

MICHAŁ KOŁAKOWSKI, ELŻBIETA JANCEWICZ, EMILIA KIELAN

Czasowa i przestrzenna aktywność nornicy rudej *Myodes (Clethrionomys) glareolus* i myszy leśnej *Apodemus flavicollis* w siedlisku grądowym Puszczy Białowieckiej

Temporal and spatial activity of bank vole *Myodes (Clethrionomys) glareolus* and yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in an oak-hornbeam habitat of the Białowieża Forest

ABSTRACT

Kołąkowski M., Jancewicz E., Kielan E. 2018. Czasowa i przestrzenna aktywność nornicy rudej *Myodes (Clethrionomys) glareolus* i myszy leśnej *Apodemus flavicollis* w siedlisku grądowym Puszczy Białowieckiej. Sylwan 162 (12): 1029-1037.

The aim of the study was to investigate the pattern of daily activity and connections between daily and spatial activity in relation to the forest undergrowth phytocenosis of the two most common rodent species – bank vole *Myodes (Clethrionomys) glareolus* (Cricetidae) and yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* (Muridae). The research was carried out in July 2017 in the oak-hornbeam habitat in the Browsk Forest District in the northern part of the Białowieża Forest. For rodents catching and vegetation evaluation the 1 ha study plot was divided into 100 squares of 10×10 m. Catches were made according to the catch-mark-release method. Wooden live traps (with bait and food for caught animals in the form of the grains of cereals, juicy fruits and aromatic fat) were set in the center of each square. The traps were controlled during 4 days at 3-hour intervals (0 a.m., 3 a.m., 6 a.m., 9 a.m., 12 p.m., 3 p.m., 6 p.m. and 9 p.m.). Traps occupied by rodents were marked with colored adhesive cards according to the established code. Twice a day – at 6 a.m. and 6 p.m. caught rodents were identified to the species and released next to the traps. The catch time was recorded. In total, 151 catches were registered. The daily activity of rodents was determined based on the total catches into assumed time intervals and at different times of the day (day, night, dawn/twilight). We provided a detailed description of undergrowth features of the area where rodents were caught. In each square we assessed the dominant species (on this basis the plants communities were established), the average height of vegetation and the degree of soil coverage with plants (undergrowth density). Collected data were used to the interpretation of the spatial activity of rodents in relation to the different undergrowth characteristics. The bank vole was distinguished by an even, day-and-night activity rhythm, while the yellow-necked mouse by monophasic – remarkably nocturnal activity. The dependence of the phytocenosis characteristics and spatial distribution of rodents was revealed for the daily activity of bank vole and twilight-dawn activity of both species. At dawn and dusk voles and mice were active in places with high vegetation. The density of undergrowth was the most important feature for bank voles during the day.

KEY WORDS

activity patterns, microhabitat factors, rodents, small mammals

ADDRESSES

Michał Kołakowski – e-mail: michal96kolek@gmail.com

Elżbieta Jancewicz – e-mail: elzbieta.jancewicz@wl.sggw.pl

Emilia Kielan – e-mail: emilia_kielan@sggw.pl

Samodzielny Zakład Zoologii Leśnej i Łowiectwa, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

Wstęp

W Puszczy Białowieskiej nornica ruda *Myodes (Clethrionomys) glareolus* i mysz leśna *Apodemus flavicollis* stanowią dwa najpospolitsze gatunki gryzoni [Aulak 1970; Jędrzejewska, Jędrzejewski 2001]. W ekosystemie leśnym pełnią one ważną rolę, dlatego poznanie i analiza ich zachowań, w tym związanych z aktywnością, stają się kluczowe w lepszym zrozumieniu całości ekosystemu, który współtworzą.

Małe ssaki – głównie gryzonie Rodentia i ryjówkoksształtne Soricomorpha – przeważającą część doby (60%) spędzają, śpiąc lub odpoczywając w ukryciu [Ashby 1972; Rehmeier i in. 2006] – w podziemnych norach, korytarzach i komorach gniazdowych. Resztę czasu przeznaczają na aktywność poza ukryciami, eksplorując teren w poszukiwaniu m.in. pożywienia i partnerów rozrodczych. Rozkład tych zachowań w ciągu doby, podyktowany w dużym stopniu tempem metabolizmu, zapotrzebowaniem pokarmowym, charakterem i dostępnością pożywienia, konkurencją międzygatunkową, fazami cyklu świetlnego słońca i księżyca oraz warunkami pogodowymi i drapieżnictwem [Getz 1961; Drózd 1966; Kavanau 1969; Erlinge 1987; Pucek i in. 1993; Stokes i in. 2001; Rychlik 2005; Butet, Delettre 2011], decyduje o typie aktywności dobowej. Ogólnie wyróżnia się trzy rodzaje aktywności: nocną, dzienną i zmierzchową. Gatunki dzienne wykazują najwyższą plastyczność ekologiczną i dobrą adaptację do warunków światła pełnego i zmierzchowego. Z kolei gatunki nocne unikają aktywności w jasnej porze doby. Małe ssaki, zwłaszcza gryzonie, które w największym stopniu narażone są na drapieżnictwo ze strony innych ssaków i ptaków drapieżnych, również wykazującej różną aktywność dobową i przestrzenną, muszą szczególnie silnie reagować na obecność drapieżnika [Jędrzejewska, Jędrzejewski 1990, 2001]. Dlatego ważnym elementem środowiska są ukrycia i miejsca bezpiecznego przemieszczania się. Trasy przejść w obrębie arealu osobnika i miejsca żerowania muszą być zatem odpowiednio osłonięte lub zasobne w ukrycia i jednocześnie mają zapewnić dostęp do pożywienia.

W literaturze opisane są wzorce aktywności przestrzennej gryzoni przy różnych parametrach populacyjnych i środowiskowych [Myton 1974; Dueser, Shugart 1978; Wolfe, Summerlin 1989]. Niewiele jest natomiast pozycji odnoszących się do powiązań obu rodzajów aktywności w kontekście mikroroznicowania siedliska bytowania tych ssaków.

Celem badań było poznanie wzorca dobowej aktywności oraz powiązań aktywności dobowej i przestrzennej z charakterem fitocenozy runa leśnego dwóch gatunków gryzoni – nornicy rudej z rodziny chomikowatych Cricetidae oraz myszy leśnej z rodziny myszowatych Muridae.

Teren badań

W północnej części Puszczy Białowieskiej, na terenie Nadleśnictwa Browsk, dominującym zespołem roślinnym jest grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum*, miejscowo występuje łąg jesionowo-olszowy *Fraxino-Alnetum* [Matuszkiewicz 2001]. Drzewostan ma zróżnicowaną strukturę wiekową (do 140 lat) i przestrzenną. Pierwsze piętro tworzą: świerk pospolity *Picea abies*, brzoza brodawk-

kowata *Betula pendula*, dąb szypułkowy *Quercus robur*, lipa drobnolistna *Tilia cordata*, olsza czarna *Alnus glutinosa*, topola osika *Populus tremula* i jesion wyniosły *Fraxinus excelsior*, natomiast piętro drugie – głównie grab pospolity *Carpinus betulus* i klon zwyczajny *Acer platanoides*. W warstwie podszytu i podrostu rosną leszczyna pospolita *Corylus avellana* i młodsze stadia gatunków lasotwórczych. Skład gatunkowy roślin runa zmienia się od uboższego – z typowymi dla grądów gwiazdnicą wielkokwiatową *Stellaria holostea*, gwiazdnicą gajową *S. nemorum* i szczawikiem zajęczym *Oxalis acetosella* – do bardzo różnorodnego na siedlisku łągowym, m.in. z czartawą drobną *Circea alpina*, czyścem leśnym *Stachys sylvatica*, turzycą leśną *Carex sylvatica*, niecierpkim drobnokwiatowym *Impatiens parviflora* i podagrycznikiem pospolitym *Aegopodium podagraria*. Miejscowe luki w drzewostanie pokrywają płyty roślinności światłoządnej: trzcinnika piaskowego *Calamagrostis epigejos*, trzcinnika leśnego *C. arundinacea* oraz orlicy pospolitej *Pteridium aquilinum*.

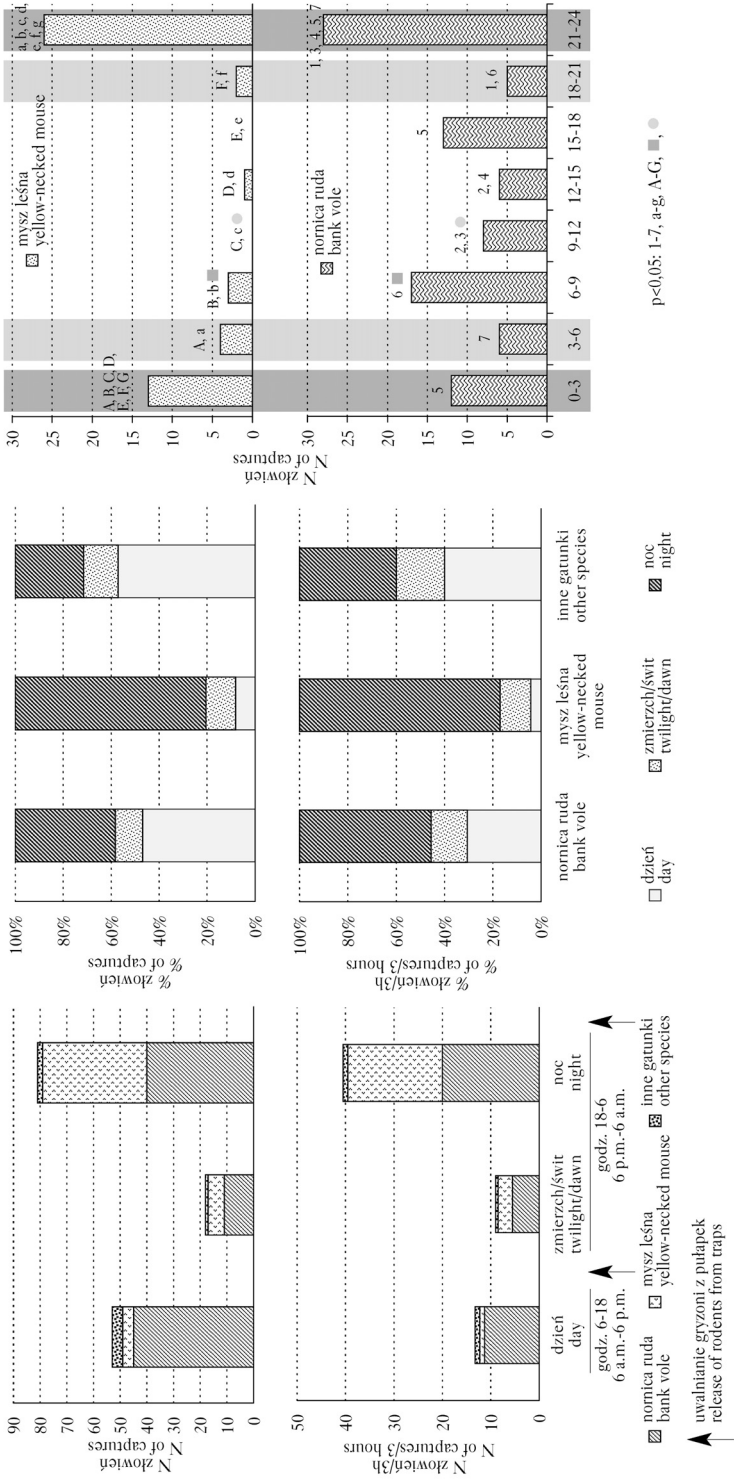
Materiał i metody

POŁOWY MAŁYCH SSAKÓW. Badania prowadzono na powierzchni 1 ha metodą wielokrotnych złowień CMR (złap-oznacz-wypuść). Sto pułapek żywołownych z przynętą i pokarmem (mieszanką ziaren zbóż, soczystych owoców i aromatycznego tłuszczu) rozstawiono równomiernie w sieci 10 m. Pokarm uzupełniano w razie potrzeby przy każdej kontroli. Aktywność dobową gryzoni określono na podstawie częstości łowienia się osobników w pułapki w różnych porach dnia i nocy. Pułapki kontrolowano przez cztery kolejne doby (22-25.VII.2017) w odstępach 3-godzinnych [Viera, Baumgarten 1995; Priotto, Polop 1997; Gliwicz, Dąbrowski 2008] i zajęte przez gryzonie oznaczano w przyjęty sposób, z wykorzystaniem kodu kolorów. Dwa razy w ciągu doby – o godz. 6.00 i 18.00 – złapane gryzonie oznaczano do gatunku, rejestrując czas złowienia, i wypuszczano obok pułapki. Zarejestrowano 151 złowień gryzoni.

WALORYZACJA RUNA LEŚNEGO. W miejscu połowu gryzoni sporządzono szczegółowy opis runa leśnego. W tych samych 100 kwadratach o boku 10 m (z pułapką w punkcie środkowym) oceniano trzy cechy środowiska: (1) skład gatunkowy roślin dominujących w runie (i na tej podstawie określano facje), (2) średnią wysokość roślinności runa oraz (3) stopień pokrycia gleby roślinnością (gęstość runa). Wysokość i gęstość runa oceniono we względnej skali punktowej [Jancewicz, Gliwicz 2017], przypisując rangi 1-3 według przyjętego klucza – odpowiednio: ≤ 25 cm; 26-50 cm; > 51 cm oraz $\leq 50\%$; 51-70%; $> 70\%$. Zebrane dane posłużyły do analiz użytkowania środowiska przez gryzonie w zależności od cech fitocenozy.

ANALIZA DANYCH. Dane ze złowień analizowano w 3-godzinnych przedziałach czasu oraz z podziałem na trzy pory doby: jasną (godz. 6-18), ciemną (godz. 21-3) i pory przejściowe – świt (godz. 3-6) i zmierzch (godz. 18-21), zgodnie z naturalnym rytmem dobowym w czasie i miejscu badań oraz z przyjętą metodyką prowadzenia obserwacji, łącząc odpowiednio 3-godzinne przedziały czasowe w większe bloki. Dla ułatwienia analiz obie fazy przejściowe (świt i zmierzch) traktowano łącznie. Ponieważ podział na jasną, ciemną i przejściowe fazy doby nie odpowiadał podziałowi na dwa 12-godzinne bloki wyznaczone porami uwalniania zwierząt z pułapek i w tym podziale dzień był dwukrotnie dłuższy niż inne fazy, wykorzystano też prosty wskaźnik aktywności w przeliczeniu na jeden przedział czasowy (ryc. 1).

Analizowane rozkłady aktywności wykazywały odstępstwo od rozkładu normalnego (test Shapiro-Wilka, $p < 0,05$), dlatego zastosowano analizy nieparametryczne: test kolejności par Wilcoxa oraz korelacje rang $\rho(p)$ -Spearmana i $\tau(\tau)$ -b Kendalla. W celu pogrupowania danych przeprowadzono analizę składowych PCA. Obliczenia wykonano w programie Statistica 13.



Ryc. 1.

Złowienia gryzoni w różnych porach doby i w kolejnych blokach 3-godzinnych
 Rodent catches at different times of the day and in following 3-hour intervals

Wyniki

AKTYWNOŚĆ DOBOWA. W czasie badań nad aktywnością gryzoni zarejestrowano 95 złowień nornicy rudej, 49 złowień myszy leśnej oraz 7 złowień innych gatunków z rodziny chomikowatych Cricetidae: 5 złowień nornika burego *Microtus agrestis* oraz po jednym złowieniu nornika zwyczajnego *M. arvalis* i nornika darniowego (darniówki) *M. subterraneus*. Najwięcej złowień zarejestrowano w nocy. Najniższą aktywność przejawiały gryzonie o świcie i o zmierzchu (ryc. 1). Nornica i inne gatunki gryzoni chomikowatych wykazywały aktywność całodobową. W przypadku nornicy nie stwierdzono różnic w aktywności między porą dzienną i nocną ($p > 0,05$, tab. 1). Myszy wykazywały aktywność wybitnie nocną, a nieliczne złowienia w innych porach doby nie miały znaczenia dla oceny rozkładu aktywności dobowej ($p > 0,05$, tab. 1). Bardziej szczegółowa analiza aktywności w przedziałach 3-godzinnych wykazała różnice w łowności gryzoni w ciągu dnia i nocy (tab. 2). Ze względu na niewielką liczbę złowień norników i pojedyncze złowienie darniówki gatunki te pominięto w dalszych analizach.

AKTYWNOŚĆ W CZASIE I PRZESTRZENI. Sprawdzone, czy istnieje zależność między zróżnicowaniem runa w obrębie powierzchni badawczej a łownością gryzoni (utożsamianą z tolerancją miejsc o określonych cechach środowiska) i rozkładem ich aktywności w ciągu doby (ryc. 2). Analiza PCA wykonana dla zbioru danych z podziałem na pory doby wskazała pewną zależność dziennej aktywności nornicy oraz aktywności obu badanych gatunków o świcie i o zmierzchu od bada-

Tabela 1.

Istotne różnice w aktywności nornicy rudej (Cg) i myszy leśnej (Af) w ciągu dnia (dzień, godz. 6-18), nocy (noc, godz. 21-3) oraz w czasie świtu i zmierzchu (świt/zmierzch, godz. 3-6 i 18-21)

Significant difference in the activity of the bank vole (Cg) and the yellow-necked mouse (Af) during the day (dzień, 6 a.m.-6 p.m.), night (noc, 9 p.m.-3 a.m.) as well as dawn and twilight (świt/zmierzch, 3-6 a.m. and 6-9 p.m.)

	Cg_dzień	Cg_noc	Cg_świt/zmierzch
Af_dzień	T=36,0; Z=4,0417**		T=55,0; Z=3,3702*
Af_noc	T=0,0; Z=4,3724**		T=91,0; Z=3,3859*
Af_świt/zmierzch		T=35,5; Z=3,9354**	

test kolejności par Wilcoxon; Wilcoxon signed-rank test

* $p \leq 0,001$, ** $p \leq 0,0001$

Tabela 2.

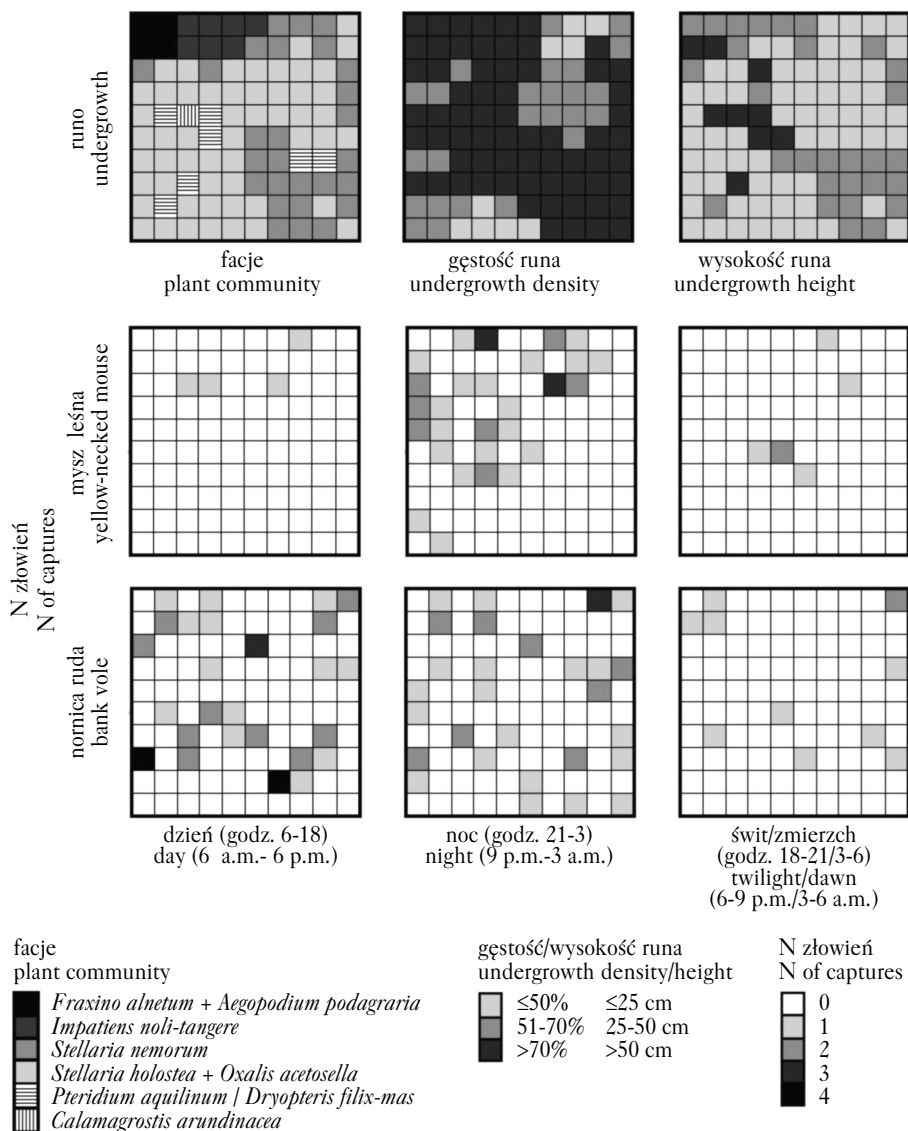
Zależność między cechami runa oraz między cechami runa a liczbą złowionych nornic rudyh i myszy leśnych w różnych porach doby (oznaczenia jak w tabeli 1)

Relationship among undergrowth features and between undergrowth features and total catches of bank vole and yellow-necked mouse at different times of the day (denotes as in table 1)

	Facja Plant community		Wysokość runa Undergrowth height		Gęstość runa Undergrowth density	
	ρ	τ	ρ	τ	ρ	τ
Facja	x	x	0,7538	0,7115	0,4211	0,3779
Wysokość	0,7538	0,7115	x	x	0,5066	0,4760
Gęstość	0,4211	0,3779	0,5066	0,4760	x	x
Cg_dzień	0,2271	0,2012	0,3620	0,3409	0,2786	0,2593
Cg_świt/zmierzch	0,2272	0,2108	0,3111	0,2989		0,1669
Af_dzień				0,1447		

ρ , τ – współczynniki korelacji rang Spearmana i Kendalla (tylko wartości istotne, $p \leq 0,05$)

ρ , τ – Spearman and Kendall rank correlation coefficients (only significant values, $p \leq 0,05$)

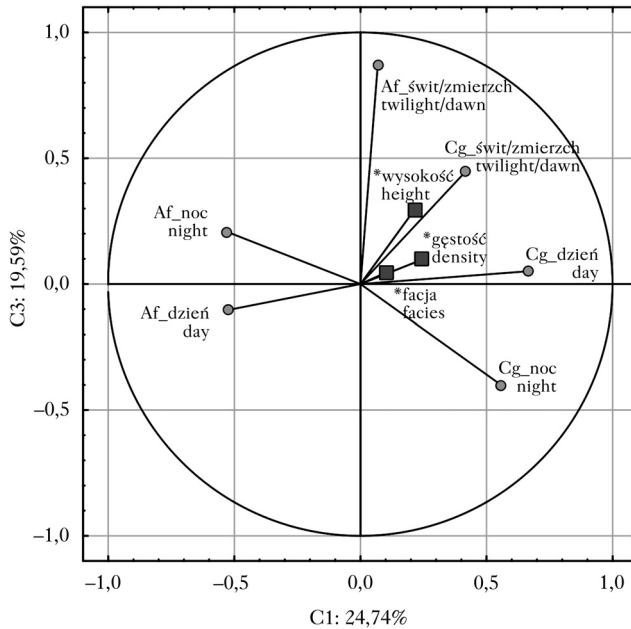


Ryc. 2.

Cechy roślinności runa oraz rozmieszczenie złowień normicy rudej i myszy leśnej w różnych porach doby w kwadratach o boku 10 m

Undergrowth features and distribution of catches of bank vole and yellow-necked mouse at different times of the day in squares with a 10 m of side

nych cech środowiska. Dla myszy w ciągu dnia i nocą te cechy zdawały się nie mieć znaczenia (ryc. 3). Słabe zależności między rozmieszczeniem przestrzennym cech runa a dzienną i świtowo-zmierzchową aktywnością nornicy potwierdzono korelacjami rang (tab. 2). Badane cechy runa zasadniczo nie miały znaczenia dla myszy (tab. 2, ryc. 3). Jedną z metod wykazano niewielki wpływ wysokości runa na aktywność myszy o świcie i zmierzchu oraz niewielki wpływ gęstości runa na aktywność przestrzenną w ciągu dnia (korelacja rang Kendalla; tab. 2).



Ryc. 3.

Aktywność nornicy rudej (Cg) i myszy leśnej (Af) w różnych porach doby w zależności od cech runa
Activity of the bank vole (Cg) and yellow-necked mouse (Af) at different times of the day in relation to undergrowth features

Dyskusja

Prezentowane badania potwierdzają wyraźne zróżnicowanie aktywności dobowej nornicy rudej i myszy leśnej [Buchalczyk 1964; Gliwicz, Dąbrowski 2008]. Nornicę charakteryzował stały, równomierny poziom aktywności w ciągu doby, natomiast mysz leśna odławiała się głównie po zmroku, z jednym wyraźnym szczytem w środku nocy. Czynnikiem decydującym o takich zachowaniach jest wiele. Jednym z nich jest rodzaj i charakter pobieranego pokarmu. Głównym źródłem pożywienia nornic są niskokaloryczne, niezdrewniałe części roślin (liście, łodygi i kłocza) [Drózd 1966; Hansson 1985], warunkujące stałą aktywność zwierząt w ich poszukiwaniu i pobieraniu. Natomiast myszy preferują bogate energetycznie i łatwe do zmagazynowania nasiona [Górecki, Gębczyńska 1962; Hansson 1971], co przekłada się na ograniczoną w czasie, monofazową aktywność. Nornice raczej nie mają możliwości magazynowania pożywienia, a żerowanie wystawia je na większe ryzyko drapieżnictwa. Szybką ucieczkę i schronienie w razie zagrożenia zapewniają im liczne nory tymczasowe rozmieszczone w obrębie arealu osobniczego [Wójcik, Wołk 1985]. Pomimo prostej konstrukcji takie nory ochronne odgrywają kluczową rolę w funkcjonowaniu użytkujących je ssaków, zapewniając skuteczną osłonę przed drapieżnikami [Reichman, Smith 1990] o każdej porze doby. Mysz leśna nie korzysta z tego rodzaju schronień, musi więc prowadzić aktywność bardziej ostrożną, skumulowaną w dość krótkim czasie, zwykle po zmroku [Wójcik, Wołk 1985].

W unikaniu drapieżnictwa równie istotna dla gryzoni co obecność nor jest osłona runa [Feldhamer 1979; Drickamer 1990; Rosenzweig 1991; Miklos, Ziak 2002]. W prezentowanych badaniach nornica preferowała w ciągu dnia miejsca z gęstą roślinnością zielną. Oprócz pełnie-

nia roli osłony płaty z dużym udziałem roślinności zielnej stanowią też dla nornicy atrakcyjną bazę pokarmową [Hansson 1985]. Dla myszy leśnej, której pokarm składa się w 90% z nasion i bezkręgowców [Zemanek 1972; Abt, Bock 1998], stopień pokrycia powierzchni przez roślinność zielną nie miał znaczenia, podobnie jak skład gatunkowy runa. Spośród wyróżnionych 6 fascji (ryc. 2) ich znaczenie wykazano jedynie w przypadku dziennej i zmierzchowo-świtowej aktywności nornic. Wydaje się, że bardziej znaczące od obecności konkretnego gatunku rośliny jest występowanie lub brak roślinności jako zbiorowiska oraz ogólne preferencje środowiskowe gryzoni [Zemanek 1972; Jancewicz, Gliwicz 2017].

Zachowania gryzoni oraz rozkład ich aktywności dobowej mogą także ulegać zmianie pod wpływem obecności drapieżników [Ylönen i in. 1992; Borowski, Owadowska 2010]. Aktywność nornic poddanych długotrwałej presji ze strony łasicy *Mustela nivalis* zmienia się z dziennej (z głównymi szczytami o świcie i zmierzchu) na równomiernie rozłożoną w ciągu całej doby [Jędrzejewska, Jędrzejewski 1990]. W prezentowanych badaniach nie zarejestrowano obecności łasic, które przy wysokich zagęszczeniach – zwabione zapachem ofiary – czasem łowią się w pułapki na gryzonia.

Obserwowane rozdzielenie nisz czasowych i/lub przestrzennych pozwala ograniczyć konkurencję między sympatrycznymi gatunkami użytkującymi podobne zasoby środowiska, zwłaszcza w okresie ich dużych zagęszczeń [Aulak 1970; Vukičević-Radić i in. 2006; Jancewicz, Gliwicz 2017]. Ze względu na agresywne zachowania myszy leśnej nornica unika z nią sytuacji kontaktowych [Andrzejewski, Olszewski 1963] i przy dużym zagęszczeniu myszy może przesunąć swoją całodobową aktywność w kierunku aktywności dziennej [Bergstedt 1965]. Zatem to nornica jest gatunkiem bardziej plastycznym ekologicznie i „dopasowującym” swoją aktywność do warunków lokalnych.

Dzięki uwzględnieniu w obserwacji dobowej aktywności gryzoni wybranych parametrów fitocenozy runa prezentowane wyniki pozwalają na pełniejszą analizę zachowań gryzoni oraz na wnioskowanie o zależnościach przestrzennych w odniesieniu do roślinności runa. Wiele zachowań małych ssaków pozostaje wciąż niejasnych. Wskazane jest zatem kontynuowanie analiz w kontekście zagadnień poruszonych w tej pracy oraz uwzględniających nowe aspekty związane z aktywnością małych ssaków.

Literatura

- Abt K. F., Bock W. F. 1998. Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus* spp. and bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Acta Theriol.* 43 (4): 379-389.
- Andrzejewski R., Olszewski J. 1963. Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriol.* 7 (10): 155-168.
- Ashby K. R. 1972. Patterns of daily activity in mammals. *Mammal Rev.* 1 (7-8): 171-185.
- Aulak W. 1970. Small mammal communities of the Białowieża National Park. *Acta Theriol.* 15 (29): 465-515.
- 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 (1/2): 132-160.
- Borowski Z., Owadowska E. 2010. Field vole (*Microtus agrestis*) seasonal spacing behavior: the effect of predation risk by mustelids. *Naturwissenschaften* 97 (5): 487-493.
- Buchalczyk T. 1964. Daily activity rhythm in rodents under natural conditions. *Acta Theriol.* 9 (20): 357-362.
- Butet A., Delettre Y. R. 2011. Diet differentiation between European arvicoline and murine rodents. *Acta Theriol.* 6: 297-304.
- Drickamer L. C. 1990. Microhabitat preferences of two species of deer mice *Peromyscus* in a northeastern United States deciduous hardwood forest. *Acta Theriol.* 35: 241-252.
- Drózd D. 1966. Food habits and food supply of rodents in the beech forest. *Acta Theriol.* 11 (15): 363-384.
- Dueser R. D., Shugart H. H. Jr. 1978. Microhabitats in a forest – floor small mammal fauna. *Ecology* 59 (1): 89-98.
- Erlinge S. 1987. Predation and noncyclicality in a microtine population in southern Sweden. *Oikos* 50 (3): 347-352.

- Feldhamer G. A. 1979. Vegetative and edaphic factors affecting abundance and distribution of small mammals in southeast Oregon. *Great Basin Nat.* 39 (3): 207-218.
- Getz L. L. 1961. Responses of small mammals to live-traps and weather conditions. *Am. Midl. Nat.* 66 (1): 160-170.
- Gliwicz J., Dąbrowski M. J. 2008. Ecological factors affecting the diel activity of voles in a multi-species community. *Ann. Zool. Fen.* 45: 242-247.
- Górecki A., Gębczyńska Z. 1962. Food conditions for small rodents in a deciduous forest. *Acta Theriol.* 6 (10): 275-295.
- Hansson L. 1971. Small rodent food, feeding and population dynamics: a comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia. *Oikos* 22 (2): 183-198.
- Hansson L. 1985. *Clethrionomys* food: generic, specific and regional characteristics. *Ann. Zool. Fen.* 22: 315-318.
- Jancewicz E., Gliwicz J. 2017. Niche dynamics and biodiversity: many rodent species on one marshy meadow. *Polish J. Ecol.* 65: 371-379.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 1990. Antipredatory behaviour of bank voles and prey choice of weasels – enclosure experiments. *Ann. Zool. Fen.* 27: 321-328.
- Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 2001. *Ekologia zwierząt drapieżnych Puszczy Białowieskiej*. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- Kavanau J. L. 1969. Influence of light on activity of the small mammals, *Peromyscus* spp., *Tamias striatus*, and *Mustela rixosa*. *Experientia* 25 (2): 208-209.
- Matuszkiewicz J. M. 2001. *Zbiorowiska leśne Polski*. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- Miklos P., Ziak D. 2002. Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest. *Folia Zool.* 51 (4): 275-288.
- Myton B. 1974. Utilization of space by *Peromyscus leucopus* and other small mammals. *Ecology* 55 (2): 277-290.
- Priotto J., Polop J. 1997. Space and time use in syntopic populations of *Akodon azarae* and *Calomys venustus* (Rodentia, Muridae). *Z. Säugetierkd.* 62: 30-36.
- Pucek Z., Jędrzejewski W., Jędrzejewska B., Pucek M. 1993. Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriol.* 38: 199-232.
- Rehmeier R. L., Kaufman G. A., Kaufman D. W. 2006. An automatic activity-monitoring system for small mammals under natural conditions. *J. Mammal.* 87 (3): 628-634.
- Reichman O. J., Smith S. C. 1990. Burrows and burrowing behavior by mammals. W: *Genoways H. H.* [red.]. *Current Mammalogy* 2 (2): 197-244.
- Rosenzweig M. L. 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *The Am. Nat.* 137: 5-28.
- Rychlik L. 2005. Overlap of temporal niches among four sympatric species of shrews. *Acta Theriol.* 50 (2): 175-188.
- Stokes M. K., Slade N. A., Blair S. M. 2001. Influences of weather and moonlight on activity patterns of small mammals: a biogeographical perspective. *Can. J. Zool.* 79 (6): 966-972.
- Viera E. M., Baumgarten L. C. 1995. Daily activity patterns of small mammals in a cerrado area from Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 11: 255-262.
- Vukičević-Radić O., Matic R., Vujadinović T., Jovanović T., Kataranovski D. 2006. Spatial distribution of *Apodemus flavicollis* and *A. agrarius* in a forest community *Quercetum-petraea* on Mt. Avala (Serbia). *Biotechnol. Biotech. Eq.* 20 (1): 57-60.
- Wolfe J. L., Summerlin C. T. 1989. The influence of lunar light on nocturnal activity of the old-field mouse. *Anim. Behav.* 37: 410-414.
- Wójcik J. M., Wołk K. 1985. The daily activity rhythm of two competitive rodents: *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Acta Theriol.* 30 (14): 241-258.
- Ylönen H., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Heikkilä J. 1992. Antipredatory behaviour of *Clethrionomys* voles – ‘David and Goliath’ arms race. *Ann. Zool. Fen.* 29: 207-216.
- Zemanek M. 1972. Food and feeding habits of rodents in a deciduous forest. *Acta Theriol.* 17 (23): 315-325.