

Gabriela Bujalska

Zakład Populacji
Instytut Ekologii PAN
Dziekanów Leśny k. Warszawy
05-150 Łomianki

Proces kształtowania się struktury płciowej w populacjach nornicy rudej (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780)*

Formation of sex structure in populations of bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780)

1. Wstęp

Proporcje płci — mechanizmy ich ustalania się, zakres zmienności i funkcje, jakie określone proporcje płci mogą pełnić w dynamice liczebności zwierząt były przedmiotem licznych badań teoretycznych i rzadziej — empirycznych.

Teoretyczne podwaliny koncepcji ewolucyjnego ustalania się optymalnych proporcji płci u rozmnażających się płciowo gatunków diploidnych stworzył Fisher (1959). Zgodnie z jego poglądem w populacjach zrównoważonych optymalne proporcje liczbowe samców do samic winny być bliskie 1:1. Hipoteza powyższa była weryfikowana na drodze modelowania matematycznego danych empirycznych uzyskanych z obserwacji populacji *Microtus ochrogaster* Wagner i *M. pennsylvanicus* Ord (Myers i Krebs 1971). Zbadano wpływ różnej rekrutacji, przeżywalności, łowności oraz wzrostu osobniczego samców i samic na ustalanie się proporcji płci. Pomimo różnic w przebiegu wymienionych procesów u obu płci, ich proporcje liczbowe zdaniem autorów winny w rezultacie kształtować się zgodnie z przewidywaniami Fishera, tzn. jak 1:1.

Nietrudno jednak znaleźć przykłady odstępstw od „idealnych” proporcji płci, często opisywane w populacjach gryzoni (np. Pelikán 1965, 1970, Kalela i Oksala 1966, Kalela 1971, Myllymäki 1975, 1977, Adamczewska-Andrzejewska i Nabagło 1977, Hansson 1978 i in.).

Proporcje płci, zgodnie z sekwencją rozwoju osobniczego, dzieli się na pierwszorzędowe (w momencie poczęcia), drugorzędowe (w mo-

* Opracowano w ramach problemu międzyresortowego MR II/15 (grupa tematyczna „Mechanizmy populacyjne w organizacji fizjocenozy”).

mencie urodzenia), trzeciorzędowe (niedługo po opuszczeniu gniazda) i czwartorzędowe (u rozmnażających się zwierząt) (Kalela i Oksala 1966, Pianka 1974). Często jednak z uwagi na trudności metodyczne rozróżnienia między proporcjami trzecio- i czwartorzędowymi (a więc u osobników prowadzących samodzielny tryb życia, dla których może być nie znany moment opuszczenia gniazda) w wolno żyjących populacjach gryzoni bada się proporcje płci wśród osobników dojrzałych i niedojrzałych płciowo. Najczęściej jednak poprzestaje się na ogólnych proporcjach płci, określających stosunek liczebny wszystkich samców do samic.

Proporcje płci u *Clethrionomys glareolus* nie doczekały się jeszcze pełnej analizy — nie poświęcono im tak wiele uwagi, jak na to zasługują. Artykuł niniejszy ma na celu dokonanie przeglądu literatury na ten temat i, przez porównanie z opracowaniami wykonanymi dla innych gatunków gryzoni, wskazanie na luki w obserwacjach struktury płciowej nornicy. Przy obecnym stanie wiedzy trudno pokusić się o syntetyczne ujęcie zagadnienia i wykazanie sprzężeń między procesem kształtowania się struktury płciowej a innymi procesami populacyjnymi decydującymi o kierunku zmian liczebności populacji.

Przegląd literatury rozpoczniemy od drugorzędowych proporcji płci, ponieważ pierwszorzędowe nie były dotychczas u nornicy badane.

2. Drugorzędowe proporcje płci

Drugorzędowe proporcje płci u *Clethrionomys glareolus* badane były w warunkach laboratoryjnych przez Buchalczyk (1970). W miotach zaraz po urodzeniu stwierdzono 656 samców i 636 samic, a w tych, w których część młodych padła — 195 samców i 184 samice. Obserwowana przewaga samców nie była statystycznie istotna. Tak więc można przyjąć, że drugorzędowe proporcje płci kształtowały się jak 1 : 1.

Podobną opinię wyrażają Kalela i Oksala (1966) w odniesieniu do *C. glareolus* i *C. rufocanus* (Sund.). U *C. rufocanus* wśród 256 embrionów 49,6% stanowiły samce. Również Zejda (1967) badał proporcje płci u embrionów tuż przed urodzeniem i wykazał, że udział samców wynosił 53%.

Szacunkowe dane pochodzące z wyspowej populacji *C. glareolus* (Bujalska nie publ.)¹ wykazują zmienność udziału samców w momencie urodzenia od 44,4 do 72,0% (średnio 54,7%). Według tych danych szczególnie duża przewaga samców wystąpiła u kohorty K₃ (urodzonej w dru-

¹ Bujalska G. — Stosunek płci i struktura populacji *Clethrionomys glareolus*.

giej połowie sezonu rozrodczego) w latach 1967 i 1968 — odpowiednio 70,1 i 72,0%. W pozostałych siedmiu analizowanych przypadkach górna granica zmienności nie przekraczała 59,0% samców. Wyliczenia powyższe oparte na założeniach wykładniczego ubywania młodych w okresie od urodzenia do osiągnięcia wieku około 3 miesięcy mogą być obciążone błędem. Niemniej jednak twierdzenie o zmiennych drugorzędowych proporcjach płci postawione w cytowanej pracy wydaje się możliwe do przyjęcia. Tym bardziej, że odbiegające znacznie od stosunku 1:1 drugorzędowe proporcje płci obserwowano także u *Myopus schisticolor* Liljeb. (Kalela i Oksala 1966).

3. Trzeciorzędowe proporcje płci

Trzeciorzędowe proporcje płci najczęściej są określane na podstawie proporcji płci stwierdzanych u osobników niedojrzałych płciowo. W tym zakresie interesujące dane dotyczące populacji *Clethrionomys rufocanus* w fińskiej części Laponii przedstawił Kalela (1971). Autor ten analizował sumaryczne dane dotyczące proporcji płci u niedojrzałych i dojrzałych osobników w kolejnych miesiącach od maja do września i w różnych fazach cyklu populacyjnego, uzyskane w ciągu 15 lat obserwacji. Proporcje płci wśród osobników niedojrzałych wykazywały w lipcu brak odstępstw od stosunku 1:1 (47% samców), natomiast w sierpniu dała się zauważyć duża (64,9%), a we wrześniu niewielka, ale statystycznie istotna (55,4%) przewaga samców.

Przewagę samców wśród niedojrzałych płciowo osobników obserwowano w okresie czerwiec—lipiec w 1975 r. i czerwiec—wrzesień w 1977 r. (Bujalska nie publ.) w wyspowej populacji *C. glareolus*. W 1975 r. udział samców w czerwcu, lipcu i wrześniu wynosił kolejno 53,3, 55,5 i 49,6%, a w 1977 r. — 81,2, 69,6 i 66,2%. W 1975 r. zaobserwowano więc utrzymywanie się proporcji płci u niedojrzałych osobników na stosunkowo stałym i bliskim wartości 1:1 poziomie, a w 1977 r. — tendencję do zmniejszania się udziału samców. W 1976 r., który charakteryzował się szczególnie niską liczebnością populacji, proporcje płci w lipcu (dla czerwca brak danych) charakteryzowały się mniejszym udziałem samców (44,9%), natomiast we wrześniu proporcje płci tej kategorii osobników były wyrównane (49,1%). Można więc przypuszczać, że wyższy udział samców wśród niedojrzałych osobników osiągany jest przy wyższych stanach liczebności populacji.

Analiza pod kątem wpływu czynników populacyjnych dokonana przez Kalelę (1971) u *C. rufocanus* (Sund) wykazała przewagę samców w sierpniu i wrześniu (61,6%) w latach o dużym zagęszczeniu. W latach o niskim zagęszczeniu udział samców wynosił w tych samych miesiącach 53,6% i nie różnił się istotnie od stosunku 50:50. Zgodne

wyniki obserwacji u *C. glareolus* i *C. rufocanus* wydają się wskazywać, że może to być prawidłowość występująca i u innych przedstawicieli tego rodzaju.

4. Czwartorzędowe proporcje płci

Czwartorzędowe proporcje płci, a więc w grupie osobników dojrzałych, były badane przez Kalelę (1971) zarówno w aspekcie zależności sezonowych, jak i zmian liczebności populacji *Clethrionomys rufocanus*. Kaleła wykazał, że proporcje płci wśród osobników dojrzałych charakteryzowały się wyrównanym udziałem obu płci w końcu maja i w czerwcu (51,9⁰/o samców), także w lipcu (50,4⁰/o samców), a następnie spadkiem udziału samców w sierpniu i wrześniu (odpowiednio 35,2 i 28,0⁰/o).

Proporcje płci dojrzałych osobników w wyspowej populacji *C. glareolus* charakteryzowały się w okresie od kwietnia do września w latach 1975—1977 mniejszym (siedem przypadków na dwanaście analizowanych) bądź równym (pozostałe pięć przypadków) udziałem samców (Bujalska nie publ.). Nie wykazano w tym przypadku żadnej zależności sezonowej, jak również zależności od liczebności populacji.

W analizie dokonanej pod kątem zmian proporcji płci wśród dojrzałych osobników *C. rufocanus* w zależności od cyklu populacyjnego wykazano w latach o wysokiej liczebności populacji mniejszy udział samców w sierpniu i wrześniu (28,7⁰/o), a wyrównane proporcje płci w okresie od maja do lipca (50,4⁰/o samców). W latach o niskiej liczebności populacji proporcje płci nie odbiegały od stosunku 50 : 50 zarówno w okresie maj—lipiec (54,8⁰/o) jak i sierpień—wrzesień (48,9⁰/o samców).

Proporcje płci przezimków w kwietniu, a więc w okresie, gdy stanowiły one bazę rozrodczą populacji, charakteryzują się zwykle (osiem przypadków na dziewięć analizowanych) przewagą liczbową samic. Przewaga ta, jak wynika z przeprowadzonych analiz (Bujalska nie publ.), występuje już na jesieni roku poprzedniego — nie jest więc rezultatem różnej śmiertelności zimowej samców i samic.

Wydaje się, że szczególne znaczenie dla dynamiki populacji ma struktura płciowa dojrzałych, a więc zdolnych do rozrodu osobników. Przy rozpatrywaniu zagadnienia w tych kategoriach analiza proporcji płci osobników niedojrzałych miałaby mniejsze znaczenie. Określałaby natomiast stosunki panujące w „rezerwie”, jaką dla utrzymania proporcji liczbowych wśród dojrzałych samców i samic stanowią osobniki niedojrzałe.

5. Proporcje płci w wybranych grupach wiekowych

Innego typu analizy dokonał Ivanter (1975) na podstawie wieloletnich danych dotyczących *Clethrionomys glareolus* z północno-zachodnich rejonów ZSRR. Autor ten zbadał proporcje płci przezimków,

Tabela I

Procent samców *Clethrionomys glareolus* w wyróżnionych kategoriach osobników w latach 1958—1972 (wg Ivantera 1975)

Percentages of males of *Clethrionomys glareolus* in distinguished categories of individuals in 1958—1972 (acc. to Ivanter 1975)

Miesiąc Month	Kategoria osobników Category of individuals		
	przezimki overwintered individuals	kohorty tegoroczne current year-cohorts	
		wczesne early	późne late
Marzec March	60,0	—	—
Kwiecień April	62,5	—	—
Maj May	68,7*	100	—
Czerwiec June	62,4*	65,1*	—
Lipiec July	58,5*	66,5*	55,4
Sierpień August	49,0	62,9*	59,9*
Wrzesień September	11,1	31,7*	60,3*
Październik October	—	20,0*	54,3
Listopad November	—	—	48,3
Grudzień December	—	—	53,3
Styczeń January	—	—	50,0
Luty February	—	—	—
Średnio Mean	58,7*	60,5*	57,3*

* Statystycznie istotne różnice od stosunku 50:50.
Statistically significant deviation from 50:50.

a także wcześniej i później wchodzących do populacji tegorocznych kohort w kolejnych miesiącach roku (tab. I). Stwierdził u przelimek początkowo duży udział samców, a od czerwca stopniowy jego spadek. Kohorty tegoroczne charakteryzowały się we wczesnych miesiącach życia zazwyczaj przewagą samców. U starszych spośród nich notowano stopniowo zmniejszanie się udziału samców, a u kohort młodszych — wyrównane proporcje płci od momentu, w którym kohorty te stanowiły ponad 90% populacji (czyli od października do stycznia następnego roku).

Ponadto Ivanter (1975) wykazał u tego samego gatunku pewne tendencje do wzrostu udziału samców należących do tegorocznych kohort wcześniej wchodzących do populacji (z 56,2 do 66,7%) wraz ze wzrostem wiosennej liczebności populacji, co autor ten wiąże z większą liczbą samców urodzonych przez przelimeki jako reakcję na duże zagęszczenie populacji. U przelimek przewaga samców notowana była w latach o średniej wiosennej liczebności, a u kohort później wchodzących do populacji — w latach o niskiej i średniej wiosennej liczebności (tab. II). Natomiast analiza proporcji płci w generacjach wiosennej i jesiennej dokonana dla wyspowej populacji *C. glareolus* (Bujalska nie

Tabela II

Procent samców w wyróżnionych kategoriach osobników przy różnej liczebności populacji *C. glareolus* (wg Ivantera 1975)

Percentage of males in distinguished categories of individuals at various population numbers of *C. glareolus* (acc. to Ivanter 1975)

Liczebność populacji Population numbers	Kategoria osobników Category of individuals		
	przelimeki overwintered individuals	kohorty tegoroczne current year cohorts	
		wczesne early	późne late
Niska wiosenna liczebność i intensywne jej wzrastanie ku jesieni Low spring numbers and their rapid increase towards autumn	54,7	56,2*	56,7*
Średnia wiosenna liczebność i średnie jej wzrastanie ku jesieni Moderate spring numbers and their moderate increase towards autumn	62,4*	61,7*	57,5*
Wysoka wiosenna liczebność i wolne jej wzrastanie ku jesieni High spring numbers and their slow increase towards autumn	57,8	66,7*	55,0

* Statystycznie istotne różnice od stosunku 50: 50.

Statistically significant deviation from 50: 50.

publ.) wskazuje na rzadkie odstępstwa od stosunku 1:1 (tab. III), co wskazuje, że są one niezależne od liczebności populacji.

Tabela III

Stosunek liczbowy samców do samic (\bar{z}) w generacjach (wg Bujalskiej nie publ.)

Mean ratio of males to females (\bar{z}) in generations (acc. to Bujalska unpubl.)

Rok Year	Generacja Generation			
	wiosna spring		jesień autumn	
	\bar{z}	95% przedział ufności 95% confidence limit	\bar{z}	95% przedział ufności 95% confidence limit
1966	1,0407	0,9801—1,1013	0,8662	0,3289—1,4035
1967	1,2855	1,1298—1,4412	1,4266	1,2442—1,6090
1968	1,1221	0,9736—1,2706	0,8607	0,5418—1,1796
1969	—	—	0,9328	0,8363—1,0293
1970	0,9683	0,8255—1,1511	0,5342	0,5204—0,5480
1972	0,9123	0,8060—1,0186	1,0245	0,9272—1,1218
1975	0,8362	0,7806—0,8916	0,8690	0,6143—1,1237
1976	0,5995	0,4822—0,7168	0,9340	0,8153—1,0527
1977	1,1366	0,8704—1,4028	0,9704	0,7314—1,2094

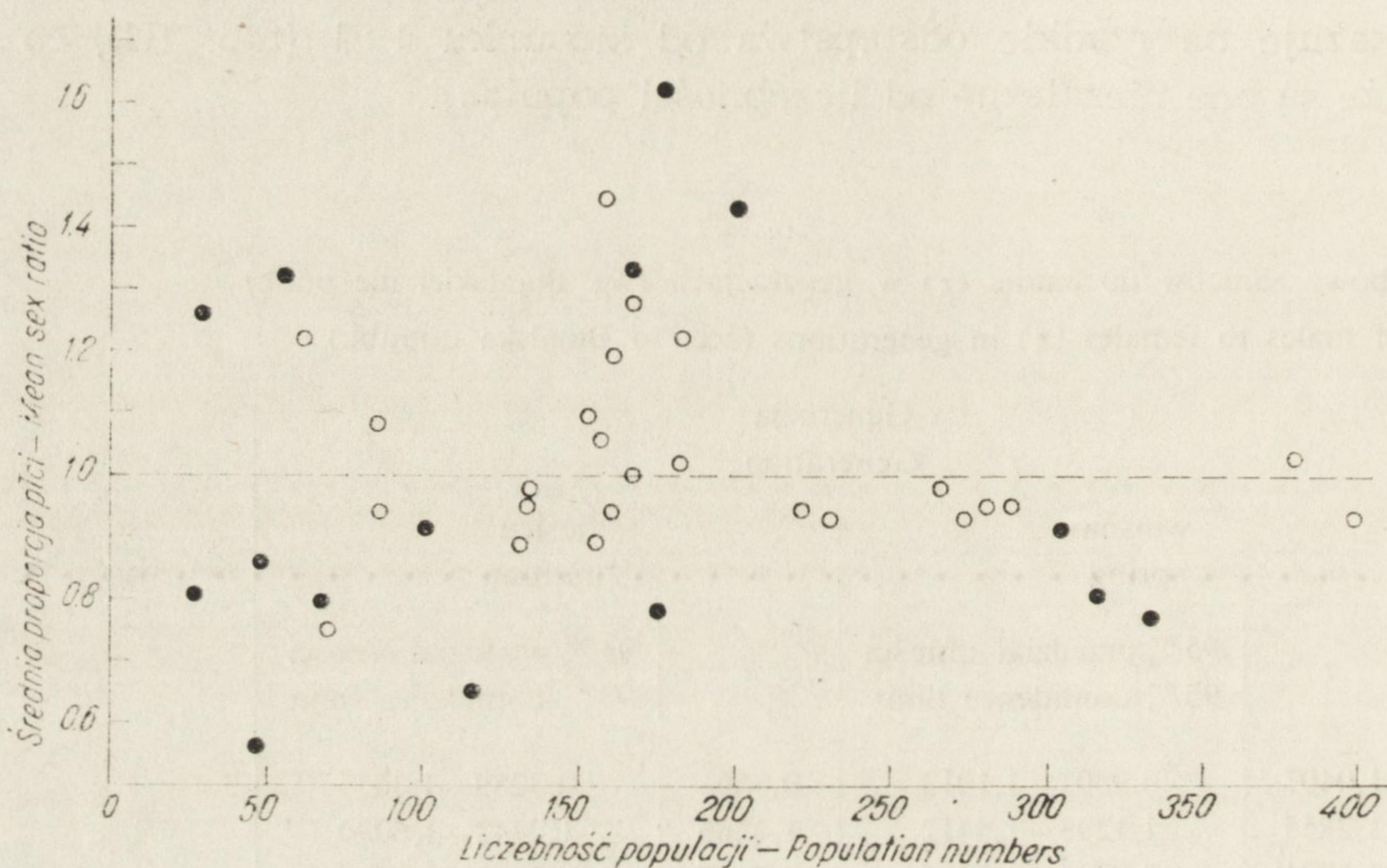
6. Ogólne proporcje płci

Jak wykazano wyżej, proporcje płci różnych kategorii osobników ulegają wahaniom. W jednych przypadkach obserwuje się przewagę samców, a w innych — samic. Wydaje się, że dla zrozumienia istoty zagadnienia ważne może być zbadanie, czy obserwowana zmienność potęguje się w skali całej populacji, czy też można mówić o kompensowaniu się różnic.

Przesłanką, że można tu doszukiwać się zbiorczych reakcji populacji, jest wykazana statystycznie istotna tendencja do zmniejszania się różnic w proporcjach płci wraz ze zwiększaniem się liczebności populacji (Bujalska nie publ.) (rys. 1). Podobną zresztą zależność wykazano dla *Microtus arvalis* (Pallas) (Bujalska 1981). Można więc przypuszczać, że dla ustalania się ogólnych proporcji płci bliskich stosunkowi 1:1 konieczne jest osiągnięcie pewnego poziomu liczebności populacji.

Warto teraz prześledzić, jak kształtują się ogólne proporcje płci w różnych populacjach, a przede wszystkim w populacjach omawianych już wyżej.

Ogólne proporcje płci w populacji *C. rufocanus* (Kalela 1971), pomimo sezonowych zmian w proporcjach płci wśród niedojrzałych i dojrzałych osobników, kształtowały się jak 1:1, a zakres ich zmien-



Rys. 1. Średnie i 95% przedział ufności dla proporcji płci w różnych cenzusach w zależności od liczebności populacji

Białe kółka — 95% przedział ufności nie obejmuje wartości 1,0, czarne kółka — 95% przedział ufności obejmuje wartość 1,0

Mean and 95% confidence limits for sex ratio in various censuses versus population numbers

Empty circles — 95% confidence limits do not include 1.0, full circles — 95% confidence limits include 1.0

ności wynosił od 47,9% samców we wrześniu do 52,6% samców w sierpniu (różnice były statystycznie nieistotne). Podobne zjawisko obserwuje się analizując opisane w cytowanej pracy proporcje płci w różnych fazach cyklu populacyjnego: pomimo istotnych różnic w proporcjach płci w kategorii dojrzałych i niedojrzałych osobników — ogólne proporcje płci nie odbiegają od stosunku 1:1 (zakres zmienności 49,8—51,1% samców, różnice od stosunku 50:50 statystycznie nieistotne).

Podobnie interpretowane dane I v a n t e r a (1975) dotyczące sezonowej zmienności proporcji płci *C. glareolus* wykazują ogólną przewagę samców w okresie od marca do września, w okresie od października do grudnia proporcje płci ustalają się na poziomie bliskim stosunkowi 1:1. Tak więc opisane przez tego autora proporcje płci w sezonie rozrodczym wykazują przewagę samców — po jego zakończeniu natomiast wyrównują się. Interpretacja tego zjawiska, ustalenie czy jest to prawidłowość funkcjonalna, czy wynikająca z metody połowów (większa ruchliwość samców w sezonie rozrodczym i stąd możliwość przeceny ich liczebności) byłaby szczególnie interesująca dla rozważań nad mechanizmami ustalania się proporcji płci w populacji.

Również Z e j d a (1967) wykazał w populacji *C. glareolus* wyrównany stosunek płci przed rozpoczęciem sezonu rozrodczego (51,8%

samców). W kwietniu natomiast występowała już przewaga samców (61,0%), która utrzymywała się do końca miesiąca (62,5%). W następnych miesiącach przezimki charakteryzowały się przewagą samic, a osobniki tegoroczne — przewagą samców.

O przewadze liczbowej samców *C. glareolus* wiosną, a latem samic, donosi również Bergstedt (1965). Hansson (1978) natomiast wykazał, że w latach 1971—1975 w trzech populacjach *C. glareolus*: w południowej, środkowej i północnej Szwecji, proporcje płci nie odbiegały od stosunku 1:1 (z jednym tylko wyjątkiem, gdy obserwowano przewagę samic we wzrastającej liczebnie populacji w środkowej Szwecji w 1973 r.).

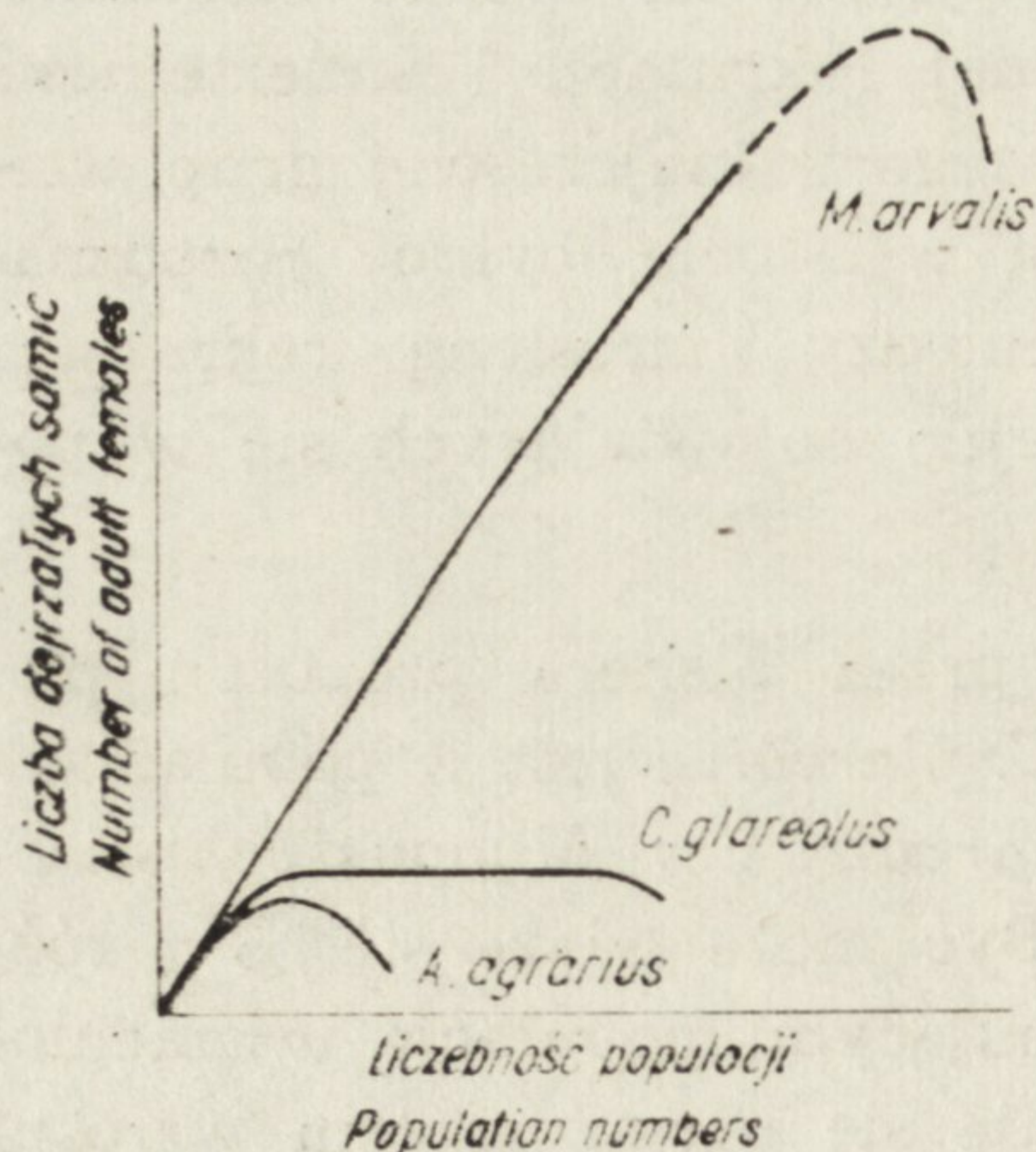
7. Dyskusja

Referowane powyżej wyniki badań nad proporcjami płci *Clethrionomys glareolus* wskazują na istnienie różnic w strukturze płciowej u poszczególnych kategorii osobników. Różnice te zazwyczaj kompensują się prowadząc do ustalenia się ogólnych proporcji płci nie odbiegających od stosunku 1:1. Taki przebieg zjawiska zmusza do zastanowienia się, czy jest on rezultatem prostej zależności matematycznej, wynikającej z wielkości analizowanego zbioru bądź metod połowu, czy rezultatem wzajemnie powiązanych procesów populacyjnych. Wiele danych wskazuje, że wyrównanie proporcji płci dokonuje się na drodze mechanizmów populacyjnych — a mianowicie różnej rekrutacji i śmiertelności samców i samic należących do różnych kategorii (najczęściej grup wiekowych) osobników. Dowodem, że tak jest w istocie, byłoby rozpoznanie zależności typu przyczyna—skutek między określoną rekrutacją i przeżywalnością samców i samic w kolejno pojawiających się w populacji kohortach czy generacjach.

Odkształcenie od przewidywanych przez Fishera proporcji płci 1:1 nie spotykane na ogół w populacjach *C. glareolus* jest w populacjach innych gatunków — takich jak *Microtus arvalis* czy *Myopus schisticolor* — zjawiskiem niemal powszechnym. Być może wiąże się to z różnymi strategiami regulacji liczebności cechującymi populacje wymienionych gatunków. *C. glareolus* charakteryzuje się ograniczaniem wzrostu liczebności populacji przez ograniczanie rozrodczości. Wiąże się to między innymi z ustalaniem się proporcji płci dojrzałych osobników na drodze tendencji terytorialnych, a więc niezależnie od liczebności populacji. W populacjach, u których częstym zjawiskiem są tzw. masowe pojawy i których przedstawicielem jest m.in. *Microtus arvalis* — hamowanie rozrodczości następuje przy dużo wyższych stanach liczebności. Stąd obserwuje się tu swobodne dojrzewanie płciowe osobników (Adam-

czewska-Andrzejewska, Bujalska i Mackin-Rogalska 1979, Bujalska 1980).

Ilustracją przebiegu zmian liczby dojrzałych osobników wraz ze zmianami liczebności w populacjach różnych gatunków gryzoni może być analiza dokonana dla *C. glareolus*, *Apodemus agrarius* (Pall.) i *M. arvalis*. Wskazuje ona, że gatunki te charakteryzują się różnymi wartościami krytycznymi zagęszczenia, powyżej którego następuje hamowanie tempa dojrzewania płciowego (Bujalska 1981) (rys. 2). Różnice w przebiegu powyższego zjawiska u przedstawicieli obu płci obrazują proporcje płci wśród dojrzałych osobników dla danego stanu liczebności populacji. Różnice te wynikać mogą z różnej „wrażliwości” samców i samic na dopuszczalną normę kontaktów z innymi osobnikami tej samej płci czy z odmiennych wymagań przestrzennych cechujących zazwyczaj rozmnażające się samce i samice. Logiczną konsekwencją takiego stanu rzeczy byłoby uzależnienie proporcji płci wśród osobników niedojrzałych płciowo od tempa przechodzenia do kategorii osobników dojrzałych (tempa dojrzewania), śmiertelności i rekrutacji samców i samic tej kategorii osobników, stanowiących „rezerwę” dla osobników dojrzałych. Analiza ekologicznego zachowania się tej właśnie rezerwy dostarczyć może informacji na temat dróg kompensowania się różnic w proporcjach płci całej populacji.



Rys. 2. Trzy krzywe opisujące zależność między liczebnością populacji a liczbą dojrzałych samic (wg Bujalskiej 1981)
Three curves describing relations between the number of adult females and population numbers (acc. to Bujalska 1981)

Przy takim ujęciu zagadnienia osią podziału strukturalnego byłby więc podział na osobniki dojrzałe i niedojrzałe płciowo, a badanie proporcji płci kohort wchodzących w skład obu kategorii osobników wydaje się być jedną z najbardziej obiecujących dróg rozpoznania mechanizmów kształtujących proporcje płci w populacji.

Piśmiennictwo

- Adamczewska-Andrzejewska K., Bujalska G., Mackin-Rogalska R. 1980 — The dynamics of a rodent community in agrocenosis — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, Sér. Sci. biol. 27: 723—729.
- Adamczewska-Andrzejewska K., Nabagło L. 1977 — Demographic parameters and variations in numbers of the common vole — Acta theriol. 22: 431—457.
- Bergstedt B. 1965 — Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linne) in southern Sweden — Oikos, 16: 132—160.
- Buchalczyk A. 1970 — Reproduction, mortality and longevity of the bank vole under laboratory conditions — Acta theriol. 15: 153—176.
- Bujalska G. 1981 — Reproduction strategies in populations of *Microtus arvalis* and *Apodemus agrarius* inhabiting farmland — Pol. ecol. stud. 7 (w druku).
- Fisher R. A. 1959 — The genetical theory of natural selection — Dover, New York, ss. 291.
- Hansson L. 1978 — Sex ratio in small mammal populations as affected by the patterns of fluctuations — Acta theriol. 23: 203—212.
- Ivanter E. W. 1975 — Populacionnaja ekologija melkich mlekopitajuščich taežnogo severo-zapada SSSR — Nauka, Leningrad, ss. 246.
- Kaleta O. 1971 — Seasonal trends in the sex ratio of the grey sided vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) — Ann. Zool. fen. 8: 452—455.
- Kalela O., Oksala T. 1966 — Sex ratios in the wood lemming, *Myopus schisticolor* (Lilljeb) in nature and captivity — Annl. Univ. turku. Ser. A, 37: 5—25.
- Myers J. H., Krebs C. J. 1971 — Sex ratios in open and enclosed vole populations: demographic implications — Am. Nat. 105: 325—344.
- Myllymäki A. 1975 — Social mechanisms in the populations control of microtine rodents — Ecol. Bull. 19: 241—254.
- Myllymäki A. 1977 — Demographic mechanisms in the fluctuating populations of the field vole *Microtus arvalis* — Oikos, 29: 468—493.
- Pelikán J. 1965 — Reproduction, population structure and elimination of males in *A. agrarius* — Zool. Listy, 14: 317—332.
- Pelikán J. 1970 — Sex ratio in three *Apodemus* species — Zool. Listy, 18: 23—34.
- Pianka E. 1974 — Evolutionary ecology — Harper and Row, New York, ss. 356.
- Zeida J. 1967 — Mortality of *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a bottomland forest in 1964 — Zool. Listy, 16: 221—238.

Summary

A review of papers on sex ratio in populations of *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780 is given. The secondary sex ratio (at the moment of birth) is almost always 1:1, only in some cases — cohorts born in the second half of the reproduction season — there is a prevalence of males (up to 72% of males). The tertiary sex ratio (among sexually immature individuals) varies with a tendency to male prevalence, and only in populations having a low density the sex ratio is equal to 1:1. Quarternary sex ratio (among sexually mature individuals)

shows a prevalence of females in the majority of cases. This is of special significance for the fluctuations of populations numbers.

It seems that sex ratio of individuals of a current year shows usually the prevalence of males (especially in the first months of life). When these individuals constitute 90% of population the sex ratio in this category of individuals becomes even (Table I).

General sex ratio (for the entire population) has a much lower variability than sex ratio in distinguished categories of individuals. This observation as well as the analysis with regard to changes in sex ratio together with increasing population numbers (with increasing population numbers differences in sex ratio tend to decrease) (Fig. 1) point to the existence of group reactions in the population responsible for the formation of a determined sex ratio.

The relation between sex ratio and demographical strategy in populations of small rodents is discussed (Fig. 2). The necessity of examining the sex ratio as regards the division into sexually mature and immature individuals and within them into cohorts of the same age has been pointed out.