

Joanna Gliwicz

Katedra Zoologii Leśnej i Łowiectwa
Wydziału Leśnego SGGW-AR
Rakowiecka 26/30
02-528 Warszawa

**Migracja w populacjach gryzoni
—dwadzieścia lat później**

**Dispersal in rodent populations
—twenty years later**

1. Wstęp

Dwadzieścia lat temu byliśmy potęgą naukową.. przynajmniej w dziedzinie badań nad ruchliwością zwierząt: owadów, pajaków, ślimaków, organizmów planktonowych, ptaków i gryzoni. Ślad tej dawnej świetności istnieje do dziś w postaci materiałów z konferencji poświęconej migracjom zwierząt, zorganizowanej w 1963 r. przez Komitet Ekologiczny PAN (P e t r u s e w i c z 1963). Prezentowane wtedy prace z dziedziny migracji gryzoni zadziwiają do dziś nowatorstwem metod, zarówno terenowych jak i statystycznych, oraz rozmachem czasowym i przestrzennym. W tym czasie nieliczne badania nad ruchliwością gryzoni prowadzone były jeszcze tylko w Anglii (np. E r r i n g t o n 1963, K i k k a w a 1964, W a t t s 1970) i w Związku Radzieckim (np. N a u m o v 1956, S m i r i n 1961), ale nasze były bardziej wszechstronne i dojrzałe pod względem koncepcji teoretycznej.

Niestety wkrótce po konferencji zainteresowanie polskich ekologów migracjami gryzoni znacznie osłabło, a niebawem zupełnie się skończyło. Najlepiej świadczy o tym fakt, że w okresie dwudziestolecia 1965—1985 ukazały się tylko trzy prace polskie (M a z u r k i e w i c z i R a j s k a 1975, K o z a k i e w i c z 1976, Ł o m n i c k i 1978), poświęcone tym zagadnieniom. Tymczasem na świecie w połowie lat siedemdziesiątych zainteresowanie migracją w populacjach gryzoni gwałtownie wzrosło, głównie na uniwersytetach amerykańskich i kanadyjskich, czemu towarzyszył szybki rozwój koncepcji teoretycznej. Nadal wiele się w tej dziedzinie dzieje. Można się było o tym przekonać na sympozjum poświęconym migracji drobnych ssaków, zorganizowanym w ramach Międzynarodowego Kongresu Teriologicznego w 1985 r. O naszych badaniach sprzed 20 lat nikt na świecie nie wie (nie pamięta?), ich wyniki zostały odkryte na nowo, a stosowane metody wymyślone powtórnie przynosząc światową sławę nowym odkrywcom.

Prezentowany artykuł ma na celu przypomnienie naszych dawnych sukcesów, prześledzenie ważniejszych kierunków teoretycznych i wydarzeń naukowych zanotowanych w ostatnim dziesięcioleciu w dziedzinie migracji gryzoni, a także ukazanie aktualnego stanu myśli i badań na tym polu. Być może zachęci to polskich ekologów do włączenia się w wartki nurt dociekań naukowych w tej kwitnącej obecnie dyscyplinie. Byłoby to ładnym nawiązaniem do chlubnej tradycji.

2. Kłopoty z pojęciem i definicją

Przemieszczanie się gryzoni, o którym będzie mowa w tym artykule, precyzyjnie zostało nazwane jedynie w języku angielskim słowem „dispersal” — nieprzetłumaczalnym na język polski. Nie należy utożsamiać tego wyrażenia z „dyspersją”, która ma angielski odpowiednik w postaci „dispersion” i tradycyjnie w języku zoologicznym jest używana do określenia rozchodzenia się młodych zwierząt z miejsca urodzenia. Jest to więc pojęcie węższe, mieszczące się w wyrażeniu „dispersal”, ale nie odpowiadające mu. To ostatnie jest na ogół oddawane słowem „migracja”, choć nie jest to najszcześniejsze rozwiązanie, bowiem migracja po polsku jest określeniem znacznie szerszym, obejmującym m.in. przemieszczanie się ludności ze wsi do miast, ptaków z północnych terenów lęgowych na południowe zimowiska, czy też lemingów z wyżyn norweskich gór do morskich fiordów. Wszystkie te przykłady dotyczą wędrówek raczej długodystansowych i raczej kierunkowych, podczas gdy „dispersal” tych cech nie posiada. Dlatego też Petrusiewicz (1963) zaproponował termin „mikromigracja”, który jako nowy mógłby zostać precyzyjnie zdefiniowany i stać się jednoznacznym terminem ekologicznym. Wyczuwam tu jednak lingwistyczne zasadzki czyhające na teriologów: wkrótce termin ten przedostałby się do angielskich tekstów naszych prac jako nic nie znaczące „micromigration”, a redaktorzy książek czuwający nad czystością języka polskiego przerobili go na pełną wdzięku „małą wędrówkę”. Lepiej więc pozostajmy przy „migracji”, pamiętając jednak o tym, że w odniesieniu do przemieszczeń gryzoni i innych analogicznych form ruchliwości zwierząt ma ona ścisłą (?) definicję, odpowiadającą angielskiemu „dispersal”. Jest to definitywne opuszczenie przez zwierzę dotychczasowego areału i udanie się na poszukiwanie innego dogodnego miejsca do osiedlenia się.

Definicja ta jest dość szeroka, nie określa bowiem (1) co skłania osobnika do porzucenia dotychczasowego areału, (2) jak długo może on być migrantem, (3) gdzie będzie szukał nowego miejsca — w najbliższej okolicy, czy gdzieś dalej oraz (4) czy w ogóle ma szansę znaleźć takie miejsce. Jest to, jak się dalej okaże, zaletą definicji, ponieważ te właśnie cechy różnicują migranty pomiędzy sobą, zależą od sytuacji ekologicznej i decydują o ich dalszym losie. Definicja ta ma jeszcze jedną zaletę; pomimo pewnej nieścisłości pozwala dostatecznie ostro odróżnić status migrantów od statusu osobników osiadłych. Z tych pierwszych wyklucza osobniki dokonujące krótkich wypadów rekonesansowych oraz te, które „toczą” swój areał, wyłączając ze swej penetracji pewne miejsca, a przyłączając nowe. Najmniej precyzyjny jest status tych, które osiedlają się na nowo tuż „za rogiem”, czyli kilkaset metrów dalej. Intuicyjnie trudno uznać je za migranty, choć według definicji zasługują na to miano. Należy tu chyba przyjąć, że ich migracja jest tak krótka w czasie i

przestrzeni, iż nie może istotnie wpływać ani na losy ich samych, ani ich sąsiadów, toteż nie ma powodu dalej się nimi zajmować, tym bardziej, że prawdopodobieństwo uchwycenia przez nas ich wędrówki jest i tak znikome.

W badaniach nad migracjami często chcemy porównać skłonność do migracji gryzoni z różnych populacji czy grup wieku. Nie wystarczy w tym celu policzyć osobniki migrujące, bowiem ich skłonności migracyjne i znaczenie dla populacji w mniejszym stopniu uwidaczniają się w ich liczbie, a w większym w proporcji, jaką stanowią w stosunku do wszystkich (bądź osiadłych) osobników populacji. Właśnie w ten sposób, przez proporcję, szacujemy tendencje migracyjne lub „migracyjność” grupy osobników i w tym znaczeniu słowo to będzie używane w dalszym tekście.

Dlaczego jednak to zwyczajne, jak by się wydawało, zjawisko zachodzące na co dzień w populacjach gryzoni, a zapewne także i wielu innych organizmów o podobnej przestrzennej organizacji populacji, cieszy się tak wielkim zainteresowaniem ekologów na całym świecie? Najogólniej dlatego, że (1) dopatruje się w nim mechanizmu regulacji liczebności, w tym także „klucza” do zagadki cykli populacyjnych, (2) jest to w populacjach gryzoni od dawna służących jako model dla studiów populacyjnych, modelowe zjawisko behawioralne, prawdopodobnie uwarunkowane genetycznie, a mające doniosłe konsekwencje ekologiczne. Jest więc to fenomen leżący w centrum współczesnego nurtu ekologii ewolucyjnej i behawioralnej.

3. Krótki rys historyczny

Tak na migrację patrzymy teraz, w połowie lat osiemdziesiątych. Nie mogli jednak mieć tej perspektywy polscy pionierzy badań nad migracją, którzy wiedzeni tajemniczą intuicją naukową, ruszyli pod wodzą R. Andrzejewskiego w las i ustalili, co następuje (Andrzejewski i Wierzbowska 1961, Andrzejewski i Wrocławek 1961, 1962, Pielowski 1962, Andrzejewski 1963, Andrzejewski i in. 1963):

— W populacjach gryzoni stale występuje spora frakcja osobników (25—65%, średnio ok. 30%) nie posiadających własnych areałów i „przepływających” przez powierzchnie badawcze; są to migranty.

— Mają one niski status socjalny.

— Charakteryzują się wysoką śmiertelnością.

— Wzrost zagęszczenia populacji odbywa się poprzez wzrost stopnia osiadłości osobników.

Wierni zasadom pisania prac naukowych obowiązującym w latach sześćdziesiątych autorzy trzymają się ściśle danych empirycznych i nie

pozwalają sobie na spekulacje; nie wypowiadają się więc na temat przyczyn migracji ani jej konsekwencji. Jednakże na podstawie ich wykładów, wypowiedzi w rozmowach na ten temat oraz późniejszych uogólnień (Petrušewicz 1978, 1983) zarysowuje się następujący obraz migracji widzianej przez ekologów w latach sześćdziesiątych. Część osobników osiadłych zmuszana jest do opuszczania arealów przez silniejszych sąsiadów, zachowujących się w stosunku do nich nieprzyjaźnie. Jako migranci pozostają one w areale swej populacji, a ich niski status socjalny, zła kondycja fizjologiczna i duże narażenie na atak drapieżcy sprzyjają wysokiej śmiertelności. W efekcie obniża to liczebność populacji.

Takie spojrzenie na migrację oparło się czasowi i do dziś jest aktualne, choć tylko dla jednego typu migracji (bo wyróżniono ich więcej) i z pewną modyfikacją. Otóż obecnie przeważa pogląd (być może wynikający z doświadczenia terenowego płynącego z badań w znacznie mniejszych i bardziej zróżnicowanych przestrzennie środowiskach niż Puszcza Kampinoska), że większość migrantów opuszcza lokalną populację, że przemieszcza się wzdłuż gradientu malejącego zagęszczenia do miejsc słabiej zasiedlonych, często do siedlisk suboptymalnych, i że siedliska te stanowią „topiel” dla migrantów (dispersal sink), w której szybko kończą one życie (Errington 1963, Lidicker 1975). Krebs (w druku) wypowiada się na ten temat bardzo kategorycznie: „Migracja jest zjawiskiem zależnym od przestrzeni. Zanim zaczniemy rozważać znaczenie migracji, musimy delimitować przestrzeń zamieszkiwaną przez naszą populację rozumianą jako jednostka badawcza. Jest bowiem oczywiste, że jeśli cały świat potraktujemy jako siedlisko jednostki badawczej, to żadna migracja (imigracja czy emigracja) nie będzie w niej zachodzić”.

Lata siedemdziesiąte przyniosły rozkwit koncepcji migracji i przenieśli centrum badań tego zjawiska z Europy na kontynent północnoamerykański. Do najcenniejszych myśli tego dziesięciolecia należy koncepcja Lidickera (1975) o istnieniu dwóch typów migracji. Obok tzw. migracji nasyceniowej (saturation dispersal) odbywającej się zgodnie z opisanym powyżej „polskim” schematem — a więc wzmagającej się w sytuacji, gdy pojemność środowiska bliska jest wysycenia (stąd nazwa), gdy na skutek wysokiej liczebności osobniki stale się spotykają i są w stosunku do siebie agresywne, i kończącej się zwykle śmiercią przymusowych migrantów — istnieje migracja przednasyceniowa (presaturation dispersal). Ta odbywa się na zupełnie innych zasadach i zachodzi głównie w okresie niskiej liczebności. Migranci nie są wyrzucane ze swych arealów; opuszczają je z wyboru w nadziei znalezienia lepszych warunków dla siebie lub też stworzenia lepszych warunków swojemu potomstwu, pozostającemu w dawnym areale rodzicielskim. Taka migracja ma dużą szansę zakończyć się pozytywnie, sukcesem migranta i jego potomstwa.

Drugie cenne odkrycie należało do Krebsa i jego uczniów (Krebs i in. 1969, Krebs i Myers 1974). Badali oni populacje norników,

charakteryzujące się zwykle 3—4-letnim cyklem zmian) liczebności (tzw. populacje cykliczne) i ze zdziwieniem stwierdzili, że populacje zamknięte w dużych (0,6 ha) zagrodach, a więc pozbawione możliwości migracji, nie wykazywały cyklicznych zmian liczebności (występujących tuż obok na terenie nie zagrodzonym), lecz osiągały bardzo wysokie zagęszczenie, a następnie ginęły na skutek śmierci osobników spowodowanej głodem. Wyciągnięto z tego dwa wnioski: (1) migracja jest koniecznym warunkiem do wystąpienia regularnych cykli populacyjnych; (2) nadwyżka osobników, która zwykle opuszcza populację w procesie emigracji (i zapewne ginie) nie natrafia w lokalnej populacji dostatecznie szybko na siły, które mogłyby spowodować jej śmierć; prowadzi to w efekcie do przekroczenia pojemności siedliska.

Powiązanie migracji z cyklami populacyjnymi dało nadzieję na szybkie rozwiązanie zagadki masowych pojawów gryzoni, zagadki zaprzatającej już od niemal pół wieku najtęższe umysły teriologiczne. Nic więc dziwnego, że następne dziesięć lat poświęcono badaniom i teoretycznym rozważaniom nad migracją w populacjach charakteryzujących się cyklicznymi zmianami liczebności. O tym, jak to wpłynęło na rozwój koncepcji migracji i czy przyniosło oczekiwane rezultaty, będzie mowa w następnym rozdziale.

Częściowo w powiązaniu z badaniami cykli populacyjnych, ale i niezależnie od nich, rozwinął się inny kierunek badań i dociekań dotyczących zjawiska migracji. Kierunek ten należałoby nazwać ewolucyjnym. Jego adepci rozważają bezpośrednie i ostateczne przyczyny migracji, szukają sił selekcyjnych, które mogły być odpowiedzialne za powstanie behawioru migracyjnego, oraz sił ekologicznych, które bezpośrednio przyczyniają się do opuszczenia przez część osobników rodzimego siedliska. Kierunek ten bardzo się rozwinął w latach osiemdziesiątych, a jego kwintesencja zawarta została w tomie materiałów z sympozjum, które odbyło się w 1983 r. w Londynie, a poświęcone było przyczynom i konsekwencjom migracji (Swingland i Greenwood 1983). Zawarte tam rozważania dotyczą generalnie przemieszczania się zwierząt i tylko część z nich poświęcona jest lub daje się zastosować do migracji drobnych gryzoni. Ten nurt badań nad migracją zostanie szerzej omówiony w ostatnim rozdziale tego artykułu.

Podsumowaniem stanu badań połowy lat osiemdziesiątych, poświęconych migracji modelowych organizmów — drobnych ssaków — i obejmujących wszystkie aspekty tego zjawiska jest wydawana właśnie książka pod redakcją Stensetha i Lidickera (w druku). Znajdzie się w niej również rozdział (Gliwicz w druku a) poświęcony migracjom w populacjach o względnie stałej liczebności (tzw. niecyklicznych). Ten aspekt migracji był dotychczas mało badany, wydaje mi się jednak bardzo interesujący i zasługujący na większą uwagę; dlatego też poświęcam mu jeden z rozdziałów niniejszego artykułu.

4. Migracja a cykle populacyjne

Po odkryciu dokonanym przez Krebsa i jego uczniów, że migracja jest konieczna do powstania regularnego cyklu zmian liczebności, zaczęto przypuszczać, że może ona stanowić tzw. siłę napędową (driving force) całego cyklu, to znaczy, że jej zmiany w kolejnych latach decydują o zmianach liczebności w populacjach cyklicznych. Jedni sądzili, że oddziaływanie to jest bezpośrednie — zmienna liczba migrantów decyduje o liczebności populacji; inni, że ważniejsze jest oddziaływanie pośrednie — zmiana jakości osobników pozostających w populacji, na skutek wybiórczego migrowania osobników o pewnych charakterystykach. Koncepcja Lidickera, wskazująca, że przy różnej liczebności populacji inne osobniki i z innych przyczyn przechodzą w stan migracji, wyszła naprzeciw tym przypuszczeniom. Uznano, że w fazie niskiej i wzrastającej liczebności wśród osobników opuszczających swe areały powinny dominować „dobrowolne” migranty: osobniki o niezłej pozycji w rodzimej populacji i będące w dobrej kondycji, natomiast w fazie szczytu i spadku liczebności — przymusowe migranty: osobniki słabe, młode i bardzo stare. Sądzono również, że „przednasyceńskie” migranty mogą być genetycznie motywowane do podjęcia wędrówki, powodując tym samym zmiany genetyczne w puli populacyjnej w tej fazie cyklu. Przypuszczenia te sprawdzono w badaniach terenowych, w zagrodzonych i wolno żyjących populacjach gatunków o cyklicznej dynamice liczebności. Generalnie stwierdzono, że nasilenie migracji w poszczególnych fazach cyklu bardzo się zmienia. W fazie wzrostu liczebności migracyjność osobników jest bardzo wysoka (ok. 60%), w fazie szczytu znacznie niższa (ok. 30%) i w fazie spadku minimalna (ok. 15%). Takie wartości uzyskali Myers i Krebs (1971) dla *Microtus pennsylvanicus* Ord i *M. ochrogaster* Wagner; bardzo podobne wyniki przyniosły badania prowadzone w cyklicznych populacjach innych gatunków (Krebs i in. 1976, Gaines i in. 1979, Beacham 1980). Oznacza to, że w czasie cyklu populacyjnego dominuje migracja przednasyceńskowa, która może opóźniać moment wystąpienia szczytu liczebności i wyrównywać liczebność (synchronizować moment osiągnięcia szczytu) na dużych terenach. Migracja nasyceńskowa ma niewielkie znaczenie w cyklu populacyjnym i nie odgrywa żadnej roli w fazie spadku liczebności, kiedy to osobniki niechętnie opuszczają swoje areały i giną masowo in situ. Tym samym wykazano, że bezpośrednie, ilościowe oddziaływanie migracji na zmiany zachodzące w cyklu populacyjnym nie jest istotne.

Pozostała jednak nadzieja, że istotna rola migracji polega na stymulowaniu zmian w puli genowej populacji, a dalszy bieg zmian liczebności jest konsekwencją tych zmian genetycznych. Według znanej teorii Chitty'ego (1967), rozbudowanej następnie przez Krebsa (1978), w fazie niskiej liczebności populacji przeważają osobniki o genotypie

„łagodnym”, które poza nieagresywnością charakteryzują się równocześnie małymi rozmiarami ciała i wysoką rozrodczością; natomiast w późnej fazie wzrostu i w szczycie zaczynają dominować osobniki o genotypie „agresywnym”, które ponadto są mało płodne, duże i konkurencyjnie lepsze od osobników „łagodnych”. To powoduje gwałtowny spadek rozrodczości populacji, wzrost agresywności i śmiertelności. Wszystkie te trzy czynniki powodują spadek liczebności populacji. Według tej teorii migracja przednasyceniowa miałaby spełniać niezwykle ważną rolę, przyspieszając wymianę dominujących genotypów. Genotypy „łagodne” są zarazem skore do migracji i bardzo nieodporne na pojawienie się napięć socjalnych w populacji. Przy nieznacznym wzroście liczebności populacji i udziału w niej genotypów agresywnych, osobniki „łagodne” masowo opuszczają swe areale i przenoszą się na tereny bardziej puste. Sprzyja to szybkiemu wzrostowi dominacji genotypów „agresywnych” w lokalnej populacji. Równocześnie brak migracji w fazie szczytu i spadku liczebności można tłumaczyć niechęcią do migracji osobników o genotypie „agresywnym”.

W celu udokumentowania tej hipotezy zaczęto więc szukać różnic pomiędzy migrantami a osobnikami osiadłymi zakładając, że powinny mieć one komponent genetyczny. Badania empiryczne nie potwierdziły jednak w sposób jednoznaczny założeń omawianej teorii. Co prawda wyniki dwóch eksperymentów terenowych wykazały, że osobniki pochodzące z jednego miotu, a więc podobne genetycznie, charakteryzowały się podobną chęcią lub niechęcią do migracji (Hilborn 1975, Beacham 1979a), ale równocześnie Beacham (1979a) nie stwierdził istnienia ujemnej korelacji pomiędzy agresywnością osobników a ich chęcią do migracji, a korelacji takiej należałoby oczekiwać w myśl teorii Chitty’ego-Krebsa. Myers i Krebs (1971) przeprowadzili metodą elektroforetyczną badania frekwencji alleli w polimorficznych loci markerów genetycznych, wśród osobników osiadłych i migrantów. Wykazali oni, że migranci nie były przypadkową próbką genetyczną populacji. Pewne allele spotykano istotnie częściej wśród migrantów niż wśród osobników osiadłych. Ponieważ jednak były to dość przypadkowo dobrane loci, nie można stwierdzić, czym istotnym z ekologicznego czy behawioralnego punktu widzenia różniły się od siebie migranci i osobniki osiadłe. Wyników tych nie potwierdziły jednak analogiczne badania prowadzone w populacji *Peromyscus leucopus* Rafinesque, nie charakteryzującej się zresztą cyklicznymi zmianami liczebności, nie znaleziono bowiem żadnych różnic we frekwencji alleli występujących w analizowanym loci u migrantów i osobników osiadłych (Krohne i in. 1984).

Równocześnie w jednej z analiz modelu matematycznego, wynikającego z teorii Chitty’ego wykazano, że zmiany frekwencji genotypów nie mogą prowadzić do powstania regularnego cyklu zmian liczebności

(Stenseth 1985), toteż ten kierunek poszukiwań rozwiązania zagadki masowych pojawów gryzoni stracił znacznie na popularności.

Wzmoczone zainteresowanie migracją w populacjach cyklicznych zao-wocowało jednak zupełnie nową teorią, zmierzającą do wyjaśnienia tego tajemniczego zjawiska (Charnov i Finerty 1980). W teorii tej istotna rola migracji w powstawaniu cyklu miałyby polegać na zmianie stopnia spokrewnienia sąsiadujących ze sobą osobników, co z kolei ma poważne implikacje behawioralne i demograficzne, wynikające z teorii doboru krewniaczego (Hamilton 1964). Nieliczne osobniki, które przeżyły katastrofalny spadek liczebności, rozmnażając się tworzą izolowane od siebie grupy blisko spokrewnionych osobników. W tych lokalnych subpopulacjach wysoki stopień spokrewnienia osobników sprzyja dużej rozrodczości i kooperacji, a kiedy w zajmowanym płacie siedliska robi się tłoczno — spontanicznej („altruistycznej”) emigracji. Migranci trafiają do innych subpopulacji lub do wolnych siedlisk, które równocześnie zasiedlane są przez migrandy z innych subpopulacji. W ten sposób stopień spokrewnienia osobników zamieszkujących poszczególne siedliska staje się coraz niższy. Wynikiem tego jest brak kooperacji i agresywne stosunki pomiędzy osobnikami, prowadzące w efekcie do obniżenia tempa wzrostu populacji i do wzmożonej śmiertelności. Modele matematyczne potwierdziły wstępnie, że przy pewnych dodatkowych założeniach siły migracji i doboru krewniaczego mogą być „siłami napędowymi” cyklu (Stenseth 1983, Warkowska-Dratna i Stenseth 1985). Jednak teoria ta, mimo swej atrakcyjności, nie znalazła dotychczas empirycznego potwierdzenia; przede wszystkim z powodu braku metod, które pozwoliłyby badać w warunkach terenowych stopień spokrewnienia osobników.

5. Migracja w populacjach ustabilizowanych

Wiele gatunków gryzoni charakteryzuje się względnie stałą liczebnością w okresach wieloletnich. W Europie należą do nich m.in. gatunki z rodzaju *Apodemus*, w Ameryce Północnej gryzoni z rodzaju *Peromyscus*. Ponadto gatunki z rodzaju *Clethrionomys* i *Microtus*, które w zasadzie odznaczają się cyklicznymi zmianami liczebności, w niektórych rejonach geograficznych tworzą populacje o ustabilizowanej liczebności. W takich populacjach jedyny wyraźnie zaznaczony cykl zmian liczebności, to cykl roczny, połączony z sezonowymi zmianami migracyjności. W badaniach prowadzonych nad migracją w takich ustabilizowanych populacjach *Clethrionomys glareolus* Schreber i *Apodemus flavicollis* Melchior (Gliwicz w druku b) wykazano, że w ciągu roku występują dwa okresy wzmożonej migracji — jeden wczesnym latem a drugi jesienią. Pierwszy występuje więc w okresie niskiej liczebności populacji i jej szybkiego

wzrostu, po czym migracja niemal całkowicie ustaje; drugi w okresie rocznego szczytu liczebności, po zakończeniu sezonu rozrodczego. Porównano charakterystyki migrantów opuszczających populację w okresie wczesnego lata i jesienią pomiędzy sobą i z osobnikami osiadłymi. W populacjach obu gatunków największą tendencją do migracji odznaczały się osobniki dorastające (subadult), wśród których przeważali reprezentanci „płci terytorialnej”¹. Osobniki dorosłe i młode były znacznie bardziej osiadłe.

W piśmiennictwie znaleźć można niewiele danych dotyczących sezonowości migracji i charakterystyk sezonowych migrantów. Te nieliczne potwierdzają jednak powyższe wyniki: zarówno w populacjach o cyklicznych zmianach liczebności, jak i w populacjach o stabilnej liczebności wieloletniej, wzmożona migracja odbywa się w okresie wiosenno-letnim i jesienią (Andrzejewski 1963, Myers i Krebs 1971, Beacham 1979b, 1980, Nadeau i in. 1981, Krohne i in. 1984). Ponadto w kilku z wymienionych właśnie prac można znaleźć informację, że najczęstszym migrantem jest osobnik w okresie uzyskiwania dojrzałości płciowej i przedstawiciel „płci terytorialnej” (patrz także Brandt w druku).

Bezpośrednie przyczyny wzmożonego migrowania tych osobników w okresie niskiej liczebności i szybkiego wzrostu populacji będą dyskutowane dalej. Tutaj chcę tylko zwrócić uwagę na fakt, że migracja zachodząca we wczesnej fazie sezonu rozrodczego nosi wszelkie znamiona migracji przednasyceniowej, opisaną przez Lidickera (1975) i choć pojęcia migracja przednasyceniowa i nasyceniowa zostały później zwyczajowo przyjęte w opisie migracji w różnych fazach 3—4-letniego cyklu populacyjnego, wydaje mi się słuszne uznanie tej migracji za sezonową migrację przednasyceniową. Jest to przecież przemieszczanie się osobników, które mogłyby przeżyć w rodzimej populacji (dalekiej jeszcze od osiągnięcia pojemności lokalnego siedliska) i które całkiem dobrze przeżywają w populacjach pozbawionych możliwości migracji (np. wyspowych: Bujalska 1975, Gliwicz 1980), lecz mając możliwość migracji, wyruszają w poszukiwaniu lepszych miejsc do założenia areałów lub terytoriów rozrodczych. Miejsc tych i szans rozmnażania się pozbawione są w rodzimej populacji na skutek działania silnych mechanizmów ograniczających liczebność osobników mogących się rozradzać w lokalnym siedlisku (Bujalska 1985, Gipss 1985). Takie mechanizmy muszą być szczególnie sprawne w populacjach odznaczających się ustabilizowaną z roku na rok liczebnością.

¹ W populacjach wielu gatunków gryzoni dojrzałe płciowo osobniki jednej płci wykazują tendencję do terytorializmu; będę je nazywała dalej osobnikami „płci terytorialnej”.

Zupełnie inną grupę osobników stanowią migranty jesienne, pojawiające się w populacji po zakończeniu sezonu rozrodczego. Należy przypuszczać, że opuszczają one swe areały z zupełnie innych powodów niż czynią to migranty wczesnoletnie. W omawianych tu badaniach (Gliwicz w druku b) jesienne migranty należące do różnych gatunków istotnie różniły się od siebie. W populacji *Clethrionomys* migrantami były wyłącznie osobniki młode, z ostatnich jesiennych miotów, w populacji *Apodemus* jesienne migranty stanowiły losową próbkę wszystkich kategorii osobników obecnych na powierzchni badawczej, było też ich znacznie więcej niż w populacji pierwszego gatunku w tym czasie. Wydaje się, że mamy tu do czynienia z dwoma różnymi typami migracji jesiennej. Myszowate, do których należy *A. flavicollis*, znane są z okresowej zmiany siedlisk. Zjawisko to opisano dla *Mus musculus* Linnaeus (DeLong 1967) i dla kilku innych gatunków z rodzaju *Apodemus* (Bergstedt 1965, Zejda 1967, Flowerdew 1974). Jesienna wzmożona migracyjność osobników *A. flavicollis* była więc zapewne sezonową migracją do siedlisk bogatszych w zasoby (nasiona? schronienia?) w zimie. Rozpraszanie się osobników z tych zimowych „oaz” na tereny rozrodcze odbywa się bądź bardzo stopniowo, bądź bardzo wcześnie na przedwiosniu, czy też w bardzo niewielkiej liczbie (porażka w przeżyciu zimy?), nie zostało bowiem uchwyczone jako wczesnowiosenny okres wzmożonej migracji. Jak twierdzą Viitala i Hoffmeyer (1985), gatunki z rodziny myszowatych, charakteryzujące się słabym przywiązaniem do jednego miejsca i sezonowymi przemieszczeniami w poszukiwaniu zasobów, są pod silniejszą presją czynników zewnętrznych, ograniczających ich liczebność niż osobniki gatunków o wysokim stopniu przywiązania do rodzimego siedliska, takich jak *C. glareolus*. U tego gatunku migracja jesienna przebiega zupełnie inaczej. Należy przypuszczać, że intensywność tej migracji zależy od liczebności, jaką osiąga populacja w okresie szczytu jesiennego. Jeśli jesienna liczebność populacji jest bliska wysycenia pojemności siedliska (która zazwyczaj obniża się w okresie późnojesiennym i zimowym), to najslabsze i najmłodsze osobniki są aktywnie zachęcane przez swych silniejszych sąsiadów do opuszczania lokalnego siedliska. Ponieważ dzięki sezonowej migracji przednasytzeniowej wszystkie siedliska nadające się w okresie letnim do zamieszkania są jesienią względnie równo zatłoczone, los migrantów jesiennych jest łatwy do przewidzenia. Większość z nich nie znajdzie dogodnego miejsca do prezimowania i zginie w trakcie wędrówki. A więc jesienna migracja u gatunków charakteryzujących się dużym stopniem osiadłości (np. u *Clethrionomys*) ma charakter sezonowej migracji nasytzeniowej i może być dodatkowym mechanizmem stabilizującym liczebność tych populacji.

6. Ewolucyjne i ekologiczne przyczyny migracji

W przypadku migracji osobników z zatłoczonej populacji (migracja nasyceniowa), przyczyny opuszczania przez osobniki swych arealów wydają się oczywiste. Bezpośrednią przyczyną jest na ogół agresywność silniejszych sąsiadów; ostateczną — wybór pomiędzy „bezdomnością” grożącą śmiercią na miejscu a minimalną szansą znalezienia lepszych warunków gdzie indziej. Ponieważ ogromna większość migrantów „nasyce-niowych” ginie, nie należy przypuszczać, by w populacji występował „gen” nakazujący swym nosicielom opuszczać zatłoczoną populację, zginąłby on bowiem wraz z nimi. Mogą istnieć jednak geny skazujące w pewnych sytuacjach posiadające je osobniki na migrację, choć zróżnicowanie osobników na te, które stoją dostatecznie wysoko w hierarchii, by utrzymać się w zatłoczonej populacji i na te, które zajmują niską pozycję i muszą populację opuścić, nie musi mieć podłoża genetycznego, a może wynikać z ekologicznych cech osobnika (np. względny wiek), czy nawet ze zwykłego przypadku (np. kolejność urodzenia i związana z nią kolejność ssania, decydująca o tempie wzrostu oseska). W każdym razie wg modelu zaproponowanego przez Ł o m n i c k i e g o (1978) zróżnicowanie osobników, występujące w każdej populacji, odgrywa kluczową rolę w stymulowaniu migracji, a ta z kolei jest mechanizmem regulującym liczebność.

Poważne problemy następcza wskazanie sił, które decydują o migracyjnym behawiorze osobników opuszczających nisko liczebną populację w okresie jej wzrostu. Generalnie uważa się, że zachowanie takie ma podłoże genetyczne. Podzielone są jednak opinie co do tego, czy zostało ono wyselekcjonowane przez siły doboru naturalnego działające bezpośrednio na wzrost dostosowania migrantów (L i d i c k e r 1975, H a m i l t o n i M a y 1977, S t e n s e t h 1983), czy też jest ubocznym produktem doboru selekcyjnego inne cechy osobników, np. behawior terytorialny (B o n d r u p - N i e l s e n 1985) lub zdolność unikania wsobności (H o r n 1983, B r a n d t w druku). Fakt, że wśród osobników znajdujących się w podobnej sytuacji ekologicznej jedne podejmują migrację, a inne pozostają na miejscu, można tłumaczyć następująco: albo jedne osobniki są zaprogramowane, by migrować, a inne nie; albo też te same osobniki są zaprogramowane, by migrować w jednych warunkach (np. w pewnym wieku czy w pewnym stanie fizjologicznym), a w innych pozostawać w stanie osiadłym. Czy mamy więc do czynienia z dwiema strategiami, czy z jedną — mieszaną? Takim właśnie rozważaniom poświęcona jest praca S w i n g l a n d a (1983). Jeśli przyjąć, że są to jednak dwie strategie stale utrzymujące się w populacjach, trzeba uznać, że średnio w jakimś dłuższym okresie korzyści płynące z behawioru migracyjnego muszą być dokładnie takie same jak korzyści płynące z osiadłości. Jedną z możliwości powstania takiej sytuacji mogłoby

być zmienne działanie sił doboru, faworyzujące strategię rzadziej występującą w populacji. Na przykład w populacji zdominowanej przez osobniki skłonne do migracji, rzadkie osobniki osiadłe miałyby do swej dyspozycji wiele zasobów umożliwiających im dobre przeżycie i wydanie liczego potomstwa. Gdy jednak całe potomstwo pozostałoby w rodzimym siedlisku, jego szanse przeżycia i wydania następnego pokolenia byłyby znacznie niższe niż szanse nielicznych migrantów, którym z łatwością udałoby się znaleźć mniej zatłoczony płat siedliska.

Wiadomo jednak, że migracja jest na ogół tylko epizodem w życiu osobnika, zaczynającym się w pewnym momencie, a kończącym śmiercią lub sukcesem. Należy więc przypuszczać, że obok przyczyn ostatecznych diskutowanych powyżej, istnieją jakieś przyczyny bezpośrednie, dające osobnikowi znać, że teraz właśnie należy podjąć wędrówkę. W populacji dalekiej od wysycenia pojemności siedliska nie należy oczekiwać, by te bezpośrednie przyczyny — sygnały były tak silne (np. niedostępność pokarmu czy atak agresywnych sąsiadów), jak w zatłoczonej populacji. Być może genetyczne uwarunkowanie skłonności do migracji polega właśnie na uwrażliwieniu osobnika na bodźce nie odbierane przez osobniki genów tych pozbawione. Tak właśnie według hipotezy Chitty'ego-Krebsa miałyby reagować osobniki „łagodne” na minimalny nawet wzrost napięć społecznych we wzrastającej populacji norników. U kolonijnych *Marmota*, u których migracja jest uważana w pierwszym rzędzie za mechanizm zapobiegający nadmiernej wsobności, bezpośrednim bodźcem do migracji młodych jest pojawienie się agresywności w zachowaniu rodziców w stosunku do swych dzieci, które w ten sposób zostają zachęcane do opuszczenia rodzinnej kolonii (Barash 1974, Brandt w druku). U niektórych drobnych gryzoni, np. u *Peromyscus maniculatus* Wagner stwierdzono analogiczne zachowanie dorosłych samców w stosunku do swych potomków (Sandler 1965). Na ogół jednak agresywne stosunki pomiędzy osobnikami w nisko liczebnych populacjach gryzoni należą do rzadkości. Toteż wielu badaczy uważa, że w przypadku drobnych gryzoni częstszą bezpośrednią przyczyną migracji osobników w nie zatłoczonej populacji w okresie jej wzrostu jest ograniczenie ich możliwości rozrodczych. W tej sytuacji niektóre osobniki (niezaprogramowane genetycznie do migracji?) pozostają w lokalnym siedlisku, gdzie życiu ich nie zagraża bezpośrednio niebezpieczeństwo i rezygnują okresowo z większych (lub jakichkolwiek) możliwości rozrodu, podczas gdy inne osobniki podejmują ryzyko migracji w poszukiwaniu nowych siedlisk, gdzie ich możliwości rozrodcze mogłyby być w pełni zrealizowane; przy ogólnie niskim stanie liczebności populacji ich szanse na zakończenie migracji sukcesem są duże. Bondrup-Nielsen (1985) sądzi, że bezpośrednią przyczyną migracji osobników „płci terytorialnej” jest brak miejsca na założenie terytorium rozrodczego; przy czym u niektórych drobnych gryzoni stwierdzono, że nieposiadanie takiego terytorium uniemożliwia

samicy osiągnięcie dojrzałości płciowej (m.in. B u j a l s k a 1973). Dane wskazujące na przewagę wśród migrantów przedstawicielei „płci terytorialnej” potwierdzają hipotezę Bondrup-Nielsen.

W opisanych powyżej badaniach nad sezonową migracją gryzoni (G l i w i c z w druku a, b) wykazano jednak, że wczesno-letnia migracja przednasyceniowa kończy się nagle w połowie sezonu rozrodczego, podczas gdy rozród nadal trwa, a terytoria rozrodcze są pozajmowane. Ponadto, choć wśród migrantów dominują osobniki „płci terytorialnej”, to osobniki drugiej płci są także licznie reprezentowane. Toteż sam fakt braku terytoriów rozrodczych nie jest wystarczającą bezpośrednią przyczyną migracji. Zaproponowałam więc (G l i w i c z w druku a) hipotezę, według której przyczyną tą jest fizjologiczna gotowość osobników do natychmiastowego przystąpienia do rozrodu. Taki stan fizjologiczny (być może w powiązaniu z właściwą dla niego wyjątkową wrażliwością osobników na bodźce zapachowe — V i i t a l a i H o f m e y e r 1985) wywołuje wzmożoną ruchliwość osobników w poszukiwaniu areałów rozrodczych lub partnerów, a w przypadku ich nieznaalezienia w najbliższej okolicy, do migracji. W zależności od tego, czy czynnikiem bardziej ograniczającym będzie przestrzeń czy dostępność partnerów, jedna z płci będzie przeważała wśród migrantów. Wyniki wskazujące na wyższe tendencje migracyjne „płci terytorialnej” świadczą o tym, że na ogół bardziej brakuje miejsca na założenie terytorium rozrodczego. Ta fizjologiczna gotowość kończy się w połowie sezonu rozrodczego, kiedy proces dojrzewania osobników dorastających ulega sezonowej inhibicji i pozbawia je motywacji do podjęcia migracji. Podobne zahamowanie migracji przednasyceniowej w ciągle jeszcze rosnącej populacji (późna faza wzrostu) stwierdzono u gatunków o cyklicznych zmianach liczebności; tam także łączyło się ono z obniżeniem aktywności rozrodczej osobników. Hipoteza Chitty’ego-Krebsa wyjaśnia to wzrostem udziału w populacji osobników o „agresywnym” genotypie — nieskorych do migracji i o niskiej rozrodczości. Uważam, że hipoteza fizjologicznej gotowości do rozrodu jest bardziej uniwersalna, bowiem pozwala wyjaśnić migrację przednasyceniową, zarówno tę zachodzącą wczesnym latem w cyklu rocznym (której nie da się wyjaśnić zmianą frekwencji genowej), jak i tę mającą miejsce we wzrostowej fazie wieloletniego cyklu populacyjnego.

Wydaje się, że migracja przednasyceniowa, choć jest w przyrodzie zjawiskiem uniwersalnym, zachodzi najintensywniej i daje największe efekty ekologiczne w populacjach drobnych gryzoni: myszy i norników. Są to bowiem w strefie umiarkowanej i arktycznej jedyne kręgowce, których młode powszechnie dojrzewają płciowo w roku swego urodzenia. Ma to dwie poważne konsekwencje: (1) młode osobniki mając szansę wzięcia udziału w rozrodzie, gdy tylko osiągną dostateczną wielkość ciała, powinny pozostawać w rodzimej populacji i całą energię inwestować w szybki wzrost i osiągnięcie dojrzałości płciowej; (2) kiedy gotowe są

już do rozrodu, napotykają na silną konkurencję ze strony osobników dorosłych, wygodnie rozlokowanych w swych areałach czy terytoriach od wczesnej wiosny na cały sezon rozrodczy. Należy więc oczekiwać, że w takiej sytuacji najintensywniejsza migracja przednasyceniowa wystąpi w okresie maja-czerwca, gdy dojrzewają wszystkie młode z wczesnych miotów, i że te właśnie dorastające osobniki będą migrowały częściej niż młode i dorosłe gryzoni. Jak wykazałam powyżej, dane empiryczne w pełni potwierdziły te oczekiwania. U gatunków, których młode uzyskują dojrzałość płciową dopiero wiosną następnego roku, proces rozsiedlania się młodych i starszych osobników przebiega zapewne inaczej. Odbywa się on w sezonie najniższej liczebności populacji i daje młodym bardziej wyrównaną szansę konkurencji o zasoby niezbędne do reprodukcji; bowiem, jak ładnie ujął to Colinvaux (1978, 1985): „zima zmiata wszystkie pionki z szachownicy, a więc wiosną gra może zacząć się na nowo”.

Na zakończenie tego artykułu warto jeszcze wymienić ewolucyjne i ekologiczne skutki migracji, z których większość była omawiana w poszczególnych rozdziałach. Jedne z nich zostały potwierdzone empirycznie, inne mają charakter spekulatywny.

1. Migracja prowadzi do rozprzestrzeniania się i mieszania genotypów.

2. Migracja, zwłaszcza przednasyceniowa, sprzyja utrzymywaniu się różnorodności w puli genowej populacji m.in. przez to, że daje szansę wydania potomstwa osobnikom, które w rodzimym siedlisku nie mogłyby się rozmnażać.

3. W populacjach o względnie stałej liczebności wieloletniej sezonowa migracja przednasyceniowa wspomaga mechanizm ograniczający liczebność osobników rozradzających się, a sezonowa migracja nasyceniowa stanowi dodatkowy mechanizm stabilizujący liczebność.

4. Migracja jest warunkiem koniecznym, ale niewystarczającym do występowania regularnych zmian liczebności w populacjach cyklicznych.

5. Być może siły migracji w połączeniu z siłami doboru krewniaczego „napędzają” 3—4-letni cykl populacyjny, charakterystyczny dla wielu gatunków gryzoni.

Piśmiennictwo

Andrzejewski R. 1963 — Process of incoming, settlement and disappearance of individuals and variations in the numbers of small rodents — Acta theriol. 7: 169—213.

Andrzejewski R., Petruszewicz K., Walkowa W. 1963 — Absorption of newcomers by a population of white mice — Ekol. pol. A, 9: 223—240.

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. 1961 — Mortality of small rodents in traps as an indication of the diminished resistance of the migrating part of a population — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, Sér. Sci. biol.* 9: 491—492.

Andrzejewski R., Wrocławek H. 1962 — Settling by small rodents a terrain in which catching out had been performed — *Acta theriol.* 6: 257—274.

Barash D. P. 1974 — The evolution of marmot societies: a general theory — *Science*, 185: 415—420.

Beacham T. D. 1979a — Dispersal tendency and duration of life of littermates during population fluctuations of the vole *Microtus townsendii* — *Oecologia*, (Berl.) 42: 11—21.

Beacham T. D. 1979b — Size and growth characteristics of dispersing voles *Microtus townsendii* — *Oecologia* (Berl.), 42: 1—10.

Beacham T. D. 1980 — Dispersal during population fluctuations of the vole, *Microtus townsendii* — *J. anim. Ecol.* 49: 867—877.

Bergstedt B. 1965 — Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in Southern Sweden — *Oikos*, 16: 132—160.

Bondrup -Nielsen S. 1985 — An evaluation of the effect of space use and habitat patterns on dispersal in small mammals — *Ann. zool. fenn.* 22: 385—392.

Brandt C. A. (w druku) — Social factors in immigration and emigration (W: Animal dispersal — small mammals as a model. Red. N. Ch. Stenseth, W. Z. Lidicker) — Chapman & Hall Ltd., London.

Bujalska G. 1973 — The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in bank vole — *J. Reprod. Fertil., Suppl.* 19: 465—474.

Bujalska G. 1975 — Reproduction and mortality of bank vole and the changes in the size of island population — *Acta theriol.* 20: 41—56.

Bujalska G. 1985 — Regulation of female maturation in *Clethrionomys* spp., with special reference to an island population of *C. glareolus* — *Ann. zool. fenn.* 22: 331—342.

Charnov R., Finerty I. 1980 — Vole population cycle: a case for kin-selection? — *Oecologia* (Berl.), 45: 1—2.

Chitty D. 1967 — The natural selection of self-regulatory behavior in natural populations — *Proc. ecol. Soc., Aust.*, 2: 51—78.

Colinvaux P. 1978 — Why big fierce animals are rare? An ecologist's perspective — Princeton University Press, Princeton, New Jersey, ss. 255.

Colinvaux P. 1985 — Dlaczego tak mało jest wielkich drapieżników? Eseje ekologiczne — PWN, Warszawa, ss. 288.

DeLong K. T. 1967 — Population ecology of feral house mice — *Ecology*, 48: 611—634.

Errington P. L. 1963 — Muskrat populations — Iowa State University Press, ss. 665.

Flowerdew I. R. 1974 — Field and laboratory experiments on the social behaviour and population dynamics of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* — *J. anim. Ecol.* 43: 499—511.

Gaines M. S., Baker C. L., Vivas A. M. 1979 — Demographic attributes of a disappearing south bog lemmings (*Synaptomys cooperi*) in Eastern Kansas — *Oecologia* (Berl.), 40: 90—101.

Gipps I. H. W. 1985 — Spacing behaviour and male reproductive ecology in voles of the genus *Clethrionomys* — *Ann. zool. fenn.* 22: 343—351.

- Gliwicz J. 1980 — Island populations of rodents: their organization and functioning — *Biol. Rev.* 55: 109—138.
- Gliwicz J. (w druku a) — Patterns of dispersal in non-cyclic populations of small rodents (W: Animal dispersal — small mammals as a model. Red. N. Ch. Stenseth, W. Z. Lidicker) — Chapman and Hall Ltd., London.
- Gliwicz J. (w druku b) — Seasonal dispersal in non-cyclic populations of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis* — *Ann. zool. fenn.*
- Hamilton W. D. 1964 — The genetical evolution of social behavior — *J. theor. Biol.* 7: 1—52.
- Hamilton W. D., May R. M. 1977 — Dispersal in stable habitats — *Nature*, 269: 578—581.
- Hilborn R. 1975 — Similarities in dispersal tendency among siblings in four species of voles (*Microtus*) — *Ecology*, 1221—1225.
- Horn H. S. 1983 — Some theories about dispersal (W: Ecology of animals movements. Red. I. R. Swingland, P. J. Greenwood) — Clarendon Press, Oxford, 54—62.
- Kikkawa J. 1964 — Movement, activity and distribution of the small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland — *J. anim. Ecol.* 33: 259—299.
- Kozakiewicz M. 1976 — Migratory tendencies in population of bank vole and description of migrants — *Acta theriol.* 25: 321—338.
- Krebs C. J. 1978 — A review of the Chitty hypothesis of population regulation — *Can. J. Zool.* 56: 2463—2480.
- Krebs C. J. (w druku) — The role of dispersal in cyclic rodent populations (W: Animal dispersal — small mammals as a model. Red. N. Ch. Stenseth, W. Z. Lidicker) — Chapman and Hall Ltd., London.
- Krebs C. J., Keller B. L., Tamarin R. H. 1969 — *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana — *Ecology*, 50: 587—607.
- Krebs C. J., Myers J. H. 1974 — Population cycles in small mammals — *Adv. Ecol. Res.* 8: 267—399.
- Krebs C. J., Wintage I., LeDuc J., Redfield J. A., Taitt M., Hilborn R. 1976 — *Microtus* population biology: dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii* — *Can. J. Zool.* 54: 79—85.
- Krohne D. T., Dubbs B. A., Buccus R. 1984 — An analysis of dispersal in an unmanipulated population of *Peromyscus leucopus* — *Am. Midl. Nat.* 112: 146—156.
- Lidicker W. Z. jr. 1975 — The role of dispersal in the demography of small mammals (W: Small mammals, their productivity and population dynamics. Red. F. B. Golley, K. Petrusewicz, L. Ryszkowski) — Cambridge University Press, London, 103—128.
- Łomnicki A. 1978 — Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers — *J. anim. Ecol.* 47: 461—475.
- Mazurkiewicz M., Rajska E. 1975 — Dispersion of young voles from their place of birth — *Acta theriol.* 20: 71—81.
- Myers J. H., Krebs C. J. 1971 — Genetic, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles, *Microtus pennsylvanicus* and *M. ochrogaster* — *Ecol. Monogr.* 41: 53—78.
- Nadeau I. H., Lombardi R. T., Tamarin R. H. 1981 — Population structure and dispersal of *Peromyscus leucopus* on Muskaget Island — *Can. J. Zool.* 59: 793—799.
- Naumov N. P. 1956 — Mečenie mlekopitajuščich i izučenie ich vnutrividovych svjazej — *Zool. Ž.* 35: 3—15.

- Petrusewicz K. 1963 — Zagajenie sympozjum poświęconego zagadnieniu migracji — *Ekol. pol.* B, 9: 125—128.
- Petrusewicz K. 1978 — *Osobnik, populacja, gatunek* — PWN, Warszawa, ss. 384.
- 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.
- Pielowski Z. 1962 — Untersuchungen über die Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) — *Zool. Jahrb. Syst.* 89: 479—500.
- Sadlier R. M. 1965 — The relationship between agonistic behavior and population changes in deermouse, *Peromyscus maniculatus* (Wagner) — *J. anim. Ecol.* 34: 331—352.
- Smirin J. M. 1961 — Osobennosti termoreguljacji myševidnych gryzunov, obita-juščych v rozličnych tipach lesa Podmoskovja — *Pervoe vsjesojuz. Sovešč. Mleko-pit.* 2: 87—88.
- Stenseth N. Ch. 1983 — Causes and consequences of dispersal in small mammals (W: *The ecology of animal movement*. Red. I. R. Swingland, P. J. Greenwood) — Clarendon Press, Oxford, 63—101.
- Stenseth N. Ch. 1985 — Mathematical models of microtine cycles: models and the real world — *Acta zool. fenn.* 173: 7—12.
- Stenseth N. Ch., Lidicker W. Z. jr (Red.) (w druku) — *Animal dispersal — small mammals as a model* — Chapman and Hall, London.
- Swingland I. R. 1983 — Interspecific differences in movement (W: *The ecology of animal movement*. Red. I. R. Swingland, P. J. Greenwood) — Clarendon Press, Oxford, 102—115.
- Swingland I. R., Greenwood P. J. (Red.) 1983 — *The ecology of animal movement* — Clarendon Press, Oxford, ss. 311.
- Viitala J., Hoffmeyer I. 1985 — Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus*: social odours, chemistry and biological effects — *Ann. zool. fenn.* 22: 359—371.
- Warkowska-Dratnal H., Stenseth N. Ch. 1985 — Dispersal and the microtine cycle: Comparison of two hypotheses — *Oecologia* (Berl.) (w druku).
- Watts C. H. S. 1970 — Long distance movement of bank voles and wood mice — *J. Zool. (Lond.)* 161: 247—256.
- Zejda J. 1967 — Habitat selection in *Apodemus agrarius* (Pall. 1778) (*Mammalia: Muridae*) on the border of the area of its distribution — *Zool. Listy*, 16: 221—238.

Summary

Ecological aspects of dispersal phenomenon are reviewed and discussed. The dispersal is understood as a movement of individuals away from their home areas for purpose of establishing on new sites. Since early seventies this behavioral event, most probably with genetic background and of important consequences for population dynamics, has been in the phocus of small mammal studies. Most studies on dispersal were done in cyclic rodent populations, and dispersal was considered a driving force for population cycles. Now, it is belived that dispersal is necessary but not sufficient for an occurrence of regular density cycles. However, it remains as an important component of two theories (Chitty-Krebs and Charnov-Fi-

nerty) which attempt to explain the nature of density cycles in rodents. In non-cyclic (stable) populations, dispersal plays an important role in density regulation (Łomnicki 1978). The dispersal rates vary significantly with seasons, being the highest in early summer and in autumn (Gliwicz in press a, b). Dispersers leaving their home ranges in the two seasons have different characteristics, corresponding to those given by Lidicker (1975) for presaturation and saturation dispersers. The contemporary views on the evolution of dispersal and on its ultimate and proximal causes are discussed, and examples of ecological and evolutionary effects of dispersal are given.