

Joanna GliwiczKatedra Zoologii Leśnej
i Łowiectwa SGGW
ul. Rakowiecka 26/30
02-528 Warszawa**Spokrewnienie a dynamika liczebności
w populacji norników****Kinship and population dynamics
in microtine rodents****1. Wstęp**

W ostatnich latach badacze drobnych gryzoni dużo uwagi poświęcają zagadnieniom stopnia spokrewnienia pomiędzy osobnikami w populacji. Ich wysiłki płyną z przekonania, że wśród gryzoni, a szczególnie wśród norników, interakcje pomiędzy krewniakami są częste, że silnie warunkują zachowanie osobników i że wywierają istotny wpływ na dynamikę liczebności, w tym na tak ważną jej cechę, jaką jest cykliczność populacji nornikowatych. Ta ostatnia zależność, pomiędzy stopniem spokrewnienia norników w populacji a jej zagęszczeniem, już od pewnego czasu jest w centrum uwagi. Wśród nowszych hipotez próbujących wyjaśnić zjawisko cykli populacyjnych *Microtinae* aż dwie za kluczowy czynnik uznają zmiany w stopniu spokrewnienia osobników w populacji: pierwszą – obecnie mającą już tylko wartość historyczną (Stenseth i Łomnicki 1990) – zaproponowali Charnov i Finerty (1980), a drugą (istotnie odmienną) przedstawili niedawno Lambin i Krebs (1991a).

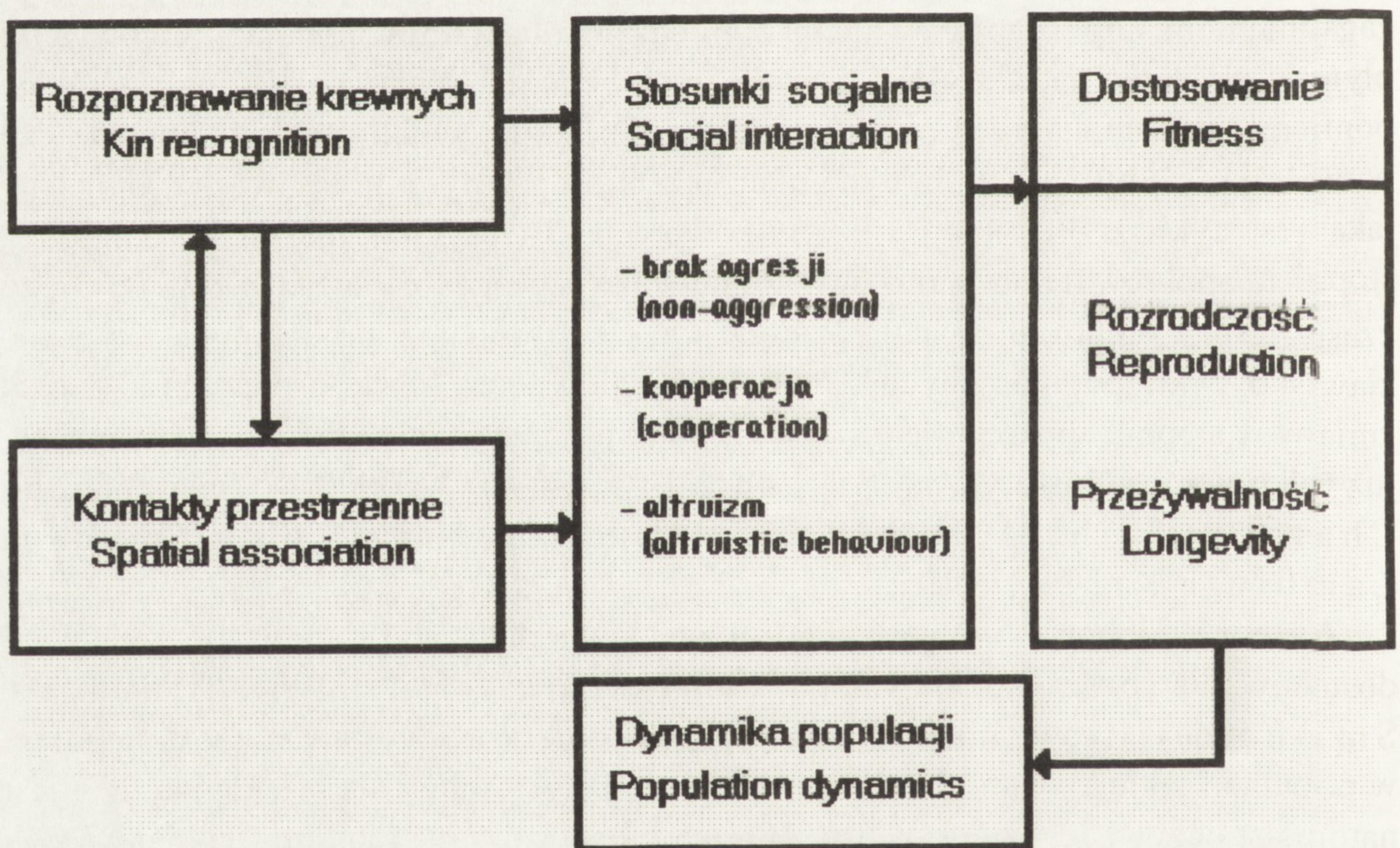
Z teorii doboru krewniaczego i z koncepcji maksymalizacji łącznego dostosowania przez spokrewnione osobniki (Hamilton 1964, Maynard Smith 1964) jasno wynika, jakie warunki są konieczne i wystarczające do tego, by w populacji jakiegoś gatunku dobór krewniaczy był istotną siłą selekcyjną. Nie jest natomiast oczywiste, czy gryzonie, a konkretnie norniki, warunki te spełniają, a tym samym, czy założenia o intensywnych i brzemiennych w skutki kontaktach pomiędzy spokrewnionymi nornikami są realistyczne. Pogląd o silnym wpływie doboru krewniaczego na zachowania socjalne norników, na ich sukces reprodukcyjny, a przez to na demografię ich populacji ma wielu zwolenników, ale ma też krytyków. Do tych ostatnich należy niewątpliwie Ostfeld (1992) oraz autorka tego artykułu (która próbowała wyrazić swą opinię w doniesieniu przeznaczonym dla „*Oikos (Forum)*”, ale została wyprzedzona właśnie przez Ostfelda, prezentującego częściowo te same krytyczne argumenty, i stąd straciła okazję do polemiki na forum międzynarodowym).

Celem tego artykułu jest zaprezentowanie najnowszych badań, dociekań teoretycznych i kontrowersji w ekologii populacji gryzoni nornikowatych, będących klasycznym, modelowym obiektem badań tej dyscypliny. Dalej będę je w skrócie,

choć niezupełnie w zgodzie z polską nomenklaturą, nazywała nornikami, obejmującą nazwą drobne, niekolonijne, poligamiczne (lub promiskuityczne) gryzonie z rodzajów *Microtus* i *Clethrionomys*.

2. Możliwości kształtowania zachowań norników przez dobór krewniaczy

Na podstawie tego, co obecnie wiadomo o zdolnościach norników do rozpoznawania krewnych i potencjalnych interakcjach pomiędzy krewniakami, specjalne związki socjalne kształtowane przez dobór krewniaczy i ich oddziaływania na demografię populacji mogą zachodzić jedynie według schematu przedstawionego na rysunku 1.



Rys. 1. Hipotetyczny schemat ilustrujący jak spokrewnienie osobników może wpływać na ich dostosowanie oraz demografię i dynamikę liczebności populacji gryzoni nornikowatych. Szczegółowe wyjaśnienia w tekście

Hypothetical framework for operation of relatedness among individuals upon their fitness, and population demography and dynamics of microtine rodents. See text for detailed explanation

Norniki są w stanie rozpoznać swych krewnych tylko wtedy, gdy spełnione są dwa warunki: jeśli zamieszkiwały jako oseski wspólne gniazdo i jeśli od tego czasu utrzymywały ze sobą kontakty przestrzenne (Ferk in 1990, Ferk in i in. 1992). U innych gatunków gryzoni (np. wiewiórek ziemnych i myszy) stwierdzono bardziej wyrafinowane mechanizmy rozpoznawania krewnych, do czego kluczem są indywidualne chemosygnale, podobne u osobników spokrewnionych, a

rozpoznawane na podstawie porównania własnego zapachu z zapachem sąsiada (*phenotypic matching* – L e n i n g t o n 1994). Jednak u norników, nie posiadających tych zdolności, możliwość rozpoznania pokrewieństwa jest ograniczona w zasadzie do krewnych pierwszego stopnia (rodzeństwa i matki), bo tylko one mogą się znać z wczesnego dzieciństwa, a dokładniej tylko do krewniaczek, bo one częściej niż emigrujące z reguły u ssaków młode samce mogą utrzymywać trwałe kontakty przestrzenne (G r e e n w o o d 1980), niezbędne dla podtrzymania znajomości między krewnymi.

Dalej można przypuszczać, że rozpoznający się i spotykający się ze sobą krewni mogą utrzymywać ze sobą szczególne stosunki socjalne, od przyjaznej tolerancji przez kooperację po zachowania altruistyczne. Przykłady takich zachowań były notowane lub postulowane u kilku gatunków norników w formie: mniejszej agresywności pomiędzy krewnymi (C h a r n o v i F i n e r t y 1980), rzadszych przypadków dzieciobójstwa (L a m b i n 1993), powstawania zgrupowań (*clusters*) spokrewnionych samic w okresie sezonowej obfitości pokarmu (B o o n s t r a i i n . 1987, K a w a t a 1990), kooperacji wspólnie gnieźdzących się dorosłych osobników, choć w tych przypadkach pokrewieństwo nie było udowodnione (M a d i s o n i M c S h e a 1987, L a m b i n i K r e b s 1993), czy wreszcie „altruistycznego” dzielenia się przestrzenią w zatłoczonej populacji, kiedy terytorialna samica „posuwa się”, by zrobić miejsce dla terytorium swojej krewniej (K a w a t a 1987, L a m b i n i K r e b s 1993).

Takie stosunki socjalne pomiędzy krewniakami powinny promować lepsze przeżywanie i wyższy sukces reprodukcyjny, czyli wyższe dostosowanie tych osobników w porównaniu z osobnikami otoczonymi niespokrewnionymi lub nie rozpoznającymi się jako krewni sąsiadami. Jako populacyjny efekt wyższego dostosowania spokrewnionych osobników postulowany jest szybki wzrost liczebności (C h a r n o v i F i n e r t y 1980) i wysokie zagęszczenie (L a m b i n i K r e b s 1993) populacji złożonej z takich osobników.

Te teoretyczne rozważania, tu i ówdzie wsparte empirycznie, tak bardzo zawładnęły wyobraźnią specjalistów, że zaczęli oni czynić nieuprawnione uogólnienia, według których stosunki przestrzenne i socjalne w populacjach wszystkich norników (*sensu lato*) da się sprowadzić do przedstawionego właśnie wzorca, a w tych populacjach, w których stopień spokrewnienia osobników zmienia się cyklicznie (choć mechanizm tego na razie nie jest znany), są one kluczem do cyklicznych zmian liczebności. W ten sposób zagadka cykli populacyjnych, zaprzatająca od 70 lat umysły ekologów, byłaby bliska rozwiązania. Jednak poznane i opublikowane dane z wielu populacji pozostają w sprzeczności z tymi uogólnieniami, wskazując: (1) że zaprezentowany model stosunków socjalno-przestrzennych nie jest uniwersalny dla norników; oraz (2) że dające się

udowodnić korzystne efekty interakcji pomiędzy spokrewnionymi osobnikami są znacznie słabsze niż teoretycznie oczekiwane.

3. Czy istnieje uniwersalny model zachowań przestrzenno-socjalnych?

Według entuzjastów wspólnego wzorca zachowań norników „sposób rozmieszczenia w przestrzeni rozradzających się samic norników zmienia się sezonowo ze ściśle terytorialnego na początku sezonu rozrodczego na dzielące w znacznym stopniu wspólną przestrzeń zgrupowania występujące w lecie” (Lambin i Krebs 1991a). Tymczasem wśród norników zbadanych pod tym względem samice niektórych, m.in. *Microtus townsendii* (Lambin i Krebs 1991b), *M. arvalis* (Boyce i Boyce 1988) i *M. agrestis* (Agrell i in. 1993) rzeczywiście zajmują w lecie nakładające się areały, ale inne nie. I tak samice *M. pennsylvanicus* utrzymują terytoria rozrodcze od maja aż do jesieni (Madison i McShea 1987) i wraz z wszystkimi przedstawicielami rodzaju *Clethrionomys* (Bujalska 1973, 1985, Kawata 1990) tworzą odrębną kategorię norników, których samice unikają kontaktów w przestrzeni. Tak więc wśród „typowych” przedstawicieli norników mamy co najmniej dwa różne sposoby zachowań przestrzennych, a co więcej dychotomia ta została już dawno rozpoznana i dokładnie opisana w literaturze przemiotu (Ostfeld 1985, Cockburn 1988). Dla tej drugiej grupy wszelkie korzyści, jakie mogą płynąć z bliskich interakcji ze spokrewnionymi samicami są ewidentnie mniejsze niż koszty wynikające ze wspólnego użytkowania przestrzeni.

Innym kontrowersyjnym uogólnieniem jest stwierdzenie Ferkina i in. (1992), że „prominentną cechą organizacji socjalnej poligynicznych¹ nornikowatych jest filopatria² samic”. Choć prawdą jest, że generalnie macierzyste populacje opuszcza więcej młodych samców niż samic, to jednak nie oznacza to wcale, że samice z reguły pozostają w pobliżu rodzinnego gniazda. Po pierwsze, u gatunków charakteryzujących się konsekwentnym terytorializmem dorosłych samic należy oczekiwać intensywnej emigracji młodych samic, jeśli nie mogą one znaleźć miejsca na założenie terytorium w rodzimej populacji, a zyski ze znalezienia wolnej przestrzeni gdzie indziej są większe niż koszty wynikające z ryzyka migracji (Bengtsson 1978, Brandt 1992, Gliwicz 1992, Stenseth i Lidicker 1992). Zostało to empirycznie potwierdzone dla rodzaju *Clethrionomys* w populacjach otwartych (Gliwicz 1989, 1993), choć w populacjach zamkniętych, z których osobniki nie mogą wyjść, samice osiadają bliżej miejsca urodzenia niż samce (Kawata 1987, Ylonen i in. 1988, Ims 1989). Po drugie, u gatunków, których samice nie są z reguły lub sezonowo terytorialne, i tak niewiele z nich osiada

¹Poligynia – najczęstszy rodzaj poligamii, monopolizowanie przez jednego samca kilku samic.

²Filopatria – przywiązanie do miejsca urodzenia; osiadłość.

w macierzystej populacji: 10–30% u różnych gatunków według szacunków Boonstry i in. (1987); 33% u *M. townsendii* według najnowszych precyzyjnych danych Lambina (1994). A więc także dla tej kategorii nornikowatych twierdzenie o powszechności filopatry samicy nie jest uzasadnione.

Wreszcie uogólniony pogląd wyrażony wcześniej przez Boonstrę i in. (1987), a ostatnio ponownie zaproponowany przez Lambina i Krebsa (1993), by uznać za regułę wśród nornikowatych „formowanie się rozległych klanów rodzinnych w wyniku przybywania w ciągu lata młodych filopatrycznych samic”, także budzi poważne wątpliwości. Część gatunków, charakteryzujących się terytorialnością samic, należy od razu wykluczyć z tego uogólnienia z powodu omówionego powyżej braku filopatry samic. Potwierdziły to zresztą wyniki badań współczynników pokrewieństwa pomiędzy dorosłymi sąsiadkami w otwartej populacji *M. pennsylvanicus*, dla których współczynniki te okazały się niskie, zwykle nie przekraczające wartości 0,10 (Pugh i Tamarin 1990, patrz też Ostfeld 1992). Wśród innych norników, których samice tworzą latem agregacje, najbardziej regularnie agregacje te występują u *M. townsendii* (Lambin i Krebs 1991b). Natomiast inni badacze stwierdzali ich obecność tylko w niektórych latach i na niektórych terenach (np. Frank 1957 oraz Boyce i Boyce 1988 dla *M. arvalis*) lub też wskazywali na brak związku pomiędzy stopniem spokrewnienia samic a ich tendencją do tworzenia grup (Agrell i in. 1993 dla *M. agrestis*).

Również w inny sposób można wykazać, że agregacje złożone z blisko spokrewnionych samic muszą być w populacjach norników zjawiskiem rzadkim. Na podstawie danych zaczerpniętych z piśmiennictwa, a dotyczących średniej wielkości miotu u różnych gatunków norników, śmiertelności gniazdowej młodych i dyspersji młodych samic przed osiągnięciem dojrzałości płciowej, można oszacować, jakie jest prawdopodobieństwo pozostawania dwóch blisko spokrewnionych samic w kontakcie przestrzennym po uzyskaniu dojrzałości płciowej (tab. I). Okazuje się, że średnio tylko jedna młoda samica na 2–6 miotów może pozostać w rodzimej populacji i stworzyć z matką „agregację” rozrodczą, a taka agregacja złożona z dwóch sióstr zdarza się jeszcze dwukrotnie rzadziej.

Na podstawie wszystkich przytoczonych w tym rozdziale faktów trudno oczekiwać, by hipotezy konstruowane w oparciu o jednolitą organizację populacji nornikowatych i o powszechność kontaktów pomiędzy dorosłymi krewnymi mogły okazać się poprawne.

4. Wpływ pokrewieństwa na dostosowanie

W prowadzonych w ostatnich latach badaniach nad wpływem interakcji pomiędzy krewnymi na ich dostosowanie szukano efektu pokrewieństwa na sukces

Tab. I. Szanse formowania się grup spokrewnionych samic w populacji norników oszacowane na podstawie liczby samic (*LS*) z jednego miotu pozostających w populacji do czasu dojrzenia
 Potential for kin group formation in vole populations expressed as an estimated number of young mature females (*LS*) per litter present in a natal population

Dane przyjęte i oszacowane		Data used and estimated
DANE PRZYJĘTE:		DATA USED:
Średni miot ¹	$M = \sim 5$	Average litter size ¹
Przeżywalność gniazdowa ²	$P = \sim 70\%$	Nestling survival ²
Udział samic wśród samodzielnych młodych ³	$F = 50\%$	Percentage of females among weaned young ³
Procent samic pozostających do dojrzałości ⁴ (od-do)	$D = 10-33\%$	Percentage of females present at maturity ⁴ (from-to)
KALKULACJA:		CALCULATION:
L. młodych dojrzałych samic/miot pozostających w rodzimej populacji (od-do)	$LS = M \times P \times F \times D$ $LS = 0,17-0,58$	Young mature females per litter remaining in a natal population (from-to)
WNIOSEK:		CONCLUSION:
Grupa: matka-córka (z 1 <i>LS</i>) może powstać raz na:	2-6 miotów	Group: mother-daughter (1 <i>LS</i> required) may form every: (litters)
Grupa: siostra-siostra (z 2 <i>LS</i>) może powstać raz na:	4-12 miotów	Group: sister-sister (2 <i>LS</i> required) may form every: (litters)

¹Nadeau (1985).

²Oszacowano na podstawie danych (rough estimation based on data by): Myllymaki (1977), Gliwicz (1983), Nadeau (1985).

³Przyjęto strukturę płci (assumed sex ratio): 1:1.

⁴Boonstra i in. (et al.) (1987), Lambin (1994).

reprodukcyjny, przeżywalność zimową i szanse znalezienia miejsca na założenie terytorium rozrodczego w warunkach konkurencji pomiędzy samicami.

Jednakże oczekiwania, że samice otoczone krewnymi odniosą średnio większy sukces reprodukcyjny niż samice niespokrewnione, nie znalazły potwierdzenia w wynikach badań przeprowadzonych w eksperymentalnie manipulowanych populacjach różnych gatunków norników. I tak stwierdzono, że w populacjach z blisko spokrewnionymi samicami i w populacjach z samicami niespokrewnionymi nie ma istotnych różnic w częstości ciąży (Kawata 1987, Boonstra i Hogg 1988), w wielkości miotu (Boonstra i Hogg 1988, Lambin i Krebs 1993) ani w śmiertelności gniazdowej (Boonstra i Hogg 1988, Lambin i Krebs 1993, ale patrz też Ylonen i in. 1990). Trudno zresztą tego było oczekiwać, jeśli

rzeczywiście spokrewnione samice częściej dzielą się ze sobą deficytowymi zasobami niż samice obce, tak jak to postulują Kawata (1987, 1990) oraz Lambin i Krebs (1991a).

Z drugiej strony jednak można sobie wyobrazić, że spokrewnione samice wychowujące młode we wspólnym gnieździe mogą odnosić z tego pewne korzyści i świadczyć sobie usługi sprzyjające lepszej przeżywalności gniazdowej potomstwa. Madison i McShea (1987) oraz Lambin i Krebs (1993) hipotetycznie wymieniają: lepsze warunki termiczne w gnieździe, rzadsze przypadki drapieżnictwa i dzieciobójstwa młodych pilnowanych przez dwie samice, wzajemne karmienie młodych. Problem wszak polega na tym, że świadczenie tych usług jest możliwe tylko pod warunkiem zajmowania wspólnego gniazda (a nie oddzielnych gniazd nawet w bliskim sąsiedztwie), a tymczasem takie przypadki stwierdzano wśród norników nadzwyczaj rzadko, choć tych kilka przypadków jest w literaturze ciągle cytowanych.

Bardziej obiecujące są perspektywy wpływu spokrewnienia pomiędzy osobnikami na ich przeżywalność zimową, jeśli pokrewieństwo jest niezbędnym warunkiem komunalnego zimowania, a to z kolei podnosi szansę zgrupowanych osobników na przeżycie zimy. Wiadomo, że komunalne zimowanie jest dość częste wśród gryzoni, że najbardziej oczywistą korzyścią są obniżone koszty termoregulacyjne i że u kilku gatunków inicjatorami zimowych agregacji są grupy rodzinne (patrz przegląd u Kłosińskiej 1994). Nie wiadomo natomiast, jaką część w tych agregacjach stanowią osobniki spokrewnione i jak bardzo średni stopień spokrewnienia zmienia się w trakcie zimy na skutek wymiany osobników pomiędzy agregacjami. Poglądy na ten temat są silnie zróżnicowane (Madison 1984, Cockburn 1988, Lambin i Krebs 1991a). Nie udowodniono także, że zimowanie w otoczeniu krewnych przynosi większe korzyści niż spędzanie zimy w otoczeniu obcych. Jeśli jednak okaże się prawdą, że przy dużym spokrewnieniu osobników w populacji jesienią tworzą one powszechnie agregacje zimowe i lepiej przeżywają zimę, to w efekcie wiosną należy oczekiwać w takiej populacji: dużej liczebności przezimków o wysokim stopniu spokrewnienia i o zachowanej zdolności rozpoznawania się krewnych na skutek trwałości więzów socjalnych. To właśnie przypuszczenie stanowi główną część nowej hipotezy Lambina i Krebsa (1991a), według której zmiany w spokrewnieniu samic kształtują dynamikę liczebności norników.

W dalszej części tej hipotezy przyjęto, że w takiej jak właśnie opisana populacji wiosennej konkurencja o przestrzeń pomiędzy zakładającymi terytoria rozrodcze spokrewnionymi samicami będzie niewielka (wspomniana wcześniej praca Kawaty 1987), co wpłynie pozytywnie na ich przeżywalność w okresie wczesnowiosennym (Taitt i Krebs 1985) oraz pozwoli większej liczbie samic

znaleźć miejsce do rozrodu niż w populacji złożonej z niespokrewnionych samic. A jak powszechnie wiadomo, wysoka liczebność samic przezimków wczesną wiosną z reguły prowadzi do wysokiego zagęszczenia populacji w dalszej części sezonu rozrodczego.

5. Refleksje końcowe

Tę konkretną hipotezę można krytykować z różnych stron. Szereg krytycznych argumentów wysunął Ostfeld (1992). Kolejnym może być to, że oczekiwanie silnej konkurencji pomiędzy samicami o terytoria wczesną wiosną i ewolucji specjalnych altruistycznych zachowań pomiędzy krewnymi mających jej zapobiec właśnie w tym okresie wydaje się zupełnie nieuzasadnione w większości populacji i gatunków norników. Ich liczebność wczesną wiosną jest najniższa z możliwych, a terytoria przezimków zajmują tylko frakcję dostępnej przestrzeni. Tak jest z reguły w populacjach niecyklicznych, a w cyklicznych – w trakcie trzech spośród czterech lat cyklu. Co więcej, zaproponowany przez Lambina i Krebsa (1991a) ciąg wydarzeń prowadzących do wysokiej liczebności można tak zmodyfikować, by nie wymagały one szczególnych zachowań, które mogły zostać wyselekcjonowane jedynie na drodze doboru krewniaczego (Ostfeld 1992, Gliwicz nie publ.).

I tu właśnie dochodzimy do głównej tezy niniejszego artykułu. Próbowałam w nim wykazać, że jest bardzo mało prawdopodobne, by dobór krewniaczy był istotną siłą w ewolucji zachowań gryzoni nornikowatych, bowiem:

1. Ich zdolność rozpoznawania krewnych jest niezwykle ograniczona;
2. Związki przestrzenne pomiędzy krewnymi mają rozmaity charakter u różnych gatunków tej stosunkowo jednorodnej systematycznie grupy gryzoni i u wielu z nich są znacznie mniej ścisłe niż wynikałoby to z przedwczesnych generalizacji;
3. Różnorodność zachowań socjalnych, które mogłyby pozwolić spokrewnionym samicom na współdziałanie prowadzące do wzrostu indywidualnego bądź łącznego dostosowania, jest bardzo skromna w porównaniu ze społecznym behawiorem ssaków żyjących w stadach, koloniach czy stałych grupach rodzinnych.

Dlatego też można z góry uznać, że wszelkie hipotezy próbujące wyjaśnić ważne zjawiska występujące powszechnie w populacjach gryzoni nornikowatych (np. cykle populacyjne) za pomocą argumentów wymagających doboru krewniaczego mają niewielkie szanse powodzenia.

Piśmiennictwo

- Agrell J., Erlinge S., Nelson J. 1993 – Social organization in female field voles (*Microtus agrestis*): the influence of cohort, relatedness and previous grazing intensity – Abstracts of Sixth ITC, Sydney, 2–2.
- Bengtsson B. O. 1978 – Avoiding inbreeding: at what cost? – *J. Theor. Biol.* 73: 439–444.
- Boonstra R., Hogg I. 1988 – Friends and strangers: a test of Charnov–Finerty hypothesis – *Oecologia (Berl.)*, 77: 95–100.

- Boonstra R., Krebs C. J., Gaines M. S., Johnson M. L., Craine I. T. 1987 – Natal philopatry and breeding systems in voles (*Microtus* spp.) – *J. Anim. Ecol.* 56: 655–673.
- Boyce C. C. K., Boyce J. L. III. 1988 – Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal in females – *J. Anim. Ecol.* 57: 723–736.
- Brandt C. A. 1992 – Social factors in immigration and emigration (W: Animal dispersal – small mammals as a model. Red. N. Ch. Stenseth, W. Z. Lidicker Jr.) – Chapman & Hall, London, 96–141.
- Bujalska G. 1973 – The role of spacing behavior among females in the regulation of reproduction in the bank vole – *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 19: 465–474.
- 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.
- Charnov E., Finerty J. P. 1980 – Vole population cycles: a case for kin-selection? – *Oecologia (Berl.)*, 45: 1–2.
- Cockburn A. 1988 – Social behavior in fluctuating populations – Croom Hall, London.
- Ferkin M. H. 1990 – Kin recognition and social behaviour in microtine rodents (W: Social systems and population cycles in voles. Red. R. H. Tamarin, R. S. Ostfeld, S. R. Pugh, G. Bujalska) – Birkhauser, Basel, 11–24.
- Ferkin M. H., Tamarin R. H., Pugh S. R. 1992 – Cryptic relatedness and the opportunity for kin recognition in microtine rodents – *Oikos*, 63: 328–332.
- Frank F. 1957 – The causality of microtine cycles in Germany – *J. Wildl. Manage.* 21: 113–121.
- Gliwicz J. 1983 – Survival and life span (W: Ecology of the bank vole. Red. K. Petruszewicz) – *Acta Theriol.* 28, Suppl. 1: 161–172.
- Gliwicz J. 1989 – Individuals and populations of the bank vole in optimal, suboptimal and insular habitats – *J. Anim. Ecol.* 58: 237–247.
- Gliwicz J. 1992 – 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 Jr.) – Chapman & Hall, London, 147–159.
- Gliwicz J. 1993 – Dispersal in bank voles: benefits to emigrants or to residents? – *Acta Theriol.* 38: 31–38.
- Greenwood P. J. 1980 – Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals – *Anim. Behav.* 28: 1140–1162.
- Hamilton W. D. 1964 – The genetic evolution of social behaviour, part I, II – *J. Theor. Biol.* 7: 1–52.
- Ims R. A. 1989 – Kinship and origin effects on dispersal and space sharing in *Clethrionomys rufocanus* – *Ecology*, 70: 607–616.
- Kawata M. 1987 – The effect of kinship on spacing among female red-backed voles, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* – *Oecologia (Berl.)*, 72: 115–122.
- Kawata M. 1990 – Fluctuating populations and kin interaction in mammals – *TREE*, 5: 17–20.
- Kłosińska T. 1994 – Strategie zimowe drobnych ssaków – *Wiad. Ekol.* 40: 197–209.
- Lambin X. 1993 – Determinants of synchrony of reproduction in Townsend's vole, *Microtus townsendii* – *Oikos*, 67: 107–113.
- Lambin X. 1994 – Natal philopatry, competition for resources, and breeding avoidance in Townsend's voles (*Microtus townsendii*) – *Ecology*, 75: 223–235.
- Lambin X., Krebs C. J. 1991a – Can changes in relatedness influence microtine population dynamics? – *Oikos*, 61: 126–132.
- Lambin X., Krebs C. J. 1991b – Spatial organization and mating system of the Townsend's vole, *Microtus townsendii* – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 353–363.
- Lambin X., Krebs C. J. 1993 – Influence of female relatedness on the demography of Townsend's vole population in spring – *J. Anim. Ecol.* 62: 536–550.
- Lenington S. 1994 – Of mice, men and the MHC – *TREE*, 9: 455–456.

- Madison D. M. 1984 – Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents – Spec. Publ. Carnegie Mus. Nat. Hist. 10: 267–274.
- Madison D. M., McShea W. J. 1987 – Seasonal changes in reproductive tolerance, spacing and social organization in meadow voles: a microtine model – Amer. Zool. 27: 899–908.
- Maynard Smith J. 1964 – Kin selection and group selection – Nature, 201: 1145–1147.
- Myllymaki A. 1977 – Demographic mechanisms in the fluctuating population of the field vole *Microtus agrestis* – Oikos, 24: 468–493.
- Nadeau J. H. 1985 – Ontogeny (W: Biology of New World *Microtus*. Red. R. H. Tamarin) – Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. 8: 254–285.
- Ostfeld R. S. 1985 – Limiting resources and territoriality in microtine rodents - Amer. Nat. 126: 1–15.
- Ostfeld R. S. 1992 – Do changes in female relatedness determine demographic patterns in microtine rodents? – Oikos, 56: 531–534.
- Pugh S. R., Tamarin R. H. 1990 – The test of the Charnov and Finerty hypothesis of population regulation in meadow voles (W: Social systems and population cycles in voles. Red. R. H. Tamarin, R. S. Ostfeld, S. R. Pugh, G. Bujalska) – Birkhauser, Basel, 111–120.
- Stenseth N. Ch., Lidicker W. Z. 1992 – A study of dispersal: a conceptual guide (W: Animal dispersal – small mammals as a model. Red. N. Ch. Stenseth, W. Z. Lidicker) – Chapman & Hall, London, 1–20.
- Stenseth N. Ch., Lomnicki A. 1990 – On the Charnov–Finerty hypothesis: the unproblematic transition from docile to aggressive and the problematic transition from aggressive to docile – Oikos, 58: 234–238.
- Taitt M. J., Krebs C. J. 1985 – Population dynamics and cycles (W: Biology of New World *Microtus*. Red. R. H. Tamarin) – Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. 8: 567–620.
- Ylonen H., Kojola T., Viitala J. 1988 – Changing female spacing behaviour and demography in an enclosed breeding population of *Clethrionomys glareolus* – Hol. Ecol. 11: 286–292.
- Ylonen H., Mappes T., Viitala J. 1990 – Different demography of friends and strangers: an experiment on the impact of kinship and familiarity in *Clethrionomys glareolus* – Oecologia (Berl.), 83: 333–337.

Summary

Recently, the efforts to study relatedness of individuals in vole populations are undertaken with a strong conviction that interactions among relatives are common in microtine rodents, that they strongly affect behaviour of individuals, and that they play a major role in population dynamics and can account for vole cycles (Charnov and Finerty 1980, Lambin and Krebs 1991a).

In this article, I present a framework of necessary relations that must operate in vole populations in order to convey a kinship among individuals to demographic processes and population dynamics (Fig. 1). I argue that such conditions are not common in vole populations, because: (1) voles' ability to recognize kin is very limited due to the fact that it is based on pre-weaning familiarity that must be enhanced by repeated contacts among relatives through prolonged spatial association (Ferkin 1990); (2) spatial association among breeding relatives is limited only to females; it varies interspecifically, and is probably much less common (Table I) than it would appear from strong and premature generalizations which can be found in the literature; (3) the variety of forms of social behaviour, in which related females may engage to increase their individual and/or inclusive fitness is very modest, especially when compared to mammals living in colonies, troops or prides. Therefore, I express a scepticism towards expectations that a general theory based on kin selected traits of voles can be formulated to account for common patterns in their behaviour and demography.