

GABRIELA BUJALSKA
Zakład Populacji
Instytutu Ekologii PAN
Dziekanów Leśny k. Warszawy

Czynniki ekologiczne modyfikujące rozrodczość drobnych gryzoni

On ecological factors influencing reproduction of small rodents

Jednym z istotnych elementów dynamiki liczebności populacji jest rozrodczość, mierzona liczbą osobników urodzonych w jednostce czasu. Liczba ta zależna od wielu czynników abiotycznych i biotycznych (biocenotycznych i wewnątrzpopulacyjnych) określa (wraz ze śmiertelnością, emigracją i imigracją) liczebność populacji.

Udział samców w rozrodzie sprowadza się do zapłodnienia, do którego dochodzi w okresie aktywności płciowej, pod warunkiem spotkania samicy. Szansa spotkania jest znaczna ze względu na rozległość areału osobniczego dojrzałego samca. Areał ten zachodzi zwykle na kilka areałów dojrzałych samic (T a n a k a 1953). Stąd ograniczenia możliwości zapłodnienia sprowadzać się mogą głównie do samego aktu kopulacji. Natomiast samice zdolne są do zapłodnienia w ciągu kilku lub kilkunastu godzin w okresie rui — one więc de facto ograniczają możliwości zapłodnienia.

Poza tym, długi okres potrzebny na urodzenie i wykarmienie młodych oraz możliwości działania w tym czasie różnorodnych czynników, wpływających na liczbę młodych opuszczających gniazdo, powoduje, że samicom przypisuje się decydującą rolę w rozrodczości populacji i w prostej konsekwencji — liczebności (B u j a l s k a 1970).

Rozrodczość populacji w warunkach terenowych oceniana jest pośrednio, w oparciu o znaną wielkość miotu wydawanego na świat przez samicę i czas trwania ciąży (G o l l e y 1961, B u j a l s k a, A n d r z e j e w s k i i P e t r u s e w i c z 1968, P e t r u s e w i c z 1968) oraz o liczbę samic w wieku, w którym mogą one przystąpić do rozmnażania (E m l e n i D a v i s 1948), lub — dokładniej — o liczbę samic ciężarnych w populacji (B u j a l s k a i R y s z k o w s k i 1966). Ten ostatni wskaźnik trudny jest do określenia w populacjach wolno żyjących bez uciekania się do autopsji. Przyżyciowe szacowanie liczby ciężarnych samic opiera się na obserwacjach widocznej ciąży (K a l e l a 1957), rozstepowaniu spojenia łonowego na parę dni przed porodem (K r e b s 1966), określaniu liczby samic karmiących (D e L o n g 1967) lub na analizie serii rozmazów pochwowych (B u j a l s k a i R y s z k o w s k i 1966).

Granice zmienności liczby młodych w miocie są niewielkie w porównaniu ze zmiennością procentu samic ciężarnych, stąd większą uwagę zwraca się na liczbę rozmnażających się samic, gdyż ta wielkość określa głównie liczbę urodzonych. Na przykład sezonowe zmiany wielkości miotu nornicy — *Clethrionomys glareolus* (Schreb.) wahają się od 5,2 w maju do 4,4 we wrześniu (Zejda 1966). Także średni miot nornicy na Ukrainie wahał się w latach 1948—1954 od 4,0 do 5,6 (Sviridenko 1967). Podobnie czas trwania ciąży wykazuje zmienność w niewielkich granicach, wahając się od 17 do 18 (Popov 1960) lub od 18 do 25 dni (Drożdż 1963).

Natomiast procent samic ciężarnych zmieniał się w kolejnych latach od 20 do 60% (Sviridenko 1967), a w cyklu rocznym od 50% w kwietniu do 20% w lipcu (Bujalska i Ryszkowski 1966), bądź nawet od 96% w kwietniu do 20% we wrześniu (Bujalska, Andrzejewski i Petruszewicz 1968).

Z czynników abiotycznych wpływających na rozrodczość wymieniane są przede wszystkim:

1. Światło (lub długość dnia). W warunkach naturalnych na związek między liczbą godzin słonecznych a rozmnażaniem *Microtus agrestis* (L.) zwrócili uwagę Baker i Ranson (1932). W czasie dwóch lat zwierzęta rozmnażały się tylko w miesiącach, które miały więcej niż 100 godzin słońca.

Zauważono również, że przedłużenie dnia decyduje o szybkim dojrzewaniu płciowym; np. samice *Rattus norvegicus* (Berkenhout) trzymane w warunkach ciągłego dnia dojrzewają o 6 dni wcześniej, niż samice w zwykłych warunkach oświetlenia i przeciwnie — samice znajdujące się w warunkach ciągłego zaciemnienia dojrzewają o 16 dni później, niż samice w zwykłych warunkach oświetlenia (Fiske 1941).

Wykazano również dodatni wpływ światła na liczbę ciężarnych samic i liczbę embrionów w miocie. Samice *Microtus agrestis* przy 9-godzinnym dniu charakteryzują się obniżeniem obu wielkości w porównaniu z samicami hodowanymi w warunkach 15-godzinnego dnia (Baker i Ranson 1932).

2. Temperatura. Samice *Mus musculus* L. trzymane w temperaturze -3°C osiągają później dojrzałość płciową, niż samice trzymane w temperaturze 21°C (u pierwszych otwarcie wejścia do pochwy następuje w wieku 33 dni, podczas gdy u drugich w wieku 26 dni) (Barnett i Coleman 1959, Barnett 1962). Zaobserwowano również mniej ciężarnych samic *M. agrestis* przy 5°C , niż przy 18°C (Baker i Ranson 1933). Znane są przypadki zahamowania rozmnażania w niskich zimowych temperaturach, np. u *Rattus norvegicus* (Schiller 1956) i *Sigmodon hispidus* Say et Ord (Goertz 1965).

Podobnie może wpływać na rozmnażanie temperatura w lecie: gdy jest wyższa — rozród kończy się później i na odwrót. Opisuje to Ashby (1967) na podstawie obserwacji *Clethrionomys glareolus* i *Apodemus sylvaticus* (L.). Przypuszcza on jednak, że w tym przypadku temperatura działała pośrednio przez obfitość pokarmu i lepszą kondycję zwierząt.

3. Pogoda. Trudno jej działanie, np. opady deszczu, oddzielić od działania obfitości pokarmu (Davis i Golley 1963, Sadleir 1969). Podobnie w przypadku suchego i ciepłego lata, wpływ pogody trudny jest do określenia (Ashby 1967).

Duże znaczenie dla rozmnażania mogą mieć warunki wiosenne, np. opóźniona wiosna (pokrywa śniegowa utrzymująca się do połowy maja) spowodowała obniżenie rozrodczości populacji *Clethrionomys gapperi* i *Peromyscus maniculatus* Wagner, opóźniając wiosenne rozpoczęcie rozrodu i dojrzewanie tegorocznych osobników oraz obniżając wielkość pierwszych miotów (Fuller 1969). Natomiast dobre warunki śniegowe mogą być przyczyną zimowego rozmnażania *Microtus pennsylvanicus* (Bailey) (Beer i MacLeod 1961).

4. Szerokość geograficzna. Skorelowana jest z nią wielkość miotu, który wzrasta z południa ku północy (Davis i Golley 1963). Zjawisku temu towarzyszy skrócenie sezonu rozrodczego. Na przykład u *Clethrionomys rutilus* (Pall.) sezon rozrodczy na północy Norwegii kończy się w sierpniu, a na południu Norwegii — we wrześniu (Hoyte 1955).

Trudno więc w badaniach nad populacjami żyjącymi w warunkach naturalnych mówić o działaniu jakiegoś jednego czynnika. Wszystkie one działają kompleksowo, co jest szczególnie wyraźne, gdy mówi się ogólnie o np. wpływie pogody czy szerokości geograficznej na rozrodczość. Wyżej wymienione badania wskazują tylko, gdzie należy szukać dróg oddziaływania czynników decydujących o rozrodczości.

Z czynników biocenotycznych badano przede wszystkim:

1. Obfitość pokarmu. Wiadomo bowiem, że ogólne niedożywienie (lub niedobór witamin B i E) może wstrzymać całkowicie proces rozmnażania (Nalbandov 1964). Na przykład Gomez (1960) obserwował zahamowanie rozrodu u szczura podczas suszy, gdy było mało pokarmu.

2. Konkurencję. Koškina (1967) na przykład sugeruje istnienie związku między rozrodem a konkurencyjnym oddziaływaniem populacji zasiedlającej tę samą niszę ekologiczną: w układzie *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) i *C. rutilus* gatunek podporządkowany cechuje się zwiększoną rozrodczością.

Z czynników wewnątrzpopulacyjnych wymienić można związek między rozrodczością a następującymi cechami charakterystycznymi populacji:

1. Kierunkiem zmian dynamiki liczebności populacji. W populacjach o ustalonym poziomie liczebności 8,7% młodych samic szczura było ciężarnych, natomiast w okresie wzrostu liczebności populacji 24% (Davis i Hall 1951).

2. Strukturą wiekową populacji. Młodsze samice *C. glareolus* posiadające mniejszy ciężar ciała charakteryzują się mniejszym miotem (Popov 1960). Podobnie spadek wielkości miotu obserwowano u najstarszych samic tego gatunku (Zejda 1966).

3. Zagęszczeniem populacji. Znane jest np. działanie zbyt niskiego zagęszczenia populacji, które prowadzić może do obniżenia rozrodczości, na co zwraca uwagę Healey (1967). Zapobiegać temu może skupianie się zwierząt — np. wiosną w rzadkich na skutek śmiertelności zimowej populacjach — sprzyjające spotkaniu osobnika płci przeciwnej. W takich skupieniach obecność samca może stymulować ruję u samic. Whitten (1958) zaobserwował dodatni wpływ obecności samca (działanie bodźców węchowych) na występowanie rui u myszy laboratoryjnej¹.

¹ Bodźce zewnętrzne modyfikujące rozrodczość przez działanie na centralny układ nerwowy nazwano feromonami (Whitten 1966).

Ten rodzaj regulowania zagęszczenia populacji przez zmianę struktury przestrzennej, prowadzący do ustalenia optimum kontaktów osobniczych i wpływający w ten sposób na podwyższenie poziomu rozrodu rzadko poruszany jest w literaturze ekologicznej. Najczęściej uwagę przykuwają reakcje przeciwstawne, gdy wysoka gęstość populacji powoduje obniżenie poziomu rozrodu.

Oddziaływanie dużej gęstości populacji na rozrodczość może odbywać się co najmniej na dwóch drogach:

a. Ograniczanie liczby dojrzałych samic (potencjalnej liczby ciężarnych). Od dawna znane są przypadki opóźnienia dojrzewania w przegęszczonych populacjach. Urodzone w danym roku osobniki *Clethrionomys rufocanus* osiągały szybko dojrzałość płciową na wiosnę, gdy zagęszczenie populacji było niewielkie, i dużo wolniej w sierpniu, gdy zagęszczenie było wysokie (K a l e l a 1957). Podobną zależność stwierdzono i u *C. glareolus* (Z e j d a 1961, 1964, 1967, J e w e l l 1966).

Mechanizmy ekologiczne tego zjawiska wiązać można z niejednakowym wykorzystaniem terenu przez samice, które prezimowały, i przez samice wchodzące do populacji w bieżącym sezonie rozrodczym. Te ostatnie w przypadku dużego zagęszczenia nie znajdują wolnej przestrzeni, gdyż jest ona „zajęta” przez osobniki starsze. Taka interpretacja sugerowana przez K o ś k i n ę (1965) wiąże regulowanie liczby dojrzałych samic z ich tendencjami terytorialnymi. Jest to zgodne z wcześniejszymi obserwacjami na temat tendencji do terytorializmu u dojrzałych samic *C. glareolus* i *C. rufocanus*, w przeciwieństwie do samic niedojrzałych i do samców (N a u m o v 1951, T a n a k a 1953).

W populacji *C. glareolus*, żyjącej w warunkach naturalnych zaobserwowano, że poza początkiem sezonu rozrodczego (kwiecień), liczba dojrzałych samic jest ściśle określona i niezależna ani od liczebności populacji (której wahania wynosiły 100%), ani od liczby niedojrzałych samic (B u j a l s k a 1970). Dzieje się to na skutek opóźnienia tempa dojrzewania samic tegorocznych od momentu, gdy liczba dojrzałych samic osiągnie określoną wartość (około 15 na 1 ha). W dalszym ciągu zmiany tempa dojrzewania dyktowane są przez zmiany śmiertelności samic dojrzałych. Zgodnie z wcześniejszymi hipotezami (K o ś k i n a 1965), mechanizmem ekologicznym jest tendencja do równomiernego rozmieszczania się samic dojrzałych, co wskazuje na tendencję do terytorializmu. Samice niedojrzałe rozmieszczone są skupiskowo, a więc ich areale osobnicze nakrywają się. Świadczy to o istnieniu związku między wolną przestrzenią a tempem dojrzewania. Inaczej mówiąc dojrzewają płciowo tylko te samice, które uzyskują do wyłącznego użytku pewien obszar. Możliwe, że określone w ten sposób wymagania przestrzenne dojrzałych samic umożliwiają im następnie wykonywanie funkcji związanych z urodzeniem i wykarmieniem młodych (możliwość gniazdowania, łatwość zdobycia pokarmu).

b. Regulacja aktualnej liczby ciężarnych samic. Obniżenie rozrodu przez zmniejszenie liczby ciężarnych samic opisywane było wielokrotnie (N a u m o v i N i k o l s k i j 1962, S v i r i d e n k o 1967). Z obserwacji B u j a l s k i e j (1970) wynika, że w populacji *C. glareolus* liczba samic ciężarnych zmienia się w ciągu roku w mniejszym zakresie niż liczebność populacji. Mimo różnego przebiegu zmian liczby ciężarnych samic, ogólna ich liczba w sezonie rozrodczym jest stała. Analiza struktury wiekowej ciężarnych samic wykazała, że prezimki rozmnażają się

zawsze intensywnie (procent ciężarnych jest wysoki). Liczba ciężarnych samic w tej kategorii zależy więc w tym przypadku wyłącznie od liczby prezimków. Natomiast liczba rozmnażających się tegorocznych jest zmienna, przy czym o intensywności ich rozmnażania decyduje liczba rozmnażających się prezimków (pomiędzy rozmnażaniem prezimków i tegorocznych stwierdzono zależność odwrotnie proporcjonalną).

Powyższe spostrzeżenia wskazują, że ujemna korelacja między zagęszczeniem populacji a liczbą dojrzałych lub ciężarnych samic może w pewnych przypadkach być zależnością pozorną, wynikającą ze stałości tych liczb w porównaniu z dużymi zmianami liczebności populacji.

Eksperymenty Christiana zwróciły uwagę na istotność czynników socjalnych, które przez układ przysadkowo-nadnerczowo-gonadowy ograniczać mogą zdolność rozrodczą samic (Christian 1959a, 1959b). Znaczenie czynników stressowych wzrasta wraz ze wzrostem gęstości populacji. Stwierdzono, że efekt grupowy wzmacnia działanie iniekowanego hormonu ACTH (Christian, Lloyd i Davis 1965). Tłumaczy to mechanizm ekologiczny i drogę oddziaływania populacji na osobnika.

Z innych mechanizmów hamujących rozród, które działają w populacjach przegęszczonych, wymienić można niedochodzenie do zapłodnienia na skutek zbyt krótkiej i przez to nieefektywnej kopulacji (Southwick 1955).

Wydaje się więc, że w badaniach ekologicznych szczególnie istotne jest zwrócenie uwagi na czynniki, które mogą mieć znaczenie regulacyjne. A więc reagujące na zmiany zagęszczenia — i nie dopuszczające do dużych jego zmian. W ten sposób regulacja liczebności populacji wynikałaby z istnienia pewnego optimum zagęszczenia, które niższe jest na ogół od tego, jakie wyznaczałaby pojemność środowiska (Kalela 1957). Stąd większą uwagę należałoby zwrócić na wewnątrzpopulacyjne i biocenotyczne mechanizmy regulacyjne, gdyż tylko tu szukać można regulatorów czułych na zmiany liczebności populacji.

Brak niestety w badaniach ekologicznych prac kompleksowych wiążących rozrodczość populacji zarówno z czynnikami abiotycznymi jak i biotycznymi. Píše się więc np. o wpływie temperatury czy światła, nie badając jednocześnie parametrów wewnątrzpopulacyjnych czy biocenotycznych. Stąd trudno o daleko idące uogólnienia, pod kątem wyróżniania czynnika kluczowego. Wydaje się jednak, że te same populacje w różnych miejscach ich areału geograficznego mogą różnie reagować na bodźce abiotyczne i biotyczne, co zostało podkreślone w teoretycznych rozważaniach Huffakera i Messengera (1968). Populacje na peryferiach areału reagują przede wszystkim na zmiany środowiska abiotycznego i wówczas nie muszą ujawniać się mechanizmy regulacyjne (populacje te nie osiągają znacznych gęstości), natomiast w centrum areału populacji (gdzie warunki siedliskowe są optymalne i mało zmienne) o zmianach liczebności decydują głównie biocenotyczne i wewnątrzpopulacyjne mechanizmy regulacyjne.

Piśmiennictwo

- Ashby R. R. 1967 — Studies on the ecology of field mice and voles (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*) in Houghall wood, Durham — J. zool. 152: 389—513.
- Baker J. R., Ranson R. M. 1932 — Factors affecting the breeding of the field mouse (*Microtus agrestis*). Part I. Light — Proc. R. Soc. B, 110, 313—322.
- Baker J. R., Ranson R. M. 1933 — Factors affecting the breeding of the field mouse (*Microtus agrestis*). Part II. Temperature and food — Proc. R. Soc. B, 112: 39—46.
- Barnett S. A. 1962 — Total breeding capacity of mice at two temperatures — J. Reprod. Fert. 4: 327—335.
- Barnett S. A., Coleman E. M. 1959 — The effect of low environmental temperature on the reproductive cycle of female mice — J. Endocr. 19: 332—340.
- Beer J. R., MacLeod C. F. 1961 — Seasonal reproduction in the meadow vole — J. Mammal. 42: 483—489.
- Bujalska G. 1970 — Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — Acta theriol. 15: 381—412.
- Bujalska G., Andrzejewski R., Petruszewicz K. 1968 — Productivity of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). II. Natality — Acta theriol. 13: 415—425.
- Bujalska G., Ryszkowski L. 1966 — Estimation of the reproduction of the bank vole under field conditions — Acta theriol. 11: 351—361.
- Christian J. J. 1959a — Control of populations in rodents by interplay between population density and endocrine physiology — Wildl. Dis. 2: 1—38.
- Christian J. J. 1959b — The roles of endocrine and behavioral factors in the growth of mammalian populations (Comparative endocrinology, Proc. Columbia Univ. Symp. 1958 Ed. A. Grobman) — Wiley, New York, 71—97.
- Christian J. J., Lloyd J. A., Davis D. E. 1965 — The role of endocrines in the self-regulation of mammalian populations — Recent Progr. Horm. Res. comp. Endocr. 21: 501—578.
- Davis D. E., Hall O. 1951 — The seasonal reproductive condition of female Norway (brown) rats in Baltimore, Maryland — Physiol. Zool. 24: 9—20.
- Davis D. E., Golley F. B. 1963 — Principles in mammalogy — Reinhold Publ. Corp. New York, London, 335 pp.
- De Long K. T. 1967 — Population ecology of feral house mice — Ecology, 48: 611—634.
- Drożdż A. 1963 — Nornica ruda — *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — jako nowe zwierzę laboratoryjne — Zwierzęta laborat. 1: 86—102.
- Emlen J. T., Davis D. E. 1948 — Determination of reproductive rates in rat population by examination of carcasses — Physiol. Zool. 21: 59—65.
- Fiske V. M. 1941 — Effect of light on sexual maturation, estrous cycles and anterior pituitary of the rat — Endocrinology, 29: 189—196.
- Fuller W. A. 1969 — Changes in numbers of three species of small rodent near Great Slave Lake, N.W.T. Canada, 1964—1967, and their significance for general population theory — Ann. Zool. fen. 6: 113—114.
- Goertz J. W. 1965 — Reproductive variation in cotton rats — Amer. midl. Nat. 74: 329—340.
- Golley F. B. 1961 — Interaction of natality, mortality and movement during one annual cycle in a *Microtus* population — Amer. midl. Nat. 66: 152—159.

- Gomez J. C. 1960 — Correlation of a population of roof rats in Venezuela with seasonal changes in habitat — *Amer. midl. Nat.* 63: 177—193.
- Healey M. C. 1967 — Aggression and self regulation of population size in deer mice — *Ecology*, 48: 377—392.
- Hoyte H. M. D. 1955 — Observations on reproduction in some small mammals of Arctic Norway — *J. Anim. Ecol.* 24: 412—425.
- Huffaker C. B., Messenger P. S. 1968 — Koncepcija estestvennogo regulirovanija i ego značenie (Biologičeskaja borba s vrednymi nasekomymi i sornjakami, Ed. Huffaker) — Moskva, 64—95 pp.
- Jewell P. A. 1966 — Breeding season and recruitments in some British mammals confined on small islands — *Symp. Zool. Soc. London*, 15: 89—116.
- Kalela O. 1957 — Regulation of reproductive rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) — *Ann. Acad. Sci. Fenn. A*, 4: 7—60.
- Koškina T. V. 1965 — Plotnost' populacii i ego značenie v regulacii čislennosti krasnoj polevki — *Bjul. MOIP Otd. biol.* 70: 5—19.
- Koškina T. V. 1967 — Vzaimootnosenija blizkich vidov melkich gryzunov i regulacija ich čislennosti — *Fauna Ekol. Gryzunov*, 8: 5—27.
- Krebs C. J. 1966 — Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus* — *Ecol. Monogr.* 36: 239—273.
- Nalbandov A. V. 1964 — Reproductive physiology of domestic animals, laboratory animals and man — W. H. Freeman and Co. San Francisco, London.
- Naumov N. P. 1951 — Novoj metod izučenija ekologii melkich lesnyh gryzunov — *Fauna Ekol. Gryzunov, Otd. zool.* 22: 3—21.
- Naumov N. P., Nikolskij G. V. 1962 — O nekotorych obščykh zakonmerostjach dinamiki populacii životnyh — *Zool. Ž.* 41: 1132—1141.
- Petrusewicz K. 1968 — Calculation of the number of individuals born by a population — *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II*, 16: 545—553.
- Popov V. A. 1960 — Mlekopitajuščie Volžsko-Kamskogo kraja — *Izd. Akad. Nauk SSSR, Kazań*, 466 pp.
- Sadleir R. M. F. S. 1969 — The ecology of reproduction in wild and domestic mammals — Methuen and Co. LTD, Bungay, Suffolk, 321 p.
- Schiller E. L. 1956 — Ecology and health of *Rattus* at Nome, Alaska — *J. Mammal.* 37: 181—188.
- Southwick C. H. 1955 — The population dynamics of confined house mice supplied with unlimited food — *Ecology* 36: 212—225.
- Sviridenko P. A. 1967 — Razmnoženije i kolebanie čislennosti ryžej polevki v uslovijach Ukrainy — *Vestn. Zool. Kiev*, 2: 9—24.
- Tanaka R. 1953 — Home ranges and territories in a *Clethrionomys* population on a peat-bog grassland in Hokhaido — *Bull. Kochi Wom. Coll.* 2: 10—20.
- Whitten W. K. 1958 — Modification of the oestrus cycles of the mouse by external stimuli associated with the male. Changes in the oestrus cycle determined by vaginal smears — *J. Endocrin.* 17: 307—313.
- Whitten W. K. 1966 — Pheromones and mammalian reproduction — *Adv. reprod. Physiol.* 1: 155—177.
- Zeida J. 1961 — Age structure in population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — *Zool. Listy*, 10: 249—264.
- Zeida J. 1964 — Development of several populations of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a peak year — *Zool. Listy* 13: 15—30.
- Zeida J. 1966 — Litter size in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) — *Zool. Listy* 15: 193—204.
- Zeida J. 1967 — Mortality of a population of *Clethrionomys glareolus* (Schreb.) in a bottomland forest in 1964 — *Zool. Listy* 16: 221—238.

Summary

This review of a number of factors draws the reader's attention to the lack of simultaneous studies on biotic and abiotic factors influencing reproduction of small rodents: only the simultaneous investigations — in the author's opinion — could probably show which of the factors play the most important role under definite circumstances. It seems very likely that there exists a hierarchy of the factors which is variable and dependent on the location of sample site within the investigated population area, for at the borderline of the species range there usually a strong pressure of abiotic factors is exerted on the population, and — contrary to that — within the central (optimal) part of the range the regulatory phenomena existence have been shown.