

Joanna Gliwicz

Zakład Łowiectwa SGGW-AR  
ul. Rakowiecka 26/30  
02-528 Warszawa

## Struktura wiekowa a organizacja socjalna populacji gryzoni

### Age structure and social organization of rodent population

#### 1. Sformułowanie hipotezy

W toczonych ostatnio na łamach „Wiadomości Ekologicznych” dyskusjach na temat, czym są układy ekologiczne w ogóle, a populacja w szczególności (Andrzejewski 1977, Łomnicki 1978b i liczne głosy w dyskusjach nad tymi artykułami), bardzo wyraźnie zaznaczyła się różnica poglądów na problem, czy populacja jest zintegrowanym układem, czy też po prostu zbiorem osobników. Wyznaczający pierwszy pogląd zakładają, że osobniki współwystępujące w środowisku są w pewien sposób zorganizowane i że ich miejsce w organizacji populacji decyduje w znacznym stopniu o ich właściwościach i losach; drugi — że o losie każdego osobnika przesądzają jego własne cechy, a właściwości populacji wynikają z cech jej osobników. Ten ostatni pogląd najczęściej głoszą ekolodzy, których doświadczenia płyną z badań nad bezkręgowcami, trudno bowiem doszukać się im w badanych przez siebie populacjach istnienia organizacji integrującej osobniki. Natomiast przez badaczy populacji kręgowców wyższych dość powszechnie akceptowane jest istnienie takiej organizacji pod postacią hierarchii socjalnej, ale nie w pełni jeszcze wyjaśnione są zasady tworzenia się tej organizacji i jej ewolucyjne podstawy.

I tak na przykład w wolno żyjących populacjach gryzoni do ogólnie uznanych przejawów funkcjonowania takiej organizacji należy zróżnicowanie osobników populacji pod względem wielkości areału osobniczego, zajmowania lepszych lub gorszych płatów środowiska, czasu wzmożonej aktywności dobowej, częstości odwiedzania pułapek z przynętą (a więc atrakcyjnych); przy czym największe areały, najdogodniejsze siedliska, itp. przypadają w udziale oczywiście osobnikom o wysokiej pozycji socjalnej. Przykłady zróżnicowania pod względem tych cech osobników w populacji można w piśmiennictwie znaleźć bez trudu; są też prace omawiające bardziej bezpośrednie relacje pomiędzy osobnikami zajmującymi różne miejsca w hierarchii socjalnej, polegające na wzajemnym unikaniu się lub tolerowaniu pewnych grup osobników (m.in. Raj-ska - Jurgiel 1976). Z obserwacji prowadzonych przez różnych badaczy przede wszystkim w populacjach ryb akwaryjnych, stadnych ptaków i myszy laboratoryjnych wynika, że dominację spowodowaną wysoką pozycją socjalną uzyskują zazwyczaj osobniki silniejsze nad słabszymi, doj-



rzale nad młodymi, większe nad mniejszymi, przebywające na własnym terenie nad intruzami, dłużej przynależące do stada (populacji) nad nowymi (Allee i in. 1958, Petrusiewicz 1959, 1965). Nadal jednak nie jest jasne, czy cechy predestynujące osobnika do zajęcia określonego miejsca w organizacji socjalnej są dziedziczne, czy też natury pozagenetycznej; jaka jest relacja pomiędzy czynnikami tworzącymi organizację socjalną a siłami doboru naturalnego. Wszystko to razem daje odczucie, że organizacja socjalna jest pojęciem mglistym, ukutym na wzór i podobieństwo społeczeństw ludzkich, bardziej postulatem badaczy niż realnie istniejącym atrybutem populacji.

Tymczasem chciałabym tu lansować tezę, że zasady tworzenia się hierarchii socjalnej są, przynajmniej w populacjach gryzoni (a sądzę, że u większości ssaków) bardzo proste, że jest ona oparta na strukturze wiekowej. Osobniki starsze<sup>1</sup> zajmują w hierarchii populacji wysokie miejsca, a najmłodsze (ale już samodzielne) stoją na samym jej dole. Oznacza to, że (1) losy osobnika w populacji zdeterminowane są cechą pozagenetyczną; (2) oparta na wieku pozycja socjalna rodziców nie może zostać przekazana potomstwu; (3) wszelkie inne korzystne cechy (w tym genetyczne, faworyzowane aktualnie przez siły doboru naturalnego) mogą jedynie rozstrzygać o wyższej pozycji ich nosiciela wśród grona rówieśników, tj. osobników o podobnym statusie w hierarchii całej populacji.

Choć w piśmiennictwie populacyjnym przewijają się sugestie, że miejsce w organizacji socjalnej może być zależne m.in. od wieku osobnika, nikt dotychczas nie próbował uzasadnić tego poglądu, ani nie zastanawiał się nad konsekwencjami z niego wynikającymi. Na poparcie przedstawionej tu hipotezy przytoczyć można następujące argumenty:

Po pierwsze — znajduje ona potwierdzenie we wspomnianych powyżej obserwacjach, w wyniku których ustalano cechy dominantów. Osobniki starsze bowiem są zarazem dojrzałe płciowo, silniejsze, większe, dłużej przebywają w populacji i wcześniej ustalają swe areały niż osobniki młodsze. Mają więc wszelkie atuty, aby być dominantami.

Po drugie — hierarchia oparta na wieku jest w świecie ssaków szeroko rozpowszechniona; etologowie badający organizację stad naczelnych, drapieżnych czy kopytnych zwykli przypisywać rolę dominantów zwierzętom starszym.

Po trzecie — znaleziono szereg przykładów wskazujących na to, że takie wymienione uprzednio charakterystyki, jak wielkość areału, łowność, itp., mogące zdaniem badaczy populacji świadczyć o pozycji socjalnej osobników w populacji, są zarazem charakterystykami zależnymi od wieku.

Po czwarte — implikacją wynikającą z tej hipotezy jest m.in. zdolność populacji do zachowania stabilności w zmiennym środowisku.

## 2. Przykłady

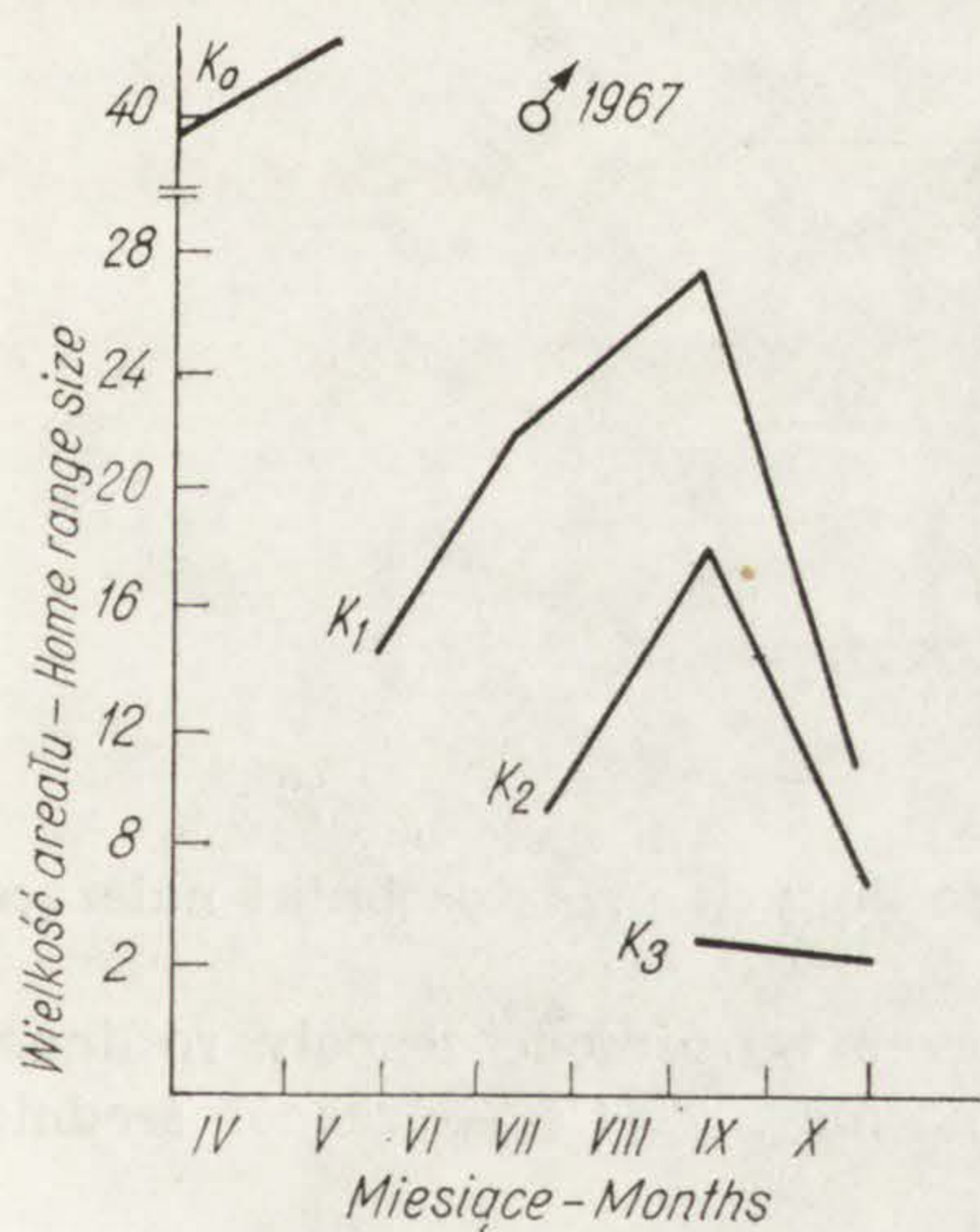
Wszystkie przykłady, które zostaną tu przytoczone, pochodzą z prac nad wyspą populacją nornicy rudej (*Clethrionomys glareolus*, Schr.). Należy przypuszczać, że w izolowanej populacji żyjącej w znacznym za-

<sup>1</sup> Chciałoby się powiedzieć „najstarsze”, ale należy przypuszczać, że po przekroczeniu pewnego wieku status osobnika w populacjach zwierzęcych ulega obniżeniu.



gęszczeniu na ograniczonej przestrzeni i wykazującej wysoki stopień ustabilizowania procesów i parametrów organizacja socjalna jest szczególnie ostro wyrażona, toteż zaczerpnięte z jej badań przykłady są ilustratywne.

W populacji tej wyróżniano w każdym sezonie rozrodczym 5 grup wiekowych, tzw. kohort (Gliwicz i in. 1968): przezimki —  $K_0$ , kohortę wiosenną —  $K_1$ , letnią —  $K_2$ , letnio-jesienną —  $K_3$  i jesienną —  $K_4$  (w niektórych latach bardzo nieliczną). Osobniki badanej populacji były silnie zróżnicowane pod względem wielkości areału, częstości odwiedzania pułapek (czyli łowności) oraz użytkowania siedlisk o różnym stopniu atrakcyjności, a wielkości poszczególnych wskaźników były tym wyższe, im do starszej grupy wiekowej należał osobnik. Raz ustalona pozycja danej grupy wiekowej utrzymywała się przez cały sezon rozrodczy, dopiero po zakończeniu rozrodu (w październiku) zróżnicowanie osobników malało. Zjawisko to dla wskaźnika wielkości areału ilustruje rysunek 1 (Mazurkiewicz 1971), dla łowności — rysunek 2 (Gliwicz 1970), a dla wskaźnika zasiedlenia różnych płatów środowiska — rysunek 3 (Bock 1972).



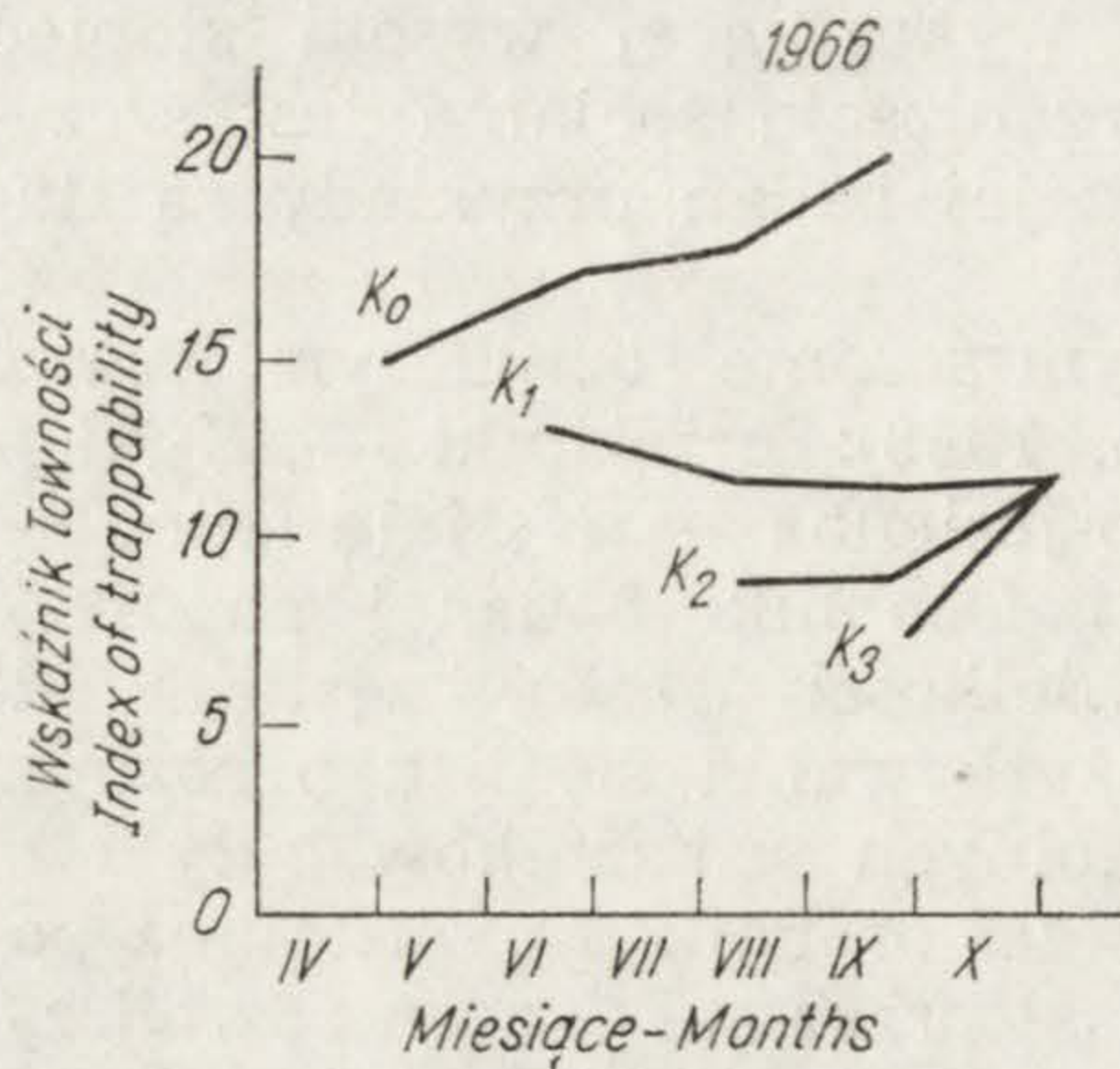
Rys. 1. Średnia wielkość areału osobniczego samców z różnych kohort ( $1=225 \text{ m}^2$ ) (Mazurkiewicz 1971)

Mean home range size of males of different cohorts ( $1=225 \text{ m}^2$ ).

The younger the cohort the smaller the home range (Mazurkiewicz 1971).  $K_0$  — overwintered individuals,  $K_1$  — born in early spring,  $K_2$  — born in early summer,  $K_3$  — born in early autumn

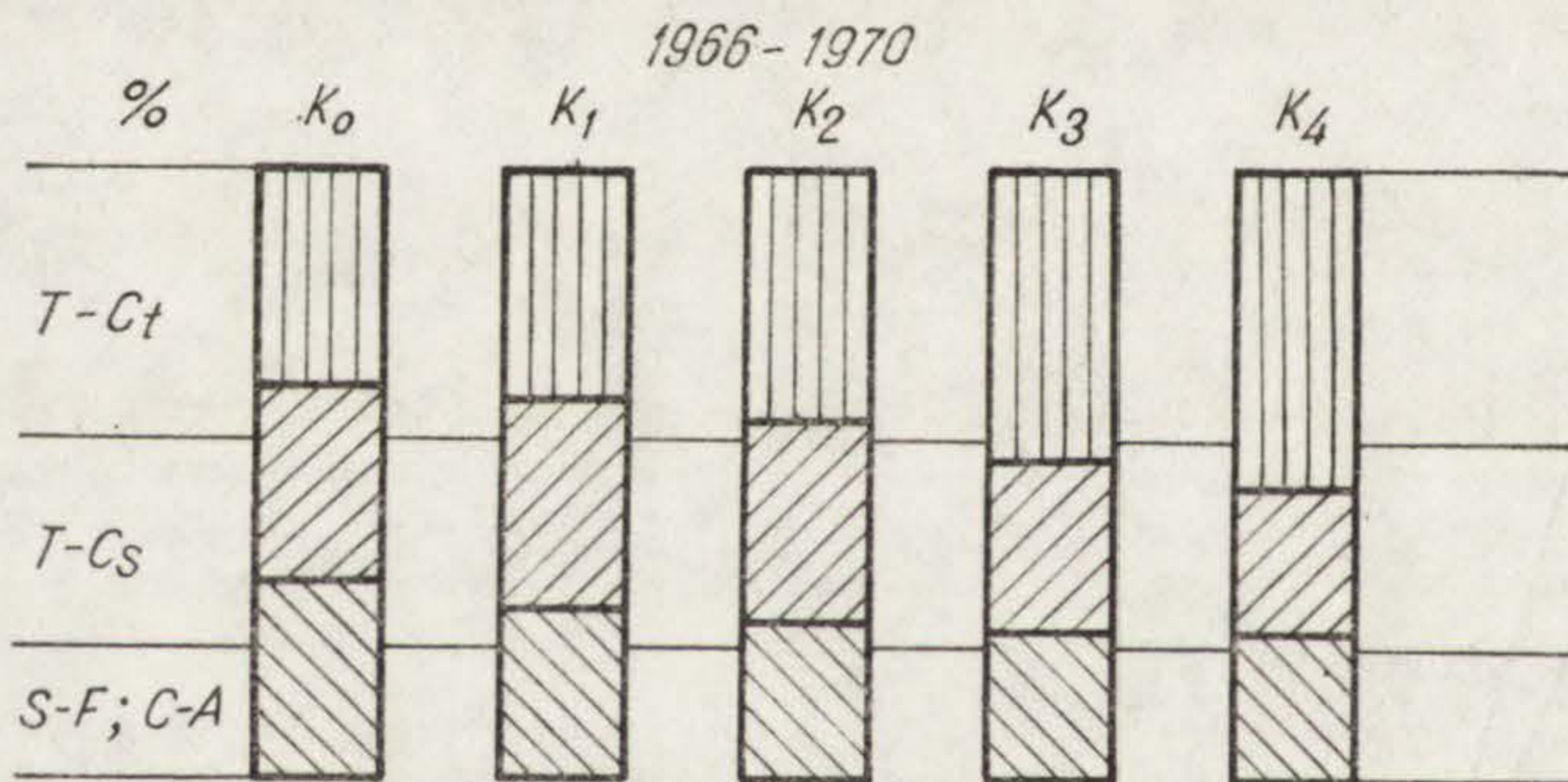
Ostatni rysunek dla większej jasności wymaga krótkiego komentarza. Całe środowisko wyspy było korzystne dla nornicy i przez nią zamieszkiwane, ale poszczególne jego płaty nie były jednakowo atrakcyjne. Analiza fitosocjologiczna (Traczyk 1965) wykazała, że wyspę porstają 4 zespoły roślinne: dwa wilgotne (*Salici-Franguletum*, S-F, i *Circeo-Alnetum*, C-A) zajmujące razem 23,3% powierzchni wyspy, oraz dwa suche (*Tilio-Carpinetum stychyetosum sylvaticae*, T-Cs, i *Tilio-Carpinetum typicum*, T-Ct). Analiza użytkowania tych zespołów przez gryzonie wyka-





Rys. 2. Średnia łowność osobników należących do różnych kohort (Gliwicz 1970)  
Mean trappability of cohorts (Gliwicz 1970)

K<sub>0</sub>—K<sub>3</sub> as on Figure 1. The younger the cohort the lower its trappability



Rys. 3. Stopień wykorzystania różnych zespołów roślinnych przez osobniki należące do kolejnych kohort (w %) (Bock 1972)

Linie poziome wskazują % powierzchni zajętej przez wyróżnione zespoły roślinne. S—F i C—A — zespoły najatrakcyjniejsze dla nornicy, T—Cs — zespół średnio atrakcyjny; T—Ct — zespół najmniej atrakcyjny

Use of various habitat patches by individuals (in %) belonging to different cohorts (Bock 1972)

Those habitat patches correspond to four forest associations covering the island inhabited by the bank vole population. Horizontal lines indicate the percentage of the total island area covered by each association. S—F and C—A — *Salici—Franguletum* and *Circeo—Alnetum* — associations the most preferred by the voles, mostly used by older individuals (K<sub>0</sub>, K<sub>1</sub>); T—Cs — *Tilio—Carpinetum stachyetosum sylvaticae* — association moderately preferred; T—Ct — *Tilio—Carpinetum typicum* — association the least attractive, used mostly by youngest individuals (K<sub>3</sub>, K<sub>4</sub>) forced to live there

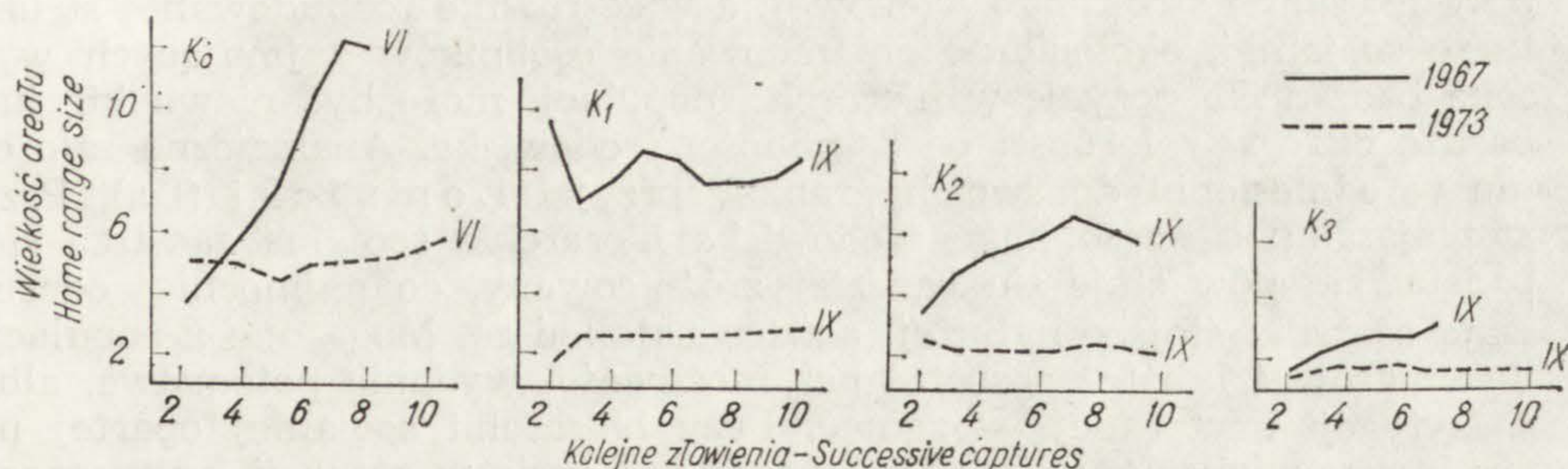
zała, że asocjacje wilgotne użytkowane były w wyższym procencie niż by to wynikało z zajmowanych przez nie powierzchni, a asocjacje suche w niższym, przy czym siedlisko najsuchsze (T-Ct) wykorzystywane było w najniższym stopniu (w 84% analizowanych przypadków było niedosiedlone). Wyniki przedstawione na rysunku 3 wskazują, że środowiska



najatrakcyjniejsze (bo zawsze użytkowane najintensywniej) okupowane są w wyższym stopniu przez starsze grupy osobników, a do najmniej atrakcyjnego środowiska „spychane” są osobniki najmłodsze. Przedstawione dane są średnią z 5 lat, a z tekstu pracy wynika, że w niektórych latach zróżnicowanie to wystąpiło bardzo ostro.

Przytoczone przykłady pochodzą z materiałów zebranych w różnych latach, nie dotyczą więc tych samych osobników, lecz ilustrują zjawiska, które wystąpiły w różnym czasie niezależnie od siebie. Przedstawione zróżnicowanie osobników, ściśle skorelowane z ich miejscem w strukturze wiekowej, nie sposób tłumaczyć tylko wiekiem osobników. Trudno przyjąć, że np. samce  $K_2$  mają mniejsze areały niż  $K_1$  dlatego, że ich zapotrzebowanie pokarmowe jako osobników młodszych jest mniejsze. Są one we wrześniu już dorosłymi osobnikami i nie są młodsze niż  $K_1$  były w lipcu, gdy ich areał był znacznie większy (rys. 1). Zróżnicowanie wielkości areałów, a także innych omawianych wskaźników musi wynikać ze stosunków socjalnych panujących w populacji, a ustalona hierarchia oparta jest na strukturze wiekowej.

Dodatkowego wymiaru nadają rozpatrywanej kwestii wyniki eksperymentu pokarmowego przeprowadzonego na omawianej wyspie. Badanej populacji podano na okres 2 lat dodatkowy pokarm (owies) w nadmiarze i zbadano zmiany, jakim uległy niektóre wskaźniki populacyjne, m.in. wielkość areałów osobniczych (Andrzejewski i Mazurkiewicz 1976). Autorzy ci porównali wielkość areałów (a właściwie jej zmiany w trakcie kolejnych złowień) w tych samych okresach sezonu wegetacyjnego w roku 1967 (pokarm naturalny) i w 1973 (nadmiar pokarmu). Zmiany te u osobników z kolejnych kohort przedstawiono na rysunku 4, przy czym dla jasności obrazu wybrano tylko krzywe z września (z wyjątkiem kohorty  $K_0$ , która do września praktycznie nie przeżywa). We wrześniu są już w populacji obecne osobniki z trzech tegorocznych kohort, a sezon rozrodczy trwa nadal, jest więc to dobry moment do porównań.



Rys. 4. Zmiany wielkości areału osobniczego samców z różnych kohort w roku z naturalną (1967) i dodatkową (1973) bazą pokarmową (Andrzejewski i Mazurkiewicz 1976)

Uwaga: wielkość areału oszacowano tu inną metodą niż na rysunku 1  
Changes in home range size during successive captures of males of different cohorts ( $K_0$ — $K_3$ ) in a year with natural food supply (1967) and in a year with experimentally increased food supply (1973) (Andrzejewski and Mazurkiewicz 1976) For  $K_1$ — $K_3$  September (IX) curves are presented, for  $K_0$  — June (VI) curves, as this cohort dies in summer. Note: The home range size was estimated here by different method than this on Figure 1, so they cannot be directly compared



W roku nadmiernej obfitości pokarmu osobniki znacznie zmniejszyły swoje areale, a populacja zwiększyła liczebność, co było do przewidzenia, ale na uwagę zasługują dwie dalsze prawidłowości. (1) Każda kolejna kohorta „zrezygnowała” w roku bogatym w pokarm z mniejszego kawałka arealu; najwięcej do oddania miały osobniki najstarsze, natomiast osobniki z kohorty najmłodszej miały w roku z naturalnym pokarmem tak niewielki areal, że przy znacznie bogatszej bazie pokarmowej zmniejszyły go minimalnie. (2) Hierarchia wielkości arealu utrzymywała się nadal, choć była mniej ostra; równocześnie autorzy stwierdzili znacznie większe nakładanie się na siebie arealów osobniczych, co wskazuje na bardziej tolerancyjne stosunki w populacji.

### 3. Implikacje wynikające z postawionej hipotezy

Na pierwszoplanową rolę zróżnicowania osobników dla procesów regulacyjnych populacji wskazał niedawno Ł o m n i c k i (1978a). W myśl jego hipotezy zróżnicowanie to nadaje każdemu osobnikowi populacji inną pozycję (rank), która w określonych warunkach środowiska albo pozwala mu żyć i rozmnażać się, albo też zmusza do emigracji. Pozycja ta jest wynikiem pewnych cech osobniczych, które determinują ilość pokarmu dostępnego dla ich nosiciela. W odniesieniu do populacji wielopokoleniowych autor sugeruje, że cechą taką może być wiek.

W myśl proponowanej tu hipotezy w populacjach gryzoni obowiązywałby schemat: miejsce osobnika w strukturze wiekowej → pozycja w hierarchii socjalnej → udział w zasobach dostępnych dla populacji. Gdy populacja pozostaje przez dłuższy czas w równowadze z zasobami swego środowiska, jej struktura wiekowa jest ustabilizowana, ustabilizowana jest także jej hierarchia socjalna narzucająca stały podział zasobów pomiędzy osobniki zajmujące określone miejsce w tej hierarchii. Na podstawie ostatniego z podanych przykładów (rys. 4) można przyjąć, że przy tej samej strukturze wiekowej, a więc równie rozbudowanej strukturze socjalnej, ekologiczne zróżnicowanie osobników zajmujących wysoką bądź niską pozycję w hierarchii populacji może być niewielkie lub bardzo duże w zależności od zasobności środowiska. Analogiczne założenie w odniesieniu do swoich „ranks” przyjął Ł o m n i c k i (l.c.). Przy zmniejszaniu się zasobności środowiska hierarchia socjalna zaostrza się, podział zasobów staje się bardziej zróżnicowany, co najmocniej odczuwają osobniki stojące najniżej, a więc najmłodsze. Mogą one z populacji wyemigrować lub też pozostać bez możliwości wydania potomstwa, albo w sytuacji krytycznej — zginąć. Przy hierarchii socjalnej opartej na strukturze wiekowej największą szansę przeżycia w sytuacji krytycznego pogorszenia się warunków życiowych populacji mają osobniki najstarsze (lub prawie najstarsze), jako stojące najwyżej w hierarchii — dysponują bowiem największym arealem, żyją w najdogodniejszej części środowiska, mają pierwszeństwo w korzystaniu z jego najatrakcyjniejszych zasobów, itp. — a nie osobniki najlepiej dostosowane genetycznie do nowych warunków. Te ostatnie mogą jedynie mieć nieco większą szansę przeżycia w porównaniu z innymi osobnikami o podobnej pozycji socjalnej, a więc ze swymi rówieśnikami.

Pociąga to za sobą szereg konsekwencji. Przede wszystkim opóźnia genetyczną i demograficzną reakcję populacji na zmianę warunków śro-



dowiska, co jest zjawiskiem dobrze znanym badaczom i nazywanym inercją, czyli bezwładem populacji (Petrušewicz 1965, 1978). Ponadto w sytuacji, gdy zmiana warunków środowiska jest krótkotrwała, pozwala odbudować się populacji według wzorca sprzed zmiany warunków, bowiem przeżywające starsze osobniki nadal pozostają elementem organizującym populację, a ich pula genowa, która przekazana zostanie potomstwu w trakcie odbudowy populacji, jest najbardziej „konserwatywna”<sup>2</sup>. W ten sposób zachowana zostaje, mimo fluktuacji środowiska, stabilność organizacji i procesów populacyjnych.

Tak powstająca hierarchia socjalna byłaby nieodłącznym atrybutem populacji, sprzyjałaby uporządkowaniu współwystępujących osobników jednego gatunku, decydowałaby o rozdziale pomiędzy nie zasobów, a więc o ich szansach przeżycia i partycypowania w rozrodzie. Z kolei wszystkie zmiany w rozrodczości i przeżywalności populacji oddziałują na strukturę wiekową, a tym samym na opartą na tej strukturze organizację socjalną. Można sobie wyobrazić, że najsprawniej działająca organizacja socjalna tworzyć się będzie w populacjach o silnie zróżnicowanym wieku osobników, przy strukturze wiekowej typu piramidy. Stojące na górze tej piramidy osobniki stare spełniałyby rolę nośników swoistej „pamięci” populacji, a pamięć ta byłaby tym lepsza i populacja tym bardziej zdolna do utrzymania stabilności, im bardziej „chronione” przez organizację populacji i długowieczne byłyby te osobniki.

Serdecznie dziękuję doc. dr hab. Romanowi Andrzejewskiemu oraz doc. dr hab. Adamowi Łomnickiemu za wnikliwe przeczytanie pierwszej wersji tego artykułu i cenne uwagi.

## Piśmiennictwo

- Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P. 1958 — Zasady ekologii zwierząt. T. 1 — PWN, Warszawa, ss. 598.
- Andrzejewski R. 1977 — Populacja jako system ekologiczny — Wiad. ekol. 23: 3—33.
- Andrzejewski R., Mazurkiewicz M. 1976 — Abundance of food supply and size of bank vole home range — Acta theriol. 21: 237—253.
- Bock E. 1972 — Use of forest associations by bank vole population — Acta theriol. 17: 203—219.
- Gliwicz J. — Relation between trappability and age of individuals in a population of bank vole — Acta theriol. 15: 15—23.
- Gliwicz J., Andrzejewski R., Bujalska G., Petrušewicz K. 1968 — Productivity investigations of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). Dynamics of cohorts — Acta theriol. 13: 401—413.
- Łomnicki A. 1978a — Individual differences between animals and natural regulation of their numbers — J. anim. Ecol. 47: 461—475.

<sup>2</sup> Jeśli przyjąć, że najintensywniejsza selekcja odbywa się w okresie najwyższej śmiertelności, który przypada na wczesny okres życia i niski status w hierarchii socjalnej, to osobniki te zostały wyselekcjonowane najdawniej (w najbardziej odmiennych od obecnych warunkach środowiska).



Łomnicki A. 1978b — Przygody ekologów i ewolucjonistów w krainie super-organizmów — Wiad. ekol. 24: 249—259.

Mazurkiewicz M. 1971 — Shape, size and distribution of home ranges of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — Acta theriol. 16: 23—60.

Petrusewicz K. 1959 — Further investigation of the influence exerted by the presence of their home cages and own populations on the results of fights between male mice — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, Sér. Sci. biol. 7: 319—322.

Petrusewicz K. 1965 — Dynamika liczebności, organizacja i struktura ekologiczna populacji — Ekol. pol. B, 11: 299—316.

Petrusewicz K. 1978 — Osobnik, populacja, gatunek — PWN, Warszawa, ss. 384.

Rajska-Jurgiel E. 1976 — Interactions between individuals of population of the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — Ekol. pol. 24: 3—35.

Traczyk H. 1965 — The vegetation of "The Wild Apple-Tree Island" on the Lake Bełdańskie (North-Eastern Poland) — Fragm. flor. geobot. 11: 541—545.

## Summary

Occurrence of social organization in higher vertebrate populations and its importance for unequal resource partitioning has been widely recognized. It is also agreed that in free-living rodent populations it affects size of individual home ranges, their localization in richer or poorer patches of habitat, frequency of visiting baited (therefore attractive) traps (trappability), time of daily activity peak, etc., with individuals of higher ranks having larger home ranges, situated in better habitats, being more trappable than their lower rank neighbours.

Recently the model indicating the basic importance of such individual differences between animals for regulation of population density was presented by Łomnicki (1978a). But till now it is not clear which are the most important characteristics allowing the individual to gain a high position in population social hierarchy.

Here I am presenting the hypothesis that social hierarchy is strongly based on the population age structure: the old (but probably not the oldest ones) individuals holding the highest positions and the youngest (but already independent) ones having the lowest ranks. If it is so, one must accept that: (1) the fate of individual in population is determined by non-genetic trait; (2) rank of progeny cannot be related to age-based social position of its parents; (3) all other profitable characteristics — including genetic traits favoured at present by natural selection — may assure only that their "owner" will hold a higher position among other individuals of the same age i.e. among the individuals of similar position in the social hierarchy of entire population.

In favour of this hypothesis the following arguments may be brought:

(1) It is supported by results of earlier observations indicating that the higher ranks are usually gained by mature individuals against immature, those longer belonging to the population against newcomers, settled on their home ranges against intruders, etc. (Alee et al. 1958, Petrusewicz 1959). All these properties allowing for higher ranks are at the same time the properties of older individuals when compared with younger ones.



(2) Hierarchy based upon age is well known in other mammal groups. Behaviourists studying the herd organization of primates large carnivores or ungulates usually refer to older individuals as to the herd leaders.

(3) Several examples<sup>3</sup> were found indicating that individual differences in respect to home range size (Fig. 1), to its localization (Fig. 3), and to trappability (Fig. 2) — usually assigned to the rank in social hierarchy — are simultaneously the differences between individuals of different age (belonging to different cohorts  $K_0$ — $K_4$ ). Additionally the example is given (Fig. 4) showing that home range size differences based upon age structure are much more pronounced under normal food conditions (natural food supply) than under the surplus of food (supplementary food added). At the same time indirect evidence was found of more tolerant social relationships between individuals in the period of experimentally increased food supply.

(4) The hypothesis of age-based social organization is helpful for explaining the ability of the population to maintain its stability in fluctuating environment.

When the population is in the state of balance with its resources for some time, the age structure of the population is stable and so is its social hierarchy governing the unequal partitioning of the resources among individuals. But under critical (suddenly worsened) conditions the best chance for survival is given to the old individuals — holding the highest social position, having largest home ranges and occupying the richest patches of habitat — not to the ones best genetically suited to the new situation. This results in retardation of genetic and demographic response of population known from field and laboratory observations and named "population inertia". But it also makes possible for a population to rebuild itself according to the mode from before the crash. It is possible to achieve as surviving the crash old individuals maintain their highest ranks preserving both the former organization and the "conservative" gene pool. (If we assume that the strongest selection occurs during the highest early mortality period, then those old individuals were selected long time ago, probably under different to present environmental conditions.) So, those old, long-living thanks to such social organization individuals preserve specific population "memory" which helps to keep the stability of population organization and processes despite environment fluctuations.

---

<sup>3</sup> All examples presented here are drawn from the investigations of the population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber) inhabiting a small island in northern Poland (Gliwicz et al. 1968, Gliwicz 1970, Mazurkiewicz 1971, Bock 1972, Andrzejewski and Mazurkiewicz 1976).