarzanych później często i bez krytycznej analizy. W konsekwencji łatwiej jest znaleźć opinie przemawiające za odmiennością behawioru osobników czy procesów populacyjnych na wyspach, niż znaleźć potwierdzenie lub rozszerzenie ogólnych praw ekologicznych.

Niektóre prawa rządzące populacjami izolowanymi nabierają szczególnego znaczenia dla prognozowania losów zwierząt żyjących na „wyspach”



środowiskowych, w przestrzeni fragmentowanej np. przez działalność człowieka. Wówczas jednak jednym z najważniejszych kierunków badawczych mogą okazać się procesy zachodzące w populacjach szczególnie małych. Czy brak imigracji może być wyłączną przyczyną wyginięcia populacji? Wiemy, że w zagrożonej wyginięciem populacji *Clethrionomys glareolus* na Wyspie Dzikiej Jabłoni zostały ujawnione procesy, które wynikają z braku ograniczeń terytorialnych i przeciwdziałają jej wyginięciu. W takich krańcowych przypadkach przyrost populacji w okresie kwiecień–czerwiec był wyższy – głównie na skutek niższej śmiertelności osobników założycielskich i obniżał się dopiero, gdy liczebność populacji w kwietniu przekroczyła 60 osobników, czyli 15 osobników/ha (Bujalska 1994) (rys. 2).



**Rys. 2.** Tempo wzrostu populacji jako funkcja liczebności populacji w kwietniu (za Bujalską 1994, zmienione)

$Y$  – stosunek liczebności w czerwcu do liczebności w kwietniu,  $X$  – liczebność w kwietniu. Zależność opisuje równanie regresji:

$$Y = 1 - [1 / (0,43 + 0,00536X - 0,0000489X^2)]$$

$$R = 0,532, p < 0,03$$

Population growth rate as a function of population size in April (after Bujalska 1994, modified)

$Y$  – ratio of population numbers in June to that in April,  $X$  – population numbers in April. The curve described by the fitted regression equation

W przyszłości, jeśli rzeczywiście chcielibyśmy poznać specyfikę zachowania się populacji wyspowych, należałoby konsekwentnie realizować podobny program badawczy na wyspie oraz lądzie. Porównywane cechy muszą być zmierzone, a nie tylko wyróżnione na drodze intuicji i – największego nawet – doświadczenia. Na liście porównywanych cech winna się znaleźć charakterystyka środowiska (zasobność pokarmowa, liczba schronień), liczebność populacji, cechy systemu socjalnego (stosunki przestrzenne, hierarchia socjalna), rozrodczość, śmiertelność, współwystępowanie z innymi gatunkami. Wymaga to cierpliwości i czasu, ale istnienie niektórych zależności można wykazać dopiero po wielu latach badań. Fascynacja wyspami nie może usprawiedliwiać działań, w których założenia stają się aksjomatami.

**Podziękowania.** Anonimowi Recenzenci zrobili wiele dla poprawienia pierwszej wersji artykułu. Pod wpływem ich sugestii niektóre partie usunęłam, inne (jak np. fragment dotyczący arealów osobniczych dojrzałych samic) dołączyłam. Szczególnie jestem wdzięczna Lilkowi Pieczyńskiemu za perfekcjonizm i cierpliwość, a przede wszystkim za kulturę (nie tylko słowa).

**Piśmiennictwo**

- Andrzejewski R., Mazurkiewicz M. 1976 – Abundance of food supply and size of the bank vole home range – *Acta Theriol.* 21: 237–253.
- Berry R. J. 1968 – The ecology of an island population of the house mouse – *J. Anim. Ecol.* 37: 445–470.
- Bock E. 1972 – Use of forest associations by bank vole population – *Acta Theriol.* 16: 203–219.
- Bondrup-Nielsen S., Karlsson F. 1985 – Movements in populations of *Clethrionomys* species: a review – *Ann. Zool. Fenn.* 22: 385–392.
- Bujalska G. 1970 – Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) – *Acta Theriol.* 5: 382–412.
- Bujalska G. 1973 – The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in the bank vole – *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 19: 463–472.
- Bujalska G. 1985 – Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species with special reference to an island population of *C. glareolus* – *Ann. Zool. Fenn.* 22: 331–342.
- Bujalska G. 1994 – Minimum population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) (W: Minimum animal population. Red. H. Remmert) – Springer-Verlag, Berlin, 119–130.
- Cameron A. A. 1964 – Competitive exclusion between the rodent genera *Microtus* and *Clethrionomys* – *Evolution*, 18: 630–634.
- Crowell K. L. 1963 – On determinants of insular faunas – *Amer. Nat.* 97: 194–196.
- Crowell K. L. 1973 – Experimental zoogeography: introduction of mice to small islands – *Amer. Nat.* 107: 535–558.
- Crowell K. L. 1983 – Island – insight or artifact?: population dynamics and habitat utilization in insular rodents – *Oikos*, 41: 442–454.
- Crowell K. L., Pimm S. L. 1976 – Competition and niche shifts of mice introduced onto small islands – *Oikos*, 27: 251–258.
- Ebenhard T. 1990 – A colonization strategy in field voles (*Microtus agrestis*): reproductive traits and body size – *Ecology*, 71: 1833–1848.
- Evans F. C., Ververs H. G. 1938 – Notes on the biology of the faeroe mouse (*Mus musculus faeroensis*) – *J. Anim. Ecol.* 7: 290–297.
- Fullager P. J., Jewell P. A., Lockley R. M., Rowlands I. W. 1963 – The Skomer vole (*Clethrionomys glareolus skomerensis*) and long-tailed field mouse (*Apodemus sylvaticus*) on Skomer Island, Pembrokeshire in 1960 – *Proc. Zool. Soc. Lond.* 140: 295–314.
- Gliwicz J. 1980 – Island populations of rodents: their organization and functioning – *Biol. Rev.* 55: 109–138.
- Gliwicz J. 1989 – Individuals and populations of the bank vole in optimal, suboptimal and insular habitats – *J. Anim. Ecol.* 58: 237–247.
- Grant P. R. 1970 – Colonization of islands by ecologically dissimilar species of mammals – *Can. J. Zool.* 48: 545–553.
- Grant P. R. 1971 – The habitat preference of *Microtus pennsylvanicus* and its relevance to the distribution of this species on islands – *J. Mammal.* 52: 351–361.
- Jewell P. A. 1966 – Breeding season and recruitment in some British mammals confined on small islands – *Symp. Zool. Soc. Lond.* 15: 89–116.
- Kalela O. 1957 – Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) – *Ann. Acad. Sci. Fenn. A*, 4: 7–60.
- Krebs C. J., Keller B. L., Tamarin R. H. 1969. – *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating population of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana – *Ecology*, 50: 587–607.

- Lidicker W. Z. Jr. 1973 – Regulation of numbers in an island population of California vole; a problem in community dynamics – *Ecol. Monogr.* 43: 271–302.
- MacArthur R. H., Diamond J. M., Karr J. R. 1972 – Density compensation in island faunas – *Ecology*, 53: 330–342.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. 1967 – The theory of island biogeography – Princeton University Press, Princeton.
- Petrusewicz K. 1963 – General remarks on the productivity of confined populations – *Ekol. Pol. Ser. A*, 11: 617–624.
- Schoener A., Schoener T. W. 1984 – Experiments on dispersal: short-term floatation of insular anoles, with a review of similar abilities in other terrestrial animals – *Oecologia (Berl.)*, 63: 289–294.
- Simberloff D. S. 1969 – Experimental zoogeography of islands: a model for insular colonization – *Ecology*, 50: 296–314.
- Simberloff D. S., Wilson E. O. 1969 – Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands – *Ecology*, 50: 278–296.
- Takada Y. 1985a – Demography in island and mainland populations of the feral house mouse, *Mus musculus molossinus* – *J. Mammal. Soc. Japan*, 10: 179–191.
- Takada Y. 1985b – Habitat utilization in island and mainland populations of the feral house mouse, *Mus musculus molossinus* – *J. Mammal. Soc. Japan*, 10: 123–134.
- Williamson M. 1981 – Island populations – Oxford University Press, Oxford.

## Summary

A literature survey on island populations of rodents shows the conditions necessary to enter an island, either actively or passively (Tables I and II). Successful colonisation of an island (reproduction of the newly arrived, and population survival) depends, among others, on the size of the "propagule" (Table III), absence of competitors (Table IV), and on the island size (Fig. 1). Population growth is higher in very small than in abundant populations (Fig. 2).

Particular attention is paid to popularity of the opinion that island populations are different from the mainland ones, based essentially on studies of island populations. Paralell studies on mainland populations are lacking, however, and this makes the expected effects of insularity (e.g., differences in density, territorial behaviour, or reproduction) questionable. For instance, shorter breeding season in the island populations may result from higher density, and the same density effect can be found in the mainland populations.

Necessity of comparative studies on island and mainland populations, based on unified and quantitative variables, is postulated. This is the only way to conclude what effects can be associated with insularity, and what is merely subjective interpretation resulting from different methods or variables employed. Recognition of rules for confined (insular) populations seems to be also important for understanding the fates of populations in a fragmented landscape on mainland.

(wpłynęło: 7 VII 1995 r.)