

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



Cirkadiánní aktivita křečka polního v přírodní populaci

Bc. Martina Bendová

Diplomová práce

předložená

na Katedře zoologie a ornitologické laboratoři

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Mgr. v oboru

Zoologie

Vedoucí práce: prof. MVDr. Emil Tkadlec, CSc.

Olomouc 2013

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením prof. MVDr. Emila Tkadlece, CSc. a že jsem použila jen citované literární prameny.

V Olomouci dne 28. června 2013

.....

Podpis

BENDOVIÁ M. 2013. Cirkadiánní aktivita křečka polního v přírodní populaci [diplomová práce]. Olomouc: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř PřF UP v Olomouci. 65 s. 2 přílohy, česky.

Abstrakt

Během posledních desetiletí významně poklesla početnost křečka polního (*Cricetus cricetus*) v západoevropských populacích. Podle nejnovějších výzkumů se tento trend přesunuje i do střední a východní Evropy. Poklesu se nevyhnuly ani české populace. Biologické rytmy a chování byly tradičně studovány pouze v laboratorních podmínkách, díky čemuž narůstá význam behaviorálních studií v přírodních populacích. V předložené diplomové práci se zabývám sezónními změnami cirkadiánní aktivity křečka polního v přírodní populaci na okraji Olomouce, zejména s důrazem na cirkadiánní aktivitu tohoto druhu. Ve snaze získat větší vhled do sociálních vztahů a cirkadiánní aktivity v přírodním prostředí, jsem kombinovala demografické studie se systémem automatické registrace prostorového aktivity. Použila jsem k tomu metodu zpětného odchyty značených jedinců do živolovných pastí v kombinaci s automatickým registračním systémem sběru dat ve vybraných norách. V letech 2011 a 2012 jsem od června do září odchytovala křečky do živolovných pastí a individuálně je značila pomocí čipů. U vybraných norových systémů jsem na východy z nor umístila jednotky automatického registračního zařízení, které zaznamenávaly číslo jedince, datum a čas. Křečci v přírodní populaci vykazují sezónní variabilitu v cirkadiánní aktivitě a 2 maxima aktivity v nočních hodinách. Proti předpokladu získané záznamy ukazují, že aktivita v denních hodinách byla vykazována celou sezónu tedy i v letních měsících, ne pouze v předhibernačním období. Názory na příčiny této sezónní variability v cirkadiánní aktivitě jsou diskutovány.

Klíčová slova: automatický registrační systém, cirkadiánní aktivita, *Cricetus cricetus*, křeček polní, metoda zpětného odchyty, odchyt do živolovných pastí

BENDOVIÁ M. 2013. Circadian activity of the common hamster in a natural population [diploma thesis]. Olomouc: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology Science, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc. 65 pp. 2 Appendices, in Czech.

Abstract

In last few decades, population numbers of the common hamster (*Cricetus cricetus*) have declined severely in western Europe. According to new data, this trend has also been observed in central and eastern Europe. Unfortunately, Czech Republic did not escape this decline either. Due to the fact that the behaviour and biological rhythms were studied only under laboratory conditions, behavioural studies carried out on hamsters in natural populations become increasingly more important. In this diploma thesis, I focus on seasonal changes in circadian activity of the common hamster in a natural population at the periphery of Olomouc, with a special emphasis on circadian activity. In an attempt to get more insights into social relations and circadian activity in a natural environment, I combined the demographic study with a system of automatic recording of spatial activity. I employed a method capture-recapture combined with automatic recording system collecting data in selected burrows. In 2011 and 2012 in the period from June to September, hamsters have been captured and individually marked with chips. At selected burrows the automatic registration system was placed on entrances to burrows and recorded identity of hamsters, date and time. Hamsters in natural conditions exhibited a seasonal variability in circadian activity and clear circadian pattern of activity with two maxima at night. Against assumption, obtained records show that activity in daylight hours was reported throughout the season thus even in the summer months, not only in pre-hibernation period. Explanations of observed seasonal changes in circadian activity, which are still uncertain, were discussed.

Key words: automatic registration system, capture-mark methods, circadian activity, common hamster, *Cricetus cricetus*, live-trapping

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Změny v rozšíření křečka polního v Evropě a ČR	1
1.2	Současný právní status	4
1.3	Charakteristika studovaného druhu	5
1.3.1	Zařazení a popis druhu	5
1.3.2	Sociální organizace a chování	5
1.3.3	Biotop.....	6
1.3.4	Nory	6
1.3.5	Teritorialita a prostorová aktivita.....	7
1.3.6	Reprodukce a vývoj mláďat.....	8
1.3.7	Potrava.....	9
1.3.8	Hibernace	9
1.3.9	Mortalita.....	9
1.4	Biologické rytmy acirkadiánní aktivita	10
2	Cíle práce	18
3	Materiál a metody	19
3.1	Popis lokality	19
3.2	Mapování norových systémů.....	21
3.3	Metoda zpětného odchyty	22
3.4	Metoda automatické registrace.....	23
3.5	Analýza dat.....	24
4	Výsledky	26
4.1	Demografie v letech 2011 a 2012.....	26
4.2	Počty registrovaných jedinců	28
4.3	Potkávání a povrchová aktivita	30
4.4	Cirkadiánní aktivita	31

4.5	Využitelnost systému automatické registrace	34
5	Diskuse	36
6	Souhrn	42
7	Literatura	43
8	Přílohy	52
8.1	Příloha A	52
8.2	Příloha B	53

Seznam tabulek

Tabulka 1 Počty odchycených křečků v jednotlivých měsících roku 2011 a 2012 ... 27

Seznam obrázků

Obr. 1 Evropská distribuce křečka polního (převzato z Weinhold a Kayser 2006, data odvozená od různých autorů). Šedá znázorňuje data z let 1950–1990, černá data po roce 1990.....	1
Obr. 2 Fyzická mapa České republiky ukazující úzký vztah mezi geomorfologií krajiny a rozšířením křečka polního po roce 2000 založená na datech ze 4 nezávislých zdrojů: (●) monitoring hrabošů, (▲) dotazníky, (■) databáze BioLib a (▼) jiné zdroje. Červená linie vymezuje hranice areálu křečka ze 70. let (Grulich 1975).	4
Obr. 3 Typické rozložení nory křečka polního s diagonálním a vertikálním tunelem, hnízdní komorou, zásobárnou a slepými tunely (R = hnízdící materiál, P = čerstvý rostlinný kompost (potrava), y = půdní konektor, ad = dospělí, t = smetí, výkaly, moč, 27,48 = počet studovaných nor) (Grulich 1981).	7
Obr. 4 Model znázorňující vliv environmentálních a biologických faktorů na rytmy aktivity volně žijících zvířat. Zpětná vazba je zobrazena přerušovanou čarou vedoucí od činnosti. Příklady environmentálních a biologických faktorů, které působí na centrální nervový systém (CNS), jsou uvedeny v příslušných příhrádkách/kolónkách/oddílech.	13
Obr. 5 Letecký snímek Olomouce s vyznačenou studijní plochou (vlevo) a detail studijní plochy (vpravo). Žlutá linie vyznačuje polohu studijní plochy. Mapy převzaty z Google Earth.....	19
Obr. 6 Rozmístění plodin na lokalitě v Olomouci-Holici v roce 2011(převzato z Petrová 2012)	20
Obr. 7 Pohled na část lokality v červnu 2012. Převzato z www.chmi.cz	20
Obr. 8 Mapa studijní plochy s vyznačenými norami křečka polního nalezenými v roce 2012. Žluté body znázorňují aktivní nory, černé body nory, u kterých nebyla zjištěna aktivita.....	21
Obr. 9 Nastražená živolovná past (a) u vchodu do nory křečka polního a s chyceným jedincem (b).	22
Obr. 10 Metoda zpětného odchyty: (a) past s chyceným jedincem (b) narkotizace ve skleněné nádobě, (c) příprava pro získávání potřebných údajů k identifikaci křečka.	23

Obr. 11 Čtečka čipů s injekční soupravou pro zavádění transponderů (a) a systém automatické registrace (b) sestávající z kruhové antény (A), čtečky dat (B) a napájecí baterie (C).....	24
Obr. 12 Odchyťová historie všech 19 jedinců odchyťených v roce 2011. Černé tečky označují jedince odchyťené do živolovných pastí a zároveň zaznamenané v automatických registračních systémech. Šedé tečky označují jedince odchyťené pouze do živolovných pastí. U každého jedince je vyznačeno pohlaví a věková třída (s = subadult, a = adult).....	26
Obr. 13 Celkový počet minut, v nichž byla zaznamenána aktivita, pro každého jedince pro rok 2011(a) a 2012 (b). Barevně jsou odlišeny sloupce pro samce (modře) a samice (červeně). U jedinců je vyznačeno pohlaví a věková kategorie (j = juvenil, s = subadult, a = adult).	28
Obr. 14 Počet jedinců zaznamenaných v jednotlivých norových systémech v roce 2011 (a) a v roce 2012 (b).....	29
Obr. 15 Počet nor navštívených jedincem.....	29
Obr. 16 Souběžná aktivita jedinců pro rok 2011 (a) a 2012 (b). Modrý sloupec ukazuje počet minut v jednotlivých měsících, v nichž byla zaznamenána aktivita. Červený sloupec ukazuje počet minut, v nichž byla zaznamenána souběžná aktivita dvou jedinců u jednoho vchodu. Zelený sloupec zobrazuje počet minut, v nichž byla zaznamenána souběžná aktivita tří jedinců u jednoho vchodu.	30
Obr. 17 Záznam změn cirkadiánní aktivity křečka polního z let 2011 (a) a 2012 (b). V jednotlivých dnech jsou vyneseny černé body symbolizující aktivní minuty. Vertikální čárkované linie vyznačují východ a západ Slunce, silněji vyznačená horizontální linie značí letní slunovrat.	32
Obr. 18 Počet aktivních minut v jednotlivých hodinách dne pro rok 2011 (a) a 2012 (b).....	33
Obr. 19 Změny cirkadiánní aktivity křečka polního v roce 2012 podle věkových skupin. Zleva doprava juvenilové (a), subadulti (b), adulti(c). Černé body symbolizující aktivní minuty. Vertikální čárkované linie vyznačují východ a západ Slunce.....	33
Obr. 20 Aktivita křečků v roce 2012 ze všech dat (a) a pouze ze vzorků s minimální velikostí 10 aktivních minut (b), přerušované čáry vymezují 95% CI.	34

Obr. 21 Aktivita křečků v roce 2012 pouze ze vzorků s minimální velikostí 10 aktivních minut. Přerušované čáry vymezují 95%CI. Nalevo pro adultní samce (a), adultní samice (b) a pro subadulty (c)..... 34

Poděkování

Ráda bych poděkovala především prof. MVDr. Emilu Tkadlecovi, CSc. za odborné vedení celé diplomové práce, cenné připomínky v průběhu psaní, poskytnutí odborné literatury, pomoc se statistickým zpracováním dat a především za vstřícnost, čas a ochotu. Za spolupráci při terénním sběru dat, poskytnuté rady a cenné informace děkuji Mgr. Janu Losíkovi, Ph.D., Bc. Daně Bräuerové a ostatním členům výzkumného týmu. Zvláštní dík patří Mgr. Ivaně Petrové. Dále bych ráda poděkovala své rodině a svému příteli, bez jejichž pomoci a podpory by tato práce nevznikla.

1 Úvod

Někdy je jako ztráta biologické rozmanitosti zjednodušeně vnímáno vymírání druhů spolu se zánikem jejich stanovišť. Do opačné pozice se z tohoto pohledu dostávají druhy vnímané člověkem jako tzv. „škůdci“, u nichž je naopak žádoucí snižování jejich početnosti. Za škodlivé jsou obvykle označovány organismy nějakým způsobem konkurující člověku, například ničením jeho úrody, nebo druhy na člověku se živící či ohrožující jeho zdraví, blahobyt a pohodlí (Flint a van den Bosh 1981). V blízkosti člověka se křeček, jakožto typický synantropní druh původem ze stepních oblastí, objevuje už od počátků rolnictví a pěstování zemědělských plodin v neolitu (Nechay 2000). Jedny z prvních nálezů kosterních pozůstatků křečka polního na našem území pochází z období würmského glaciálu a byly nalezeny v jeskyni Balcarka (Šťourač 2008). Za polního škůdce, způsobujícího v období populační exploze značné škody na zemědělské úrodě, byl křeček považován ještě v 60. letech minulého století. I dnes je některými zemědělci vnímán velmi negativně.

1.1 Změny v rozšíření křečka polního v Evropě a ČR

V současnosti se euroasijská distribuce pohybuje mezi 45° a 59° severní šířky a 5° a 95° východní délky (Nechay 2000). Sem spadá západní, střední i východní Evropa a podstatná část západní Asie (obr. 1). Výskyt je situován převážně do nížin, maximálně pak do výšky asi 700 m n. m., kde obývá zejména přírodní stepní stanoviště nebo umělé travnaté stepní biotopy (Weinhold 2008).



Obr. 1 Evropská distribuce křečka polního (převzato z Weinhold a Kayser 2006, data odvozená od různých autorů). Šedá znázorňuje data z let 1950–1990, černá data po roce 1990.

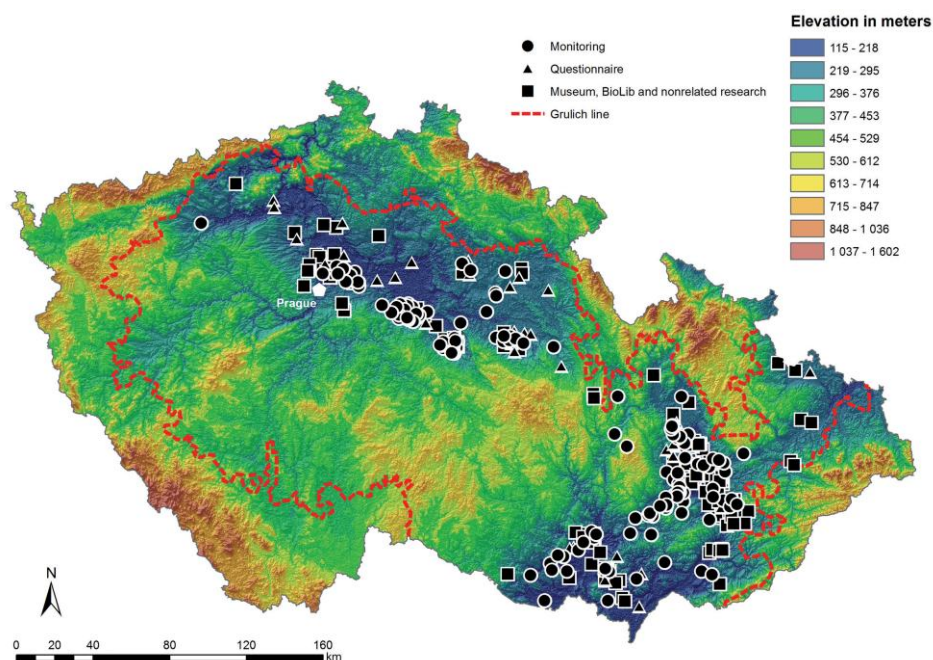
Ve druhé polovině 20. století dochází k výrazným poklesům početnosti populací křečka polního v jeho západoevropských populacích (Stubbe & Stubbe 1998, Nechay 2000, Weinhold 2008). Křeček je v důsledku těchto poklesů početnosti odehrávajících se v průběhu posledních desetiletí, v zemích jako jsou například Francie, některé oblasti Německa, Belgie a Nizozemí, na pokraji vyhynutí (Weinhold 2008). Snižování početnosti bylo dlouho vnímáno jako výhradní problém západoevropských populací a ještě nedávno byly považovány středoevropské populace za stabilní. Nicméně i zde došlo ke značné restrikci jejich areálu a podobný rozsah poklesu početnosti byl nedávno zjištěn také ve střední Evropě, v Polsku (Ziomek & Banaszek 2007), Maďarsku (Nechay 1998) a na Ukrajině (Gorban et al. 1998). Jak ukazují například studie z Polska (Ziomek a Banaszek 2007), tamní populace byla pravděpodobně rozdělena na izolované fragmenty, čímž ztratila kontakt s běloruskou populací na východě a německou na západě. Dnes je v Polsku známých pouze 100 lokalit oproti 1000 známým v roce 1970 (Ziomek & Banaszek 2007). Také ukrajinská populace byla vždy považována za poměrně stabilní a ještě ve druhé polovině 20. století tam byl křeček běžně loven a tráven pomocí pesticidů jako polní škůdce. V současnosti jsou ve východní a jižní části Ukrajiny jeho populační hustoty nízké a v západní části země se křeček vyskytuje jen velmi vzácně (Gorban et al. 1998). Tyto nové údaje naznačují, že demografické procesy způsobující pokles populace v západní Evropě se šíří východním směrem, na populace středoevropské (Tkadlec et al. 2012).

Tradičně byla česká populace považována za stabilní. Poslední systematické průzkumy areálu rozšíření křečka v České republice byly provedeny a publikovány v 70. letech Grulichem a také Voralíkem s Anděrou. Závěrem těchto studií bylo, že v té době se křečci pravidelně vyskytovali zhruba na 2/3 našeho území. Obývali volné plochy zemědělské půdy v nadmořských výškách okolo 300 m, někdy až do výšek 600 m. Ve vyšších nadmořských výškách byl podle předpokladu výskyt pouze ostrůvkovitý, v nížinách pak tvořil souvislý areál. V příhraničních pohořích a v zalesněných oblastech pak nebyl výskyt zaznamenán vůbec. Grulichova studie byla založena na dotaznících zaslaných do všech obcí České republiky a na následném ověřování dat v terénu (Grulich 1975a). Studie Vohralíka a Anděry se pak zakládala na dotaznících vyplněných členy Českého mysliveckého svazu a zaměstnanci podniku Státní lesy (Vohralík a Anděra 1976). Od té doby nebyla

podobná studie provedena až do současnosti, kdy se o tuto problematiku začali zajímat lidé z katedry Ekologie a životního prostředí PřF v Olomouci.

Mapování bylo podloženo 6 různými typy informací o výskytu křečků v ČR po roce 2000, a výsledky byly srovnány s předchozími údaji hlášenými Grulichem (1975). Přes použití různě spolehlivých zdrojů data ukázala, že vzorec distribuce naznačuje redukci svého rozsahu (Tkadlec et al. 2012). Prvním zdrojem informací byly údaje z programu monitorování hraboše polního, prováděného dvakrát ročně Státní rostlinolékařskou správou, kde se získávaly údaje také o přítomnosti a počtu křeččích nor na hektar. Druhým zdrojem informací bylo jejich vlastní pozorování. Třetím zdrojem byla data získaná pomocí dotazníků, rozeslaných farmářským podnikům. Čtvrtý zdroj informací obsahuje data z okresních muzeí rozmístěných po celé České republice. Pátý zdroj informací je reprezentován daty z veřejného serveru BioLibu (<http://www.biolib.cz/>), který mapuje rozložení druhů savců v České republice (Anděra 2010). Posledním zdrojem pak byla vlastní pozorování z jiných, nesouvisejících výzkumných činností výzkumného týmu a dalších zájemců o mapování českých savců.

Srovnání lokalit zjištěných v ČR po roce 2000, s těmi zjištěnými před téměř 40 lety naznačuje, že distribuce druhu byla značně omezena. Areál tohoto druhu se zmenšil a současný výskyt je omezen pouze na nejúrodnější oblasti (Tkadlec et al. 2010). Populace ustoupily z dříve hustě osídlených oblastí ve vyšších nadmořských polohách (Vohralík a Anděra 1976) do optimálních nížinných stanovišť podél velkých řek, tedy do moravských úvalů a Polabí. Zde našly vhodné biotopy s vysokou produktivitou plodin a nejvhodnější půdní podmínky (Tkadlec et al. 2012). Populace českých křečků zdaleka není souvislá. Více či méně izolované fragmenty jsou odděleny několika přírodními bariérami. Populace z Čech se zdá být s moravskou spojena přes vysoce komplexní oblast Svitavska s mnoha příčnými horskými pásmy, dosahujícími výšky přes 700 m. Moravské nížinné populace jsou přirozeně rozděleny do tří velkých populací odpovídajících třem geomorfologickým úvalům: Hornomoravský úval na severu, Dolnomoravský na jihovýchodě a Dyjsko-svratecký na jihozápadě. Populace Hornomoravského úvalu kolem Olomouce je oddělena od slezské Moravskou bránou, úzkou geomorfologickou sníženinou. Na jihu jsou Vyškovská brána a Napajedelská brána oddělující Horno- a Dolnomoravské populace respektive populace Hornomoravské a Dyjsko-svratecké. Kromě toho se v nedávné době staly tyto úzké potenciální migrační koridory ještě



Obr. 2 Fyzická mapa České republiky ukazující úzký vztah mezi geomorfologií krajiny a rozšířením křečka polního po roce 2000 založená na datech ze 4 nezávislých zdrojů: (●) monitoring hrabošů, (▲) dotazníky, (■) databáze BioLib a (▼) jiné zdroje. Červená linie vymezuje hranice areálu křečka ze 70. let (Grulich 1975).

méně propustné díky výstavbě dálnice s mnoha podpůrnými silnicemi procházejícími přesně přes nejužší místa spojující oba regiony. Je tedy velmi pravděpodobné, že fragmentace již započala. Po zprávách z Německa, Polska a Ukrajiny tedy data z České republiky (obr. 2) jasně naznačují vážná omezení rozsahu distribuce křečka (Tkadlec et al. 2012).

1.2 Současný právní status

Křeček je zahrnut v příloze IV směrnice 92/43/EHS ze dne 21. května 1992 o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin, vymezující druhy živočichů a rostlin v zájmu Společenství, vyžadující přísnou ochranu. To platí ve všech členských státech, na jejichž území se populace křečka nacházejí (Směrnice 92/43/EHS). V rámci legislativy Evropské unie dle dodatku Bernské konvence spadá křeček polní do kategorie silně ohrožený druh. Podle vyhlášky č. 395/1992 Sb. k zákonu 114/1992 byl u nás křeček polní zařazen do seznamu zvláště chráněných druhů živočichů do kategorie ohrožený druh (Vyhláška č. 395/1992 Sb.) a to z důvodu poklesu jeho početnosti na našem území od 70. let 20. století. Vyhláškou č. 175/2006 Sb. byl v rámci transpozice evropské legislativy do našeho právního řádu přerazen do kategorie silně ohrožený druh.

1.3 Charakteristika studovaného druhu

1.3.1 Zařazení a popis druhu

Křeček polní *Cricetus cricetus* (Linnaeus 1758) spadá do řádu Rodentia, čeledi Cricetidae, podčeledi Cricetinae. Jeho hmotnost se pohybuje v rozmezí 200–650 g, délka jeho těla je 200–300 mm, ocas má pak 40–60 mm (Weinhold 2008). Typické zbarvení je tvořeno kombinací černého břicha, hnědého hřbetu a stran těla, bílých tlapek a nosu a krémových skvrn na krku, na lících a za předními končetinami. Toto jej řadí k nejbarevnějším savcům Evropy. V populaci se však v menším množství mohou vyskytnout i netypicky zbarvení jedinci, např. melanističní nebo albinističní atd. (Kayser a Stubbe 2000). Poměrně tlusté hrabošovitě tělo nesou relativně krátké končetiny, typické jsou pak lící torby a nespécializované bunodontní stoličky. Zubní vzorec křečka je 1.0.0.3. Průměrně se křečci dožívají asi 31 – 34 měsíců (Ernst et al. 1989), ale doba, po které jsou nahrazovány volně žijící populace, je zřejmě jen 2 roky (Szamos 1972).

1.3.2 Sociální organizace a chování

O sociálním chování křečka toho není moc známo (Górecki 1977, Grulich 1986, Losík et al. 2007, Bendová 2011). Obecným předpokladem je, že jde o soliterní druh, snášejíci se s dalšími jedinci svého druhu pouze v období páření. Při normální populační hustotě obývá svou noru samostatně (Górecki 1977, Nechay 2000) a pouze při populační explozi může docházet k tomu, že jsou úkryty osídleny více jedinci. V takovém případě se projevuje i kanibalismus (Grulich 1978). Pozorováno nebylo například ani soužití dospělých samic a poměrně brzy také dochází k odloučení mláďat kvůli narůstající vnitrodruhové agresivitě (Boyette 1966, Eibl-Eibesfeld 1953). V rámci svého teritoria využívá křeček několik nor (Karaseva a Shilayeva 1965, Górecki 1977, Weidling 1996, Weinhold 1998) a ty také mohou být využívány sousedními křečky k úkrytu (Karaseva 1962). Indexy získané odpočtem nor na jednotku plochy, používané pro monitoring abundance tak mohou spolu s výše zmíněnými fakty komplikovat ochránářský management populace. Doposud se také potýkáme s nedostatkem informací o denní distribuci a frekvenci návštěv v norách a o rozložení jejich aktivity v přírodním prostředí (Weiner a Górecki 1974, Górecki 1977). Ve své bakalářské práci jsem se pokusila alespoň částečně proniknout do této problematiky a přinést tak nové poznatky o životě křečka polního (Bendová 2011).

Studii zabývající se chováním a sociální organizací jedinců stále není dostatek a navíc většinou pochází z laboratorního prostředí. Existuje relativně málo dat z přírodních populací a nejsou známa téměř žádná behaviorální data ani přesné využívání nor. Doposud získané poznatky popisují křečka jako samotáře, projevujícího se agresivně vůči jedincům svého druhu, stýkajícího se s ostatními jen v době páření a sdílejícího svou noru s ostatními pouze při přemnožení. Zřejmě vlivem různých faktorů vnějšího prostředí spolu s individuální povahou, vykazuje chování křečků značnou variabilitu a například Vohralík (1974) rozlišuje 2 základní vzory chování při setkání jedinců opačného pohlaví.

1.3.3 Biotop

Vysoká vlhkost spojená s úhrnem srážek větším než 600 mm ročně a s vysokou úrovní hladiny podzemní vody vylučuje výskyt křečka. Ten preferuje lokality s hlubokými vrstvami hlíny a spráše zejména v černozemních, sekundárně pak hlubokých hnědozemních půdách nabízejících vhodnou stabilitu. K hloubení svých nor, a tedy pro svůj život, potřebuje křeček půdy hlubší než 100 cm s hloubkou spodní vody více než 120 cm (Grulich 1975). Horské oblasti, lesy, pouště a bažiny výskyt tohoto hlodavce vylučují (Weinhold 2008). Populace obývající stanoviště v zemědělské půdě jsou silně závislé na oblastech s vojtěškou, v nichž se nachází zdrojové populace, z nichž se jedinci šíří do ostatních polních plodin a po sklizni se do nich opět vrací. Dále jsou významná také okrajová stanoviště, jako jsou například polní krajnice, sloužící jako jejich útočiště (Bihari a Arany 2001).

1.3.4 Nory

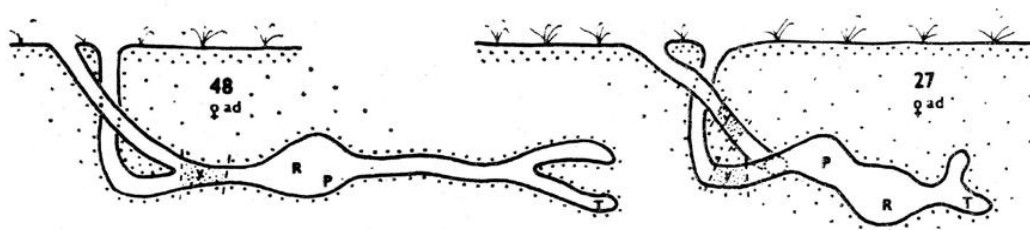
Křečci využívají tzv. letní a zimní nory v závislosti na ročním období. Zimní nory jsou hlubší, lépe odvodněné, zahrnující také zásobárnu potravy. Slouží k přezimování. Letní nory jsou pak využívány k reprodukci a jsou využívány od jara do podzimu. Průměrná vzdálenost zimní a letní nory je u dospělých samic 373 m a u samců 800 m (Karaseva 1962). Korelace hustoty nor s hustotou populace není přesná, neboť jedinci využívají v rámci svého teritoria více nor (Karaseva a Shilayeva 1965, Gorecki 1977, Weidling 1996, Weinhold 1998). Na jaře lze odvodit velikost populace z hustoty zimních nor, v průběhu roku poté pomocí capture-mark-recapture studie (Weinhold 2008).

Nory jsou různé, v závislosti na věku a velikosti jedince, který v ní žije, a na kontinuitě osídlení. Průměr tunelu se pohybuje mezi 40–100 mm (Eisentraut 1928, Grulich 1981). Struktuovanější a hlubší nory patří většinou starším jedincům, mladší zvířata mají nory většinou mělké jen s 1 nebo 2 tunely. Délka chodby bývá několik metrů a hloubka pak 0,5–2 m. Typicky je nora tvořena hnízdní komorou, jednou či více zásobárnami potravy, krátkými slepými tunely sloužícími jako latríny a dvěma či více východy k povrchu (obr. 3) Alespoň jedna chodba vedoucí z povrchu je šikmá, další bývají svislé/k povrchu kolmé. Občas v průběhu vegetační sezóny, např. za chladného počasí, a také před hibernací bývají ústí nor uzavírána (Nechay 2000).

1.3.5 Teritorialita a prostorová aktivita

Jedinci si svá teritoria značí pomocí pachových žláz na břiše a na bocích (Reznik et al. 2013), a stejně tak si jimi značí i vnitřek své nory a výrazné body v okolí (např. trsy trávy). Toto může být významné i pro orientaci v terénu. Ke značení teritoria dále používají i moč a výkaly a aktivně si jej před ostatními brání. Toto je hodnoceno jako sociální organizace teritoriálního typu (Niethammer a Krapp 1982). Na jaře a v létě mohou samice postupně obývat až 3,6 nor a samci až 9,6 (Kayser 2002). Jedinci vždy nemusí hloubit nory nové, často jsou využívány nory, které vyhloubili již dříve nebo které byly vyhrabány jinými jedinci (Weinhold a Kayser 2006). Velikost domovského okrsku se může pohybovat v rozmezí 50–90 ha (Grulich 1975). Samice jsou podstatně méně mobilní než samci, více setrvávají ve svých norách a mají celkově menší teritoria (Weinhold 1998, Kayser a Stubbe 2003).

Křeček patří ke druhům vykazujícím periodickou roční aktivitu. V porovnání s kontinuálně aktivními druhy, má ve zkráceném období reprodukční aktivity od dubna do října zvýšené investice do rozmnožování a získávání zásob pro období hibernace, kdy se jeho aktivita snižuje. Vrcholnou aktivitu vykazuje před rozedněním



Obr. 3 Typické rozložení nory křečka polního s diagonálním a vertikálním tunelem, hnízdní komorou, zásobárnou a slepými tunely (R = hnízdní materiál, P = čerstvý rostlinný kompost (potrava), y = půdní konektor, ad = dospělí, t = smetí, výkaly, moč, 27,48 = počet studovaných nor) (Grulich 1981).

a v době soumraku, je tedy aktivní zejména v noci. Předpokládalo se, že teprve na podzim, tedy koncem vegetačního období, když klesají noční teploty a zkracuje se světelná část dne, se projevuje u křečka i aktivita během dne. Predikované sezónní změny v cirkadiánní aktivitě stvrzuje například nedávná studie prováděná na přírodní populaci v Olomouci, kde bylo pomocí automatického registračního zařízení toto chování zaznamenáno (Hauerland 2011). Já jsem na tuto studii plynule navázala svou bakalářskou prací, v níž se ale ukázalo, že tyto závěry nemusí být vždy platné. Podařilo se mi totiž zaznamenat poměrně hojnou aktivitu během dne již na počátku léta v období letního slunovratu (Bendová 2011). Další poznatky ze svého výzkumu cirkadiánní aktivity pak přináším v této diplomové práci.

1.3.6 Reprodukce a vývoj mlád'at

V jednotlivých částech Evropy se období rozmnožování křečků liší (Nechay 2000). Ve střední Evropě toto období spadá do rozmezí dubna až září. Pro jejich populační dynamiku je typická r-strategie a vysoké investice do reprodukce (Weinhold 2008) a jako jediní zástupci své podčeledi vykazují explozivní populační dynamiku (Grulich 1986). Páření často probíhá až na přelomu dubna a května, neboť samice se z hibernace obvykle probouzí později než samci. Samice netolerují nápadníka ve svém doupěti příliš dlouho. Krátce po páření je samec samicí vyhnán a pokračuje v hledání další samice, se kterou by se mohl opět pářit (Weinhold 2008). Křečci jsou polygamní, bez podílu samce na výchově mlád'at (Franceschini a Millesi 2001).

V průběhu roku můžou mít křečci 2–3 vrhy, což svědčí o značné rozmnožovací schopnosti. Po graviditě trvající 19–22 dnů se rodí 4–12 mlád'at v jednom vrhu (Grulich 1975). K jejich odstavení dochází asi po 3 týdnech a ve věku 25 až 30 dnů začínají vylézat z mateřské nory (Eibl-Eibesfeld 1953). Většinou nejprve opouští noru matka, obsazující jinou noru pro další reprodukci (Weinhold 1998, Kayser 2002). Po 2–3 měsících dosahují pohlavní dospělosti (Mohr et al. 1973, Reznik-Schüller et al. 1974, Vohralík 1974), rozmnožování se však obvykle účastní až v následujícím roce (Szamos 1972, Gorecki 1977, Grulich 1986). U samců dochází k sezónnímu sestupu varlat, jenž je synchronizován se začátkem období rozmnožování, samice vykazují postreprodukční uzavření pochvy (Weinhold 2008).

1.3.7 Potrava

Koncem léta a začátkem podzimu před hibernací křečci projevují typické chování, kterým je sběr a ukládání potravy do zimních zásobáren (Petzsch 1950, Nechay et al. 1977). Minimální průměrná dávka k překonání zimního období je 1–1,5 kg na jedince (Wendt 1991), ale jsou schopni nashromáždit až několik kilogramů zásob. Během dne konzumují ve své noře to, co si přinesou v lícních torbách během noční a soumravné aktivity, ze vzdálenosti i více než 1 km (Grulich 1975) a mimo svou noru jí zřídka (Eibl-Eibesfeld 1953). Potrava je tvořena především rostlinnou stravou, ale asi z 10–13% se v jejich jídelníčku objevují i živočišné bílkoviny pocházející z hmyzu, žížal, plžů i drobných obratlovců. Při populační explozi dokonce dochází ke kanibalismu či myofágii, neboli požívání potkanů a hrabošů (Grulich 1975).

1.3.8 Hibernace

Předpokladem je, že v přirozených podmínkách je křeček citlivější k signálům krátkého dne kolem 15. července, a že v polovině srpna začíná gonadální regrese (Monecke 2001). Endogenně řízený nástup hibernace je signalizován fotoperiodicky (Weinhold 2008). Zhruba od října do přelomu března a dubna křeček osamoceně zimuje a každých 5 až 7 dní zimní spánek přerušuje a konzumuje potravu z nashromážděných zásob. Hibernaci nepřežije 50–60 % populace (Wendt 1991, Kayser et al. 2003). Je to způsobeno stářím, nemocemi, nedostatkem potravy nebo zaplavením (Weinhold 2008).

1.3.9 Mortalita

Výjimečně se křeček polní může dožít až 10 let, v přírodě však žije maximálně 4 roky (Nechay 2000). Příčin mortality je velké množství. Patří k nim snižování výběru potravních zdrojů, používání biocidů, hnojiv a agrotechniky, automobilová doprava a samozřejmě nemoci a predace (Zejda et al. 2002). Hibernace a zejména predace jsou vůbec nejčastějšími příčinami mortality. V Německu bylo při sledování několika jedinců křečků telemetrickou metodou a zjištěno, že predace způsobila až 90% mortality (Schaffrath a Weinhold 2011).

Přirozenými predátory křečka polního jsou malé až středně velké šelmy. Ze savců jsou to například lasice kolčava (*Mustela nivalis*), kuna skalní (*Martes foina*), jezevec (*Meles meles*) nebo liška obecná (*Vulpes vulpes*) (Petzsch 1950,

Eibl-Eibesfeld 1953, Müller 1960, Grulich 1980). Z dravců například luňák (*Milvus sp.*) nebo káně lesní (*Buteo buteo*), ze sov pak pravidelně loví křečky vúr velký (*Bubo bubo*) (Görner 1972, Grulich 1980, Nicolai 1994). Predační tlak souvisí hlavně s dostupností vegetačního krytu a tak nepřímo také s obhospodařováním zemědělských ploch. Nejvýhodnější je pro křečka pozdní sklizeň, prodlužující dobu trvání vegetačního krytu (Kayser et al. 2003).

1.4 Biologické rytmy acirkadiánní aktivita

Orientace v čase, řadící se mezi nejdůležitější adaptace organismů, je patrná ve všudypřítomné distribuci sezónních rytmů na všech úrovních biologické organizace. Savci předvídatelné změny vnějšího prostředí vnucené 12 měsíčním geofyzikálním cyklem předvídají a využívají. Nápadné sezónní změny teploty, vlhkosti a délky dne, stejně jako výrazná sezónní proměna v biotických faktorech jako jsou dostupnost potravy, přítomnost predátorů a přístup k partnerům, kladou důraz na přesné načasování. Sezónně varírující savčí funkce zahrnují mimo jiné reprodukci, příjem potravy, spánek, tělesnou hmotnost a hmotnost mozku, termoregulaci, družné a agonistické sociální chování, vlastnosti srsti, sekreci hormonů a koncentraci neurotransmiterů v mozku (Zucker 2001).

Nejčastěji jsou biologické rytmy kategorizovány délkou periody. Periodu kratší než 24 hodin mají ultradiánní rytmy (Halle & Stenseth 1994). Pokud mají rytmy periodu přibližně 24 hodin, označujeme je cirkadiánní. Těm byla při studiu chronobiologie věnována vždy největší pozornost, neboť nejsilnějším časovačem je střídání světla a tmy (Wollnik 1989). Kromě názvu časovač se můžeme setkat také s pojmy oscilátor, synchronizér, pacemaker, „Zeitgeber“. Jako cirkanuální jsou označovány rytmy s délkou periody 1 rok. Tento sezónní charakter mají u křečka polního např. tělesná teplota (Wollnik & Schmidt 1995), příjem potravy a tělesná hmotnost (Canguilhem 1989), nebo cirkadiánní aktivita (Weiner & Górecki 1974, Wollnik et al. 1991), jež je pojednávána i v této práci.

Denní rytmy vykazují všechny živé organismy, od nejjednodušších po nejsložitější. U jednobuněčné mořské řasy *Gonyaulax* lze například vypořozovat denní rytmus v záření a člověk, patřící mezi složité organismy, dodrřuje pravidelný rytmus bdění a spánku, kolísání tělesné teploty a četné jiné (Illnerová 1994). Probouzení a usínání, aktivita a klid, teplo a chlad, všechno tohle a tucet dalších typů chování, fyziologických a biochemických aktivit následuje denní cyklus. Funkce

eukaryot v jejich prostředí, daná jejich anatomickými vlastnostmi, je těmito cykly ovlivněna. U zvířat cirkadiánní cyklus ovlivňuje celou řadu tělesných aktivit - například funkci jater, regulaci teploty, uvolňování hormonů, a dělení buněk a způsob ovlivnění těchto aktivit je založen spíše na očekávaném denním vzoru než čekáním na aktuální situaci (Miller 1989). Všechny denní rytmy v živých organismech mají společné to, že mají původ uvnitř těla, jsou to rytmy vnitřní, endogenní i když úzce souvisí s denním cyklem prostředí, tedy s východem a západem Slunce, a jsou poháněny vnitřními hodinami neboli pacemakerem, který je hlavním zdrojem rytmicity. Důležité je i to, že pokud jsou zvířata držena ve zcela neperiodickém prostředí, tedy například v prostředí, kde je stálé světlo či stálá tma bez dalších vnějších podnětů časování, zůstává jejich aktivita stále cyklická, ačkoliv běží volně s periodou o něco rychlejší nebo pomalejší než 24hodin (Miller 1989). Protože pacemaker neběží s periodou přesně 24hodin, ale udržuje ji zhruba (cirka), jsou hodiny i rytmy jimi řízené nazývány cirkadiánní.

U obratlovců generuje tyto rytmy neurohormonální systém. U mořského měkkýše *Aplysia* jsou cirkadiánní hodiny uloženy v očích, u vrabce v epifyze, u savců jsou v hypotalamu dvě suprachiasmatická jádra (CNS) neboli shluky neuronů, uloženy poblíž optického chiazmatu (křížení) po stranách třetí komory mozkové. Pacemaker je synchronizován převážně pravidelným střídáním světla a tmy a hodiny synchronizuje světlá část dne. Pro plnění funkce vnitřních biologických hodin, musí oscilátor splňovat jisté podmínky (Illnerová 1994). Aby mohly být buňka či orgán považovány za skutečné biologické hodiny, pak musí i za podmínek, kdy jsou chovány vně organismu, tj. *in vitro*, a promývány živným roztokem, vykazovat zhruba 24hodinové oscilace např. v metabolismu, elektrické aktivitě, tvorbě různých látek apod. (Illnerová 1996). Dojde-li ke zničení pacemakeru v organismu, stává se organismus arytmiickým a přestávají se u něj projevoval denní rytmy (Weinert 2005). Transplantace fetální křeččí tkáně do mozku dospělých křečků prokázala, že jsou u savců řídicí hodiny v centrálním nervovém systému. Pokud je CNS dospělého křečka zničen, cirkadiánní rytmy zmizí. Ale fetální CNS transplantovaný do mozku může dát zvířatům, kterým byl transplantován, nejen schopnost znovu produkovat cirkadiánní rytmy, ale i specifický rytmus s délkou cyklu charakteristickou pro dárcovské zvíře (Miller 1989).

U obratlovců byly zjištěny 3 struktury hrající důležitou roli v cirkadiánních rytmech. Vyvíjejí se ze stejné zárodečné tkáně mozku a komunikují spolu

prostřednictvím hormonů a nervových signálů. Oční sítnice snímá světlo a u některých zvířat, například u žab a krys, produkuje hormon melatonin, který může přenášet informace o časování. Epifyza (šišinka) v horní části mozkového kmene rovněž vylučuje melatonin, a u některých zvířat, např. u vrabců, také snímá světlo. V hypothalamu, části mozku ovládající vnitřní prostředí zvířete tím, že spojuje hormonální a nervovou činnost, je oblast zvaná suprachiasmatické jádro přijímající nervové vstupy jak přímo, tak nepřímo ze sítnice a mající receptory pro melatonin tvořený šišinkou (Miller 1989).

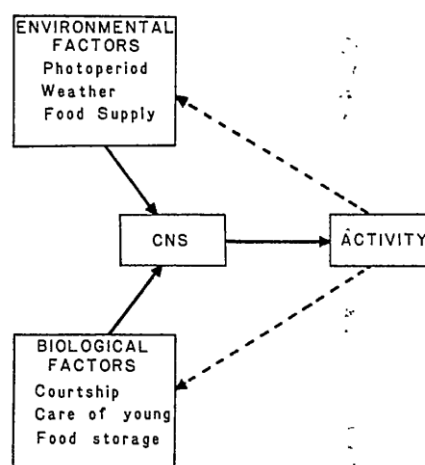
Vnitřní cirkadiální rytmy jsou vytvořeny již u savčího plodu, kdy dochází k vývoji suprachiasmatických jader jako centrálního pacemakerového systému. Stejně jako u dospělého organismu délka periody není přesně 24 hodin a je třeba kontinuálních korekcí pomocí periodicity prostředí nebo časovače. V prenatální a v brzké postnatální fázi účinkují podněty nezávislé na světle pocházející od matky. V určitém věku pak mohou světelné časovače působit společně s těmi nevyžadujícími světelné podněty. Rytmičké informace musí být převedeny do efektorových orgánů, a aby bylo možné změnit rytmický signál na zjevný rytmus, musí být odpovídající efektorové orgány funkčně dospělé (Weinert 2005).

Základem regulace sezónních změn ve fyziologii a chování je fotoperiodicita. Pomocí ní jsou organismy schopny přesného měření délky dne a směru změn jeho prodlužování a zkracování. Adaptivní typy sezónních biologických změn mohou být modelovány evolucí tak aby odpovídaly ročním cyklům prostředí. Studie formálních vlastností fotoperiodických mechanismů odhalily, že většina organismů využívá cirkadiální oscilátory k měření délky dne. Předpokládá se, že k tomu aby organismus vnímal délku dne, je důležitější načasování světelné expozice než celkové množství světla. Savčí cirkadiální oscilátor přijímá světelné podněty prostřednictvím retinohypotalamického traktu. Cirkadiální systém reguluje rytmickou sekreci hormonu šišinky tzv. melatoninu. Melatonin je vylučován jen v noci a doba trvání sekrece se liší dle délky tmy, a tak je fotoperiodická informace „zakódována“ v melatoninovém signálu. Melatoninový signál je pravděpodobně „dekódován“ v cílových tkáních melatoninu, které se podílejí na regulaci mnoha sezónních reakcí. U savců nejsou dosud místa působení melatoninu dobře známa, ale potenciální cíle zvláštního zájmu zahrnují pars tuberalis z hypofýzy a suprachiasmatická jádra. Obě tato místa vykazují vychytávání radioaktivně značeného melatoninu u různých druhů zvířat, a existují určité důkazy přímého

působení melatoninu na těchto místech. Nicméně se zdá, že existují druhové rozdíly s ohledem na význam a specifické funkce různých cílových míst melatoninu (Goldman 2001).

Jak již bylo zmíněno, cirkadiánní hodiny savců se nachází v suprachiasmatických jádrech mozku. Při pokusech prováděných na sítnici křečka zlatého (*Mesocricetus auratus*) však byla zjištěna periodická tvorba melatoninu, která byla rytmická a vykazovala maximum přibližně jednou za 24 hodin. Savčí sítnice je tedy sama o sobě oscilátorem, a mohla by sloužit jako další cirkadiánní hodiny savčího organismu. Odstraněním suprachiasmatických jader se však savci stávají bez výjimky arytmiickými, a to i když jsou jejich sítnice nepoškozené. Dominantními hodinami savců zůstávají tedy zatím i přes nález oscilací v sítnici suprachiasmatická jádra (Illnerová 1996).

Rytmu aktivity volně žijících zvířat v přirozených podmínkách nevykazují vysokou přesnost ani neudržují stejný vzor po celý rok, a to navzdory endogennímu mechanismu a environmentálnímu časovači. Vykazují však výrazné sezónní změny, které jsou považovány za reakce na podmínky prostředí nebo fyziologické a behaviorální požadavky zvířete. Údaje o vzorci aktivity získané od mnoha druhů naznačují, že endogenní časovací mechanismus je v různých časech v průběhu roku pozměňován nebo přepisován jinými faktory. Jednoduchý model (obr. 4) ukazuje, jak faktory životního prostředí a biologické faktory mohou působit na pozměňování vzorce aktivity v rámci stanoveném časovačem. Vazba environmentálních a biologických faktorů, znázorněná plnými čarami, je dána prostřednictvím "dráhy"



Obr. 4 Model znázorňující vliv environmentálních a biologických faktorů na rytmy aktivity volně žijících zvířat. Zpětná vazba je zobrazena přerušovanou čarou vedoucí od činnosti. Příklady environmentálních a biologických faktorů, které působí na centrální nervový systém (CNS), jsou uvedeny v příslušných příhrádkách/kolónkách/oddílech.

centrálního nervového systému ovládajícího aktivitu. Kombinace těchto řídicích sil, zprostředkovaných a integrovaných přes CNS, určuje aktivitu vykazovanou zvířetem. Tato činnost může mít za následek změny v environmentálních a biologických faktorech, jak je uvedeno přerušovanými čarami značícími zpětnou vazbu v modelu (Tester 1987).

Vzorec denní aktivity jakéhokoliv volně žijícího zvířete je určen endogenním mechanismem, jehož výstup je modifikován biologickými a environmentálními faktory, které vykazují sezónní změny. Nicméně adaptivnímu významu těchto změn zatím dobře nerozumíme (Daan 1981, Rusak 1981). Četnými studiemi bylo prokázáno, že mezi environmentální faktory ovlivňující rytmy aktivity patří třeba délka dne. Silné účinky na aktivitu volně žijících zvířat a na změny celkového počtu minut aktivity za 24 hodin a množství klidu během normální aktivní fáze, jsou uvedeny do souvislosti se změnami v takových faktorech, jako je teplota okolí, sněhový pokryv, zásobování potravou a rozmnožovací chování. Tyto modifikace rytmů aktivity napovídají, že kontrolní mechanismy jsou dostatečně plastické, aby zvířata významně měnila své chování v reakci na měnící se prostředí. Kromě toho a ukázala volně žijící zvířata schopnost přejít od vzorce noční aktivity k denní, když bylo zapotřebí. Například samci vydry mořské (*Enhydra lutris*) po přemístění do oblastí bohatších na potravu, přešli z jejich obvyklého denního vzoru krmení a obrany území na noční krmení. Tato přepnutí nastala rychle a trvala, dokud se samci nevrátili do svých území.

Jednotnost a důslednost rytmů v přírodě je nejspíš vzácná a u různých ptáků a savců dochází k výrazným sezónním změnám a velké plasticitě rytmů denní aktivity. Mnoho variací lze nalézt například v časech, kdy aktivita začíná a končí, ve vztahu k východu a západu Slunce (Tester 1987). Naproti tomu zvířata držená v zajetí vykazují pozoruhodně přesné načasování respektující rytmy aktivity, pokud jde o nástup a ukončení aktivity spojené s režimem světla a tmy (Pittendrigh & Daan 1976). Tato pravidelnost se zdá být silně závislá na umístění do klece a stabilitě podmínek prostředí, ve kterých jsou zvířata chována.

Hlavní doba aktivity všech druhů vykazuje zjevné korelace s dostupností potravy, s vyhýbáním se dravcům, s fyziologickou kapacitou pro udržení homeostáze ve fyzickém prostředí a s behaviorálními interakcemi. Přesto, že ještě zbývá mnoho nezodpovězených otázek, lze říci, že mechanismy načasování, jimiž jsou společně synchronizovány behaviorální a fyziologické funkce zvířat s prostředím,

jsou založeny na denní i sezónní bázi. Četné výzkumy cirkadiánní rytmicity se do značné míry soustředí na organismy žijící v zajetí v různých experimentálních podmínkách a bez ohledu na roční dobu. Empirické vyšetření denního biologického cyklu v různých obdobích roku by mělo poskytnout další vhled nejen do denního rytmu samotného, ale rovněž do sezónních reakcí organismů (Kenagy 1976).

Mnoho environmentálních a behaviorálních faktorů je v laboratorních studiích řízeno, tj. jsou udržovány konstantní fyzikální podmínky a zvířata v individuálních klecích se nemnoží, nepečují o mladé či nehledají potravu. Tudíž jsou tyto hnací síly eliminovány, a pozorované chování se určuje podle časovače přes endogenní mechanismus. Plasticita ve vzorci aktivity je důležitou součástí adaptivního mechanismu, který umožňuje volně žijícím zvířatům přežít v měnícím se prostředí. Nicméně endogenní složka musí být rovněž považována za nutnou k tomu, aby zvíře zahájilo fyziologickou přípravu na aktivitu (Daan & Aschoff 1982). Naproti tomu se zdá, že pravidelnost rytmů u zvířat chovaných v zajetí odráží endogenní kontrolu za stabilních podmínek prostředí (Tester 1987).

Výskyt strnulosti je u mnoha druhů sezónní záležitostí a vyskytuje se v určitých obdobích dne. Körtner a Geiser (2000) zjišťovali, zda cirkadiánní a cirkanuální rytmy, důležité pro načasování biologických událostí v aktivitě zvířat, hrají rovněž důležitou roli při strnulosti, kdy je podstatně snížena tělesná teplota, která může dokonce klesnout pod 0°C. Dva rozlišné vzorce strnulosti, hibernace (prodloužená strnulost) a denní strnulost, se značně liší ve své interakci s cirkadiánním systémem. Denní strnulost se zdá být integrována do běžného cirkadiánního rytmu aktivity a klidu, i když není omezena jen na normální klidové fáze zvířete. V kontrastu k tomu, hibernace trvá několik dnů nebo dokonce týdnů. Strnulost však nikdy netrvá celou hibernační sezónu, ale je přerušována periodickým probouzením a krátkými normotermickými obdobími. Nicméně u některých hibernantů nejenom že probouzení sleduje určitý vzor odpovídající cirkadiánnímu rytmu, ale je také stimulováno vnějšími podněty, jako je fotoperioda a okolní teplota. Míra interakce mezi cirkadiánním a cirkanuálním systémem a hibernací se mezi jednotlivými druhy liší. Biologické rytmy hibernantů, pro něž se zdá být dostupnost potravy sezónně předvídatelná, a kteří hibernují v hlubokých a uzavřených norách, vykazují malou citlivost k vnějším podnětům během hibernace a tudíž malou schopnost vyladění jednotlivých časů probouzení. V kontrastu k tomu, oprotunní hibernanti, kteří někdy využívají probouzení k hledání potravy a hibernují

v otevřených a přístupných zimovištích (hibernakulích) jsou citliví k vnějším časovačům. U oportunní hibernantů hraje cirkadiánní systém hlavní roli v udržování synchronnosti mezi normálním cyklem světlo-tma a příležitostným sháněním potravy. Ačkoliv je každodenní běžný režim aktivity a klidu během hibernace opuštěn, zdá se, že cirkadiánní systém zůstává funkční a existuje jen málo důkazů, že by byl významně ovlivněn nízkou tělesnou teplotou (Körtner a Geiser 2000).

Křeččí rytmy jsou snadno měřitelné v laboratoři. Za normálního cyklu světla a tmy, lezli křečci v pokusných boxech na běhací kolo asi 15 minut po zhasnutí světla a běželi po dobu asi tří hodin. Křečci v nepřítomnosti střídání světla a tmy, vykazovali cyklus, v němž začínali svůj tříhodinový běh v intervalu 24,2 hodiny. In vivo studie s použitím 2-deoxyglukózy ukazují, že denní cyklus maxima a minima metabolické aktivity je v CNS silnější než v jiných strukturách savčího mozku. V tkáňové kultuře vykazuje CNS také rytmickou elektrickou a sekreční aktivitu. U savců, kteří nemají fotoreceptory v šišince, jsou zdrojem informací o cyklu světlo-tma oči. Pro získání této informace savec může použít fotoreceptory sítnice odlišné od těch, které slouží k vidění. Oči však slouží savcům pouze jako fotoreceptory a jako primární hodiny slouží CNS (Miller 1989).

Křečci vykazují výrazné sezónní změny v jejich fyziologii a chování. Monecke a Wollniková (2005) provedli studii poskytující podrobnou analýzu časové souvislosti mezi sezónními cykly reprodukce, tělesné hmotnosti a sezónními změnami dvou cirkadiánních parametrů, tj. pohybové aktivity a exkrece 6-sulphatoxymelatoninu (aMT6s) u jednotlivých zvířat držených v přirozených světelných podmínkách. Výsledky ukázaly charakteristický vzor pohybové aktivity a vylučování aMT6s pozorované kolem letního slunovratu, tj. od poloviny května do poloviny července. V tomto období byla pohybová aktivita charakterizována vysokou úrovní aktivity a jejím časným nástupem, zatímco noční stoupaní melatoninu bylo redukováno na výchozí úroveň. Tyto sezónní změny ve vylučování aMT6s a pohybové aktivitě byly pouze volně spojeny se změnami reprodukčního stavu, ale dobře korelovaly s periodou ročního cyklu, během níž byla zvířata senzitivní ke krátkým dnům. Mohou proto odrážet specifický stav cirkadiálního pacemakerového systému v CNS a tak mohou být cennou pomůckou pro další charakterizaci molekulárních a fyziologických mechanismů fotoperiodického měření času u křečků polních (Monecke & Wollnik 2005).

Rozmnožovací období křečka polního je určeno endogenními cirkanuálními hodinami, synchronizovanými ročním cyklem měnící se délky dne, tedy fotoperiody (Masson-Pévet et al, 1994). Za přechod mezi obdobím rozmnožování a klidovým obdobím je zodpovědná krátká fotoperioda. Většina doposud získaných dat o křečku polním naznačuje přímé fotoperiodicky řízené sezónní změny reprodukční zdatnosti a tělesné hmotnosti. Tato hypotéza předpokládá existenci fáze cirkanuálního systému citlivé na krátkou fotoperiodu, která se vyskytuje nezávisle na fotoperiodickém režimu vnímaném zvířaty po jejich probuzení z hibernace na konci března. Inhibice gonád je vyvolána, když se krátká fotoperioda shoduje s endogenní periodou senzitivity, která sahá od poloviny května alespoň do července či srpna (Saboureau et al. 1999). Výsledky dlouhodobé studie podporují hypotézu, že tyto roční změny jsou vyjádřením fotoperiodicky řízených endogenních cirkanuálních rytmů. Jasný endogenní roční cyklus se projevil i v podmínkách, kdy byly jedincům chirurgicky odstraněny pineální žlázy a zvířata tak byla zbavena schopnosti detekovat nebo měřit fotoperiodu (Masson-Pévet et al, 1994). Současné poznatky doplňují a rozšiřují dřívější důkazy na podporu existence endogenní cirkanuální kontroly sezónní reprodukce u křečka polního (Saboureau et al. 1999).

2 Cíle práce

Hlavním cílem předložené diplomové práce je přinést poznatky o cirkadiánní aktivitě křečka polního v přírodní populaci v Olomouci-Holici za použití systému automatické registrace jedinců. Kontinuální výzkum křečků na této lokalitě trvá již více než 10 let a každoročně je zde využíváno metody zpětného odchyty značených jedinců (capture-mark-recapture). Jedinci jsou značeni pomocí čipů a každoročně jsou v populaci nalézáni jedinci označení již z předchozích let.

Práce je zaměřena především na následující cíle:

- 1 Popis vzorce cirkadiánní aktivity a jeho sezónních změn v průběhu roku.
- 2 Analýza denní aktivity dle věku a pohlaví zvířat.
- 3 Zjištění využitelnosti systému automatické registrace pro výzkum křečka polního v přírodní populaci.

Studium cirkadiánní aktivity předpokládá pokračování v rámci disertační práce, kdy bude možné vyhodnotit data z více let.

3 Materiál a metody

3.1 Popis lokality

Výzkum byl prováděn na přírodní populaci křečka polního na periferii Olomouce. Výzkumná plocha je situována v městské části Holice na jihovýchodě města v nadmořské výšce 210 m n. m. Plocha o rozloze přibližně 20 ha (se středem o souřadnicích 49°34'21" s.š. a 17°16'59" v.d.) se nalézá v areálu Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého a je využívána z velké části jako genová banka Výzkumného ústavu rostlinné výroby (Oddělení zelenin a speciálních plodin). Pro výzkum druhu je lokalita využívána již od roku 2001 (Losík et al. 2007), tedy po více než 10 let. Pozemek má díky dlouhodobější maloplošné zemědělské výrobě mozaikovitý charakter. Pěstují se zde převážně obiloviny, zelenina a léčivé rostliny, ale nalezneme zde i vojtěšku, vikev, zatravněné plochy s nízkou a vysokou trávou, pozemky genové banky nebo třeba přírodní kompostárnu, sloužící k rozkladu organických produktů vzniklých při zemědělské produkci. Na pozemku jsou také plochy ponechané ladem, případně později zorané. Pro ilustraci přidávám mapu plodin z roku 2011 (obr. 6). Pole se zeleninou a léčivkami, však nebyla křečky příliš využívána (Petrová 2012).



Obr. 5 Letecký snímek Olomouce s vyznačenou studijní plochou (vlevo) a detail studijní plochy (vpravo). Žlutá linie vyznačuje polohu studijní plochy. Mapy převzaty z Google Earth



Obr. 6 Rozmístění plodin na lokalitě v Olomouci-Holici v roce 2011 (převzato z Petrová 2012)

Oblast je součástí geomorfologické oblasti Západních Vněkarpatských sníženin a geomorfologického celku Hornomoravský úval, který je tvořen sníženinou vyplněnou pliocenními sedimenty a kvartérními náplavami řek, vhodnými k hloubení nor. Osou úvalu je řeka Morava, protékající přibližně 650 m od sledované plochy. Blízkost řeky a vysoká hladina podzemní vody občas způsobují zaplavení pozemku, jako například v roce 2006. Jinak se toto celkově rovinaté území zdá být vhodnou lokalitou pro výskyt křečka a to i z klimatického hlediska, neboť patří do teplé klimatické oblasti T2, průměrná roční teplota se zde pohybuje kolem 8–9 °C a roční srážkový úhrn je okolo 500–600 mm.

V průběhu let křeččí populace na studijní ploše kolísá okolo hustoty průměrně 60 jedinců a počty norových systémů se pohybují kolem 40. Tato přírodní populace zde má k dispozici poměrně pestrou potravní nabídku a zatím je dostatečně početná. Existuje tu však zvyšující se riziko vymření této lokální populace pro její snižující se početnosti v posledních letech. Na jaře roku 2011 došlo na sledované ploše k zahájení stavebních prací souvisejících s výstavbou Centra regionu Haná pro biotechnologický a zemědělský výzkum, což způsobilo významné změny v rámci areálu (obr. 7). Původní plocha s vojtěškou, využívaná v předchozím výzkumu, díky



Obr. 7 Pohled na část lokality v červnu 2012. Převzato z www.chmi.cz

hojnému využívání křečky, zanikla a byla nahrazena plochou v jiné části pozemku. Odchyťovými metodami byla populace křečka monitorována na celé výzkumné ploše, vlastní metoda automatické registrace byla používána pouze na vybraných norách.

3.2 Mapování norových systémů

Navzdory jistým zkreslením při odlišných populačních hustotách, je nejběžnější technikou pro stanovení četnosti populace v praxi využíváno mapování norových systémů. To vytváří vstupní data k výpočtu populačních indexů. Data získaná touto metodou spolu s metodou zpětného odchyty byla v mé práci použita ke sledování aktivity a využívání nor. Metoda používaná na dané lokalitě již od roku 2002 se zakládá na průběžném procházení celého prostoru a vizuálním vyhledávání vchodů do nor. Mapování je realizováno od dubna do listopadu, kdy jsou nory otevřené a křečci vykazují nadzemní aktivitu.

První kompletní mapovací průzkum a inventarizace norových systémů na výzkumné ploše se uskutečňuje vždy v dubnu. V jarních měsících, kdy ještě lokalita není pokryta vysokou vegetací, probíhá mapování nejintenzivněji, neboť jsou vchody do nor nejlépe viditelné a dají se nejsnáze nalézt. Posléze jsou každý měsíc, po celou sezónu až do podzimu, při odchyty pravidelně dohledávány nory nové. Zeměpisné souřadnice každého nalezeného norového systému byly zaznamenány



Obr. 8 Mapa studijní plochy s vyznačenými norami křečka polního nalezenými v roce 2012. Žluté body znázorňují aktivní nory, černé body nory, u kterých nebyla zjištěna aktivita.

pomocí GPS systému a prostřednictvím softwaru ArcView GIS zobrazeny do letecké ortofotomapy studijní plochy (obr. 8). Pro každý norový systém byl zaznamenán počet jeho východů (u více východů se stanovovaly souřadnice pomyslného středu) a jejich aktivita (přítomnost výhrabků atd.).

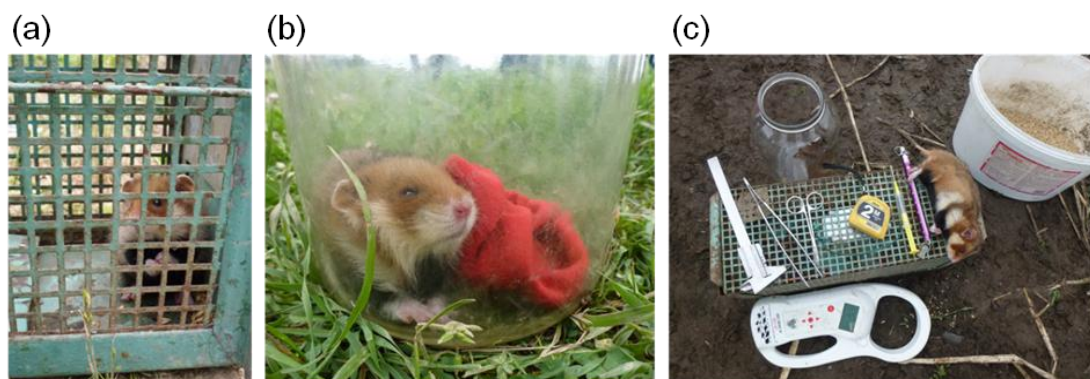
3.3 Metoda zpětného odchyty

Metoda capture-mark-recapture (CMR) neboli metoda zpětného odchyty značených jedinců do živolvných pastí (sklopců) je využitelná pro mnoho účelů. Používá se například při telemetrických metodách, pro získávání populačních parametrů a pro demografické studie. U mne byla tato metoda zdrojem dat pro výzkum návštěv a cirkadiánní aktivity křečka polního. Současně probíhalo na studijní ploše sledování křečků pomocí radiotelemetrické metody a fotopastí, které se spolu s touto metodou a metodou automatické registrace jedinců vzájemně vhodně doplňovaly.

Odchyty byly realizovány pravidelně od dubna do září v měsíčních intervalech. Samotným odchytem vždy předcházelo vyhledávání nových norových systémů v celém výzkumném areálu a zároveň byla prováděna kontrola již nalezených nor, kde se zjišťovala jejich aktivita. Po vyhledání a zaznamenání všech nor do GPS se v podvečerních hodinách k jednotlivým norám přichystaly nášlapné živolvné pasti se dvěma vchody fungující na principu nášlapného můstku (obr. 9). Rozměry klece jsou $18 \times 40 \times 16$ cm. Tyto sklopce z mřížovaného plechu se postavily těsně ke vchodu do nory a naplnily se zrním a trávou, sloužícími jako vnadidlo a zároveň jako potrava pro pobyt v kleci. Pasti byly kontrolovány druhý den brzy ráno a odchyty probíhaly vždy tři dny po sobě. Pasti se na lokalitě ponechávaly po celou dobu trvání odchyťů. Každý den se všechny pasti kontrolovaly, a pokud v nich



Obr. 9 Nastražená živolvná past (a) u vchodu do nory křečka polního a s chyceným jedincem (b).



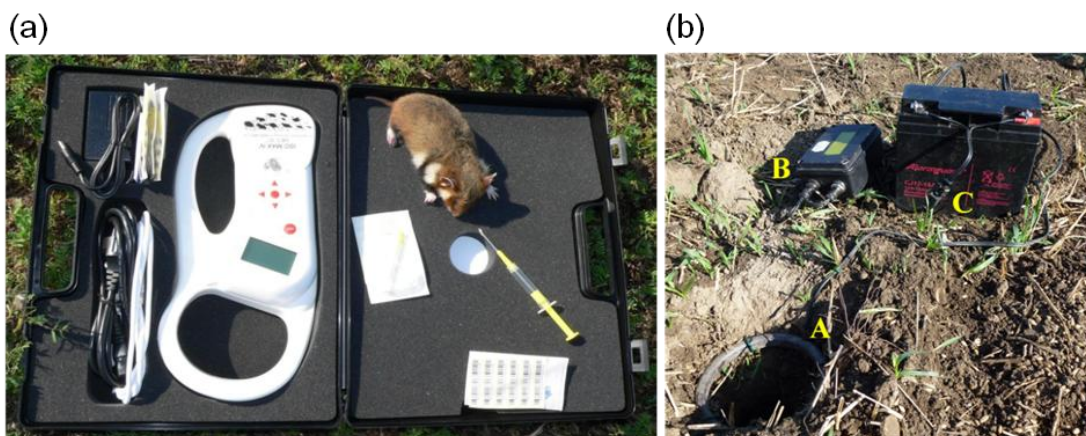
Obr. 10 Metoda zpětného odchyty: (a) past s chyceným jedincem (b) narkotizace ve skleněné nádobě, (c) příprava pro získávání potřebných údajů k identifikaci křečka.

nebylo chyceno žádné zvíře, byly zavírány, aby nedocházelo k odchyty během dne a tak ke zbytečnému stresování zvířat a jejich vystavování dlouhodobému pobytu v kleci, bez přístupu k vodě a stínu.

Chycení jedinci byli vloženi do skleněné nádoby, kde byli poté narkotizováni pomocí hadříku navlhčeného anestetikem halotan (2-bromo-2-chloro-1,1,1-trifluoroethan). V průběhu krátké narkózy se provedla identifikace jedince podle čipu, zjistily se základní údaje o tělesné a reprodukční kondici (pohlaví, stáří, váha, délka, pohlavní kondice) a zaznamenaly se rovněž doplňující informace - například zvláštní poznávací znamení a různá zranění (obr. 10). Novým jedincům se injekčně vpravil pod kůži na hřbetě čip (transponder válečkovitého tvaru). Transponder vysílá rádiové vlny na určité frekvenci, která je následně přečtena digitálním čtecím zařízením. Díky této metodě, spočívající v radiofrekvenční identifikaci, nemusí být jedinci odchytení vícekrát v průběhu jednoho odchyty znovu narkotizováni. Ihned po probuzení z narkózy byli jedinci vypuštěni u stejného vchodu do nory, kde byli chyceni.

3.4 Metoda automatické registrace

S využitím automatického systému registrace (ARS) byla zaznamenávána pohybová aktivita označených křečků. Systém se skládá z kruhové antény, čtečky dat CVK1, akumulátoru 12V/17Ah a nabíječky Automatic Turbo-lader 12Pb (obr. 11). Dobíjení akumulátoru musí být prováděno zhruba po 5 až 6 dnech, po tuto dobu akumulátor systém napájí. Na vybrané vstupy do nor byly připevněny kruhové antény tak, aby všichni jedinci vstupující do nory museli tímto zařízením projít. Jakmile čipovaný jedinec anténou prošel, byl zaznamenán identifikační kód jeho čipu, datum a čas. Tyto údaje byly zaslány do dataloggeru (čtečky dat) a zde byly ukládány



Obr. 11 Čtečka čipů s injekční soupravou pro zavádění transponderů (a) a systém automatické registrace (b) sestávající z kruhové antény (A), čtečky dat (B) a napájecí baterie (C).

a jednou týdně stahovány. Ukládání záznamů bylo v dataloggerech nastaveno v intervalu 4 vteřin. V případě kontinuálního měření s přednastaveným rozestupem mezi dvěma záznamy v délce jedné vteřiny je silně ovlivňována výdrž baterie, která se musí v tomto případě dobít přibližně jednou za 4–5 dnů. K dodržení kontinuity měření, musí být připravena k výměně druhá sada baterií. Zároveň se však ukázalo, že několik návštěv bylo zaznamenáno v délce jedné nebo dvou vteřin. Obzvláště při kontaktu dvou jedinců, kdy byl jeden z nich pravděpodobně zastrašen a odehnán „majitelem“ nory. Delší rozestupy (např. 6 vteřin) tak data zkreslovaly (Hauerland 2011). K dispozici jsme měli celkem 5 kompletních registračních zařízení, které jsme, pokud to jejich technický stav dovolil, využívali současně. Čím větší počet zařízení fungoval souběžně, tím lepší data jsme mohli získat. Systémy jsem umísťovala tak, aby bylo možno zaznamenat také prostorovou aktivitu křečků. Tato technologie je testována v přírodní populaci křečka polního teprve krátce.

3.5 Analýza dat

Živolovná data získaná metodou zpětného odchyty značených jedinců (CMR) byla analyzována v programu *Mark* (Cooch a White 2002) a pomocí uzavřených modelů (CAPTURE modelů) byl vypočítán odhad velikosti populace. Z důvodu nižší početnosti byla k odhadu velikosti populace užita také metoda enumerace známá také jako minimum number alived (Otis et al. 1978). Pomocí exaktního binomického testu byly hodnoceny odchylky od vyrovnaného poměru pohlaví. Data získaná automatickým registračním systémem byla vyhodnocena jednak z hlediska denní aktivity, jednak z hlediska využívání nor různými jedinci. Také byl proveden výpočet

průměrného počtu norových systémů na jedince. Welchovým dvouvýběrovým *t*-testem byly hodnoceny rozdíly mezi věkovými kategoriemi nebo pohlavími.

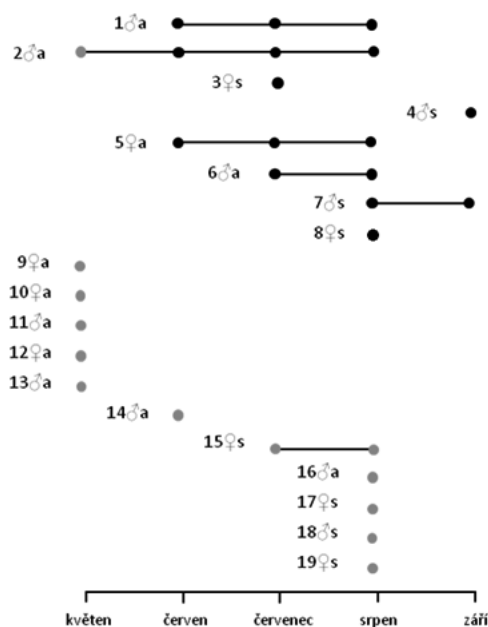
Kvantifikace distribuce cirkadiánní aktivity byla realizována pomocí aktivních minut. Aktivní minuta je minuta, v níž byl při průchodu registračním zařízením zaregistrován pohyb jedince. Pomocí programu LID650/665/1260 od výrobce RFID zařízení DorsetID byly staženy do počítače údaje z dataloggerů v textovém formátu. Ve výstupním souboru byly obsaženy chronologicky řazené záznamy s časem, datem a identifikačním číslem čipu. Originální stažená data bylo potřeba seskupit a promazat. Oddělila jsem proto od sebe záznamy zaregistrované během stejné minuty a ty jsem považovala za jednu aktivitu. Pokud bylo v takto časově rozdělených událostech zaznamenáno více jedinců, ponechala jsem jejich záznamy jako samostatné aktivity a zbytek souboru jsem promazala. Tím jsem získala datový soubor vhodný, pro statistické vyhodnocování. Všechny statistické analýzy byly prováděny v programu R (R Development Core Team 2010).

Analýza dat denní aktivity všech křečků v roce 2012 byla provedena proložením generalizovaného aditivního modelu (GAM), pomocí balíku mgcv, v programu R. Vyloučeny byly malé sousední vzorky pod 10 aktivních minut. Pomocí balíku StreamMetabolism v programu R byly vypočítány pro danou polohu východy a západy Slunce pro rok 2011 a 2012.

4 Výsledky

4.1 Demografie v letech 2011 a 2012

Během roku 2011 bylo na studované ploše nalezeno celkem 34 norových systému (Příloha A). Toto číslo je o něco menší než v předchozím roce, kdy jich bylo nalezeno 40, přesto to však není nejnižší zaznamenaný počet. Například v roce 2008 bylo nalezeno pouze 27 norových systémů (Hauerland 2011). Z celkového počtu 34 nor však bylo aktivních pouze 12, takže většina jich zůstala nevyužita. Za aktivní se považuje ten systém, kde byl v průběhu sezóny alespoň jednou odchycen nějaký jedinec křečka polního. Od května do konce září bylo uskutečněno celkem 7 úspěšných odchytových akcí. Početnost populace byla v tomto roce totožná s početností v roce předchozím, za celou sezónu se chytilo pouze 19 různých jedinců a z toho 2 již byly označeny z předchozího roku. Každého jedince jsem si pro snadnější identifikaci jednotlivých zvířat označila zkratkou, která v sobě obsahuje číslo, pohlaví a věkovou skupinu. Například 1♂a značí adultního samce číslo 1 a 3♀s značí subadultní samici číslo 3 atd. Pro ilustraci přidávám grafické znázornění odchytové historie jedinců z roku 2011 (obr. 12). Takto nízká početnost populace



Obr. 12 Odchytová historie všech 19 jedinců odchycených v roce 2011. Černé tečky označují jedince odchycené do živolovných pastí a zároveň zaznamenané v automatických registračních systémech. Šedé tečky označují jedince odchycené pouze do živolovných pastí. U každého jedince je vyznačeno pohlaví a věková třída (s = subadult, a = adult).

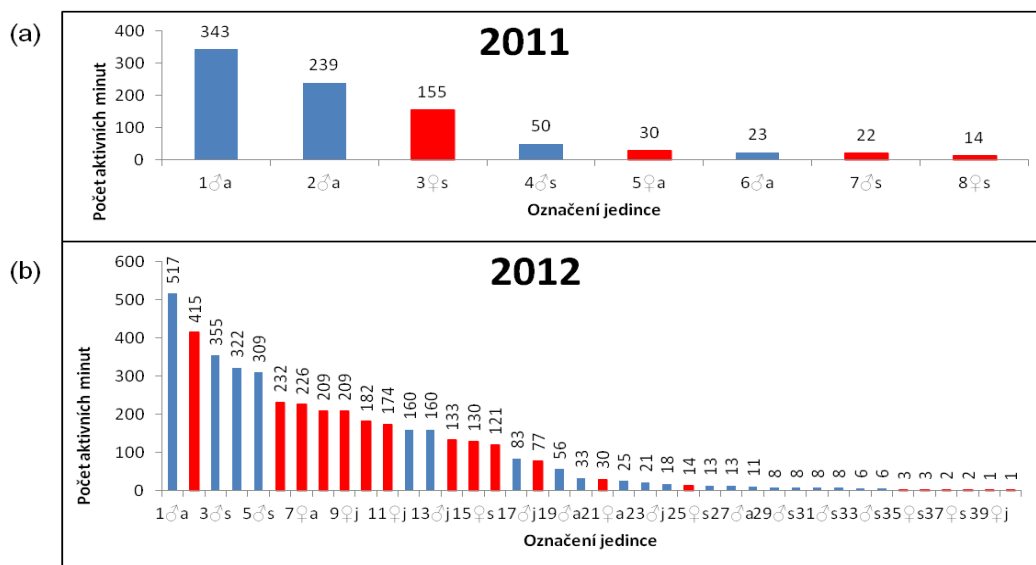
Tabulka 1 Počty odchycených křečků v jednotlivých měsících roku 2011 a 2012

	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.
Pohlaví	2011	2011	2011	2011	2011	2012	2012	2012	2012	2012
Samci	3	3	2	5	1	7	3	8	14	11
Samice	3	1	2	5	0	5	5	4	11	20
Celkem	6	4	4	10	1	12	8	12	25	31

byla také v předchozím roce a je to vůbec nejnižší početnost od roku 2001, kdy byl výzkum na studované ploše započat (Bendová 2011).

V roce 2012 došlo k výraznému nárůstu počtu nalezených nor na lokalitě. Objevili jsme více jak dvojnásobný počet norových systémů a to 85, z nichž aktivních bylo celkem 45 (Příloha B). To svědčí o zvýšení populační hustoty v tomto roce. Stejně jako v předchozím roce jsme za celou sezónu provedli celkem 7 úspěšných odchytových akcí. Odchyceno bylo celkem 61 různých jedinců, z nichž 3 byli značeni již v předešlé sezóně.

V průběhu rozmnožování vykazovala populační dynamika typickou sezónní dynamiku, která dosahuje maxima ve druhé polovině roku (tab. 1). Příčinou je vstup subadultních jedinců do trapabilní populace. Na podzim roku 2011 byla maximální velikost populace odhadnutá modelem Jollyho a Sebera 15 (SE 5,58) a enumerační metodou poté 10 jedinců. Od toho se pak odvíjely hustoty 0,75 a 0,5 jedinců na hektar. Odhad velikosti populace pro podzimní odchyt v roce 2012 spočítaný v programu *Mark* pomocí uzavřených modelů je 53,01 (SE 3,24). Jak bylo zmíněno výše, v obou letech jsme provedli v průběhu sezóny celkem 7 odchytových akcí. V roce 2011 se nám podařilo odchytit pouze 2 jedince očipované v předchozí sezóně. To odpovídá 10,5% z celkového počtu 19 chycených. V roce 2012 to pak byli 3 jedinci ze 61, tedy 4,9% z celkového počtu chycených v tomto roce a zároveň je to 15,8% přeživších z jedinců chycených v roce předešlém (19 jedinců). Po přezimování je tedy šance na opětovné chycení očipovaného jedince nízká. Může to být způsobeno rozptylem zvířat, větší roli však nejspíš sehrává jejich vysoká mortalita. Poměr pohlaví v roce 2011 byl 0,579 (95% CI 0,335–0,797) chytily jsme 8 samic a 11 samců. V roce 2012 byl pak poměr vypočítán na 0,525 (95% CI 0,361–0,685), měli jsme celkem 31 samic a 30 samců. Poměry pohlaví byly tedy v obou letech vyrovnané.

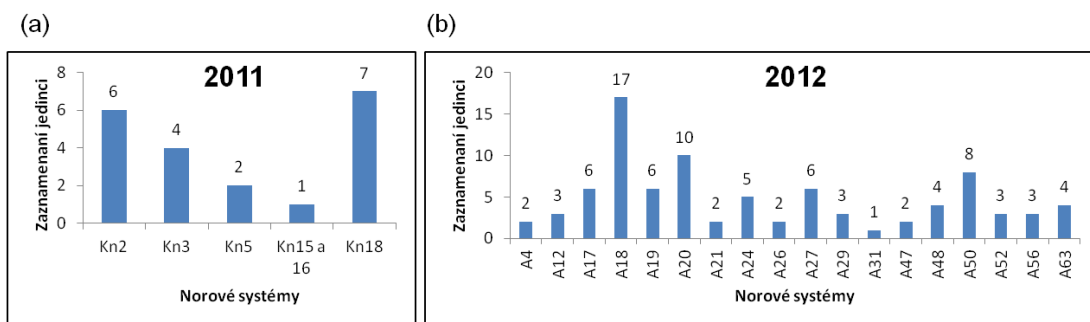


Obr. 13 Celkový počet minut, v nichž byla zaznamenána aktivita, pro každého jedince pro rok 2011(a) a 2012 (b). Barevně jsou odlišeny sloupce pro samce (modře) a samice (červeně). U jedinců je vyznačeno pohlaví a věková kategorie (j = juvenil, s = subadult, a = adult).

4.2 Počty registrovaných jedinců

Pro svůj výzkum jsem vždy vybírala nory, které vykazovaly známky aktivity (výhrabky, uhlazený vchod atd.) a dle potřeby jsem pak v průběhu výzkumu registrační zařízení přesouvala tak, aby bylo získáno co nejvíce využitelných dat. Automatický registrační systém jsem v sezóně 2011 pravidelně instalovala na 5 vytipovaných nor a s jeho pomocí se mi podařilo zaznamenat pohybovou aktivitu celkem 8 různých jedinců z 19 odchycených v tomto roce. Zaznamenáno bylo 5 samců a 3 samice. Získala jsem celkově 4775 záznamů, z nichž po promazání zbylo 876 aktivních minut, se kterými jsem poté dále pracovala. Na vytvoření vzorce cirkadiánní aktivity z toho roku se největší měrou podíleli 2 adultní samci a 1 subadultní samice, ostatní jedinci přispěli pouze okrajově (obr. 13). V průběhu následující sezóny (rok 2012) byl registrační systém postupně instalován na 18 různých nor a zaznamenáno pomocí něj bylo 40 jedinců z 61 chycených v tomto roce. Samců bylo 21, samic 19. Pořízeno bylo celkem 16023 záznamů a po promazání jsem získala 4304 aktivních minut vhodných pro další zpracování. Množství dat získané od samců a samic bylo vyrovnané (obr. akt. min. jedinci dole).

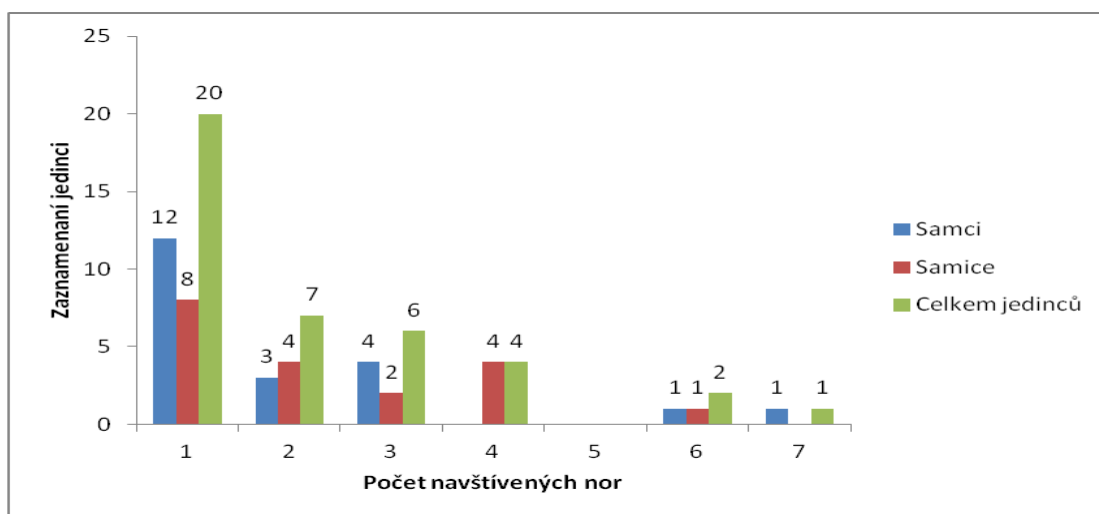
Zkoumala jsem také, jaký je průměrný počet jedinců, kteří navštíví jednu noru. Zjistila jsem, že průměrně je jedna nora navštívena čtyřmi až pěti jedinci. Pro přehlednost jsem údaje vynesla do grafů (obr. 14). Nejvyšší zaznamenaný počet v jedné noře byl 17 různých jedinců u nory A18. Toto vysoké číslo však bylo



Obr. 14 Počet jedinců zaznamenaných v jednotlivých norových systémech v roce 2011 (a) a v roce 2012 (b).

způsobeno mládřaty, která se zde narodila a také těsnou blízkostí dalších nor s mládřaty, která občas noru A18 navštěvovala. Průměrný počet adultů, zaznamenaný v jedné noře, byl v roce 2011 2,8 (SE 0,58) jedinců a v následujícím roce 1,72 (SE 0,33) jedinců.

Dívala jsem se také na to, kolik nor průměrně navštíví jeden křeček (obr. 15). Nejvíce křečků bylo zachyceno pouze u jednoho norového systému, v roce 2012 to bylo 50% jedinců (20 zvířat). Dvě různé nory navštívilo 7 jedinců (17,5%), 3 nory 6 jedinců (15%) a 4 samice (6♀j, 11♀j, 18♀a, 38♀s) byly zaznamenaný ve 4 různých norách (10%). Velmi aktivní pak byli subadultní samec 4♂s a adultní samice 10♀a, kteří byli registrováni celkem v 6 norách a neaktivnější byl pak adultní samec 1♂a, kterého jsem zaevidovala celkem v 7 norách. V roce 2012 adultní samci (n = 4) v průměru navštívili 3,25 (SE 1,31) různých nor, zatímco adultní samice (n = 7) jen 2,57 (SE 0,72) různých nor. Tento rozdíl sice statisticky není průkazný (t = 0.4528, df = 4.846, p-value = 0.6703), ale potvrzuje očekávání, že domovské okrsky samců jsou větší než u samic a stejně tak míra jejich prostorové

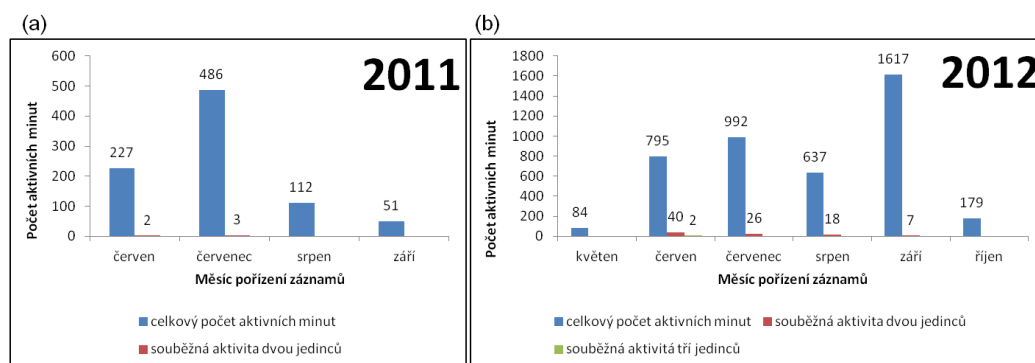


Obr. 15 Počet nor navštívených jedincem.

aktivity je vyšší než u samic. V roce 2011 samci ($n = 5$) v průměru navštívili 2,8 (SE 0,583) různých nor, zatímco samice ($n = 3$) jen 2 (SE 0,577) různých nor. Statisticky je tento rozdíl také neprůkazný ($t = 0.9749$, $df = 5.368$, $p\text{-value} = 0.3715$), ale vede ke stejnému závěru jako v předchozím případě. Rozdíl mezi adulty a subadulty v roce 2012 byl opět neprůkazný ($t = 1.6926$, $df = 14.878$, $p\text{-value} = 0.1114$), pro rok 2011 ale průkazně vyšlo, že subadulti navštívili méně nor ($t = 4.899$, $df = 6$, $p\text{-value} = 0.002714$), ale tento výsledek mohl být způsoben malým množstvím dat. Zatím neumíme říct, jak dlouho se jedinci v norách zdrželi, zda vlezli dovnitř do nory nebo se pohybovali pouze u jejího vchodu, ani zda došlo mezi jedinci k nějaké bližší interakci.

4.3 Potkávání a povrchová aktivita

Zaměřila jsem se i na to, zda se jedinci v norách setkávají, popřípadě zda jde o kontakt jedinců stejného či různého pohlaví a jakého jsou jedinci stáří. Souběžná aktivita byla sice zaznamenána, ale pouze minimálně (obr. 16). V roce 2011 jsem zaznamenala souběžnou aktivitu 2 jedinců pouze v 5 aktivních minutách (0,57%), v roce 2012 poté v 91 minutách (2,11%) z celkového počtu minut (rok 2011: 876 minut, rok 2012: 4304 minut). Ve 2 minutách (0,05%) jsem pak zaznamenala souběžnou aktivitu tří jedinců v roce 2012. V případě souběžné aktivity se v obou případech jednalo o kontakt samce se 2 samicemi. U souběžné aktivity dvou jedinců byl nejméně zastoupen kontakt 2 samců (14 minut), častěji byl zaznamenán kontakt jedinců různého pohlaví (36 minut) a nečastěji byly spolu zaznamenány 2 samice (41 minut). Většinu souběžných záznamů tvoří setkávání juvenilních jedinců (46 minut) popřípadě setkávání juvenilů s adultními jedinci (24 minut). Tyto údaje naznačují to, co se všeobecně předpokládá, že křečci příliš nevyhledávají kontakt



Obr. 16 Souběžná aktivita jedinců pro rok 2011 (a) a 2012 (b). Modrý sloupec ukazuje počet minut v jednotlivých měsících, v nichž byla zaznamenána aktivita. Červený sloupec ukazuje počet minut, v nichž byla zaznamenána souběžná aktivita dvou jedinců u jednoho vchodu. Zelený sloupec zobrazuje počet minut, v nichž byla zaznamenána souběžná aktivita tří jedinců u jednoho vchodu.

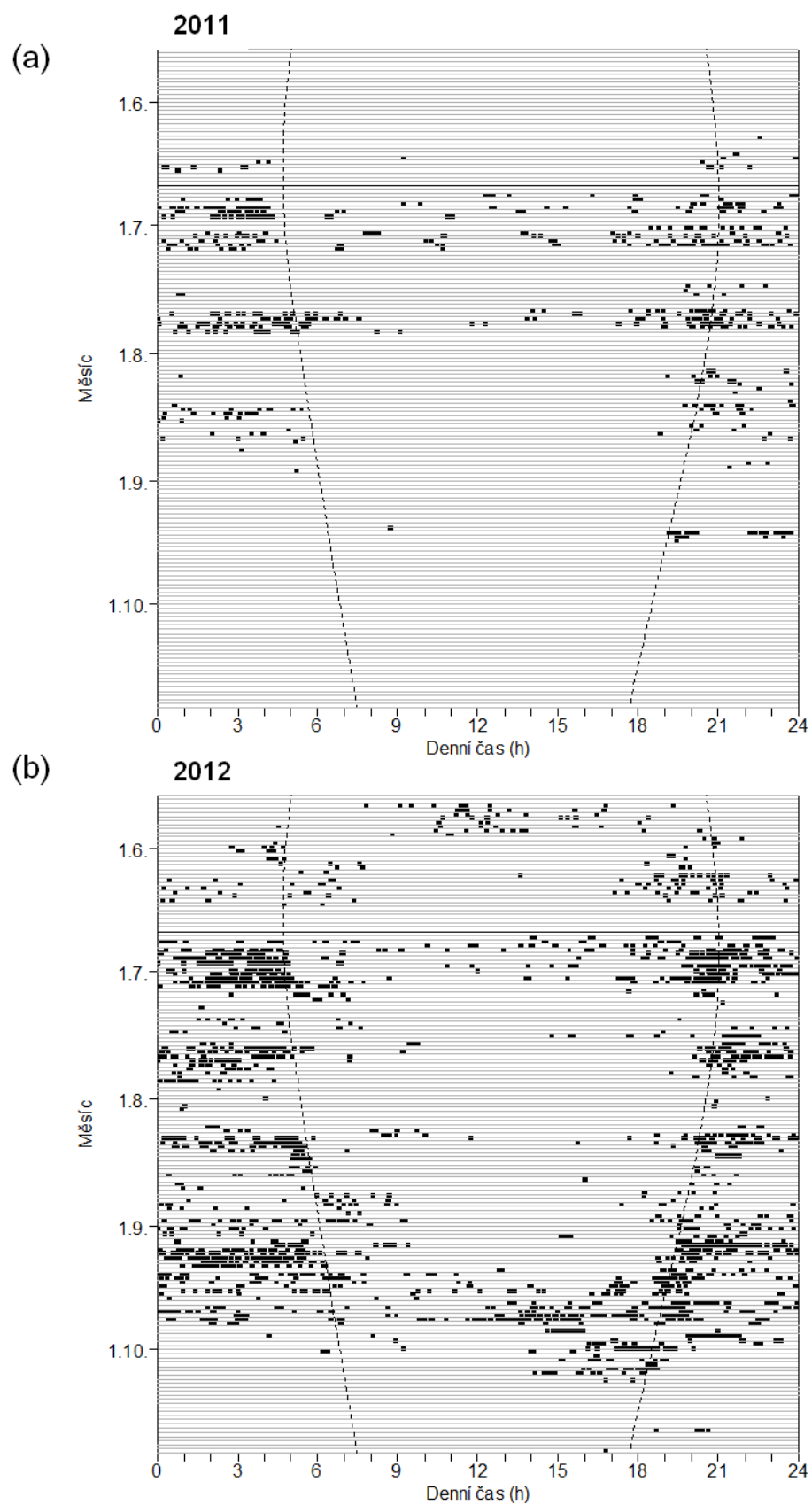
s dalšími jedinci svého druhu. Tento předpoklad zatím ale není dostatečně podložen dostatkem odpovídajících dat k vyřčení konkrétnějšího závěru.

Jedním z mých cílů bylo také zjistit, zda jde prokázat pomocí systému automatické registrace jedinců jejich nadzemní (povrchovou) aktivitu neboli pohyb mezi jednotlivými norami. Prokazatelně byly zjištěny přeběhy mezi norami u 6 jedinců v roce 2011 a u 9 jedinců v následujícím roce. V nejvíce případech šlo pouze o přeběhy na malé vzdálenosti. Podařilo se mi ale zaznamenat i poměrně dlouhé vzdálenosti, které museli křečci při přesunu mezi norami překonat. V roce 2011 to bylo kolem 200 m mezi norami 3 a 15 a kolem 160 m mezi norami 15 a 18 (oba záznamy od adultního samce 2♂a). V roce 2012 pak byla adultní samice (21♀a) zaznamenána postupně v norách vzdálených kolem 220m (nory 4 a 12) a 210 m (nory 12 a 18). Další adultní samice (10♀a) pak navštívila nory, vzdálené od sebe asi 170 m (nory 18 a 50). Na delší vzdálenosti se tedy přesouvají nejen samci, ale i samice. Vzdálenosti, které jsou zmíněny výše, byly měřeny vzdušnou čarou.

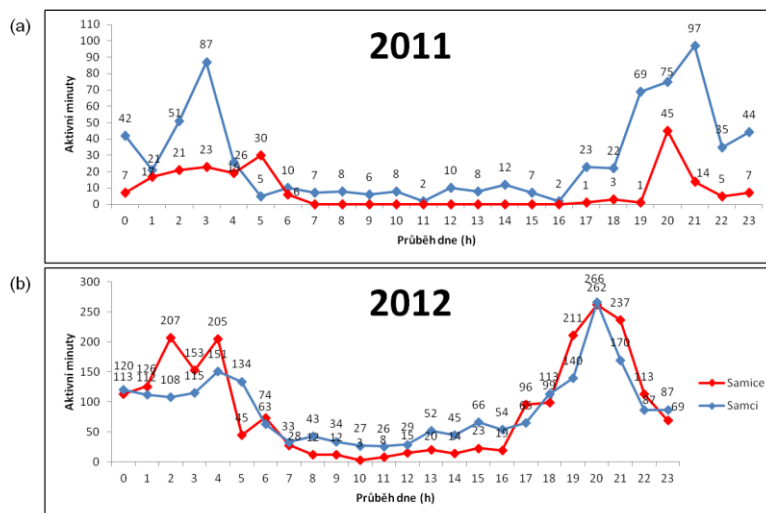
4.4 Cirkadiánní aktivita

Výsledky ukazují, že pro křečka polního je typická převažující noční aktivita. Ta v letních měsících začínala zhruba hodinu až dvě před západem Slunce a končila krátce po jeho východu (obr. 17). Veškeré časové údaje v této práci jsou uvedeny ve středoevropském čase. V průběhu celé sezóny vykazují křečci jasný vzorec cirkadiánní aktivity se dvěma obdobími zvýšené aktivity. Aktivita jedinců začíná narůstat kolem 17 hodin a postupně roste, až nakonec dosáhne svého maxima mezi 20. a 21. hodinou, poté začne docházet k jejímu postupnému poklesu. Aktivita v tomto maximum však tvoří asi jen 12–14% času z celkové aktivity během dne. Přesto je toto maximum dobře patrné (obr. 18). Kolem 1 hodiny v noci se aktivita opět mírně zvyšuje a mezi 3. a 4. hodinou ranní zaznamenáváme druhé maximum zvýšené aktivity. To je o něco málo nižší než předchozí a pohybuje se od 8% (v roce 2012) do 12% (v roce 2011) celkové aktivity. Aktivita dále pokračovala až do východu Slunce, kdy docházelo k jejímu zeslabování.

Proti předpokladu byl pak i v průběhu letních měsíců zaznamenán jistý podíl aktivity během dne. Z grafu cirkadiánní aktivity (obr. circa) je patrný nárůst denní aktivity po letním slunovratu. Poté dochází k jejímu opětovnému mírnému poklesu a denní aktivita pak opět narůstá v podzimních měsících. Na začátku sezóny tvoří denní aktivitu především dospělci, neboť subadultní jedinci se na lokalitě dosud



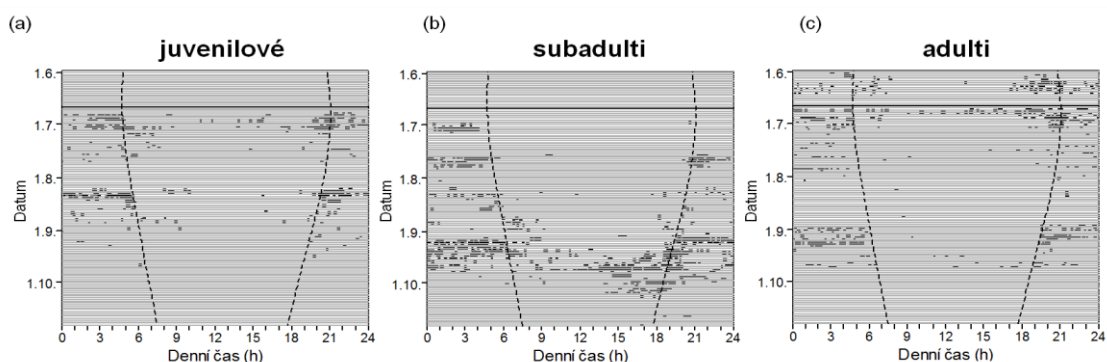
Obr. 17 Záznam změn cirkadiánní aktivity křečka polního z let 2011 (a) a 2012 (b). V jednotlivých dnech jsou vyneseny černé body symbolizující aktivní minuty. Vertikální čárkované linie vyznačují východ a západ Slunce, silněji vyznačená horizontální linie značí letní slunovrat.



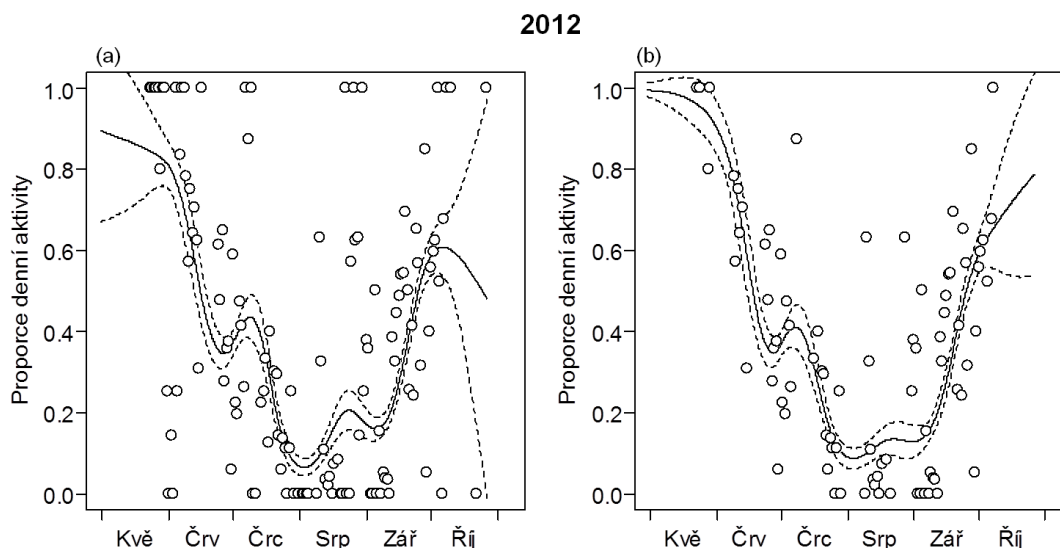
Obr. 18 Počet aktivních minut v jednotlivých hodinách dne pro rok 2011 (a) a 2012 (b).

nevyskytují. S postupujícím časem však denní aktivita dospělců klesá a je nahrazována denní aktivitou subadultů. Ti pak na podzim vytvářejí téměř veškerou aktivitu během dne (obr. 19). To nejspíš souvisí s populační dynamikou křečka a s tím, že se dospělí jedinci z populace postupně během sezóny ztrácejí, ať už v důsledku dřívějšího počátku hibernace nebo úmrtí způsobeného stářím či predací.

Zkoušela jsem též otestovat, zda se mění poměr denní a noční aktivity v průběhu sezóny. Analýza dat denní aktivity křečků v roce 2012 ukázala, že na jaře je proporce denní aktivity vysoká a na počátku léta začíná klesat, až se někdy v srpnu dostane na své minimum. Poté dochází k opětovnému nárůstu této proporce až do podzimu, kdy se křečci ukládají k hibernaci (obr. 20). Na křivce se do poklesu podílí adulti, na vzestupné části v druhé polovině roku potom subadulti (obr. 21). Jak bylo uvedeno výše, nejspíše tento trend souvisí s typickou populační dynamikou křečka polního a s tím jak v průběhu období rozmnožování dochází ke změnám ve struktuře populace. Mladí jedinci na podzim více aktivují



Obr. 19 Změny cirkadiánní aktivity křečka polního v roce 2012 podle věkových skupin. Zleva doprava juvenilové (a), subadulti (b), adulti(c). Černé body symbolizující aktivní minuty. Vertikální čárkované linie vyznačují východ a západ Slunce.

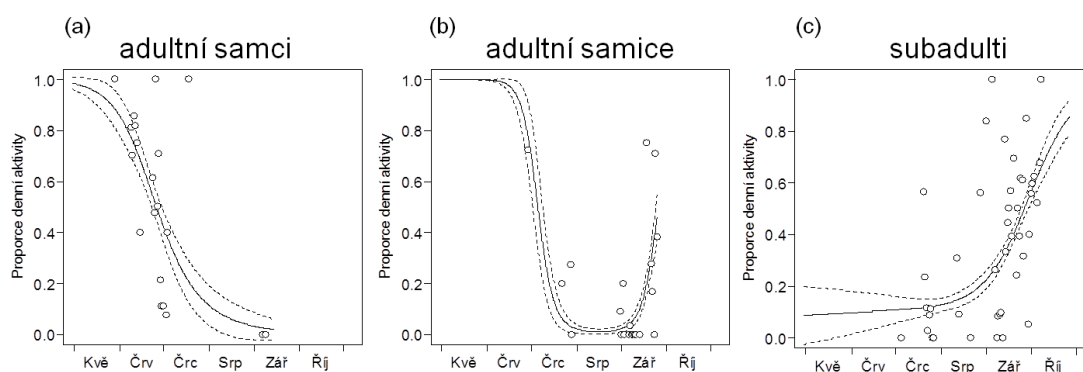


Obr. 20 Aktivita křečků v roce 2012 ze všech dat (a) a pouze ze vzorků s minimální velikostí 10 aktivních minut (b), přerušované čáry vymezují 95% CI.

ve dne, aby našli vhodný úkryt na zimu a také dostatek potravy pro přežití doby hibernace. Starší jedinci se hibernace již nedožívají nebo se k ní ukládají dříve, a proto se ze záznamů vytrácejí.

4.5 Využitelnost systému automatické registrace

Ve své předchozí práci jsem systém automatické registrace zkoušela uplatnit pro zjištění majitele nory a pro zjištění sociální aktivity křečků (Bendová 2011). Zjišťovala jsem také, zda se jedinci v norách navštěvují, jaká je průměrná návštěvnost jednotlivých nor, kolik nor v průměru navštíví jeden jedinec, zda se jedinci potkávají, zda se v norách zdržují delší dobu nebo pouze prochází kolem. Hlavním cílem však bylo testování tohoto zařízení pro využití v rámci studia cirkadiánní aktivity křečků v přírodní populaci. Systém automatické registrace



Obr. 21 Aktivita křečků v roce 2012 pouze ze vzorků s minimální velikostí 10 aktivních minut. Přerušované čáry vymezují 95%CI. Nalevo pro adultní samce (a), adultní samice (b) a pro subadulty (c).

se ukázal jako velmi vhodný pro toto studium. Jeho pomocí lze získat řadu cenných údajů, využitelných pro další výzkum. Získali jsme například zajímavé poznatky o sezónních změnách v cirkadiánní aktivitě je také možné testovat rozdíly mezi pohlavím a věkovými skupinami viz. kapitola výsledky.

Přes všechna pozitiva má systém i některé nedostatky. Pro získání dostatečného množství kvalitních dat je potřeba velkého množství přístrojů, což je finančně náročné, avšak nezbytně nutné. Navíc, se v průběhu sezóny pravidelně objevovaly různé technické problémy, které ztěžovaly náš výzkum. Docházelo k různým poruchám dataloggerů, ztrátě funkčnosti baterií a dalším problémům. Docházelo i k potížím jako překousání spojovacích kabelů křečkem, přeseknutí kabelů sekačkou na trávu, přejetí celého zařízení traktorem a podobné nepříjemnosti. Zařízení je náročné například i z hlediska času a fyzické kondice. Jen baterie napájející systém váží kolem 5 kilogramů, a ke každé baterii samozřejmě musíme připočítat ještě čtečku, anténu a spojovací kabely. Všechna zařízení se musí minimálně jednou týdně zkontrolovat, vyměnit baterie, odečíst data z dataloggerů. Když tedy pracujeme s větším množstvím přístrojů na velkém prostoru, je potřeba vyhradit dostatek času a sil.

5 Diskuse

Vlnu zájmu o studium biologie křečka polního v přírodních populacích vyvolal pokles početnosti jeho populací po celé Evropě. Běžným druhem už křeček není ani ve východoevropských zemích. U nás, stejně jako v západní Evropě, je pak křeček polní chráněn zákonem, a patří k silně ohroženým živočichům. Změny v zemědělství, predace a mohutná výstavba komunikací, které se stávají překážkami pro migraci jedinců, jsou obecně považovány za hlavní příčiny jejich nízkého výskytu (Weinhold 2008). V předložené diplomové práci jsem pomocí systému automatické registrace jedinců značených čipy zjišťovala rozdíly mezi pohlavími a věkovými skupinami v chování křečků a jejich lokomoční aktivitě. Nejvíce jsem se zaměřila na sezónní variabilitu cirkadiánní aktivity a možnosti využití registračního systému pro studium biologie křečka polního.

Svou diplomovou prací jsem plynule navázala na svůj předchozí výzkum a zaměřila jsem se na sezónnost cirkadiánní aktivity v přírodní populaci křečka polního v okrajové části Olomouce za použití systému automatické registrace jedinců. Zjistila jsem poměrně intenzivní prostorovou aktivitu. Ukázalo se, že jednu noru navštíví průměrně 4 až 5 jedinců. To koreluje se zjištěním Petrové (2012), že každý křeček v rámci svého domovského okrsku využíval alespoň jednu noru, kterou v jiném čase využíval jiný křeček. Z odchytů a záznamů z registračního zařízení bylo také patrné, že se jedinci v rámci areálu stěhují a využívají více domovských nor. Data naznačují i to, že samci v průměru navštíví více nor než samice. Tento výsledek sice nebyl signifikantní, ale je v souladu s poznatky dalších studií (Červinková 2011, Petrová 2012). Samci mají totiž větší domovský okrsek a jsou na povrchu pohyblivější (Dolínková 2010), což s vyšším počtem navštívených nor v přepočtu na jedince souvisí.

Dle Weinholda (2008) patří křeček k teritoriálním druhům žijícím, s výjimkou období rozmnožování, v norách soliterně. Souběžná aktivita byla v mé studii zjištěna pouze v minimálním množství. Zdá se tedy, že křečci se kontaktu s jinými jedinci svého druhu spíše vyhýbají. Již dříve však bylo u ukrajinského Simferpolu v populacích křečka na konci srpna pozorováno soužití ve skupinách a vyšší míra sociální aktivity (Surov a Tovpinetz 2007) a podobné chování zaznamenal i Hauerland (2011) v měsíci září. Já jsem však nic podobného po dobu

trvání mé studie nezaregistrovala. V zoologické zahradě bylo při kratší době sledování také zjištěno více interakcí mezi jedinci (Poradzisk et al. 2009). V zajetí jsou tedy projevy chování zvířat nejspíš odlišné od chování volně žijících živočichů.

Přesuny na delší vzdálenosti, tedy jasná povrchová aktivita, byly prokázány jak u samců, tak u samic. Nejdlejší zaznamenaný přesun byl kolem 200 m vzdušnou čarou. Jedinci ovšem pravděpodobně ujdou mnohem větší vzdálenost, neboť se mezi norami nepohybují přímo. Na rozdíl od mé bakalářské práce (Bendová 2011) se mi tentokrát nepodařilo určit konkrétního jedince obývajícího danou noru. To opět naznačuje, že jedinci využívají několik norových systémů současně a neobývají dlouhodobě pouze jednu noru.

Drobní savci jsou obecně vystaveni vysokému tlaku predace, a vyžadují poměrně vysoký příjem potravy. Proto jejich každodenní činnost představuje rovnováhu mezi potenciálně protichůdnými potřebami (Halle 2000). Cirkadiánní aktivita a její sezónní změny byly zkoumány zatím převážně v laboratorním prostředí za využití běhacího kola (Wollnik et al. 1991). Existuje málo prací, soustředících se zejména na charakter pohybové aktivity v jednotlivých dnech, pocházejících z přírodních populací (Weiner & Górecki 1974). Problematikou se zabývala například Banaszek (Banaszek et. al 2011) v Polsku mezi lety 2007 a 2009 a od roku 2010 dodnes je kontinuálně prováděn výzkum tohoto jevu také ve volně žijící populaci na naší studijní ploše v Olomouci (Hauerland 2011, Bendová 2011, Machová 2013). Má práce tedy patří k jednému z prvních kvantitativních dokladů o sezónní proměnlivosti v přírodních podmínkách.

Při své práci jsem využívala systém automatické registrace. Ten je složený z kruhové antény, která se nasazuje na východ do nory, z datalogeru ukládajícího v sobě číslo jedince, čas a datum kdy byl pořízen záznam, neboli kdy prošel jedinec značený čipem přes kruhovou anténu a také z baterie, která celý systém napájí. Autoři obdobných studií (Weiner a Górecki 1974) používali zařízení založené na principu vysílání světelného paprsku z reflektoru do fotodiody a jeho přerušování a ukládání dat na děrované štítky. Tím však nelze odlišit věk ani pohlaví jedinců a záznamy nemusí pocházet jen od křečka, ale i od dalších druhů živočichů.

Výsledky ukazují, že typický pro tento druh je převážně noční typ aktivity, který ale v průběhu sezóny vykazuje značnou variabilitu. Má zjištění tedy potvrzují, že i v přírodních podmínkách dochází k určité sezónní proměnlivosti v cirkadiánní aktivitě, i když se tyto změny přesně neshodují s tím, co bylo pozorováno

v laboratorních podmínkách (Wollnik 1991). Ke změnám v typu denní aktivity u křečka polního dochází podle Wollnikové (1991) po ukončení období reprodukce. V předhibernačním období totiž křečci potravu vyhledávají a shromažďují aktivněji, aby přežili po dobu hibernace. V podzimních měsících by se tedy měla typická převážně soumravná až noční aktivita rozpadat a větší aktivita by měla být křečky vykazována i během světelné části dne. Není však znám přesný fyziologický mechanismus tohoto jevu. Aktivita křečků by se tedy podle předpokladů měla soustředit v období rozmnožování do nočních hodin, a prakticky žádný jedinec neměl být evidován mezi 9. hodinou ranní a pátou hodinou odpolední. Celodenní aktivita se pak měla postupně objevovat až na podzim (v září). Mezi desátou hodinou ranní a čtvrtou hodinou odpolední zůstávali křečci, i podle studie provedené v zoologické zahradě, v norách (Poradzisz et al. 2009). Omezení aktivity ve dne bylo, s rozdílným zastoupením v některých měsících, zaznamenáno i přímým pozorováním (Banaszek et al. 2011).

Sezónní změny cirkadiánní aktivity byly z mnou získaných dat z přírodní populace křečka polního patrné, popsany vzorec cirkadiánní aktivity se však v letech 2011 a 2012 značně změnil proti tomu, co bylo popsáno výše. Na sezónních změnách v cirkadiánní aktivitě se bez ohledu na pohlaví podíleli všichni jedinci zachycení registračním systémem. Aktivitu za denního světla jsem v různou denní dobu zjistila v nemalém počtu případů i v letních měsících (již v červnu), nejen na podzim jak se předpokládalo (Hauerland 2011, Poradzisz et al. 2009). Shodné výsledky jako já získala za pomoci fotopastí Machová (2013), jež prováděla svůj výzkum zároveň s mým a na stejné lokalitě. Maxima očekávané aktivity nastávala v nočních hodinách. Zde však vyvstává další rozdíl. Hauerland (2011) zjistil, že aktivita soustředěná v reprodukčním období do nočních hodin má charakteristický průběh pouze s 1 výrazným maximem aktivity a to ve 20 hodin středoevropského času. Podle mnou zjištěných údajů křečci vykazovali celkem 2 maxima aktivity, na kterých se stejnou měrou podílela obě pohlaví. To výraznější mezi 20. a 21 hodinou středoevropského času, druhé, něco nižší, přesto stále velmi výrazné mezi 3. a 4. hodinou ranní. Tato maxima zůstala zachována po celé období sledování křečků, tedy od jara až do podzimu. Metodou použitou Weinerem a Góreckim (1974) nebyla zachycena sezónní variabilita, ale výsledky ukázaly maximum aktivity zvířat ve 20 hodin a další zvýšenou aktivitu kolem 1 hodiny po půlnoci.

Výraznější zvýšení denní aktivity křečků bylo v mé práci zaznamenáno kromě podzimu také v období kolem 21.června. Vliv slunovratu na změny chování v průběhu sezóny a změny lokomoční aktivity prokázala studie Monecke a Wollnikové (2005). Sezónní změny v cirkadiánní aktivitě byly v laboratorních podmínkách zaznamenány již dříve (Wollnik 1991, Monecke 2004) a v krátkém období kolem letního slunovratu měla denní křivka charakteristický průběh. U savců byly v laboratořích zjištěny větší denní výkyvy v začátku a konci aktivity jedinců než u ptáků (Daan a Aschoff 1975). Podle Wollnikové (1991) by mělo ke změnám typu denní aktivity u křečka docházet po ukončení reprodukční sezóny a začátkem předhibernačního období kdy dochází ke zvýšení aktivity v důsledku přípravy na hibernaci. I jedinci po gonadektomii vykazují změny v aktivitě, což dokazuje, že reprodukční cyklus přímo změny nevyvolává, i když ho kopírují (Monecke & Wollnik 2005).

Příčina změny v denní aktivitě křečků zjištěná na naší studijní ploše zatím není zcela jasná. Pro lepší představu o tom, jak se cirkadiánní aktivita v průběhu sezóny mění, jsem zkusila rozdělit údaje podle věkových kategorií. Zjistila jsem, že v období po letním slunovratu, kdy dochází ke zvýšené denní aktivitě, jsou aktivní převážně adulti. Subadulti se v té době v populaci ještě nevyskytují. Zvýšená aktivita za denního světla, která se projevuje na podzim je pak způsobena z velké většiny právě subadulty, adulti se na ní už podílejí jen ve velmi malé míře. Proporce denní aktivity se v průběhu roku prokazatelně mění. Nejvyšší je na jaře, ale postupně začíná klesat až někdy na přelomu července a srpna dosáhne svého minima. Poté opět pomalu dochází k jejímu nárůstu, souvisejícím nejspíš se zvýšeným úsilím při shánění potravy před hibernací (Górecki 1977). Subadultní křečci musí před hibernací vyhledat vhodný úkryt a nashromáždit dostatek potravy pro přežití zimy, tudíž jsou v předhibernačním období nuceni k vyvíjení vyšší aktivity i během světlé části dne, zatímco adultní jedinci se dříve ukládají k zimnímu spánku, a s blížícím se obdobím hibernace se začínají z populace vytrácet. Pokles proporce denní aktivity v říjnu souvisí s poklesem celkové aktivity jedinců a nástupem hibernace.

Interpretace aktivních minut zaznamenaných během dne v období rozmnožování může být různá. Lze najít více možných vysvětlení, a jedním z nich je, že záznam byl vytvořen v době, kdy jedinec pouze nahlížel ven z nory, kontroloval situaci v jejím okolí a ihned se zase vrátil do bezpečí doupěte nebo mohl provádět

úpravy terénu v blízkosti vchodu. Mohl také provádět jednu z činností sledovaných Machovou (2013), například značkování okolí. Tím pádem by se nejednalo o pravou povrchovou aktivitu ve smyslu, pohybu mimo svou noru po povrchu na delší vzdálenost. Zjistit povrchovou aktivitu se nám podařilo pouze v několika málo případech a to tak, že byli jedinci zaznamenáni ve více norách v průběhu určitého krátkého časového období. Další z variant je ta, že díky umístění nor ve vysokém porostu vojtěšky a jiných plodin, umožňujících dostatečným krytím ochranu křečků před zraky případných predátorů, mohli křečci vykazovat zvýšenou aktivitu během dne. V porostu s vyšší pokryvností se totiž křečci cítí bezpečněji (Banazsek a Ziomek 2010). Příčinou aktivity ve dne mohla být i stavba, realizovaná na lokalitě od jara roku 2011, která zvířata mohla přes den rušit. Je potřeba dále tento problém zkoumat a získat další data z více nor za více let a nejlépe z více populací, aby bylo možné odhalit přesný důvod této změny vzorce cirkadiánní aktivity. Vhodné by bylo lépe probádat možné další vnější faktory, které aktivitu mohou ovlivňovat. Například právě hustota a výška porostu v místech zaznamenané denní aktivity, počasí, jako klimatický faktor ovlivňující aktivitu většiny živočichů, dostupnost potravy a další.

K výzkumu faktorů ovlivňujících cirkadiánní aktivitu, a také výzkumu struktury a vzájemných vztahů mezi komponentami cirkadiánního systému, dochází většinou v prostředí laboratoří. Zde bývají značně zjednodušené podmínky, ale v přírodě jsou populace ovlivněny mnoha faktory a také intra- a interspecifickými vztahy. V laboratořích výzkumníci mnohdy pouze udržují délku fotoperiody odpovídající venkovnímu prostředí. Zvířata mohou být zajištěni i dodáváním potravy *ad libitum*, udržováním stejné teploty nebo dalšími faktory.

Hlavním katabolitem sekrece hormonu 6-sulfatoxymelatoninu (aMT6s) epifýzou je melatonin. Je vylučován pouze v noci a těsně souvisí se změnou v denní aktivitě, neboť podává informaci o tom, zda je noc či den. Informuje také o aktuálním ročním období díky změně amplitudy jeho vylučování v průběhu roku. Při nízké produkci melatoninu je aktivita jedinců vyšší. Kolem letního slunovratu není u křečka melatonin vůbec do krve vylučován (Vivien-Roels 1992). A vlivem měnící se světelné periody u křečků dochází k synchronizaci endogenních hodin, které řídí načasování změn pojmících se s reprodukcí a se sezónními změnami jejich hmotnosti. Sezónní změny cirkadiánní aktivity mají cirkanuální charakter a jsou řízeny endogenně. Cirkanuální rytmy se musí také s vnějším prostředím

synchronizovat, ovšem na rozdíl od rytmů cirkadiánních je jejich synchronizace časovačem vyvolána pouze v období senzitivity. Rytmy cirkadiánní mohou být působením časovače synchronizovány vždy. Senzitivní období je u křečka asi od druhé půlky května do poloviny července, kdy jsou jedinci citliví na dny s krátkou fotoperiodou (Saboureau 1999, Monecke 2004). I přes prokázání sezónních změn cirkadiánní aktivity stále nebyly odhaleny mechanismy, ať už endo- či exogenní, které je způsobují.

Závěrem bych dodala, že po více než 3 letech práce s automatickým registračním zařízením mohu říci, že tento systém má mnoho využití. Přes různá negativa (časová a finanční náročnost, technické problémy, riziko odcizení při terénním použití atd.) shledávám automatický registrační systém značených jedinců jako velmi přínosný a vhodný pro další využití při studiu křečka polního v přírodní populaci. Moderním způsobem zjišťování demografických procesů v přírodních populacích je metoda zpětného odchytu a při její kombinaci s metodou automatické registrace je také užitečným nástrojem pro studium sociálních vztahů a cirkadiánní aktivity.

Metoda automatické registrace má do budoucna podle mne velký potenciál pro výzkum jak cirkadiánní aktivity, tak například sociálního chování křečků. Ty patří mezi nejméně prozkoumané oblasti, ke kterým existuje z přírodních populací pouze málo studií, které by se daly porovnat se zjištěními pocházejícími z laboratoří. Vzájemné sociální kontakty jedinců byly zatím zkoumány hlavně na základě vizuálního pozorování (Ziomek 2009). Stále ještě nejsou dostupné téměř žádné údaje o cirkadiánní aktivitě a cirkadiánním rytmu v přírodních populacích. Proto bych se i ve svém doktorském studiu chtěla této problematice věnovat a navázat tak na stávající výzkum pro získání dlouhodobějších výsledků. Do budoucna by bylo dobré zapojit do výzkumu více registračních zařízení a více kombinovat data s daty zjištěnými metodou telemetrie a fotopastí, které jsou na lokalitě také využívány. Pokračování tohoto výzkumu může přinést zajímavé nové poznatky o životě křečka polního v jeho přirozeném prostředí, například o jeho biologických rytmech či sociálním chování.

6 Souhrn

V předložené diplomové práci, v níž jsem se zabývala studiem křečka polního v přírodní populaci za využití automatického registračního systému, zejména pak cirkadiánní aktivitou a jejím sezónní proměnlivostí, jsem dospěla k těmto závěrům:

- 1 V přírodních populacích dochází k sezónním změnám v cirkadiánní aktivitě, tyto změny se ale s těmi zjištěnými v laboratořích, zatím z neznámých příčin, zcela neshodují.
- 2 Většina aktivity je soumravná až noční se 2 maximy aktivity. Prvním kolem 21. hodiny a druhým okolo 3. hodiny.
- 3 Aktivita v denních hodinách je vykazována v průběhu celého reprodukčního období.
- 4 Obě pohlaví dosahovala denních maxim v aktivitě ve stejnou dobu.
- 5 Použitá metoda automatické registrace značených jedinců, zaznamenávající aktivitu zvířat u vchodu do nory, se pro studium cirkadiánní a pohybové aktivity osvědčila stejně jako pro studium sociálního chování.

7 Literatura

ANDĚRA M. 2010. Distribution map of *Cricetus cricetus* in the Czech Republic. In: Zicha O. (ed.), Biological Library – BioLib. Available at <http://www.biolib.cz/cz/taxonmap/id15/> (in Czech)

BANASZEK A, STACHURSKI G, ZIOMEK J. 2011. Circadian and seasonal activity of the common hamster in a mosaic of arable fields in central Europe. 18Thmeeting of the international hamster workgroup Strasbourg, France. October 14-17, 2011 [sborník]. s. 45

BENDOVÁ M. 2011. Vzorec návštěv křečka polního [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř PřF UP v Olomouci. 46 s. 2 přílohy, česky.

BIHARI Z, ARANY I. 2001. Metapopulation structure of the Common Hamster (*Cricetus cricetus*) in agricultural habitats. In: Beiträge zu Ökologie und Schutz des Feldhamsters (*Cricetus cricetus*), Jb. Nass. Ver. Naturkde Bd. 122: 217–223.

BOYETTE JG. 1966. A behavioral study of pine mouse, *Pitymys pinetorum pinetorum* (Le Conte) [PhD thesis]. Raleigh: North Carolina State University. 1–134 pp.

CANGUILHEM B. 1989. External and endogenous control of body weight rhythm in the European hamster, *Cricetus cricetus*. In: Malan A, Canguilhem B (eds.). Living in te Cold. London, Paris: Jon Libbey Eurotext Ltd. 25–32.

COOCH E, WHITE G, eds. c2002. Program MARK: a gentle introduction. 9th edition. Dostupný z <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>.

DAAN S. 1981 Adaptive daily strategies in behavior. In: *Biological rhythms*. Springer US. 275–298.

DAAN S, ASCHOFF J. 1982 Circadian contribution to survival. In: *Vertebrate circadian systems*. Springer Berlin Heidelberg. 305–321.

EISENTRAUT M. 1928. Über die Baue und den Winterschlaf des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Z. Säugetierkd.* 3: 172–208.

EIBL-EIBESFELDT I. 1953. Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Z. Tierpsychol.* 10: 204–254.

ERNST H, KUNSTYR I, RITTINGHAUSEN S, MOHR U. 1989. Spontaneous tumors of the European hamster (*Cricetus cricetus* L.). *Z. Versuchstierkd.* 32: 87–96.

FLINT ML, VAN DEN BOSCH R. 1981. Introduction to Integrated Pest Management. Plenum Press. In: BEGON M, HARPER JL, TOWNSEND CR. *Ökologie: jedinci, populace a společenstva*. Olomouc: Vydavatelství Univerzity Palackého Olomouc.

FRANCESCHINI C, MILLESI E. 2001: Der Feldhamster (*Cricetus cricetus*) in einer Wiener Wohnanlage. In: Beiträge zu Ökologie und Schutz des Feldhamsters (*Cricetus cricetus*), *Jb. Nass. Ver. Naturkde* Bd. 122: 151–161.

GOLDMAN B D. 2001. Mammalian photoperiodic system: formal properties and neuroendocrine mechanisms of photoperiodic time measurement. *Journal of Biological Rhythms* 16: 283-301

GORBAN I, DYKIY I, SREBRODOLSKA E. 1998. What has happened with *Cricetus cricetus* in Ukraine. Pp.: 87–89. In: STUBBE M & STUBBE A, (eds.): *Ökologie und Schutz des Feldhamsters*. Wissensch. Beitr. MLU Halle-Wittenberg, 480 pp.

GORECKI A. 1977. Energy flow through the Common Hamster population. *Acta Theriol.* 22: 25–66.

GÖRNER M. 1972. Nachweise des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.) in Ostthüringen durch Gewöllanalysen und ihre Problematik für Naturschutz und Landschaftspflege. *Landschaftspfl. U. Naturschutz Thüringen* 9 (32): 21–25.

GRULICH I. 1975a. Zum Verbreitungsgebiet der Art *Cricetus cricetus* (Mamm.) in der Tschechoslowakei. *Zoologické listy*. 24(3): 197–222.

GRULICH I. 1975b. Populační exploze křečka polního (*Cricetus cricetus* L.) – na východním Slovensku v roce 1971. *Zprávy ÚKZÚZ* 16(9): 15–23.

GRULICH I. 1978 : Standorte des Hamsters (*Cricetus cricetus* L. Rodentia, Mammalia) in der Ostslowakei - *Acta Sc. Nat. Brno*, 12 : 1. 1–42.

GRULICH I. 1980. Populationsdichte des Hamsters (*Cricetus cricetus*, Mamm). *Acta Sc. Nat. Brno*, 14(6): 1–44.

GRULICH I. 1981. Die Baue des Hamsters (*Cricetus cricetus*, Rodentia, Mammalia). *Folia Zool. Brno* 30 (2): 99–116.

GRULICH I. 1986. The reproduction of *Cricetus cricetus* (Rodentia) in Czechoslovakia. *Acta Sc. Nat. Brno* 20(5–6): 1–56.

HALLE S, STENSETH NCH. 1994. Microtine ultradian rhythm of activity: an evaluation of different hypotheses on the triggering mechanism. *Mammal Rev.* 24(1): 17–39.

HALLE S. 2000. Ecological relevance of daily activity pattern. In: *Activity Patterns in Small Mammals*. 67–90

HAUERLAND L. 2011. Sezónní změny v cirkadiánní aktivitě křečka polního [diplomová práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 39 s., 2 přílohy, česky.

ILLNEROVÁ H. 1994 [citováno 20. 6. 2013]. Blížíme se k poznání podstaty biologických hodin? *Vesmír* 73(425). Dostupné z: <http://www.vesmir.cz/clanek/blizime-se-k-poznani-podstaty-biologickych-hodin>.

ILLNEROVÁ H. 1996 [citováno 20. 6. 2013]. Nález dalších biologických hodin u savců? Vesmír 75(405). Dostupné z:

<http://www.7.vesmir.cz/clanek/nalez-dalsich-biologickych-hodin-u-savcu>.

KARASEVA EV. 1962. A study of the peculiarities of territory utilization by the hamster in the Altai territory carried out with the use of labelling. Zool. Zh. 41(2): 275–285.

KARASEVA EV, SHILJAEVA LM. 1965. Stroenie nor obyknovennovo chomjaka v zavisimosti ot evo vozrasta i sezona goda. Bull. MOIP, Biologii. 70(6): 30–39.

KAYSER A. 2002. Populationsökologische Studien zum Feldhamster *Cricetus cricetus* (L., 1758) in Sachsen-Anhalt [dissertation]. Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universität.

KAYSER A, STUBBE M. 2000. Colour variation in the common hamster *Cricetus cricetus* in the north-eastern foot-hills of the Harz Mountains. Acta ther iol. 45(3): 377–383.

KAYSER A, STUBBE M. 2003. Untersuchungen zum Einfluss unterschiedlicher Bewirtschaftung auf den Feldhamster *Cricetus cricetus* (L.), einer Leit- und Charakterart der Magdeburger Börde. Tiere im Konflikt 7: 3–148.

KAYSER A, WEINHOLD U, STUBBE M. 2003. Mortality factors of the common hamster *Cricetus cricetus* at two sites in Germany. Acta theriologica 48 (1): 47–57.

KENAGY G J. 1976. The periodicity of daily activity and its seasonal changes in free-ranging and captive kangaroo rats. Oecologia. 24(2): 105–140.

KÖRTNER G, GEISER F. 2000. The temporal organization of daily torpor and hibernation: circadian a circannual rhythms, Chronobiology International, 17(2), 103–128.

LOSÍK J, LISICKÁ L, HŘÍBKOVÁ J, TKADLEC E. 2007. Demografická struktura

a procesy v přírodní populaci křečka polního (*Cricetus cricetus*) na Olomoucku. Lynx (Praha). n. s. 38: 21–29.

MACHOVÁ K. 2013. Využití fotopastí při výzkumu drobných savců [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci, 51 s. Bez přílohy, česky.

MASSON-PÉVET M, NAIMI F, CANGUILHEM B, SABOUREAU M, BONN D & PÉVET P. 1994. Are the annual reproductive and body weight rhythms in the male European hamster (*Cricetus cricetus*) dependent upon a photoperiodically entrained circannual clock? *Journal of Pineal Research* 17:151-163.

MILLER JA. 1989. Clockwork in the brain. Biologists use a mutant hamster to identify the source of daily rhythms. *BioScience*. 39(2): 75–78.

MOHR U, SCHULLER H, REZNIK G, ALTHOFF J, PAGE N. 1973. Breeding of European hamsters. *Lab. Anim. Sci.* 23 (6): 799–802.

MONECKE S, WOLLNIK F. 2005. Seasonal variations in circadian rhythms coincide with a phase of sensitivity to short photoperiods in the European hamster. *Journal of Comparative Physiology B* 175: 167-183.

MÜLLER KR. 1960. Der Hamster und seine Bekämpfung. Flugblatt Nr. 30. Berlin: Biol. Zentralanst. der DAL zu Berlin.

NECHAY G. 1998. The state of the common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) in Hungary. In: Stubbe M. & Stubbe A. (eds.), *Ökologie und Schutz des Feldhamsters*. Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Halle/Saale: 101–110.

NECHAY G. 2000. Status of hamsters: *Cricetus cricetus*, *Cricetulus migratorius*, *Mesocricetus newtoni* and other hamster species in Europe. *Nature and Environment Series* 106. 73 p.

NECHAY G, HAMAR M, GRULICH I. 1977. The common hamster (*Cricetus cricetus* L.): a review. EPPO Bull. 7(2): 255–276.

NICOLAI B. 1994. Der Hamster, *Cricetus cricetus*, als Verkehrsoffer und Beute des Uhus, *Bubo bubo*, in Sachsen-Anhalt. Abh. Ber. Mus. Heineanum 2: 125–132.

NIETHAMMER J, KRAPP F, eds. 1982. Handbuch der Säugetiere Europas, Vol. 2. Wiesbaden: Akad.Vrlg.Ges. pp. 1–50.

PETROVÁ I. 2012. Velikost domovského okrsku křečka polního stanovená telemetrickou metodou [diplomová práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 42 s., 2 přílohy, česky.

PETZSCH H. 1950. Der Hamster. – Neue Brehm-Bücherei. Leipzig, Wittenberg.

PITTTENDRIGH CS, DAAN S. 1976. A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. Journal of comparative Physiology. 106(3): 223–252

R Development Core Team. 2010. R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. Dostupný na <http://www.R-project.org>.

REZNIK G, REZNIK-SHÜLLER H, MOHR U. 2013. Clinical anatomy of the European hamster, *Cricetus cricetus*, L. UNT Digital library [Internet]. Dostupný z <http://digital.library.unt.edu/ark:/67531/metadc28308/m1/?page=1>

REZNIK-SCHÜLLER H, REZNIK G, MOHR U. 1974. The European hamster (*Cricetus cricetus* L.) as an experimental animal: Breeding methods and observations of their behaviour in the laboratory. Z. Versuchstierk. 16: 48–58.

RUSAK B. 1981. Vertebrate behavioral rhythms. In: *Biological rhythms*. Springer US. 183–213.

SABOUREAU M, et al. 1999. Circannual reproductive rhythm in the European hamster (*Cricetus cricetus*): Demonstration of the existence of an annual phase of sensitivity to short photoperiod. *Journal of Pineal Research* 26(1):9-16.

SCHAFFRATH J, WEINHOLD U. 2011. Behaviour, habitat use, mortality and population ecology of reintroduced common hamsters (*Cricetus cricetus*) in intensively used agricultural areas in Northern Baden-Württemberg, Germany. From fundamental research to population management: Refining conservation strategies for the european hamster. 18th meeting of the International Hamster Workgroup, Strasbourg, France.

Směrnice 92/43/EHS o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin. Příloha IV. – Druhy živočichů a rostlin v zájmu Společenství, které vyžadují přísnou ochranu.

STUBBE M & STUBBE A. (eds.) 1998. Ökologie und Schutz des Feldhamsters. Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Halle/Saale.

SZAMOS V. 1972. [Growth and development of *Cricetus cricetus* L.]. *Vest. Zool.* 4: 86–89.

ŠŤOURAČ N. 2008. Studium savčí mikrofauny würmského glaciálu jeskyně Balcarky [bakalářská práce]. Brno: Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity. 31 p.

TKADLEC E, HEROLDOVÁ M, VÍŠKOVÁ V, BEDNÁŘ M, & ZEJDA J. 2012. Distribution of the common hamster in the Czech Republic after 2000: retreating to optimum lowland habitats. *Folia Zoologica*, 61(3/4): 246-253.

TKADLEC E, VÍŠKOVÁ V, HEROLDOVÁ M, OBDRŽÁLKOVÁ D, ZEJDA J. 2010. Rozšíření křečka polního v České republice po roce 2000. In: Bryja J, Zasadil P, eds. *Zoologické dny Praha 2010. Sborník abstraktů z konference 11.–12. 2. 2010; 11.2.–12.2.2010; Praha. Brno: Ústav biologie obratlovců AV ČR. p. 221–222.*

TESTER J R. 1987. Changes in daily activity rhythms of some free-ranging animals in Minnesota. *Canadian Field Nat.* 101:13–21

VOHRALÍK V. 1974. Biology of the reproduction of the common hamster, *Cricetus cricetus* (L.). *Vestn. čs. spol. zool.* 38: 228–240.

VOHRALÍK V, ANDĚRA M. 1976. Rozšíření křečka polního *Cricetus cricetus* (L.) v Československu. *Lynx.* 13: 85–97.

Vyhláška č. 395/1992 Sb. Ministerstva životního prostředí České republiky ze dne 11. června 1992, kterou se provádějí některá ustanovení zákona České národní rady č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny.

WEIDLING A. 1996. Zur Ökologie des Feldhamsters *Cricetus cricetus* L., 1758 im Nordharzvorland. Halle (Saale): Martin-Luther Univ. 120 pp.

WEINER J, GÓRECKI A. 1974. Field registration of the animals activity using infra-red light. *Wiad. ekol.* 20(3): 287–291.

WEINERT D. 2005. Ontogenetic development of the mammalian circadian system. *Chronobiology international*, 22(2): 179-205.

WEINHOLD U. 1998. Zur Verbreitung und Ökologie des Feldhamsters (*Cricetus cricetus* L. 1758) in Baden-Württemberg, unter besonderer Berücksichtigung der räumlichen Organisation auf intensiv genutzten landwirtschaftlichen Flächen im Raum Baden-Württemberg [disertační práce]. Heidelberg: Universität Heidelberg.

WEINHOLD U. 2008. Draft European action plan for the conservation of the common hamster *Cricetus cricetus*, L. 1758. Second version. Strasbourg: Council of Europe, Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats, Standing Committee.

WEINHOLD U, KAYSER A. 2006. Der Feldhamster. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 625. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben.

WENDT W. 1991. Der Winterschlaf des Feldhamsters, *Cricetus cricetus* (L., 1758) – Energetische Grundlagen und Auswirkungen auf die Populationsdynamik. In: STUBBE M. 1990. (Hrsg.). Populationsökologie von Kleinsäugerarten. Wiss. Beitr. Univ. Halle. 34(P42) : 67–78.

WOLLNIK F. 1989. Physiology and regulation of biological rhythms in laboratory animals: an overview. *Laboratory Animals*. 23: 107–125. 37

WOLLNIK F, BREIT A, REINKE D. 1991. Seasonal change in the temporal organization of wheel-running activity in the European hamster, *Cricetus cricetus*. *Naturwissenschaften* 78: 419–422.

WOLLNIK F, SCHMIDT B. 1995. Seasonal and daily rhythms of body temperature in European hamster (*Cricetus cricetus*) under semi-natural conditions. *J Comp Physiol B* 165: 171–182.

ZEJDA J, ZAPLETAL M, PIKULA J. 2002. Hlodavci v zemědělské a lesnické praxi. Praha: Agrospoj. 284 s.

ZIOMEK J, BANASZEK A. 2007. The common hamster, *Cricetus cricetus* in Poland: status and current range. *Folia Zool*. 56(3): 235–242.

ZUCKER I. 2001. Circannual Rhythms Mammals In: *Circadian clocks*. Springer US. 509–528

8 Přílohy

8.1 Příloha A

Obr. Mapa studijní plochy s vyznačenými norami křečka polního nalezenými v roce 2011. Žluté body znázorňují nory s registrací aktivity pomocí automatického registračního systému.



8.2 Příloha B

Obr. Mapa studijní plochy s vyznačenými norami křečka polního nalezenými v roce 2012. Žluté body znázorňují nory s registrací aktivity pomocí automatického registračního systému.

