

Gabriela Bujalska

Instytut Ekologii PAN
Dziekanów Leśny
05-092 Łomianki

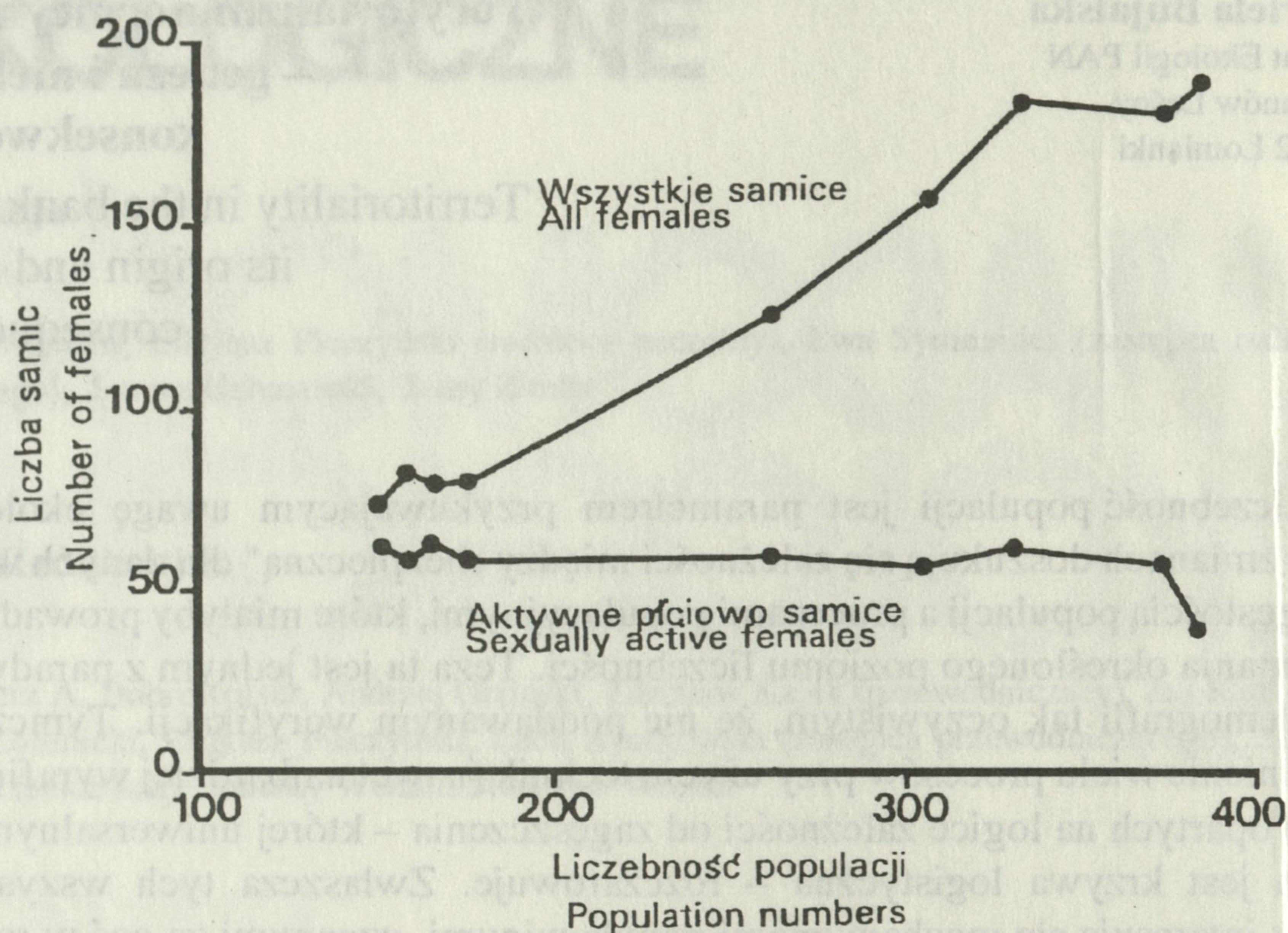
Terytorializm nornicy rudej – geneza i niektóre konsekwencje

Territoriality in the bank vole,
its origin and some
consequences

Liczebność populacji jest parametrem przykuwającym uwagę ekologów. W jej zmianach doszukują się zależności między „bezpieczną” dla danych warunków gęstością populacji a procesami populacyjnymi, które miałyby prowadzić do utrzymania określonego poziomu liczebności. Teza ta jest jednym z paradygmatów demografii tak oczywistym, że nie poddawany weryfikacji. Tymczasem wyjaśnienie wielu procesów przy użyciu technik (nawet najbardziej wyrafinowanych) opartych na logice zależności od zagęszczenia – której uniwersalnym modelem jest krzywa logistyczna – rozczarowuje. Zwłaszcza tych wszystkich, którzy interesują się mechanizmami populacyjnymi, uznanymi za coś w rodzaju pasów transmisyjnych między gęstością populacji a procesami odpowiedzialnymi za kierunek jej zmian. Mnożą się dowody, że teoria zależnej od zagęszczenia regulacji liczebności jest w wielu przypadkach niespójna i nielogiczna. Szczególnie w zastosowaniu do takich gatunków zwierząt, do których należy nornica ruda (*Clethrionomys glareolus*).

Jedną z przesłanek uprawniających do krytycznego spojrzenia na teorię zależności od zagęszczenia są wyniki analizy behawioru przestrzennego nornicy. Indywidualny terytorializm dojrzałych samic, a grupowy dojrzałych samców, i ich pozorny związek z liczebnością całej populacji zmusza do głębszej analizy przestrzennych relacji pomiędzy osobnikami. W ich zrozumieniu mogą tkwić korzenie faktycznych, wzajemnych powiązań elementów struktury przestrzennej i ich związków z gęstością populacji. Jednak najpierw należałoby rozstrzygnąć, czy istnieją przyczynowo–skutkowe zależności między procesami populacyjnymi a liczebnością całej populacji, czy może raczej z liczebnością elementów jej struktury. Innymi słowy: czy wszystkie osobniki w podobny sposób reagują na bodźce, czy też istnieją w populacji frakcje wyróżniające się intensywnością bądź kierunkiem reakcji. Zilustrować to można przykładem.

W populacji nornicy rudej zamieszkującej Wyspę Dzikiej Jabłoni wykryto zaskakujące zjawisko (rys. 1): liczba dojrzałych samic była stała w sezonie rozrodczym i nie zależała od liczebności populacji (B u j a l s k a 1970). Obserwacja ta mieściła się dobrze w ramach ugruntowanego w owych czasach poglądu (którego podstawy empiryczne tkwiły głównie w wynikach badań nad laboratoryjnymi populacjami myszy domowej) o regulacyjnej roli rozrodczości. Rozrodczość miała wzrastać, gdy liczebność populacji zmniejszała się i odwrotnie: spadać,



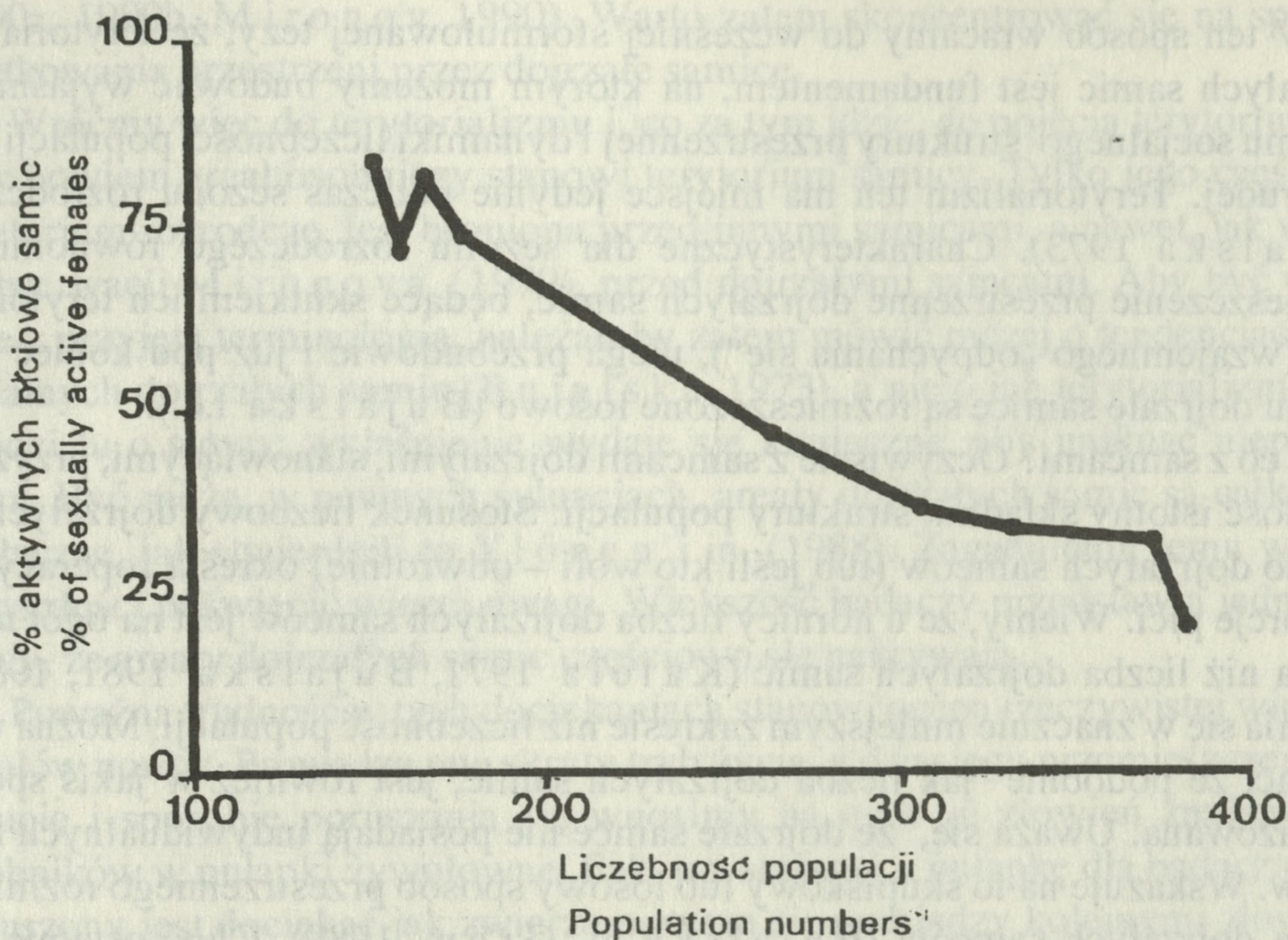
Rys. 1. Zmiany liczby samic w populacji nornicy rudej podczas sezonu rozrodczego (według danych Bujalskiej 1970)

Changes of the number of females in a population of the bank vole during the breeding season (data after Bujalska 1970)

gdy liczebność populacji rosła. W ten sposób zmiany rozrodczości podporządkowane były prawom narzuconym przez liczebność populacji, a „celem” ich działania miało być utrzymanie optymalnej liczebności. Dopatrywanie się we wszystkich układach (w tym przyrodniczych) symptomów samoregulacji, działającej poprzez ujemne sprzężenie zwrotne, było objawem mechanistycznej interpretacji zjawisk natury. Wynik empirycznych obserwacji przedstawiony na rys. 1 mógł więc być (po przetworzeniu) interpretowany w kategoriach procesu „regulowanego” przez liczebność populacji (rys. 2).

Zdarza się jednak (w nauce nader często), że te same fakty, w różny sposób uporządkowane, mogą ilustrować odmienne tezy. Otóż w tym przypadku alternatywą procesów zależnych od zagęszczenia jest hipoteza terytorializmu dojrzałych samic. Terytorializm rozrodczy jest częstym zjawiskiem u ptaków (Watson i Jenkins 1968, Krebs 1971). O powszechności terytorializmu samic nornicy przekonują zarówno wyniki obserwacji terenowych, eksperymentów prowadzonych w warunkach naturalnych, jak też wyniki badań modelowych (Bujalska 1973, 1985, Saitoh 1981, Bondrup-Nielsen i Ims 1986, Ylönen i in. 1988, Bujalska i Grüm 1989).

Sezon rozrodczy nornicy trwa ok. 6 miesięcy, a wchodzące do populacji, urodzone w danym sezonie osobniki są wkrótce zdolne do osiągnięcia dojrzałości płciowej. Terytorializm samic jest więc przyczyną procesu stabilizowania zagę-



Rys. 2. Zmiany procentu samic dojrzałych płciowo podczas sezonu rozrodczego (według danych Bujalskiej 1970)

Changes of the percentage of sexually active females during the breeding season (data after Bujalska 1970)

szczenia (liczby osobników przypadających na jednostkę powierzchni) frakcji zdolnych do rozrodu samic. Wyłączność użytkowania przez samicę pewnego wycinka jej areału osobniczego, tzw. terytorium rozrodczego (ang. breeding territory), jest warunkiem umożliwiającym osiągnięcie dojrzałości płciowej. Długi sezon rozrodczy i na ogół lepsza przeżywalność osobników niedojrzałych płciowo przyczyniają się do powstawania „nadmiaru” niedojrzałych płciowo samic. Z tego względu możliwe jest stałe zastępowanie ginących osobników dojrzałych przez nowo dojrzewające. Ten proces „podtrzymuje” niejako liczebność populacji. Istnieje jednak i proces przeciwny: niedopuszczanie do wzrostu gęstości frakcji rozmnażających się samic, a zatem i gęstości całej populacji. Dzieje się to poprzez hamowanie tempa dojrzewania płciowego samic nie posiadających terytorium rozrodczego. Dojrzewają płciowo tylko te samice, które posiadają do wyłącznego użytku pewną przestrzeń, nie odwiedzaną przez inne samice.

Terytorialne zachowanie samic i ich konsekwencje stanowią „filar” organizacji socjalnej w populacjach nornicy rudej i zmuszają do odrzucenia hipotezy o zależnym od zagęszczenia populacji rozrodzie i wzroście liczebności. Zagęszczenie bowiem całej populacji nie wpływa na współzależności pomiędzy samicami. Tylko wymagania przestrzenne samic określają ich wzajemne relacje: interakcje pomiędzy samcami oraz samcami i samicami nie wydają się mieć wpływu na zagęszczenie frakcji dojrzałych płciowo samic.

W ten sposób wracamy do wcześniej sformułowanej tezy, że terytorializm dojrzałych samic jest fundamentem, na którym możemy budować wyjaśnienia systemu socjalnego struktury przestrzennej i dynamiki liczebności populacji nornicy rudej. Terytorializm ten ma miejsce jedynie podczas sezonu rozrodczego (Bujalska 1973). Charakterystyczne dla sezonu rozrodczego równomierne rozmieszczenie przestrzenne dojrzałych samic, będące skutkiem ich terytorializmu (wzajemnego „odpychania się”), ulega przebudowie i już pod koniec tego sezonu dojrzałe samice są rozmieszczone losowo (Bujalska l.c.).

A co z samcami? Oczywiście z samcami dojrzałymi, stanowiącymi, przynajmniej, dość istotny składnik struktury populacji. Stosunek liczbowy dojrzałych samic do dojrzałych samców (lub jeśli kto woli – odwrotnie) określa „operacyjne” proporcje płci. Wiemy, że u nornicy liczba dojrzałych samców jest na ogół nieco niższa niż liczba dojrzałych samic (Kalela 1971, Bujalska 1981, 1986) i zmienia się w znacznie mniejszym zakresie niż liczebność populacji. Można więc przyjąć, że podobnie jak liczba dojrzałych samic, jest również w jakiś sposób stabilizowana. Uważa się, że dojrzałe samce nie posiadają indywidualnych terytoriów. Wskazuje na to skupiskowy lub losowy sposób przestrzennego rozmieszczenia dojrzałych samców (Bujalska i Grüm 1989). Choć ostatnie, nie opublikowane jeszcze wyniki analiz materiału zebranego na Wyspie Dzikiej Jabłoni wskazują, że być może i tu można doszukać się zjawisk terytorialnych, notabene ściśle związanych z terytorializmem dojrzałych samic.

W świetle dotychczasowych badań (Viitala 1977, Wiger 1982, Bujalska i Grüm 1989, Bujalska 1990a, 1990b) dojrzałe płciowo samce nornicy łączą się w grupy nazywane klanami (Brown 1966). Arealy osobnicze członków klanu w znacznym stopniu na siebie zachodzą, ale przestrzeń zasiedlona przez klan nie jest odwiedzana przez samce z sąsiedniego klanu. Można więc mówić o terytorium klanu.

Arealy osobnicze dojrzałych samców są znacznie większe od arealów dojrzałych samic (Bujalska i Grüm 1989). W obrębie arealu dojrzałego samca znajdują się arealy co najmniej dwóch dojrzałych samic; wydaje się, iż jest to jeden z warunków osiągnięcia przez samca dojrzałości płciowej (Bujalska i Grüm l.c.). Jeśli tak, to warunki określające osiąganie dojrzałości płciowej przez samce i samice nie są symetryczne. Osiąganie dojrzałości przez samice wynika z terytorialnych interakcji pomiędzy nimi, natomiast osiąganie dojrzałości przez samce zależy przede wszystkim od dostępności dojrzałych samic (Bujalska i Grüm l.c.). Wykazano, że średnia wielkość arealu osobniczego dojrzałych samic maleje wraz ze wzrostem ich liczebności. Zależności takiej nie stwierdzono jednak u dojrzałych samców: średnia wielkość ich arealów zmieniała się natomiast wprost proporcjonalnie do średniej wielkości arealów dojrzałych samic (Bujalska w opracowaniu). Tak więc rozpatrując strukturę przestrzenną populacji nornicy można wszystko zacząć ab ovo, czyli od arealu dojrzałej samicy. Mamy tu więc do czynienia z układem gynocentrycznym (Bujalska

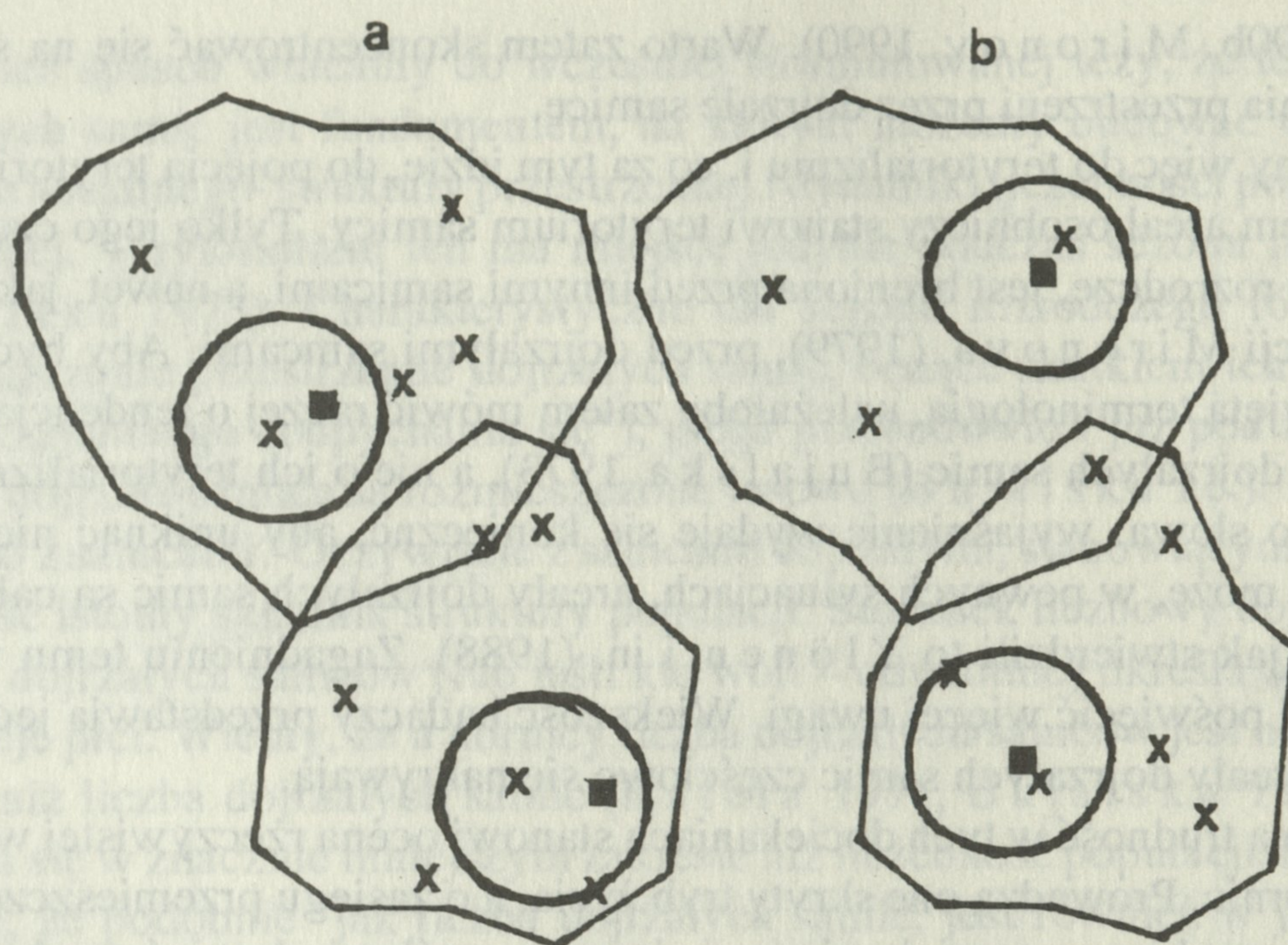
1990a, 1990b, Mironov 1990). Warto zatem skoncentrować się na sposobie użytkowania przestrzeni przez dojrzałe samice.

Wróćmy więc do terytorializmu i, co za tym idzie, do pojęcia terytorium. Nie cały bowiem areal osobniczy stanowi terytorium samicy. Tylko jego część, tzw. terytorium rozrodcze, jest broniona przed innymi samicami, a nawet, jak wynika z obserwacji Mironova (1979), przed dojrzałymi samcami. Aby być w zgodzie z przyjętą terminologią, należałoby zatem mówić raczej o tendencjach terytorialnych dojrzałych samic (Bujalska 1973), a nie o ich terytorializmie. Nie chodzi tu o słowa: wyjaśnienie wydaje się konieczne, aby uniknąć nieporozumień. Być może, w pewnych sytuacjach, arealy dojrzałych samic są całkowicie rozłączne, jak stwierdzili to Ylönen i in. (1988). Zagadnieniu temu warto w przyszłości poświęcić więcej uwagi. Większość badaczy przedstawia jednak dowody, że arealy dojrzałych samic częściowo się nakrywają.

Poważną trudność w tych dociekaniach stanowi ocena rzeczywistej wielkości arealów nornic. Prowadzą one skryty tryb życia, a o zasięgu przemieszczeń, marszrucie i sposobie poruszania się wnosimy na ogół ze złowień znakowanych osobników w pułapki żywołowne. Fakt ten stanowi... pułapkę dla badacza, który zmuszony jest dociekać jak zwierzę porusza się pomiędzy kolejnymi złowieniami i jak pułapka modyfikuje jego sposób poruszania się (Andrzejewski i Babińska-Werka 1986, 1988, Bujalska 1988b, 1989, 1990c, Grüm 1988).

Stąd już jeden krok do postawienia pytania: jak oszacować wielkość terytorium samicy? Pomijam tu możliwość bezpośrednich obserwacji wizualnych, czy przy zastosowaniu telemetrii lub znakowania pierwiastkami radioaktywnymi. Techniki te umożliwiają prowadzenie badań nad ograniczoną liczbą osobników choć, z drugiej strony, mogłyby pomóc wyjaśnić szereg interesujących kwestii, jak np. stopień izolacji terytoriów poprzez różny czas użytkowania tego samego fragmentu przestrzeni.

Oszacowanie wielkości terytorium ma istotne znaczenie dla zrozumienia genezy terytorializmu. Naumov (1948) przypuszcza, że terytorium stanowi najbliższe otoczenie gniazda, w którym znajdują się młode. Tłumaczyłoby to ochronę tego miejsca także przed dojrzałymi samcami. Ale nie chodzi tu prawdopodobnie tylko o względy bezpieczeństwa. Według Naumova (l.c.) miejsce, w którym można zbudować gniazdo jest rekwizytem o pierwszorzędym znaczeniu, ograniczającym swobodę przemieszczeń rozmnażającej się samicy. Po pierwsze dlatego, że nornice należą do zwierząt niezbyt dobrze kopiających i wobec tego często korzystają z już istniejących schronień, a po drugie, mioty są przenoszone z gniazda do gniazda wskutek nagromadzenia się w nim nieczystości i pasożytów (Naumov l.c.). Przenoszenie młodych oznaczać może przesuwanie się terytorium w różne części arealu osobniczego samicy (rys. 3). Krótkotrwały pobyt w jednym gnieździe (a więc częsta zmiana adresu samicy!) stwarza trudno-



Rys. 3. Schemat ilustrujący ideę przesuwania się terytorium w obrębie arealu osobniczego dojrzałej płciowo samicy

a – przed przesunięciem, *b* – po przesunięciu. Wielobok symbolizuje areal osobniczy, koło symbolizuje terytorium. Kwadratami zaznaczono położenie gniazd, a krzyżykami – stanowiska pokarmowe

Schematic representation of the idea of the territory shift within home range of the sexually active female

a – prior to the shift, *b* – after the shift. Polygons represent home ranges, circles represent territories. Locations of the nests indicated by the squares, and feeding stations are marked by "X"

ści w określeniu wielkości terytorium. Pokonanie tych trudności jest jednym z najważniejszych wyzwań stojących przed badaczami.

Z obserwacji wizualnych Mironova (1979, 1990) wynika, że stopień zachodzenia na siebie arealów dojrzałych samic nornicy waha się w granicach 12–18%, co przy ocenionej przez niego wielkości arealu na 147–387 m² może oznaczać, że wielkość terytorium zmienia się w granicach 70–317 m². Z danych uzyskanych metodą CMR na Wyspie Dzikiej Jabłoni wynika, że wskaźnik zachodzenia arealów dojrzałych samic jest znacznie wyższy, a w rezultacie terytorium samicy w skrajnych przypadkach wynosi zaledwie ok. 150 m² (Bujalska w opracowaniu).

Jedno wszak wydaje się bezsprzeczne: terytorium to tylko fragment arealu dojrzałej samicy i to fragment mniejszy niż np. areal osobniczy niedojrzałego płciowo osobnika (zarówno samca jak i samicy). Można stąd wywnioskować, że terytorium nie wystarcza do zaspokojenia wszystkich potrzeb osobnika (np. do pomieszczenia kilku stanowisk pokarmowych oraz schronień, w których zwierzę odpoczywa). Szczególnie istotne dla dalszych rozważań jest sprawdzenie, czy wystarcza do zaspokojenia potrzeb pokarmowych samicy i karmionego przez nią potomstwa? Sądząc na podstawie wielkości arealów osobniczych niedojrzałych płciowo osobników – nie. Do negatywnej odpowiedzi skłania także rozmieszcze-

nie stanowisk pokarmowych w obrębie całego areału samicy, nie tylko w obrębie terytorium (rys. 3).

A więc, czy terytorializm utrwał się w toku ewolucji dlatego, że zapewniał „środki utrzymania” samicy i jej potomstwu, czy też u podstaw jego wykształcenia się leżą inne przyczyny, np. bezpieczeństwo potomstwa? Gdyby w grę wchodziły głównie względy pokarmowe, to należałoby oczekiwać, że terytorium będzie co najmniej równe powierzchni areałowi osobnika niedojrzałego płciowo. A przecież nie jest. Natomiast za tym, że chodzi tu o względy bezpieczeństwa przemawia właśnie fakt niewielkich jego rozmiarów. Jak wynika z obliczeń Grüma (1988) jest mało prawdopodobne, aby dojrzała samica – zmuszona do wielokrotnej w ciągu doby obecności w gnieździe z młodymi – mogła aktywnie bronić granic całego areału.

O dużym znaczeniu terytorializmu i terytorium dla współczesnej ekologii populacji nornicy może świadczyć coraz więcej prac, traktujących terytorializm z punktu widzenia teorii ewolucji (Ostfeld 1985, 1990), analizujących jego związek z pojemnością środowiska (Bujalska 1975, 1988a, 1990a, 1990b, Andrzejewski i Mazurkiewicz 1976, Saitoh 1981, 1985, Ylönen i in. 1988, Ostfeld 1985, 1990), czy też jego konsekwencje dla struktury i dynamiki populacji (Bujalska i Grüm 1989).

Czy można jednak określić istotę stosunków przestrzennych pomiędzy osobnikami, których jedną z form stanowi terytorializm, na podstawie dotychczas uzyskanych wyników, bez dodatkowych badań? W jaki sposób udowodnić rolę – a więc i genezę – terytorializmu nornic? Pytania te wynikają ze sporu o źródła terytorializmu samicy nornicy (Ostfeld 1990, 1991, Bujalska 1991). A może w poszukiwaniu strategii osobniczych niepotrzebnie wnikamy w strukturę przestrzenną populacji? Czy przestrzenne aspekty relacji międzyosobniczych winny stanowić punkt wyjścia dla rozważań nad demografią i dynamiką liczebności?

Jedno jest pewne: kierunek, doszukujący się wpływu zagęszczenia populacji na zachowanie się jej członków, a więc poszukujący mechanizmów autoregulacji zagęszczenia, nie spełnił oczekiwań. Nie stworzył spójnej teorii, wyjaśniającej zależności międzyosobnicze w całej ich różnorodności oraz ich związki ze strukturą populacji i dynamiką jej liczebności. Teraz, idąc za głosem niektórych teoretyków (den Boer 1968, Gliwicz 1978, Łomnicki 1978) i na przekór temu, co sama niegdyś głosiłam (Bujalska 1978), proponuję wrócić do źródeł, tj. do osobnika i jego związków z najbliższym otoczeniem.

Piśmiennictwo

Andrzejewski R., Babińska-Werka J. 1986 – Bank vole populations: are their densities really high and individual home range small? – Acta Theriol. 31: 409–422.

- Andrzejewski R., Babińska-Werka J. 1988 – Czy nie lepiej zajrzeć do lasu? – *Wiad. Ekol.* 34: 78–84.
- Andrzejewski R., Mazurkiewicz M. 1976 – Abundance of food supply and size of bank voles home range – *Acta Theriol.* 21: 237–256.
- Boer P. J., den 1968 – Spreading of risk and stabilization of animal numbers – *Acta Biotheor.* 18: 165–194.
- Bondrup-Nielsen S., Ims R. A. 1986 – Reproduction and spacing behaviour of females in a peak density population of *Clethrionomys glareolus* – *Holarct. Ecol.* 9: 109–112.
- Brown L. E. 1966 – Home range and movement of small mammals – *Symp. Zool. Soc. Lond.* 18: 111–142.
- Bujalska G. 1970 – Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) – *Acta Theriol.* 15: 381–413.
- Bujalska G. 1973 – The role of spacing behaviour among females in the regulation of the reproduction in the bank vole – *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 19: 463–472.
- Bujalska G. 1975 – The effect of supplementary food on some parameters in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) – *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, Ser. Sci. Biol.* 23: 23–28.
- Bujalska G. 1978 – Przygody ekologów w krainie czarów [W: „Przygody ekologów i ewolucjonistów w krainie superorganizmów” (dyskusja)] – *Wiad. Ekol.* 24: 293–294.
- Bujalska G. 1981 – Proces kształtowania się struktury płciowej w populacjach nornicy rudej (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) – *Wiad. Ekol.* 27: 37–48.
- Bujalska G. 1985 – Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species, with special reference to an island population of *C. glareolus* – *Ann. Zool. Fenn.* 22: 331–342.
- Bujalska G. 1986 – Sex ratio in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) – *Acta Theriol.* 31: 71–78.
- Bujalska G. 1988a – Life history consequences of territoriality in the bank vole [W: *Evolution of life histories of mammals*. Red. M. S. Boyce] – Yale Univ. Press, New Haven, 75–90.
- Bujalska G. 1988b – Populacje nornicy rudej: czy rzeczywiście ich zagęszczenie jest małe a arealy osobnicze duże? – *Wiad. Ekol.* 34: 74–78.
- Bujalska G. 1989 – Trap line and trap grid as methods of estimation of population parameters in the bank vole inhabiting Crabapple Island – *Acta Theriol.* 34: 325–337.
- Bujalska G. 1990a – Social system of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (W: *Social systems and population cycles in voles*. Red. R. H. Tamarin, R. S. Ostfeld, S. R. Pugh, G. Bujalska) – Birkhauser Verl., Basel, 155–167.
- Bujalska G. 1990b – Struktura i organizacja socjalna nornicy rudej – *Wiad. Ekol.* 36: 187–202.
- Bujalska G. 1990c – O zagęszczeniu populacji i arealach osobniczych nornicy rudej – *Wiad. Ekol.* 36: 213–218.
- Bujalska G. 1991 – The ecology of territoriality in bank voles – *TREE*, 6: 300–301.
- Bujalska G., Grüm L. 1989 – Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) and its demographic consequences: a model – *Oecologia (Berl.)*, 80: 70–81.
- Gliwicz J. 1978 – Ja to kupuję [W: „Przygody ekologów i ewolucjonistów w krainie superorganizmów” (dyskusja)] – *Wiad. Ekol.* 24: 298–299.
- Grüm L. 1988 – W sprawie pojęcia „areal osobniczy” i zasad porównywania jego charakterystyki – *Wiad. Ekol.* 34: 61–71.
- Kalela O. 1971 – Seasonal trends in the sex ratio of the grey sided vole, *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) – *Ann. Zool. Fenn.* 8: 452–455.
- Krebs J. R. 1971 – Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. – *Ecology*, 52: 2–22.

- Łomnicki A. 1978 – Przygody ekologów i ewolucjonistów w krainie superorganizmów – Wiad. Ecol. 24: 249–259.
- Mironov A. D. 1979 – Territorialnoe povedenie ryżej polevki *Clethrionomys glareolus* Schreb. – Avtoref. dissert. Leningr. Univ.
- Mironov A. D. 1990 – Spatial and temporal organization of populations of the bank vole *Clethrionomys glareolus* (W: Social systems and population cycles in voles. Red. R. H. Tamarin, R. S. Ostfeld, S. R. Pugh, G. Bujalska) – Birkhauser Verl., Basel, 181–192.
- Naumov N. P. 1948 – Očerki sravnitelnoj ekologii myševidnych gryzunov – Izd. AN SSSR, Moskva.
- Ostfeld R. S. 1985 – Limiting resources and territoriality in microtine rodents – Am. Nat. 126: 1–15.
- Ostfeld R. S. 1990 – The ecology of territoriality in small mammals – TREE, 5: 411–415.
- Ostfeld R. S. 1991 – Reply from R. Ostfeld – TREE, 6: 301–301.
- Saitoh T. 1981 – Control of female maturation in high density populations of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* – J. Anim. Ecol. 50: 79–87.
- Saitoh T. 1985 – Practical definition of territory and its application to the spatial distribution of voles – J. Ethol. 3: 143–149.
- Viitala J. 1977 – Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) – Ann. Zool. Fenn. 14: 53–93.
- Watson A., Jenkins D. 1968 – Experiments on population control by territorial behavior in red grouse – J. Anim. Ecol. 37: 595–614.
- Wiger R. 1982 – Roles of self regulatory mechanisms in cyclic populations of *Clethrionomys* with special reference to *C. glareolus*: a hypothesis – Oikos, 38: 60–71.
- Ylönen H., Kojola T., Viitala J. 1988 – Changing female spacing behaviour and demography in an enclosed population of *Clethrionomys glareolus* – Holarct. Ecol. 11: 286–292.

Summary

Literature survey suggests importance of territorial behaviour of bank voles for understanding population theory as well as for the origin of territoriality. The assessment of territory size in sexually active females seems to be badly needed to verify the conclusions. According to tentative postulates, based on rough estimates of the territory size in sexually active females, the territory size cannot provide enough food resources for the female and its progeny. The defendable territory seems to be limited to the closest vicinity on the nest. Hence, it can be postulated that an important function of female territory is to assure security for the nestlings rather than to assure food resources. Besides, the social system in this species can be called gynocentric, and the home range size in sexually active males depends on that in sexually active females.

(wpłynęło: 9 IX 1991 r.)