

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



**Moranův efekt a prostorová synchronnost populačních
dynamik hraboše polního**

Ilona Škeříková

Diplomová práce
předložená
na Katedře zoologie
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci
jako součást požadavků
na získání titulu Mgr. v oboru
Zoologie

Forma studia: Prezenční

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

Olomouc 2011

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením prof. MVDr. Emila Tkadlece, CSc. a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci 25. března 2011

.....
podpis

Škeříková I. 2011. Moranův efekt a prostorová synchronnost populačních dynamik hraboše polního [diplomová práce]. Olomouc: Katedra zoologie na PřF UP v Olomouci. 40 s., česky.

Abstrakt

Hrabošovité hlodavci patří mezi organismy s cyklickou dynamikou. Příčiny a mechanismy způsobující populační cykly nejsou přesně známy. Dnes se ale ví, že příčiny populačních cyklů a synchronnosti nemusí být totožné. Studium mechanismů synchronizujících populační dynamiky je aktuálním tématem současné ekologie. Dnes panuje shoda o 3 možných cestách synchronizace: (1) rozptyl jedinců, který má lokální význam, (2) predace a (3) klimatické vlivy, které mají potenciál synchronizovat populace na velké vzdálenosti. Moranův efekt je synchronizační účinek vlivů počasí, pro který platí Moranův teorém: jestliže dvě populace mají shodnou strukturu zpětných vazeb, korelace jejich dynamik se bude rovnat korelaci mezi faktory nezávislými na hustotě (tj. klimatickými vlivy). V současnosti se objevily snahy o kvantifikaci příspěvku Moranova efektu k celkové synchronnosti dynamik. O příčinách a míře synchronnosti v populacích hraboše polního je zatím nedostatek údajů.

Cílem diplomové práce je odhadnout míru synchronnosti v závislosti na vzdálenosti mezi populacemi hraboše polního v České republice specifickou metodou neparametrické prostorové kovarianční funkce. K analýze budou použita data rostlinolékařské správy popisující jeho dynamiku v letech 2000–2010. Moranův účinek bude kvantifikován metodou dle Hugueny (2006).

Klíčová slova: *Microtus arvalis*, Moranův efekt, příčiny synchronnosti, synchronnost

Škeříková I. 2011. The Moran effect and spatial synchrony in population dynamics of the common vole [diploma thesis]. Olomouc: Department of Zoology, Faculty of Science, Palacky University Olomouc. 40 p., in Czech.

Abstract

For rodents such as voles, abundances typically fluctuate periodically in time. The causations and the mechanisms of the cyclic dynamic are not exactly known. Nowadays it is generally agreed that the causes of the population cycles and of the synchrony need not be necessarily the same. Study of mechanism synchronizing population dynamics is actual theme in contemporary ecology. Today there are broadly recognized three possible ways leading to spatial synchrony: (1) dispersal of individuals that has a local meaning, (2) predation and (3) climatic effects that have a potential to synchronize populations on a large scale. The Moran theorem is a synchronizing effect of climatic influences. It means that if two populations have the same linear density – dependent structure, the correlation between them will be equal to that between the local – density independent conditions (such as climatic effects). Today aspiration for quantification of contribution of Moran effect to the total synchrony in population dynamics appeared. There is a lack of entries about causation and the degree of synchrony in populations of the common vole so far..

The aim of this thesis is to estimate the degree of synchrony in addition to the distance among populations of the common vole in the Czech Republic by the specific method of nonparametric spatial covariance function. The data on relative abundances (index of active burrow entrances per hectare) were collected by the State Phytosanitary Administration twice a year (spring and autumn) and describe population dynamics over period 2000–2010. The Moran effect will be quantified by Hugueny (2006).

Key words: causes of synchrony, *Microtus arvalis*, Moran effect, synchrony

Obsah

Seznam obrázků	vii
Poděkování	viii
1. Úvod	1
1.1 Populační cykly	1
1.2 Synchronnost mezi populacemi	2
1.3 Příčiny synchronnosti	3
1.3.1 Rozptyl jedinců	3
1.3.2 Trofické interakce	5
1.3.3 Environmentální korelace	6
1.3.3.1 Moranův efekt	7
1.4 Synchronnost u různých taxonů	7
2. Cíle práce	14
3. Materiál a metody	15
3.1 Metody zjišťování početnosti hraboše	15
3.2 Měření synchronnosti	16
3.3 Moranův teorém: kvantifikace podle Huguenyho (2006)	17
3.4 Zpracování a analýza dat	19
4. Výsledky	22
5. Diskuse	26
6. Literatura	30

Seznam obrázků

Obr. 1 Analyzované okresy České republiky, pro které bylo k dispozici minimálně 5 hodnot, jsou vyznačeny šedě.....	19
Obr. 2. Časové řady populací hraboše polního vypočítané z populačních indexů (<i>a</i>) a ze zlogaritmovaných populačních indexů (<i>b</i>) během let 2000–2010	22
Obr. 3. Závislost korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi okresy. Korelační koeficient byl vypočítán z populačních růstů v jarních měsících (<i>a</i>) a populačních růstů v podzimních měsících (<i>b</i>) v letech 2000–2010. Tečkovanou osou je naznačena vzdálenost, při které prostorová synchronnost protíná osu průměrné synchronnosti mezi populacemi. Konfidenční interval je vyznačen šedou barvou.	23
Obr. 4 Závislost korelačního koeficientu, kterým se měří synchronnost populací hraboše polního, na vzdálenosti mezi okresy s průměrnou nadmořskou výškou pod 350 m (<i>a</i>) a nad 350 m (<i>b</i>) během let 2000–2010. Korelační koeficient byl vypočítán z populačních růstů z podzimních dat. Konfidenční interval je vyznačen šedou barvou.....	23
Obr. 5. Royamův trojúhelník (1992) s vyznačenými body, které představují jednotlivé populace hraboše polního. Populace hraboše vykazují dynamiku 2. řádu. K vytvoření tohoto grafu byl použit autoregresní model. Koeficienty přímé závislosti na hustotě jsou na ose X, koeficienty opožděné závislosti na hustotě se nacházejí na ose Y. Populace hraboše polního jsou stacionární a vykazují cyklickou dynamiku s 3 – 4 letou periodou.	24
Obr. 6. Vztah přímé závislosti na hustotě na nadmořské výšce (<i>a</i>) a vztah opožděné závislosti na hustotě na nadmořské výšce (<i>b</i>). Autoregresní koeficienty byly vypočítány z autoregresního modelu.	25

Poděkování

Ráda bych poděkovala Prof. MVDr. Emilu Tkadlecovi, CSc. za jeho trpělivost a čas, který mi během psaní diplomové práce věnoval. Děkuji za jeho odbornou pomoc, poskytování literárních zdrojů a rad. Dále bych chtěla poděkovat Ing. Markovi Bednářovi za poskytnutí údajů o vzdálenostech mezi okresy České republiky a Radkovi Švecovi za pomoc při sčítání užívaných nor. Dále děkuji mým rodičům za veškerou podporu a Petrovi Suchomelovi za poskytnutí zázemí. Výzkum byl financován grantem PrF_2010_021.

1. Úvod

1.1 Populační cykly

Populace některých druhů jsou relativně stabilní, ale u jiných druhů populace kolísají. V čase se mění jejich populační struktura a jejich abundance. Populační variabilita je větší u organismů s vyšší plodností (Spitzer et al. 1984), s vyšší predací (Fairweather 1988) a s větším geografickým areálem (Gaston a Lawton 1988a). Nižší je u organismů dlouhověkých (Connell a Sousa 1983), větších (Gaston 1988; Gaston a Lawton 1988b) nebo polyfágních (Redfearn a Pimm 1988). Populační cykly jsou periodické fluktuační v počtosti, jsou to tedy populační změny, které se vyskytují s určitou pravidelností (Krebs 1996). Nejvíce cyklických druhů bylo zjištěno mezi rybami, např. u hrdloploutvých, a savci, jako jsou drobní hlodavci, zajíc měnivý, rys kanadský, nebo soayská ovce (Kendall et al. 1998). Dále se cyklická dynamika vyskytuje u některých ptáků (tetřevovití) a u hmyzu (obaleči, píďalky nebo cikády). Cyklická dynamika byla také pozorována u rostlin, ale populační cykly u rostlin jsou málo pravděpodobné kvůli stabilizujícímu účinku asymetrické kompetice, samozředování, absenci velikostního prahu pro produkci semen a semenným bankám (Crawley 1990; Watkinson 1997).

Populační cykly představují fenomén, který nebyl dosud spolehlivě vysvětlen. V dnešní době není upřednostňována žádná z hypotéz. Hlavní hypotézy, které se snaží vysvětlit příčiny cyklů, jsou založeny na účincích mnoha faktorů. Mezi nejvýznamnější patří (Berryman 2002): fyzikální účinky, účinky predátorů, účinky patogenů, účinky rostlin, účinky populační struktury, mateřské účinky a genetické účinky.

Populační cykly můžeme rozdělit do dvou skupin: na exogenní a endogenní (Berryman 2002). Cykly exogenní se vyznačují tím, že periodické jevy vznikající ve vnějším prostředí jsou vnucovány dynamice populace. Tato vnější proměnná má sama cyklickou dynamiku a je hnacím motorem dynamiky populace. Mezi takové proměnné patří například severoatlantské oscilace (Stenseth et al. 2003). Endogenní cykly vznikají v důsledku přímé závislosti na hustotě (negativní zpětné vazby 1. řádu) nebo opožděné závislosti na hustotě (vazby 2. a vyššího řádu) a jsou způsobeny specifickými endogenními mechanismy: intrapopulačními samoregulačními mechanismy a interpopulačními trofickými mechanismy. Samoregulační mechanismy generují jak endogenní cykly s negativní vazbou 1. řádu, tak cykly s negativní vazbou 2. řádu.

Základní mechanismus generující endogenní cykly 1. řádu je kompetice o potravu mezi kohortami. Endogenní cykly 2. řádu mohou uvnitř populace vzniknout prostřednictvím mateřského efektu či díky genetickým účinkům. Interpopulační trofické mechanismy se týkají interakce kořisti a predátora (parazita, herbivora, parazitoida). V tomto systému vzniká časově opožděná negativní vazba a cykly 2. řádu (Tkadlec 2008).

1.2 Synchronnost mezi populacemi

Populační dynamiky prostorově odlišných populací stejného druhu či jiných taxonů mají tendenci fluktuovat v čase synchronně. Různé populace tedy prochází ve stejném čase stejnými změnami (Liebhold et al. 2004a). Synchronnost dynamik populací může být pozorována jak u prvoků, kde se projevuje ve vzdálenosti centimetrů, tak u pohyblivých živočichů po několik stovek a tisíců kilometrů (Liebhold et al. 2004a). Synchronnost většinou klesá se vzrůstající vzdáleností mezi populacemi. Synchronnost dynamik na velké vzdálenosti je typická pro cyklické populace. Příkladem mohou být savci či lesní herbivorní motýli (Raimondo et al. 2004). Synchronnost není ale výsadou pouze živočichů. Projevuje se i mezi rostlinami. Je známý jev, kdy se duby v Evropě a v Americe vyznačují nadprůměrnou produkcí semen, která je v některých letech synchronizovaná. Synchronnost v tomto případě neklesá ani po 1000 km (Liebhold et al. 2004b).

Synchronnost klesá s rostoucí vzdáleností mezi populacemi (např. Paradis et al. 1999). Charakter poklesu se zjišťuje pomocí regrese křížových korelací na vzdálenosti (Ranta et al. 1995b) nebo složitější neparametrickou prostorovou kovarianční funkcí (Bjørnstad et al. 1999b). Časové řady se převedou na logaritmy a vypočítá se pro ně Pearsonův korelační koeficient. Dynamika jedné populace nebo druhu se může předbíhat či zaostávat, což je také nutné vyhodnotit (Buonaccorsi et al. 2001).

Míra poklesu je u různých živočichů odlišná. Synchronnost se vzrůstající vzdáleností může buď rychle klesat, nebo klesá velmi pomalu. Sutcliffe a jeho spolupracovníci (1996) zkoumali 250 druhů motýlů na britských ostrovech. Ukázali, že synchronnost mezi populacemi vzdálenými méně než 1 km byla vyšší pro ne příliš mobilní druhy než pro druhy mobilní. Opak byl pozorován pro populace, mezi nimiž byla vzdálenost mezi 1 a 5 km. A dále nebyl zjištěn rozdíl v synchronnosti mezi dvěma skupinami druhů, když byly vzdálené 10 km a více. Bjørnstad a kolektiv (1999c) zjišťovali fluktuace populací myšic a norníka na ostrově Hokkaido. U myšic byl pokles na regionální úroveň zaznamenán po 20–30 km, u norníka až po 50 km. Tyto dva druhy

se také liší lokalitami, kde žijí. Norník je generalista a obývá jak lesy, tak pastviny a louky. Myšice lze najít pouze v listnatém lese. Norník se tedy častěji střetává se svými predátory, jako jsou lasice, pušтік či asijské druhy užovek. Myšice je méně lovena, neboť má omezené stanoviště a je velmi pohyblivá. Mezi živočichy, u kterých byly oscilace synchronizovány ještě po 1000 km, patří například bekyně velkohlavá v USA (Johnson et al. 2005) nebo zajíc měnivý v Kanadě (Ranta et al. 1997a). Synchronnost na velké vzdálenosti je typická zvláště pro cyklické dynamiky (Ranta et al. 1998). Tyto nelineární systémy jsou vysoce korelované, dokonce se dynamiky mohou „uzamykat“ ve stejné fázi. Jde o tzv. fázový zámek. Jednoduché či chaotické dynamiky jsou málo korelované (Bjørnstad et al. 1999b).

1.3 Příčiny synchronnosti

Více než století byla snaha o porozumění mechanismů, které stojí za časově prostorovou dynamikou populací, hlavní motivací ke studiu populací živočichů a rostlin. Protože bylo těžké určit důležitost specifických ekologických procesů, mnoho nedávných studií se snažilo objasnit mechanismy nepřímou cestou, a to analýzou časových řad (Royama 1981; Turchin 1990; Kendall et al. 1999). V poslední době se stala prostorová synchronnost mezi populacemi velmi aktuálním tématem. Velice se o tento fenomén zajímali například Bjørnstad (1999), Kendall (1999), Ranta (1999) a další. Výzkumu velmi pomohl vývoj výpočetní techniky a statistických programů (Liebhold et al. 2004a)

Příčiny prostorové synchronnosti nejsou ani dnes zcela jasné. Je však zřejmé, že na vzniku časoprostorově synchronizovaných fluktuací se podílí v různé míře 3 faktory: (1) rozptyl jedinců, (2) trofické interakce a (3) environmentální korelace (Bjørnstad et al. 1999b).

1.3.1 Rozptyl jedinců

Role rozptylu v synchronizaci populací byla zkoumána autoregresními lineárními modely nebo různými nelineárními populačními modely (Barbour 1990; Holmes et al. 1994; Molofsky 1994; Ranta et al. 1995b; Haydon a Steen 1997; Kendall et al. 2000; Ripa 2000; Bjørnstad a Bascompte 2001; Kaitala et al. 2001). Tyto studie ukazují, že fluktuace dvou populace se stejnou strukturou závislosti na hustotě mohou fluktuovat synchronizovaně díky výměně malého počtu jedinců každou generaci nebo pokud populace dosáhnou maxima. Ale pokud se jejich parametry závislosti na hustotě příliš

liší, synchronizace může být obtížná (Barbour 1990; Ranta et al. 1998; Swanson a Johnson 1999)

Ranta a kolektiv (1998) zkoumali tyto faktory v mřížkových modelech na třech odlišných typech populací z hlediska lokální dynamiky, a to na stálých, cyklických a chaotických populacích. Ty spojoval rozptyl jedinců a/nebo regionálně korelované exogenní změny. Ukázalo se, že díky rozptylu vzniká u nelineárních systémů, tedy u cyklických dynamik, fázový zámek a rozptyl poté nepůsobí jen na lokální škále, ale i na regionální. Rozptyl jedinců potom může synchronizovat populace na mnohem větší vzdálenost než je rozptylová vzdálenost. Naopak lineární systémy byly ovlivněny exogenní variabilitou a podléhaly tak Moranovu teorému.

Každý druh má jinou rozptylovou vzdálenost. Pro evropské drobné hlodavce je rozptylová vzdálenost kolem 1 km (Bjørnstad et al. 1999c). Typická rozptylová vzdálenost samce norníka je asi 100 m, samice norníka 0–50 m (Steen 1994). Naproti tomu rozptylová vzdálenost evropské myšice je 2–4 km (Szacki et al. 1993). Prostorová kovariance může být indukována rozptylem jedinců, neboť jsou takto propojovány lokální populace. Pokud stoupá početnost jedné populace a jedinci migrují do okolí, pak stoupne početnost i v okolních populacích (Bjørnstad et al. 1999b). K tomuto jevu stačí migraci jen několika jedinců.

Různorodost lokalit může ovlivňovat rozptylovou vzdálenost. Například Bellamy a kolegové (2003) zjistili, že populace určitých druhů lesních ptáků byly více synchronní, když byly odděleny lesy, než když byly odděleny bezlesými biotopy. Rozptylová vzdálenost je klíčovým parametrem metapopulační teorie. Ta pojednává o souboru lokálních populací, mezi nimiž denzita jedinců nezávisle kolísá a v nichž existuje reálná šance vyhynutí (Harrison a Quinn 1989; Hanski a Gilpin 1991). Čím více je metapopulace synchronnější, tím je očekávaná doba přetrvávání kratší. Důvod je jednoduchý: pokud subpopulace fluktuují jednotně, pak jestliže jedna směřuje k vyhynutí, ostatní padnou do záhuby taktéž (Heino et al. 1997). Platí tedy, že vzrůstající synchronnost vede ke snížení přežívání metapopulací, ale propojování ploškovitých stanovišť může přežívání zvýšit díky imigraci ze sousedních plošek, i když je rozptyl vzácný (Adler a Nuemberger 1994). Koenig (2001) v analýze zimujících severoamerických ptáků zjistil, že lokální vyhynutí bylo běžné a že 65 % druhů signifikantně vykazovalo prostorovou synchronnost mezi stanovišti vzdálenými pod 100 km. Tato vzdálenost odpovídala rozptylové vzdálenosti většiny druhů.

1.3.2 Trofické interakce

Dalším faktorem jsou trofické interakce. Mikroparaziti, parazitoidi i pohybliví predátoři mohou způsobit synchronnost populací kořisti na velké vzdálenosti v závislosti na jejich mobilitě. Ve vztahu predátor–kořist existuje velmi známý model Lotky a Volterry. Tento model uvažuje vztah kořisti a predátora za absence jiných druhů. Předpokládejme, že v počátečním stavu není na lokalitě mnoho predátorů. Dojde k růstu populace kořisti. Jak populace rostou, tak se zlepšuje potravní nabídka predátora a po určitém časovém zpoždění začne růst i populace predátora. Po náležitém pomnožení predátora dojde k decimování kořisti a tudíž k poklesu její populace. Tím se redukuje potrava pro predátora a následně klesne i jeho početnost. V této chvíli je na lokalitě málo predátorů, početnost kořisti se začne zvyšovat a cyklus se opakuje znovu. Tento efekt lze dobře pozorovat při nadměrném používání pesticidů. Pesticidy totiž působí nejen na škůdce, kterých se chce člověk zbavit, ale také na jejich predátory, a to často ve větší míře. Po čase tedy škůdci v prostředí nejsou napadáni svými přirozenými nepřáteli a dojde k jejich přemnožení (Blasius a Tönjes 2007).

Některé druhy mohou být synchronizovány synchronními fluktuacemi populací druhů z nižší nebo vyšší trofické úrovně. Například Selås a jeho kolegové (Selås 1997, Selås et al. 2001) vyslovili hypotézu, že populační oscilace herbivorní podzimní můry šedokřídlece vrbového (*Epirrita autumnata*) jsou primárně determinovány nadměrnou produkcí semen jejich hostitelských stromů. Semenné roky tedy zesynchronizují i oscilace populace malých savců, protože ti jsou predátoři některých mūr. Satake a kolektiv (2004) dále demonstrovali, že synchronní produkce ovoce (*Sorbus aucuparia*) na velké prostorové škále v jižním Norsku způsobuje synchronnost populačních dynamik molovky jabloňové (*Argyresthia conjugella*) a jejího dominantního predátora lumčika (*Microgaster politus*). Také se předpokládá, že synchronní dynamiky herbivorního hmyzu zřejmě způsobují částečnou prostorovou synchronnost dynamik populací hmyzožravých ptáků (Jones et al. 2003). Cazelles a Boudjema (2001) také tvrdili, že existuje synchronnost mezi potravně propojenými druhy, a to i tehdy, pokud se jejich struktura závislostí na hustotě liší.

Norrdahl a Korpimäki (1996) považují vyjma klimatu za hlavní synchronizační faktor dynamik populací hrabošů v západním Finsku predátory. Zjistili, že pohybliví predátoři, jako například poštolka obecná či sýc rousný, se koncentrují do míst s největší hustotou kořisti a tím regulují hustotu kořisti na průměrnou hustotu v širším okolí. V Norsku se podobné tematické věnovali Ims a Andreassen (2000). Během čtyř

roků pozorovali populace hraboše severního v izolovaných ohrazených loukách, do kterých se nemohli dostat savčí predátoři a které taktéž zabraňovaly úniku jedinců a tím i rozptylu. Přístup na tyto lokality měli pouze ptáci. Protože sovy loví v noci, samicím byla na krk připevněna vysílačka. Takové opatření jim umožňovalo zjistit úmrtnost.

Ptáci tedy působili svou predací korelované fluktuace populací hraboše. Výsledky těchto studií však nejspíš nelze aplikovat na přirozené populace hrabošů vyskytujících se na různých kontinentech, neboť vědci při experimentech opomíjeli vliv klimatu a nadmořské výšky na synchronnost a za rozhodující faktor považovali hlavně trofické interakce. Takové podmínky neodpovídají podmínkám v přirozeném prostředí.

1.3.3 Environmentální korelace

Tento efekt způsobují například srážky, teplota (Liebhold et al. 2004a) nebo také semenné roky listnatých stromů mají synchronizační efekt na dynamiky semenožravých ptáků a jiných živočichů, kteří se živí semeny (Odums 1977). Bylo také zjištěno, že 13 nebo 17leté generační cykly cikád mají synchronizační efekt na demografii ptáků v listnatých lesích ve východní USA, většinou během nebo hned po vylíhnutí cikád, ale v některých případech i během let po líhnutí (Koenig a Liebhold 2005).

Klimatické vlivy mohou způsobit interspecifickou synchronnost. Environmentální korelace se ukázaly být jediným působícím aspektem v případě soayské ovce. Protože jsou populace soayské ovce na souostroví St Kilda oddělené mořem, je zamezen rozptyl jedinců. Také se tam nevyskytují žádní predátoři. Různé druhy, které se vyskytují sympatricky, vykazují synchronnost, i přestože mezi sebou nemají žádný trofický vztah. Je to díky tomu, že sdílí stochastické vlivy (Miller a Epstein 1986, Post a Forchhammer 2002, Raimondo et al. 2004).

Zjištění, která proměnná počasí je hlavní faktor vzniku synchronnosti je komplikované, neboť je těžké rozhodnout, která proměnná počasí má největší vliv na populační růst (Liebhold et al. 2004a). Koenig (2002) nedávno porovnal pattern prostorové synchronnosti vztahující se k teplotám a srážkám. Použil historická data o počasí z meteorologických stanic po celém světě a zjistil, že se pattern mezi jednotlivými kontinenty liší pouze nepatrně. To by mohlo být vysvětlení synchronnosti jako všudypřítomného jevu.

Synchronnost populací jakéhokoli druhu je pravděpodobně způsobena na velké vzdálenosti jak synchronností potravně spojených druhů, tak regionální stochasticitou

(Koenig 2001). Všechny faktory nemusí působit společně, aby indukovaly synchronnost mezi populacemi (Grenfell et al. 1998).

1.3.3.1 Moranův efekt

Synchronizaci dynamik populací mohou působit exogenní vlivy – environmentální korelace (Liebhold et al. 2004). Patrick Moran byl australský statistik, jehož práce velmi přispěly k rozvoji teorií v populační ekologii. Byl inspirován prací svého kolegy na Oxfordské univerzitě, Charlese Eltona. Analyzoval data ze záznamů pastí používaných při lovu kanadského rysa. Moran (1953) použil na časové řady rysa autoregresní model 2. řádu.

Moranův efekt (Moran 1953; Royama 1992) je fenomén, jenž vysvětluje synchronnost mnoha populací na velké vzdálenosti. Tento teorém říká, že jestliže mají dvě populace stejnou strukturu závislostí na hustotě, synchronnost mezi nimi je stejná jako korelace mezi klimatickými vlivy. Pokud je struktura zpětných vazeb jiná, Moranův efekt se projeví přibližně (Bjørnstad et al. 1999b). Moranův efekt je považován za výsledek náhodných, přesto synchronních vlivů počasí působících na prostorově oddělené populace (Ranta et al. 1997b; Hudson a Cattadori 1999; Koenig 1999, 2002).

1.4 Synchronnost u různých taxonů

Ačkoli se synchronností mezi populacemi téhož druhu i mezi populacemi různých druhů zabývalo mnoho vědců, dosud se nepodařilo zcela vysvětlit příčiny a mechanismy tohoto všudypřítomného jevu (např. Bjørnstad 1999, Kendall 1999, Ranta 1999). Teoretické studie a různé modely přispěly k ujasnění, jak endogenní a exogenní vlivy spolu působí v populacích v přírodě. Ukazují, že je velmi pravděpodobné, že rozptyl mezi subpopulacemi spíše způsobuje negativní vztah mezi synchronností a vzdáleností mezi subpopulacemi než exogenní vlivy (Ranta et al. 1999). Také bylo dokázáno, že sympatrické populace různých druhů se někdy vyznačují synchronností aniž by měly mezi sebou jakékoli přímé trofické interakce. Stochastické vlivy tedy mohou vyvolat synchronnost. Otázkou bylo, jaká proměnná v počasí hraje hlavní roli v působení na populační růst a navození synchronnosti. Koenig (2002) porovnával vliv teploty a srážek na prostorovou synchronnost. Použil k tomu meteorologická data naměřená ve stanicích na celém světě. Zjistil, že modely prostorové synchronnosti se jen málo liší mezi kontinenty. Tato uniformita působení klimatu na synchronnost by

mohla být vysvětlením, proč se setkáme s prostorovou synchronností mezi taxony po celém světě (Liebhold et al. 2004a).

Synchronností mezi populacemi určitého druhu živočicha či synchronností populací různých druhů se zabývalo několik vědců. Někteří se věnovali sledování synchronnosti mezi populacemi hmyzu. Například Koenig (2006) studoval synchronnost populací motýla monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus*). Zjistil, že prostorová synchronnost byla vyšší u letních populací ve východní Americe a u západních přezimujících populací než u letních populací v západní Americe. U letních populací východní části Severní Ameriky a u přezimujících populací vyskytujících se podél pacifického pobřeží byla naměřena synchronnost na vzdálenost více než 1000 km. U letních populací monarchy v západní části Severní Ameriky byla synchronnost zjištěna na vzdálenost kolem 100 km.

Raimondo a kolektiv (2004) zjišťovali synchronnost populací motýlů v Americe v závislosti na počasí, fylogenezi a fenologii larev. Kromě jednoho druhu všechny vykazovaly intraspecifickou synchronnost na rozsáhlém území. S největší pravděpodobností byly populace stejného druhu synchronizovány vlivem klimatu. Interspecifická synchronnost byla nalezena u 17 z 45 druhů *Lepidopter*, přičemž nejvyšší synchronnost byla prokázána mezi druhy, jejichž larvy se vyskytovaly současně. Synchronnost mezi populacemi motýlů závisí na vzdálenosti mezi populacemi a na mobilitě jedinců (Sutcliffe et al. 1996). Populace sedentárních druhů byly vysoce synchronní do vzdálenosti 1 km, do vzdálenosti 4 km synchronnost prudce klesala a poté již synchronní již nebyly. Populace mobilních druhů byly synchronní do vzdálenosti 9 km. Synchronnost mezi populacemi severoamerického obaleče (*Choristoneura fumiferana*) klesala do vzdálenosti 2000 km (Williamse a Liebholda 2000). Korelace do vzdálenosti 200 km byla na stejném areálu větší než u molů (Hanski a Woiwod 1993) a u motýlů (Sutcliffe et al. 1996). Dynamika populací obaleče v Severní Americe byla zřejmě způsobena klimatickými vlivy spolu s rozptylem jedinců.

Dalšími zkoumanými druhy byli například ptáci. Koenig a Liebhold (2005) se zaměřili na vliv fluktuací populací cikád (*Magicicada spp.*) na synchronnost populací 24 druhů ptáků ve východní části USA. U 12 druhů se abundance populací měnila během cyklu cikády, u ostatních druhů docházelo ke změně abundance před nebo hned následně po vylíhnutí cikád. Je evidentní, že přemnožení hmyzu může synchronizovat populace ptáků na krátké vzdálenosti (Jones et al. 2003). U všech druhů byla

synchronnost naměřena od 100 do 250 km. U 15 druhů ptáků, které byly zjevně ovlivněny výskytem cikád, synchronnost neklesala do vzdálenosti 100 km.

Engen a kolektiv (2005) posuzovali synchronnost 22 populací kormorána. V Evropě se vyskytují 2 poddruhy: *Phalacrocorax carbo carbo* (typický pro severnější oblasti Evropy) a *Phalacrocorax carbo sinensis* (vyskytuje více na jih). Na některých místech se tyto dva poddruhy setkávají. Vědci použili Gaussův a exponenciální model ke zjištění síly a míry synchronnosti. Ve vzdálenosti 5 km byl korelační koeficient populačních růstů 0,197 pro Gaussův model a 0,225 pro model exponenciální. Populace byly synchronní do vzdálenosti 159 km (Gaussův model) a 152 km (exponenciální model). Na synchronnost populací měly pravděpodobně největší vliv severoatlantské oscilace (NAO). Na Britských ostrovech zkoumal 53 druhů ptáků Paradis a kolektiv (1999). Rozšíření ptáků při hnízdění bylo pozitivně korelováno se synchronností na lokální úrovni, nikoliv se synchronností na globální úrovni. Ukázalo se, že lokální synchronnost je korelována s rozptylovou vzdáleností. Vztah mezi rozptylem a synchronností záležel na typu místa výskytu. Byl silnější u druhů ptáků, kteří hnízdili na vlhčích stanovištích než u druhů hnízdících na suchých stanovištích. Fylogeneze hrála v synchronizaci populací významnou roli. Starší jedinci přispívali k rozptylu více než velmi mladí jedinci, neboť měli větší šanci na přežití.

Jen několik málo vědců se ve svých pracích zabývalo hypotézou, že na synchronnost populačních dynamik má vliv životní historie zkoumaného druhu živočicha (Grenfell et al. 1998; Royama 2005). Todesco a Hugueny (2006) analyzovali vztah mezi biologickou charakteristikou druhů (např. reprodukční biologií a ekologií, velikostí těla, nebo mírou přežívání) sladkovodních ryb v západní Africe a prostorovou synchronností determinovanou Moranovým efektem skrze očekávanou senzitivitu druhů k regionální komponentě environmentální stochasticity (např. k hydrologii). Populace ryb žily ve dvou lokalitách a neměli možnost disperse, což je ideální případ pro studium synchronnosti způsobené striktně environmentální stochasticitou. Winemiller (1989) odlišil 3 základní životní strategie. „Rovnovážná“ strategie (1) je charakteristická nízkou fekunditou, dobrou péčí o potomstvo a asezónní produkcí. Pro „oportunistickou“ (2) strategii je typická schopnost rychlé kolonizace. Ryby s touto strategií jsou malé, brzy pohlavně vyspívají, rozmnožují se nepřetržitě a mají nízkou fekunditu. „Periodická“ strategie (3) se vyznačuje synchronní reprodukcí během období dešťů, vysokou fekunditou, malými vajíčky a absencí péče o potomstvo. Z výsledků analýzy vyplynulo, že ryby s periodickou strategií se rozmnožují sezónně jen několik měsíců se

zvýšenou hladinou vody. Jejich reprodukční úspěch závisí na příznivých podmínkách v zaplavených územích a na zdrojích, tedy na hydrologii (Winemiller 1989; Lévêque and Paugy 1999), což je synchronizační faktor. U nich byla zjištěna vysoká synchronnost. Reprodukce ryb s rovnovážnou strategií závisí na podmínkách lokálních habitatů (např. dostupnost specifického půdního substrátu pro stavění hnízd a pro obranu teritoria), které se mohou velmi lišit mezi lokalitami a mezi druhy ryb. Proto byla synchronnost mezi těmito populacemi ryb nízká.

Pozornost byla věnována také savcům (např. Ranta et al. 1995b, 1997a; Steen et al. 1996; Swanson and Johnson 1999; Predavec et al. 2001; Krebs et al. 2002). Dynamika kanadského rysa (*Lynx canadensis*) byla zkoumána Rantou a jeho spolupracovníky (1997). Populační cyklus rysa kanadského má periodu 9–11 let. Stupeň synchronnosti na vzdálenosti mezi srovnávanými provinciemi vykazoval tvar písmene U. Také populace rysa (Elton a Nicholson 1942) byly evidentně synchronní s populacemi zajíce měnivého (*Lepus americanus*).

V poslední době bylo věnováno značné úsilí studiím, která měla objasnit odpovědi lokálních populací ptáků, obojživelníků a savců na klimatickou variabilitu na severní polokouli nebo v globálním měřítku (Walther et al. 2002; Root et al. 2003). Analýzy ekologických dynamik ve vztahu ke klimatu za několik set let jsou vzácné, ale mohou nám velmi pomoci objasnit otázku, zda mají klimatické vlivy na populační procesy účinky zesilující, oslabující nebo jestli zůstaly populační procesy konstantní s globálním oteplováním (McCarthy et al. 2001; Rodó et al. 2002). Post a Forchhammer (2004) analyzovali téměř 200 let zaznamenávaná data populací soba polárního (*Rangifer tarandus*) v západním Grónsku. V jejich dřívějších analýzách zaznamenali, že klimatická variabilita, především severoatlantská oscilace (NAO), ovlivňuje jak dynamiku populací v čase (Forchhammer et al. 2002), tak prostorovou synchronnost (Post a Forchhammer 2002). Zaznamenali, že časem se prostorová synchronnost populací soba zvyšuje díky více prostorově korelovanému lokálnímu počasí (především zimních srážek a zimních teplot), což je spojeno s působením NAO. Protože globální oteplování zřejmě způsobuje větší prostorovou synchronnost populací soba, hrozí větší riziko extinkce než u populací fluktuujících asynchronně (Heino et al. 1997; Palmquist a Lundberg 1998).

Dynamika malých hlodavců rovněž vědce zaujala. Za zdroj synchronnosti u populací skandinávských hlodavců byli považováni pohybliví predátoři, zejména ptáci (Ydenberg 1987; Ims a Steen 1990). Tito predátoři však nepůsobili na hlodavce na

ostrově Hokkaido (Henttonen et al. 1992). Bjørnstad a kolektiv (1999c) tedy usoudili, že na synchronnost populací hlodavců v této oblasti mají pravděpodobně vliv klimatické změny působící na demografii populací přímo (Royama 1992; Sinclair et al. 1993; Ranta et al. 1995a,b) nebo nepřímo skrze synchronizaci vegetace a zdrojů (Selås 1997). Populace norníka a myšice na ostrově Hokkaido byly korelované, přičemž dynamiky myšice byly synchronní na vzdálenost 20–30 km a dynamiky norníka byly synchronní na vzdálenost asi 50 km.

Z autoregresní analýzy vyplynulo, že synchronnost populací hrabošů a norníků ve Finsku je ovlivněna faktory závislými i nezávislými na hustotě (Korpimäki et al. 2005). Zkusili experimentálně na vymezeném území zredukovat počty predátorů a ukázalo se, že tato změna měla pozitivní vliv na početnost všech druhů drobných hlodavců, a to ve fázi nízké početnosti a ve fázi rostoucí početnosti. Tento experiment potvrdil hypotézu, že predátoři se živí kořistí s nejvyšší energetickou hodnotou ve fázi její nejvyšší početnosti (v tomto případě se jednalo o hraboše polního). Pokud se početnost hlavní kořisti zredukuje, predátor přepne na kořist energeticky méně vydatnou (na norníka rudého, hryzce vodního či rejska obecného). Vliv predátorů tudíž tito vědci považovali za jeden z hlavních důvodů, proč byly populační dynamiky hrabošů a norníků vysoce synchronní.

Petty a kolektiv (2000) se pokusili zjistit, zda má vliv na početnost hrabošů snižující se počet jejich predátorů, konkrétně poštolkovitých a kalousů pustovek. Data byla sbírána v rozsáhlém jehličnatém lese v severní Anglii. Pokud by byli dravci zodpovědní za synchronizaci populací hrabošů, pak by snížení jejich početnosti mělo za následek snížení prostorové synchronnosti populačních dynamik hrabošů. Ve sledovaném areálu byl nejpočetnější dravec puščík obecný. Pokud by platil předpoklad, že početnost dravců ovlivňuje synchronnost hrabošů, pak by populace hrabošů na místech obývaných puščíkem byly synchronnější. Petty a kolektiv však zjistil, že ačkoli puščíci ulovili určitou část hrabošů, nenastaly žádné změny v populačních dynamikách mezi areály obsazenými puščíky a areály neobsazenými. Podle nich tedy nemají ptačí predátoři na synchronnost populací hrabošů vliv. Místo toho předpokládají, že velká prostorová synchronnost by byla evidentní v lesích 1. generace, kdy by byly extenzivní plochy pěstovány v krátkých časových periodách, a mezi políčky by byl možný rozptyl jedinců.

Hansson (1987) a Hanski a kolektiv (1991) považovali za vysvětlující faktor synchronnosti populačních dynamik hrabošovitých ve Skandinávii měnící se abundanci

a diverzitu predátorů—generalistů (dravci, liška, jezevec atd.). Na základě modelů zjistili, že rostoucí abundance generalistů směřuje k snižování délky cyklů a má tedy tendenci stabilizovat populační dynamiku hrabošů. Generalisté většinou migrují za kořistí, odpovídají tak na měnící se hustoty kořisti. Působí tedy nejvíce na přímou komponentu závislosti na hustotě. Predátoři specialisté (lasice) jsou opožděně závislým faktorem na hustotě, díky nimž vznikají cykly (model Lotky–Volterry). Protože jsou přítomní v prostředí jak generalisté, tak specialisté, pro popis populačních dynamik hraboše polního je nejvhodnější model 2. řádu.

V severských lesích Kanady v Ontariu se prostorové synchronnosti společenstev drobných hlodavců věnovali Bowman a kolektiv (2008). Předpokládali, že populace tamních druhů hlodavců nejsou synchronní a že fluktuují meziročně (Grant 1976; Fryxell et al. 1998; Falls et al. 2007). Pozorování proběhlo v letech 2000–2004 ve 3 regionech a do analýzy byly zahrnuty 3 nejvíce početné druhy hlodavců: křečík bělonohý, norník rudý a burunduk. Na rozdíl od Korpimäkiho a jeho kolegů (2004), kteří zkoumali prostorovou synchronnost ve Skandinávii, tyto vědci nepotvrdili predační hypotézu. Mantelův test ukázal pozitivní korelace na krátké vzdálenosti klesající až k negativním korelacím ve vzdálených lokalitách. Vyšší synchronnost do 50 km s následným poklesem byla pravděpodobně způsobena rozptylem jedinců. V oblasti St. Lawrence roste především javor stříbrný (*Acer saccharum*), buk velkolistý (*Fagus grandifolia*) a dub červený (*Quercus rubra*). Tyto druhy stromů periodicky produkují hodně semen. Tento jev pozitivně ovlivňuje přežívání zimy křečíků a burunduků a jejich reprodukci v následujícím roce. Vykazují tedy opožděnou početní odpověď v období léta po semenném roce. Koenig a Knops (2000) ukázali, že synchronnost produkce semen stromů může být způsobena Moranovým efektem. Zdá se, že severní populace norníků jsou limitovány přežíváním zimy, které je funkcí úrody bobulí na podzim (Boonstra a Krebs 2006) nebo produkce semen borovice vejmutovky, *Pinus strobus* (Elias et al. 2006). Tyto studie nasvědčují, že Moranův efekt může synchronizovat úrodu potravy pro živočichy, což synchronizuje populační růst populací hlodavců díky lepšímu přežívání zimy. Z nedávných studií se usuzuje, že synchronnost je způsobena Moranovým efektem (Ranta et al. 1997b; Krebs et al. 2002) nebo rozptylem (Steen et al. 1996) nebo působením obojího (Swanson and Johnson 1999).

Při měření synchronnosti nelze zanedbat ráz krajiny, ve které drobní hlodavci žijí (Huitu et al. 2003). Zkoumali populace žijící ve 2 různých oblastech v západním Finsku. První zkoumaná plocha byla rozsáhlá, vzájemně propojená území zemědělské

půdy oddělená lesíky a 2. plocha převážně pokrytá lesy s malými izolovanými políčky. Mírnější zima s menším pokryvem sněhu byla na prvním území. Ukázalo se, že cyklická dynamika populací hrabošů není stabilnější s rostoucím počtem zemědělských habitatů v krajině. Populace hraboše polního byly synchronnější na zemědělské ploše než na zalesněné ploše. Populace normíka rudého vykazovaly opačnou závislost. U normíků byly také vidět sezónní rozdíly v načasování synchronnosti (silnější efekt měly zimy). Vědci se shodli, že na rozdíly populačních dynamik mezi areály má především efekt struktura krajiny, klima, možnost rozptylu jedinců a predátoři.

2. Cíle práce

Cílem diplomové práce je analýza synchronnosti populací hraboše polního v České republice. Současně bude prošetřen vztah synchronnosti a vzdálenosti pomocí kontinuální neparametrické prostorové kovarianční funkce. Budou získány odhady regionální synchronnosti a minimální vzdálenosti, při které je dosažená regionální synchronnost. Vše bude provedeno na řadách realizovaných měř populačních růstů získaných logaritmováním a diferencováním časových řad abundancí hraboše polního ve 23 okresech ČR v letech 2000–2010. Výsledky budou interpretovány z hlediska potenciálních synchronizačních mechanismů, které operují na kratší a větší prostorové škále. Bude prošetřen rovněž vliv nadmořské výšky na synchronnost populací.

3. Materiál a metody

3.1 Metody zjišťování početnosti hraboše

Pro tuto práci bylo nutné nashromáždit data popisující dynamiku hraboše polního na území České republiky. Tato data poskytla Státní rostlinolékařská správa ve formě protokolů. Zjistit početnosti hraboše je možné několika způsoby. Používají se buď sčítací metody zahrnující zášlapovou či novou metodu zjišťování počtu nor nebo metody odlovu do pastí.

Metoda zášlapová se používala k monitoringu hraboše polního až do roku 1999. Na 5 kvadrátech o velikosti 1 ar (celkem 500 m²) se zašlapaly všechny východy z nor a druhý den se spočítaly všechny znovu otevřené východy. Tyto hodnoty se sečetly a pře počítaly na plochu 1 ha vynásobením 20. Populační hustoty bylo možné zhodnotit podle tabulky, kde byly údaje pro jarní a podzimní období uvedeny zvlášť. Tato metoda měla jisté nevýhody. Počet signalizačních bodů a počet údajů z těchto bodů nebyl vždy postačující k charakteristice momentálního stavu početnosti v dané oblasti. Zjišťování početnosti pouze v porostech víceletých píceňin neodpovídá dnes zastoupení těchto porostů ve výměře a tudíž jejich významu pro vývoj populací hraboše jak tomu bylo v minulosti. Vyžaduje 2 návštěvy plochy po 24 hodinách a je tedy časově a ekonomicky náročná.

Od roku 2000 se zjišťuje početnost hraboše podle počtu užívaných východů z nor na průchodech (transektech) studovaného pozemku. Stavby se zjišťují v plodinách, které mají největší zastoupení na orné půdě, na všech stanovištích, která jsou pro rozmnožování hraboše nejvýznamnější, na plochách, kde byl užit bezorebný způsob a také kde naopak byla dodržena standardní agrotechnika. To je v porostech ozimých obilovin, řepky ozimé, máku, kmínu, porostech vojtěšky, jetele, semenných trav, luk, úhorů a v zatravněných sadech. Sčítání se provádělo 2× za rok v charakteristických částech okresů. V každém okresu bylo prováděno minimálně 10 odpočtů na 20 000 ha půdy. V každé z plodin byly umístěny 4 průchody v délce po 100 m a šířce pruhu 2,5 m. Na každém průchodu byl zaznamenán počet nor s čerstvými výhrabky a počet tzv. živých nor, ve kterých byla hrabošem zatahána v čerstvém stavu potrava, v nichž byl spatřen či u nichž byl jeho čerstvý trus. Součet nor s výhrabky ze 4 průchodů se

vynásobil 10, totéž se spočítalo i pro živé nory. Výhodou je nutnost pouze 1 návštěvy (Zapletal et al. 2000).

V roce 2010 probíhalo sčítání na převážně vojtěškových polích. Na různých částech pole se sčítaly užívané nory na 4 transektech, přičemž transekt byl 2,5 m široký a dlouhý 100 m. Pro každý okres bylo provedeno minimálně 5 odpočtů. Součet nor se vynásobil 10, čímž se získal odhad počtu užívaných nor na 1 ha.

3.2 Měření synchronnosti

Měření synchronnosti spočívá v kvantifikaci míry korelací mezi časovými řadami populací či různých druhů živočichů. Můžeme přitom postupovat různými způsoby. Zjišťujeme například korelaci mezi hodnotami časových řad, korelaci mezi rozdíly hodnot řad, synchronnost můžeme měřit na základě změny, kdy odstraníme nestabilitu v časových řadách, nebo na základě časové shody populačních maxim. Můžeme také použít variační koeficient (Buonaccorsi et al. 2001). Výpočet křížových korelačních koeficientů je standardní výbavou statistických programů pro analýzu časových řad.

Pro výpočet korelace mezi hodnotami dvou časových řad se používá Pearsonův nebo Spearmanův korelační koeficient. Pearsonův korelační koeficient je vhodný pro zjištění síly lineárního vztahu mezi dvěma řadami s normální distribucí dat. V případě populačních dat se hodnoty zpravidla logaritmují, neboť tato transformace redukuje odchylky od normálního rozdělení. Spearmanův variační koeficient není citlivý na typ distribuce, tudíž ho lze použít jak pro původní, tak transformovaná data. Křížové korelogramy jsou grafy zpožďujících se korelací (měnících se od záporných ke kladným hodnotám) mezi řadami. Ty jsou vhodné zejména pro měření korelací mezi řadami u různých druhů živočichů a také měření prostorové synchronnosti mezi vzdálenými populacemi jednoho druhu jestliže se píky neshodují. Toto zpoždění může nastat díky efektu rozptylu nebo důsledkem geograficky proměnlivé odezvy na synchronizační exogenní vlivy.

Někteří badatelé zjišťovali shodu maxim v časových řadách hustot. Například Crawley a Long (1995) studovali synchronnost v produkci žaludů u jednotlivých dubů v Anglii. Myers (1998) zase porovnával roky s přemnožením a roky bez přemnožení u lesních motýlů na různých lokalitách po celém světě. Používali chi-kvadrát test. Další použili jako indikátory synchronnosti variační koeficienty hustoty. Například Ims a Steen (1990) spočítali variační koeficienty pro každé období a synchronnost měřili vypočítáním průměrného variačního koeficientu za všechna období. Přesto tato metoda

není příliš vhodná, neboť nebere v úvahu odlišné úrovně populací a hodnota variačního koeficientu je lehce zmanipulovatelná změnou celkového průměru různých řad (Buonaccorsi et al. 2001).

3.3 Moranův teorém: kvantifikace podle Huguenyho (2006)

Hugueny (2006) zpracoval obecný numerický a analytický výpočet, v němž vyjádřil prostorovou synchronnost mezi dvěma populacemi jako funkci autoregresní proměnné zahrnující jejich dynamiku a environmentální korelace. Použil Moranův teorém tak, aby bylo možné zahrnout i takové populace, které nesdílejí stejnou strukturu závislosti na hustotě. Jeho výpočty lze použít pro dynamiky 1. i 2. řádu. Dřívější studie přinesly vhodné vyjádření pro autoregresní procesy 1. řádu (Ripa a Ives 2003) nebo 2. řádu (Royama 2005), ale nikdo se více do hloubky nezaměřil na to, jak je prostorová synchronnost ovlivněna heterogenitou v populačních dynamikách.

Hugueny (2006) se zaměřil hlavně na to, jakou mírou ovlivňují prostorovou synchronnost tyto 3 faktory: (1) „průměrná“ dynamika 2 populací (barycentrum), (2) jak moc se liší ve svých dynamikách 2 populace (Euklidovská vzdálenost) a (3) environmentální korelace. Pokud nezpůsobuje synchronnost rozptyl, pak má prostorová synchronnost 2 komponenty: demografickou a environmentální.

Pro dynamiky 1. řádu platí, že demografická komponenta prostorové synchronnosti mezi dvěma populacemi roste s klesající Euklidovskou vzdáleností v parametrickém prostoru. Demografická komponenta je maximální, pokud průměr koeficientů přímé závislosti na hustotě (barycentrum) se rovná nule.

Pokud analyzujeme vztah mezi demografickou komponentou a populačními dynamikami 2. řádu, musíme brát v potaz 3 parametry: (1) Euklidovskou vzdálenost mezi dvěma populacemi v parametrickém prostoru, (2) barycentrum a (3) úhel mezi linií spojující 2 populace v parametrickém prostoru a osou přímé závislosti na hustotě. Síla závislosti na hustotě závisí na hodnotách autoregresních koeficientů a populační nestabilita je spojená se silou závislosti na hustotě. Pokud je barycentrum a úhel konstantní, pak demografická komponenta roste s klesající Euklidovskou vzdáleností. Pokud je Euklidovská vzdálenost konstantní, pak vztah mezi demografickou komponentou a barycentrem závisí pouze na úhlu. Jestliže se populace liší pouze v parametrech opožděné závislosti na hustotě ($A = 90^\circ$), pak synchronnost klesá s blížícím se barycentrem populací v parametrické rovině k hraničním definujícím stabilitu v Royamově trojúhelníku. Podobná situace nastává, když se populace liší

pouze v parametrech přímé závislosti na hustotě ($A = 0^\circ$ nebo 180°). Jiný „pattern“ je pozorován, když se populace liší jak v přímé tak i v opožděné závislosti na hustotě. Poté se vysoké hodnoty demografické komponenty v trojúhelníku posunují směrem doleva nebo doprava k hranicím stability. Tyto vysoké hodnoty jsou pozorovány u nestabilních a slabě regulovaných populací.

Pokud je populační růst závislý na předchozích hodnotách, pak dostaneme zpětnou vazbu 2. řádu neboli opožděnou závislost na hustotě. To lze vyjádřit takto:

$$r_t = f(N_{t-2}) \quad (1)$$

Jestliže je přítomná i zpětná vazba 1. řádu, populační růst je funkcí jak přítomné, tak předchozí hustoty

$$r_t = f(N_{t-1}, N_{t-2}) \quad (2)$$

Taková závislost je schopna generovat i složitější dynamiky jako je chaos. To záleží na zpoždění, které se v této závislosti vyskytuje. Dosadíme-li za r -funkci log-lineární regresní model, dostaneme

$$r_t = a_0 + a_1 X_{t-1} + a_2 X_{t-2} + \varepsilon \quad (3)$$

kde koeficient a_0 je průměrem časové řady. Koeficienty a_1 a a_2 jsou regresní koeficienty měřící přímou a opožděnou závislost na hustotě a ε_t je náhodná chyba s průměrem 0. Jestliže populační růst r_t nahradíme vztahem $X_t - X_{t-1}$ a poté převedeme X_{t-1} na druhou stranu rovnice. Dostaneme odpovídající autoregresní model 2. řádu

$$X_t = a_0 + (1 + a_1)X_{t-1} + a_2 X_{t-2} + \varepsilon_t \quad (4)$$

Součet $(1 + a_1)$ je autoregresním koeficientem 1. řádu. Pokud chceme získat odhad přímé závislosti růstu na hustotě z rovnice (4), musíme od něho odečíst 1.

Hugueny (2006) odvodil 2 analytické vzorečky pro výpočet environmentální korelace. Jestliže budeme mít dvě populace, které lze popsat jako autoregresní proces 2. řádu, pak pro ně platí tyto rovnice:

$$X_t = a_1 X_{t-1} + a_2 X_{t-2} + \varepsilon_t \quad (5)$$

$$Y_t = b_1 Y_{t-1} + b_2 Y_{t-2} + \omega_t \quad (6)$$

kde X_t a Y_t jsou log-abundance ε_t a ω_t představují náhodnou chybu tak potom platí, že korelace mezi X a Y lze vypočítat jako

$$\text{Corr}(X, Y) = \text{DCCorr}(\varepsilon, \omega) \quad (7)$$

kde DC je demografická komponenta a $\text{Corr}(\varepsilon, \omega)$ je korelace mezi prostředními.

Lze ukázat, že pro autoregresní proces 2. řádu se demografická komponenta rovná:

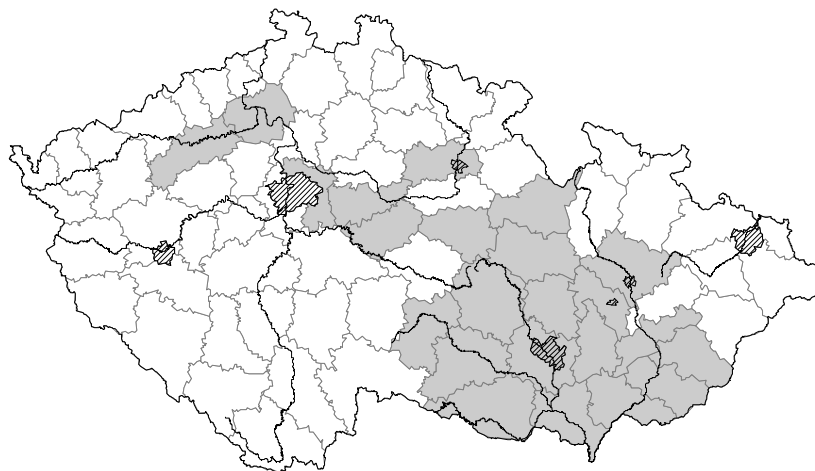
$$\text{Corr}(X_t, Y_t) = \frac{\sqrt{\left(1 - a_2^2 - \frac{a_1^2}{1 - a_2} - \frac{a_1^2 a_2}{1 - a_2}\right) \left(1 - b_2^2 - \frac{b_1^2}{1 - b_2} - \frac{b_1^2 b_2}{1 - b_2}\right)}}{1 - a_2 b_2 - \frac{(a_1 + b_1 a_2)(b_1 + a_1 b_2)}{1 - a_2 b_2}} \text{Corr}(\varepsilon_t, \omega_t) \quad (8)$$

Prostorová synchronnost v populační dynamice má tedy 2 komponenty: demografickou a environmentální. Demografická komponenta závisí zcela na koeficientech autoregresních procesů. Jde o očekávanou korelaci mezi populacemi za předpokladu, že environmentální korelace se rovná 1. Její maximální hodnota je 1, což nastává tehdy, když jsou populace popsány stejným autoregresním procesem. Za předpokladu, že obě populace jsou stacionární (tzn. že se populace nacházejí uvnitř Royamova trojúhelníku) a jejich autoregresní koeficienty jsou známy, lze rovnici (8) použít pro výpočet environmentální korelace.

3.4 Zpracování a analýza dat

Data z protokolů Státní rostlinolékařské správy jsem přepsala do programu Excel tak, aby byla statisticky zpracovatelná. Poté byly vypočítány průměrné abundance pro jednotlivé okresy vždy pro jarní a podzimní období v jednotlivých letech včetně vzorkovací chyby.

Podrobný postup pro vytvoření grafů závislosti korelačního koeficientu na



Obr. 1 Analyzované okresy České republiky, pro které bylo k dispozici minimálně 5 hodnot, jsou vyznačeny šedě.

vzdálenosti mezi okresy je popsán v bakalářské práci (Škeříková 2009), kde však byla použita jednodušší a méně exaktní metoda generalizovaných aditivních modelů. Data jsem zpracovávala v programu *Excel*, grafy byly vytvořeny v prostředí programu *R* (*R Development Core Team 2010*), přičemž byla použita data z 23 okresů České republiky (obr. 1). Diferencovala jsem časové řady, abych odstranila z časových řad trend. Trend v delším časovém úseku může odrážet např. klimatické změny. Detrendizaci jsem provedla tak, že jsem hodnoty abundancí N_t zlogaritovala. Poté jsem řadu $\ln N_t$ převedla v programu *Excel* na řadu rozdílů z_t mezi sousedními hodnotami (tj. na $z_t = \ln N_t - \ln N_{t-1}$). Tyto rozdíly představují realizované míry růstu populace, a korelace tak měří synchronnost v populační změně (Tkadlec 2008). Grafy závislosti korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi okresy jsou vytvořeny zvlášť pro jarní a podzimní data. Takovýto graf jsem vytvořila také pro okresy s nižší nadmořskou výškou (v průměru do 300 metrů nad mořem) a po okresy s vyšší nadmořskou výškou (v průměru nad 300 metrů nad mořem).

Dále jsem zlogaritmované abundance jednotlivých populací využila na vytvoření grafu časových řad abundancí od roku 2000 do roku 2010 v prostředí programu *R*. Korelace mezi řadami populačních růstů z jednotlivých okresů byly vypočítány jako Pearsonovy korelační koeficienty. Závislost korelací mezi okresy na vzdálenosti mezi nimi byla popsána pomocí prostorové neparametrické kovarianční funkce (Bjørnstad a Falck 2001). Výstupem této metody je splinový korelogram, tedy kontinuální graf závislosti korelace mezi jednotlivými populacemi a vzdáleností mezi nimi. Předpokládejme, že provádíme měření z_i populace i a z_j populace j . Je n populací a δ prostorová kovariance mezi dvěma populacemi je funkcí, $\rho(\delta)$, vzdálenosti δ . Autokovariance mezi dvěma populacemi je tedy

$$\text{Cov}(z_i, z_j) = (z_i - \bar{z})(z_j - \bar{z}) \quad (9)$$

kde \bar{z} je průměr vzorku, což je odhad populačního průměru. Autokorelace mezi populací i a populací j je pak následující

$$\hat{\rho}_{ij} = \hat{\rho}(z_i, z_j) = \frac{(z_i - \bar{z})(z_j - \bar{z})}{1/n \sum_{l=1}^n (z_l - \bar{z})^2} \quad (10)$$

Míra nejistoty vyjádřená 95% mezemi spolehlivosti je získána díky bootstrapové metodě. Na rozdíl od předchozích diskrétních korelogramů je přístup Bjørnstada a

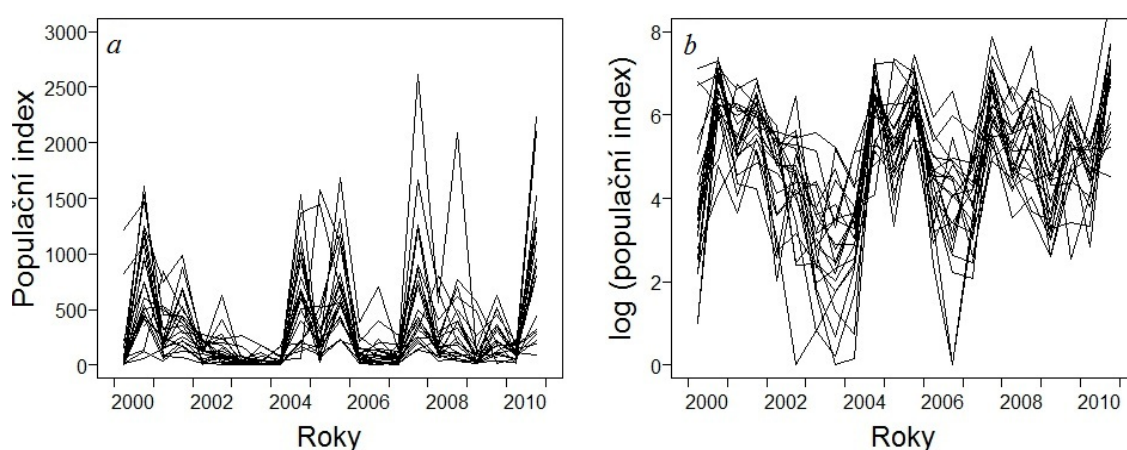
Falcka (2001) kontinuální, který respektuje kvantitativní charakter zkoumaných dat.

K získání autoregresních koeficientů 1. a 2. řádu jsem použila funkci *arima* v programu *R*, kterou jsem aplikovala řady logaritmovaných abundancí. Vzácné případy nulových hustot byly nahrazeny hodnotou 1. Součástí autoregresního modelu byl také rok, který vysvětlil proměnlivost spojenou s lineárním trendem. Regresní koeficienty a_1 a a_2 jsou odhady přímé a opožděné závislosti na hustotě a lze je využít k popisu dynamik v Royamově trojúhelníku k vizuálnímu znázornění demografické podobnosti. Dále jsem zkoumala, jak se mění struktura zpětných vazeb v závislosti na nadmořské výšce. Použila jsem regresní analýzu, v níž jako závislé proměnné vystupovaly autoregresní koeficienty a nezávislá proměnná byla průměrná nadmořská výška dané časové řady.

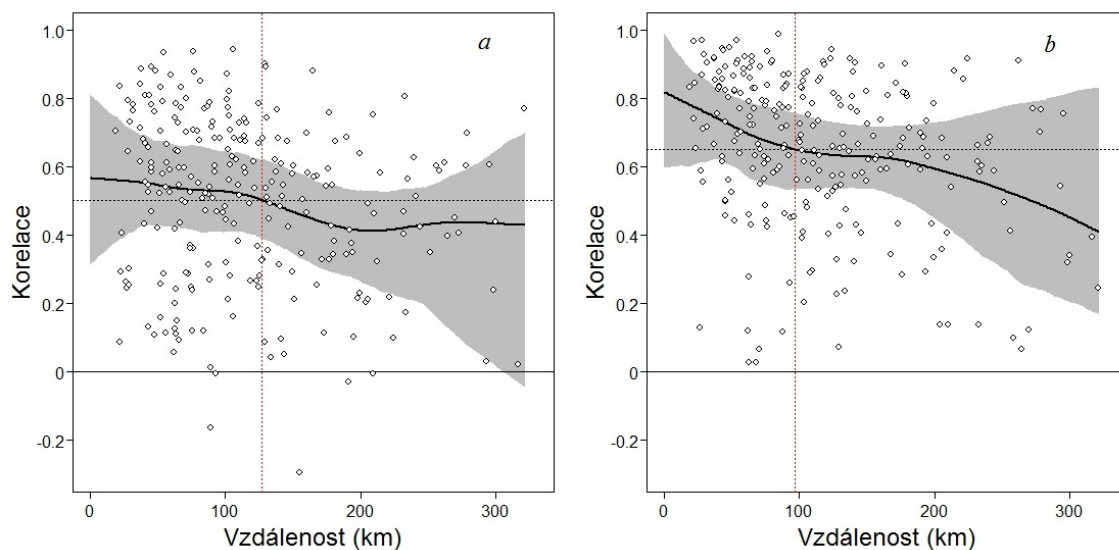
4. Výsledky

Populační dynamika hraboše polního v ČR vykazuje ve sledovaném období značnou meziroční variabilitu (obr. 2). Populační maxima byla zaznamenána v letech 2000–2001, 2004–2005 a 2007–2008. Na podzim roku 2010 byly rovněž zaznamenány vysoké hustoty.

Již z vizuálního srovnání populačních dynamik ve 23 okresech (obr. 2) je zřejmé, že míra populační synchronnosti je na území ČR vysoká. Analýza pomocí prostorové neparametrické kovarianční funkce toto pozorování potvrdila. Populace jsou synchronní na velké vzdálenosti (obr. 3). V jarních měsících synchronnost téměř neklesá a populační růsty jsou značně synchronní na vzdálenosti více než 250 km. Regionální průměrná korelace je na jaře 0,503. Vzdálenost, při které je dosažena regionální průměrná korelace, je kolem 127 km (obr. 3a). V podzimních měsících jsou populace do vzdálenosti 200 km velmi dobře synchronizované a synchronnost klesá jen minimálně. Regionální průměrná korelace je na podzim 0,651. Vzdálenost, ve které je dosažena regionální průměrná korelace, je kolem 97 km (obr. 3b). I přes vysokou míru synchronnosti je ale z dat na obr. 3 patrná vysoká proměnlivost, která naznačuje existenci dalších proměnných, které ovlivňují synchronnost populací. Například i velmi blízké populace pod 100 km měly nulové nebo dokonce negativní korelační koeficienty.



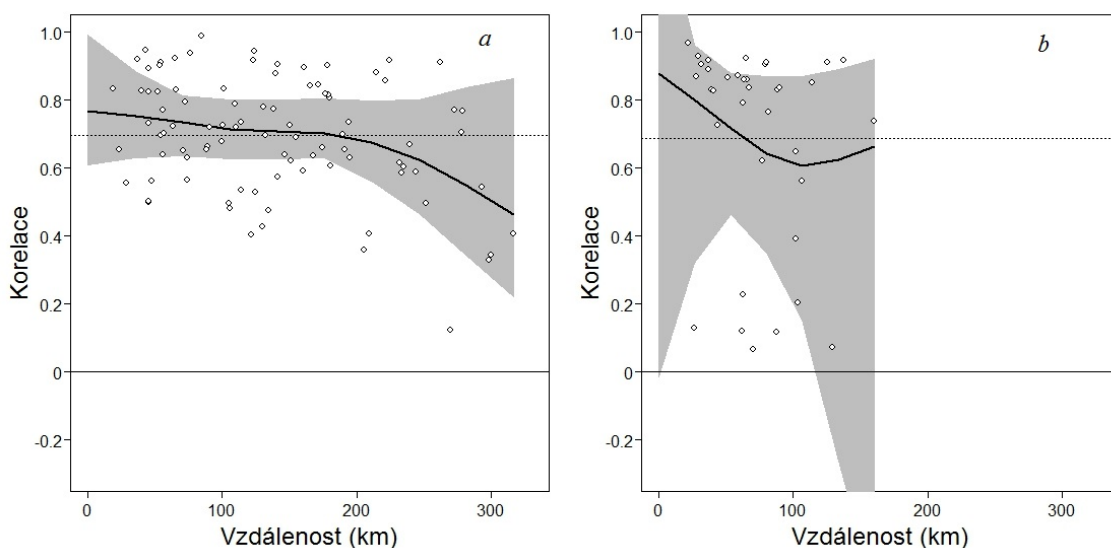
Obr. 2. Časové řady populací hraboše polního vypočítané z populačních indexů (a) a ze zlogaritmovaných populačních indexů (b) během let 2000–2010



Obr. 3. Závislost korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi okresy. Korelační koeficient byl vypočítán z populačních růstů v jarních měsících (*a*) a populačních růstů v podzimních měsících (*b*) v letech 2000–2010. Tečkovanou osou je naznačena vzdálenost, při které prostorová synchronnost protíná osu průměrné synchronnosti mezi populacemi. Konfidenční interval je vyznačen šedou barvou.

(obr. 3a).

Rozdělení dat podle nadmořské výšky nám pomohlo alespoň zčásti odstranit značnou reziduální varianci u nížinných populací do 350 m. Synchronnost mezi těmito populacemi neklesá do vzdálenosti 200 km v okresech nacházejících se v nížinách (obr. 4a). Regionální synchronnost vzrostla na 0,695 a minimální vzdálenost, při které byla

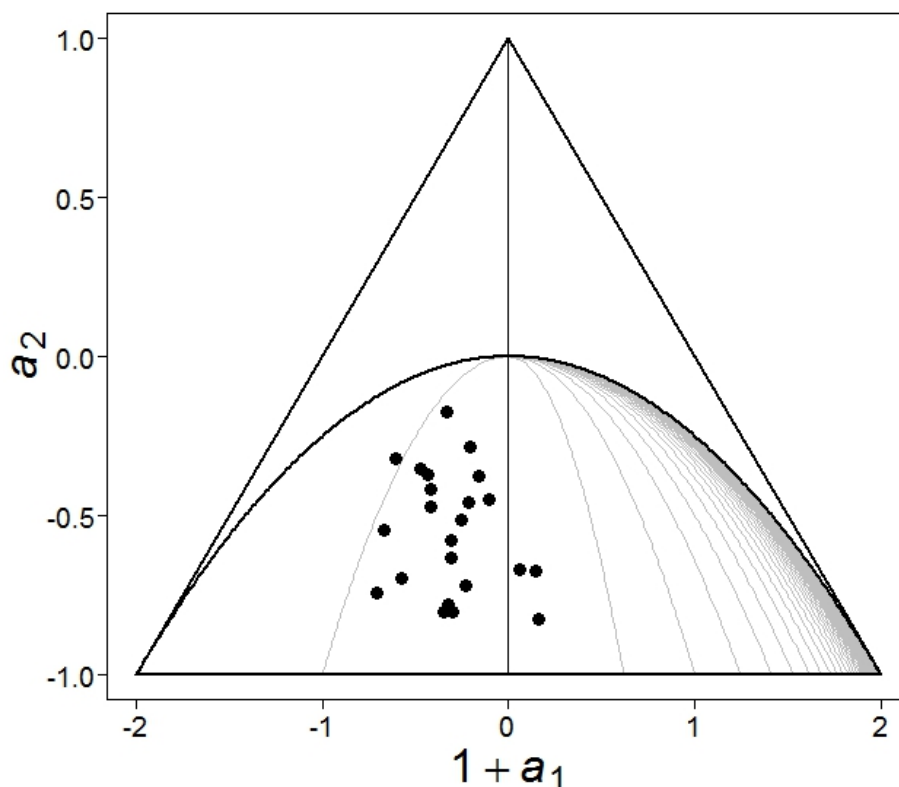


Obr. 4 Závislost korelačního koeficientu, kterým se měří synchronnost populací hraboše polního, na vzdálenosti mezi okresy s průměrnou nadmořskou výškou pod 350 m (*a*) a nad 350 m (*b*) během let 2000–2010. Korelační koeficient byl vypočítán z populačních růstů z podzimních dat. Konfidenční interval je vyznačen šedou barvou.

dosažena regionální synchronnost, rovněž vzrostla na 189 km. V okresech nacházejících se ve vyšších polohách nad 350 m však vysoká heterogenita přetrvává, neboť korelogram je u populací v okresech s vyšší nadmořskou výškou méně přesný s větším rozptylem bodů kolem křivky. I když na obr. 4b vidíme, že do 80 km synchronnost klesá, po 100 km začíná opět stoupat a blíží se k průměrné regionální korelaci 0,686. Nicméně minimální vzdálenost, při které je tato regionální korelace dosažena, je nyní jen 64 km. To naznačuje, že synchronnost populací ve vyšších polohách je kvůli vyšší heterogenitě mnohem nižší než u nížinných populací.

Nejvíce nízkých a záporných korelačních koeficientů vykazovaly tyto okresy: Litoměřice, Louny, Ústí nad Orlicí, Nymburk a Hradec Králové. Všechny okresy se nacházejí v průměrné nadmořské výšce do 300 metrů, pouze Ústí nad Orlicí má průměrnou nadmořskou výšku 335 metrů. Záporný korelační koeficient se většinou vyskytoval mezi vzdálenými okresy. Záporný korelační koeficient byl však vypočítán i mezi Litoměřicemi a Louny, ačkoli jsou to okresy sousední.

V programu *R* jsme vypočítali podle vzorce Huguenyho (2006) demografickou a environmentální komponentu prostorové synchronnosti populačních dynamik hrabošů.

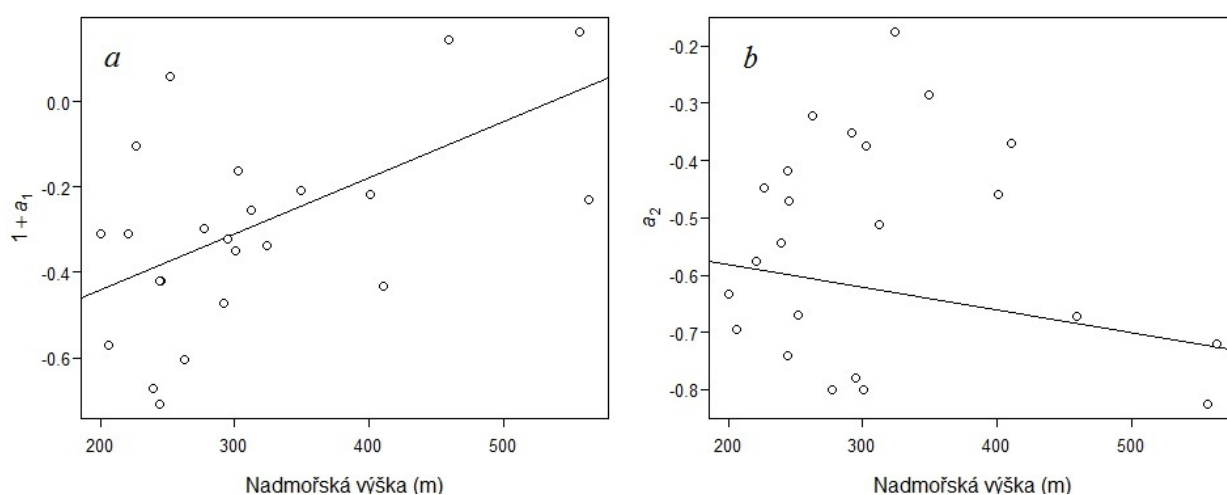


Obr. 5. Royamův trojúhelník (1992) s vyznačenými body, které představují jednotlivé populace hraboše polního. Populace hraboše vykazují dynamiku 2. řádu. K vytvoření tohoto grafu byl použit autoregresní model. Koeficienty přímé závislosti na hustotě jsou na ose X, koeficienty opožděné závislosti na hustotě se nacházejí na ose Y. Populace hraboše polního jsou stacionární a vykazují cyklickou dynamiku s 3–4letou periodou.

V jarních měsících byla průměrná demografická komponenta 0,7, zatímco průměrná environmentální komponenta byla 0,69. V podzimních měsících byla demografická komponenta 0,79 a environmentální komponenta 0,86.

Autoregresní koeficienty a_1 a a_2 jsme použili k zobrazení populačních dynamik v Royamově (Royama 1992) trojúhelníku (obr. 5). Díky této funkci lze zobrazit periodicitu populačních dynamik 2. řádu z autoregresního modelu. Parametry mimo trojúhelník vedou k vymření populací, jedná se o populace nestabilní. Uvnitř trojúhelníku jsou populace stabilní nebo fluktuující. Fluktuace jsou stálé, pokud se nevyskytuje žádná úroveň stochasticky. Periodicita se kontinuálně mění uvnitř polokruhu. Směrem dolů (s klesající opožděnou závislostí na hustotě) se cykličnost zvyšuje a směrem doprava (se vzrůstající přímou závislostí na hustotě) se perioda prodlužuje (Bjørnstad et al. 1995). Populace hraboše polního v České republice se vyznačují cyklickou dynamikou s periodou mezi populačními píky 3–4 let.

Vliv nadmořské výšky na strukturu zpětných vazeb byl zkoumán prošetřením jeho vlivu na odhady negativních vazeb 1. a 2. řádu. Je patrné (obr. 6), že se vzrůstající nadmořskou výškou roste koeficient a_1 pro přímou závislost na hustotě ($F_{1,21} = 10,36$, $p = 0,004$), zatímco opožděná závislost na hustotě se s nadmořskou výškou nemění ($F_{1,21} = 1,44$, $p = 0,24$). To naznačuje, že by cykličnost populací hraboše polního mohla v České republice narůstat směrem do vyšších poloh následkem klesající negativní vazby 1. řádu.



Obr. 6. Vztah přímé závislosti na hustotě na nadmořské výšce (a) a vztah opožděné závislosti na hustotě na nadmořské výšce (b). Autoregresní koeficienty byly vypočítány z autoregresního modelu.

5. Diskuse

Prostorová synchronnost populací je pravidelně se vyskytujícím fenoménem, který byl zaznamenán u celé řady taxonů od hmyzu (např. Sutcliffe et al. 1996; Williams a Liebhold 2000; Raimondo et al. 2004; Koenig a Liebhold 2005; Koenig 2006) až po velké savce (např. Ranta et al. 1995b, 1997a; Steen et al. 1996; Swanson and Johnson 1999; Predavec et al. 2001; Krebs et al. 2002). U hrabošovitých hlodavců byly provedené velmi detailní studie, které naznačují vysokou míru synchronnosti mezi jejími populacemi (Bjørnstad et al. 2001). U hraboše polního zatím existují pouze dílčí pozorování několika populací (Lambin et al. 2006; Michelat a Giraudoux 2006) a zevrubný rozbor více populací na větší prostorové škále zatím chybí. V předložené diplomové práci jsem se zaměřila na získání kvantitativních odhadů míry synchronnosti pomocí moderní analytické metody, která by tuto mezeru vyplnila. Rozborem 23 časových řad abundancí hraboše polního jsem zjistila, že (1) regionální míry synchronnosti 0,503 a 0,651 pro jarní a podzimní populace hraboše polního v ČR je mnohem větší než u většiny dosud zkoumaných hlodavců. (2) Lokální synchronnost populací byla pozorována do vzdálenosti zhruba 100 km. I když synchronnost výrazně neklesala ani do vzdálenosti 200 km, (3) reziduální proměnlivost byla značná a byla z části způsobena patrně rozdíly v nadmořské výšce. (4) Environmentálních korelace byly v průměru poměrně vysoké zejména u podzimních populací (0,86). Z výsledků vyplývá, že nejpravděpodobnějším mechanismem, který synchronizuje populace hraboše polního, jsou exogenní vlivy zahrnující velkoprostorovou klimatickou variabilitu.

Na území ČR jsem zjistila velmi vysoké regionální míry synchronnosti přesahující hodnotu 0,6. To je mnohem více, než bylo zjištěno v jiné srovnatelné studii provedené na drobných hlodavcích žijících na japonském ostrově Hokkaido (Bjørnstad a kolektiv 1999c). Zde byly pozorovány regionální míry synchronnosti u norníka šedavého (*Myodes rufocanus*) 0,34 a u myšice východní (*Apodemus speciosus*) 0,16. Rovněž nízké byly regionální korelace vypočítané z populačních růstů pro křečička bělonohého, norníka rudého a burunduka v Kanadě (Bowman et al. 2008), které dosahovaly maximálně hodnoty 0,2. To je v podstatě tolik, kolik dosahovaly mezidruhová korelace mezi uvedenými druhy. Naopak vyšší regionální korelace byly pozorovány u severských populací hrabošů, u nichž dosahovaly hodnoty 0,68. To se

blíží hodnotám, které jsem zjistila u skupiny nížinných nebo horských populací. U severských normíků byl pozorován korelační koeficient 0,62 (Korpimäki et al. 2005). Tyto výsledky naznačují, že populace drobných hlodavců s typicky složitými dynamikami vykazují vysokou synchronnost. To má významné implikace pro management takových populací, neboť významně limituje použití metapopulační teorie.

Pokles míry synchronnosti se vzdáleností je u populací hraboše polního velmi pozvolný a klesá pod regionální hodnotu až zhruba po 100 km. Míra synchronnosti populací v lokálním měřítku bývá obvykle způsobena především rozptylem jedinců, na synchronnost populací na regionální úrovni však působí hlavně exogenní vlivy, tedy klima a trofické vazby (Engen et al. 2002a,b; Lande et al. 2003). Hraboš polní se zdržuje většinou v blízkosti nor (Zapletal et al. 2000) a jeho rozptylová vzdálenost je jen několik desítek metrů, maximálně několik stovek metrů (von Somsok a Steiner 1991). V takovém případě bychom pozorovali velmi strmý pokles synchronnosti již na vzdálenost několika málo kilometrů. Takové vzdálenosti ale nebylo možné zachytit, neboť jsem se pohybovala na mnohem větší prostorové škále. Pozorovaná synchronnost na vzdálenosti stovek kilometrů nemůže být způsobena rozptylem, ale musí zde tedy působit jiný faktor, který způsobuje synchronnost mezi populacemi hraboše polního na velké vzdálenosti. Uvedené výsledky naznačují, že jsou populace synchronizovány zejména environmentálními vlivy, které jsou schopny operovat na větší časové a prostorové škále. Průměrné environmentální korelace (Moranův efekt) jsou 0,86 pro podzimní populace (v některých případech byla vypočítána environmentální korelace větší než 1, což bylo zřejmě způsobeno nestabilitou populace během relativně krátké periody sledování 11 let). To je velmi blízko hodnotě 0,84 odhadnuté pro normíka šedavého na ostrově Hokkaido (Hugueny 2006). To naznačuje, že pokles synchronnosti se vzdáleností je způsoben nejen klesající podobností prostředí, ale odlišnou demografickou komponentou populací.

Vedle vysoké míry synchronnosti ale existuje také velká reziduální proměnlivost v datech, která naznačuje vliv dalších proměnných na pokles synchronnosti s rostoucí geografickou vzdáleností. Ve výsledcích byl pozorovatelný jev, kdy některé populace hrabošů byly vysoce synchronní i po stovkách kilometrů a některé vykazovaly nízkou míru synchronnosti, ač byly od sebe vzdálené jen několik kilometrů. To je možná důsledek malého počtu dat, která byla pro tyto okresy k dispozici. Rozdělení dat na nížinné populace a výše položené (horské) populace však podstatně snížilo reziduální

proměnlivost u nížinných populací, zatímco u skupiny horských populací byl efekt rozdělení slabý. Regionální synchronnost u nížinných populací do 350 m se zvýšila na 0,695, přičemž vzdálenost, při které byla dosažena, vzrostla až na 189 km. Regionální synchronnost u horských populací nad 350 m se zvýšila na 0,686. Tento výsledek není sice příliš odlišný od regionální synchronnosti nížinných populací, ale rozdíl je v minimální vzdálenosti, při které je tato regionální korelace dosažena. Vzdálenost se snížila na pouhých 64 km. To nasvědčuje faktu, že synchronnost populací ve vyšších polohách je kvůli vyšší heterogenitě prostředí mnohem nižší než u nížinných populací. To by mohlo ukazovat, že významnou část proměnlivosti lze vysvětlit proměnlivostí v klimatických vlivech způsobenými rozdíly v nadmořské výšce. Dvě sousední populace s odlišnou nadmořskou výškou se budou zcela jistě lišit v klimatických parametrech, což se následně projeví jako velká reziduální proměnlivost. Na druhou stranu se lze domnívat, kdyby synchronnost způsobovali mobilní predátoři, jakou jsou dravci, dva sousední okresy s odlišnou nadmořskou výškou by měly mít vysoké korelace bez ohledu na rozdíly v klimatu. Pro mobilní predátory by neměl být zásadní problém koncentrovat se v místech s maximální hustotou kořisti bez ohledu na nadmořskou výšku. Tato nepřímá pozorování poukazují na vyšší relativní synchronizační význam klimatických vlivů ve srovnání s mobilními ptačími predátory.

Gradient nadmořské výšky souvisel rovněž s poklesem negativní vazby 1. řádu, což by naznačovalo, že cykličnost populací roste směrem do hor. Směrem do hor klesá přímá závislost. Z toho vyplývá, že hlavní zpětnou vazbou určující dynamiku je opožděná závislost na hustotě, která zvyšuje cykličnost. Horské populace hrabošů jsou tedy podle zjištěných výsledků více cyklické. Jde o velmi podobný jev pozorovaný také ve Skandinávii. Bjørnstad a jeho kolegové (1995) sledovali závislost negativní zpětné vazby 1. a 2. řádu na zeměpisné šířce. Zjistili, že koeficient přímé závislosti na hustotě roste s rostoucí zeměpisnou šířkou a koeficient opožděné závislosti na hustotě se zeměpisnou šířkou nemění. Rozdíl spočívá v tom, že v České republice byla latitudinální proměnlivost nahrazena altitudinální proměnlivostí. Oba tyto gradienty mají společnou vlastnost v tom, že mohou představovat gradienty od optimálních stanovišť uprostřed areálu rozšíření k suboptimálním stanovištím na kraji areálu.

Tato diplomová práce je dílčím studiem prostorové synchronnosti hrabošů v Evropě. Potvrzuje, že synchronnost populací hraboše polního je podle očekávání velká. Současně přináší nové pohledy na procesy odehrávající se ve větším prostorovém

měřítka, které zatím nebyly detailně zkoumány. Určitým omezením zde byla relativně krátká délka časových řad abundancí. Je proto velmi žádoucí, aby dále pokračoval monitoring populací hraboše polního, který by tento nedostatek mohl odstranit. Získané závěry o působení mechanismů způsobujících prostorovou synchronnost by tak získaly mnohem širší platnost a mohly by tak výrazněji promluvit do kauzálních procesů ovlivňujících populační dynamiku drobných hlodavců na větší prostorové škále.

6. Literatura

- ADLER FR, NUEMBERGER B. 1994. Persistence in patchy, irregular landscapes. *Theor. Popul. Biol.* 45:41–75.
- ANDERSON RM, MAY RM. 1980. Infection disease and population cycles of forest insects. *Science* 210:658–661.
- BARBOUR DA. 1990. Synchronous fluctuations in spatially separated populations of cyclic forest insects. In: Watt AD, Leather SR, Hunter MD, Kidd NAC, eds. *Population Dynamics of Forest Insects*. p. 339–346.
- BELLAMY PE, ROTHERY P, HINSLEY SA. 2003. Synchrony of woodland bird populations: the effect of landscape structure. *Ecography* 26:338–348.
- BERRYMAN AA. 2002. Population cycles. Causes and analysis. In: Berryman AA, ed. *Population cycles: the case for trophic interactions*. Oxford: Oxford University Press. p. 3–28.
- BJØRNSTAD ON, BASCOMPTE J. 2001. Synchrony and second order spatial correlation in hostparasitoid systems. *J. Anim. Ecol.* 70:924–33
- BJØRNSTAD ON, FALCK W. 2001. Nonparametric spatial covariance functions: Estimation and testing. *Env. Ecol. Stat.* 8:53–70.
- BJØRNSTAD ON, FALCK W, STENSETH NC. 1995. A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modelling approach. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262:127 –133.
- BJØRNSTAD ON, FROMENTIN J-M, STENSETH NC, GJØSETER J. 1999a. Cycles and trends in cod populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 96:5066–5071.
- BJØRNSTAD ON, IMS RA, LAMBIN X. 1999b. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends Ecol. Evol.* 14: 427–432.
- BJØRNSTAD ON, STENSETH NC, SAITOH T. 1999c. Synchrony and scaling of dynamics of voles and mice in nothern Japan. *Ecology* 80:622–637.
- BLASIUS B, TÖNJES R. 2007. *Analysis and control of complex nonlinear processes in physic, chemism and biology*. Vol. 5. Berlin (Germany): World Scientific Lecture Notes in Complex Systems.
- BOONSTRA R. 1994. Population cycles in microtines: the senescence hypothesis. *Evol. Ecol.* 2:196–219.

- BOONSTRA R, KREBS CJ. 2006. Population limitation of the northern red-backed vole in the boreal forests of northern Canada. *J. Anim. Ecol.* 75:1269–1284.
- BUONACCORSI JP, ELKINTON JS, EVANS SR, LIEBHOLD AM. 2001. Measuring and testing for spatial synchrony. *Ecology* 82:1668–1679.
- CONNEL JH, SOUSA WP. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am. Nat.* 121:789–824.
- COULSON T, CATCHPOLE EA, ALBON SD, MORGAN JT, PEMBERTON J, CLUTTON-BROCK TH, CRAWLEY MJ, GREENFELL BT. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292:1528–1531.
- CRAWLEY MJ, LONG CR. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *J. Ecol.* 83:683–696.
- CRAWLEY MJ. 1990. The population dynamics of plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 330:125–140.
- ELIAS SP, WITHAM JW, HUNTER ML JR. 2006. A cyclic redbacked vole (*Clethrionomys gapperi*) population and seedfall over 22 years in Maine. *J. Mammal.* 87:440–445.
- ELTON CS. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Br. J. Exp. Biol.* 2:119–163.
- ELTON CS, NICHOLSON M. 1942. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *J. Anim. Ecol.* 11:215–244.
- ENGEN S, LANDE R, SÆTHER BE. 2002a. Migration and spatio-temporal variation in population dynamics in a heterogeneous environment. *Ecology* 83:570–579.
- ENGEN S, LANDE R, SÆTHER BE. 2002b. The spatial scale of population fluctuations and quasi-extinction risk. *Am. Nat.* 160:439–451.
- ENGEN S, LANDE R, SÆTHER BE, BREGNBALLE T. 2005. Estimating the pattern of synchrony in fluctuating populations. *J. Anim. Ecol.* 74:601–611.
- FAIRWEATHER PG. 1988. Predation can increase variability in the abundance of prey on seashore. *Oikos* 53:87–92.
- FALLS JB, FALLS EA, FRYXELL JM. 2007. Fluctuations of deer mice in Ontario in relation to seed crops. *Ecol. Monogr.* 77:19–32.

- FORCHHAMMER MC, POST E, STENSETH NC, BOERTMANN D. 2002. Long-term responses in arctic ungulate dynamics to variation in climate and trophic processes. *Pop. Ecol.* 44:113–120.
- FRYXELL JM, FALLS JB, FALLS EA, BROOKS RJ. 1998. Long-term dynamics of small-mammal populations in Ontario. *Ecology* 79:213–225.
- GASTON KJ, LAWTON JH. 1988a. Patterns in the distribution and abundance of insect populations. *Nature* 331:709–712.
- GASTON KJ, LAWTON JH. 1988b. Patterns in body size, population dynamic, and regional distribution of bracken herbivores. *Am. Nat.* 132:662–680.
- GASTON KJ. 1988. Patterns in the local and regional dynamics of moth populations. *Oikos* 53:49–57.
- GINZBURG LR, TANEYHILL DE. 1994. Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *J. Anim. Ecol.* 63:79–92.
- GRANT PR. 1976. An 11-year study of small mammal populations at Mont St. Hilaire, Quebec. *Can. J. Zool.* 54:2156–2173.
- GRENFELL BT, WILSON K, FINKENSTÄDT BF, COULSON TN, MURRAY S, ALBON S, PEMBERTON JM, CLUTTON-BROCK TH, CRAWLEY MJ. 1998. Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature* 394:674–677.
- HANSKI I, GILPHIN M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.* 42:3–16.
- HANSKI I, HANSSON L, HENTTONEN H. 1991. Specialist predators, and the microtine rodent cycle. *J. Anim. Ecol.* 60:353–367.
- HANSKI I, WOIWOD IP. 1993. Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations. *J. Anim. Ecol.* 62:656–668.
- HANSSON L. 1987. An interpretation of rodent dynamics as due to trophic interaction. *Oikos* 50:308–318.
- HAYDON D, STEEN H. 1997. The effects of large and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264:1375–81.
- HARRISON S, QUINN JF. 1989. Correlated environments and the persistence of metapopulations. *Oikos* 56:293–298.

- HEINO M, KAITALA V, RANTA E, LINDSTRÖM J. 1997. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264:481–486.
- HOLMES EE, LEWIS MA, BANKS JE, VEIT RR. 1994. Partial differential equations in ecology: spatial interactions and population dynamics. *Ecology* 75:17–29.
- HUDSON PJ, CATTADORI IM. 1999. The Moran effect: a cause of population synchrony. *Trends Ecol. Evol.* 14:1–2.
- HUITU O, NORRDAHL K, KORPIMÄKI E. 2003. Landscape effects on temporal and spatial properties of vole population fluctuations. *Oecologia* 135:209–220.
- CHARNOV EL, FINERTY JP. 1980. Vole population cycles: a case for kin-selection? *Oecologia* 45:1–2.
- CHITTY D. 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Austr.* 2:51–78.
- CHRISTIAN JJ. 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J. Mammal.* 31:247–259.
- CHRISTIAN JJ. 1959. The role of endocrine and behavioral factors in the growth of mammalian population. In: Brobman, ed. *Symp. on Comparative Endocrinology*. New York: Wiley & Sons. p. 7–97.
- CHRISTIAN JJ, DAVIS DE. 1964. Endocrines, behavior and populations. *Science* 146: 1550–1560.
- IMS RA, ANDREASSEN HP. 2000. Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. *Nature* 408:194–196.
- IMS RA, STEEN H. 1990. Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos* 57: 381–387.
- JOHNSON DM, LIEBHOLD AM, BJØRNSTAD ON, McMANUS ML. 2005. Circumpolar variation in periodicity and synchrony among gypsy moth populations. *J. Anim. Ecol.* 74:882–892.
- JONES J, DORAN PJ, HOLMES RT. 2003. Climate and food synchronize regional forest bird abundances. *Ecology* 84:3024–3032.
- KAITALA V, RANTA E, LUNDBERG P. 2001. Selforganized dynamics in spatially structured populations. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268:1655–1660.

- KENDALL BE, BJØRNSTAD ON, BASCOMPTE J, KEITT TH, FAGAN WF. 2000. Dispersal, environmental correlation, and spatial synchrony in population dynamics. *Am. Nat.* 155:628–636.
- KENDALL BE, BRIGGS CJ, MURDOCH WW, TURCHIN P, ELLNER SP, ET AL. 1999. Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology* 80:1789–1805.
- KENDALL BE, PRENDERGAST J, BJØRNSTAD ON. 1998. The macroecology of population dynamics: taxonomic and biogeographic patterns in population cycles. *Ecol. Lett.* 1:160–164.
- KOENIG WD. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends Ecol. Evol.* 14:22–26.
- KOENIG WD. 2001. Synchrony and periodicity of eruptions by boreal birds. *Condor* 103:725–735.
- KOENIG WD. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* 25: 283–288.
- KOENIG WD. 2006. Spatial Synchrony of Monarch Butterflies. *Am. Midl. Nat.* 155: 39–49.
- KOENIG WD, KNOPS JMH. 2000. Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. *Am. Nat.* 155:59–69.
- KOENIG WD, LIEBHOLD AM. 2005. Effects of periodical cicada emergences on abundance and synchrony of avian populations. *Ecology* 86:1973–1882.
- KORPIMÄKI E, BROWN PR, JACOB J, PECH RP. 2004. The puzzles of population cycles and outbreaks solved? *BioScience* 54:1071–1079.
- KORPIMÄKI E, NORRDAHL K, HUITU O, KLEMOLA T. 2005. Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species. *Proc. R. Soc. Lond. B* 272: 193–202.
- KREBS CJ. 1996. Population cycles revisited. *J. Mammal.* 77:8–24.
- KREBS CJ, ET AL. 2002. Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian Arctic. *Can. J. Zool.* 80:1323–1333.
- KREBS CJ, MYERS JH. 1974. Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.* 8:267–399.
- LACK D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford: Clarendon Press.

- LAMBIN X, BRETAGNOLLE V, YOCCOZ NG. 2006. Vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern? *J. Anim. Ecol.* 75: 340–349.
- LANDE R, ENGEN S, SÆTHER BE. 2003. Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford: Oxford University Press.
- LÉVÊQUE C, PAUGY D. 1999. *Les poissons des faux continentales africaines*. IRD Editions.
- LIEBHOLD A, KOENIG W, BJØRNSTAD ON. 2004a. Spatial synchrony in population dynamics. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35:467–490.
- LIEBHOLD A, SORK V, PELTONEN M, KOENIG W, BJØRNSTAD ON, WESTFALL R, ELKINTON J, KNOPS JMH. 2004b. Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks. *Oikos* 104:156–164.
- MacLULICH DA. 1937. Fluctuations in the numbers of the varying hare (*Lepus americanus*). University of Toronto. Studies Biological Series 43. Toronto: University of Toronto Press.
- McCARTHY JJ, CANZIANY OF, LEARY NA, DOKKEN DJ, WHITE KS. 2001. *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Cambridge University Press.
- MICHELAT D, GIRAUDOUX P. 2006. Synchrony between small mammal population dynamics in marshes and adjacent grassland in a landscape of the Jura plateau, France: a ten year investigation. *Acta Theriol.* 51(2):155–162.
- MILLER WE, EPSTEIN ME. 1986. Synchronous population fluctuations among moth species (Lepidoptera). *Env. Entomol.* 15:443–447.
- MOLOFSKY J. 1994. Population dynamics and pattern formation in theoretical populations. *Ecology* 75:30–39.
- MORAN PA. 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology. *Aust. J. Zool.* 1:291–298.
- MOSS R, WATSON A. 1991. Population cycles and kin selection in red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Ibis* (Suppl 1):113–120.
- MOUSSEAUX T, DINGLE H. 1991. Maternal effects in insect life histories. *Ann. Rev. Entomol.* 36:511–534.
- MOUSSEAUX T, FOX CW. 1998a. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol. Evol.* 13:403–407.

- MOUSSEAUX TA, FOX CW, EDS. 1998b. *Maternal effects as adaptations*. New York: Oxford University Press.
- MYERS JH. 1998. Synchrony of outbreaks of forest Lepidoptera: a possible example of the Moran effect. *Ecology* 79:1111–1117.
- NORRDAHL K, KORPIMÄKI E. 1996. Do nomadic avian predators synchronize population fluctuations of small mammals? A field experiment. *Oecologia* 107:478–483.
- ODUM EP. 1977. *Základy ekologie*. 1. vyd. Praha: Academia. 733 s.
- PALMQUIST E, LUNDBERG P. 1998. Population extinctions in correlated environments. *Oikos* 83:359–367.
- PARADIS E, BAILLIE SR, SUTHERLAND WJ, GREGORY RD. 1999. Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecol. Lett.* 2:114–120.
- PEARSON OP. 1966. The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. *J. Anim. Ecol.* 35:217–233.
- PETTY SJ, LAMBIN X, SHERRATT N, THOMAS CJ, MACKINNON JL, COLES CF, DAVISON M, LITTLE B. 2000. Spatial synchrony in field vole *Microtus agrestis* abundance in a coniferous forest in northern England: the role of vole-eating raptors. *J. Appl. Ecol.* 37:136–147.
- PITELKA FA. 1957. Some aspects of population structure in the short-term cycle of the brown lemming in northern Alaska. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 237–251.
- PITELKA FA. 1964. The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles. I. Introduction. In: Crisp DJ, ed. *Grazing in marine and terrestrial environments*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p. 55–56.
- POST E, FORCHHAMMER MC. 2002. Synchronization of animal population dynamics by largescale climate. *Nature* 420:168–171.
- PREDAVEC M, KREBS CJ, DANELL K, HYNDMAN R. 2001. Cycles and synchrony in the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in arctic North America. *Oecologia* 126:216–224.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing.

- RAIMONDO S, LIEBHOLD AM, STRAZANAC JS, BUTLER L. 2004. Population synchrony within and among Lepidoptera species in relation to weather, phylogeny, and larval phenology. *Ecol. Entomol.* 29:96–105.
- RANTA E, LINDSTRÖM J, LINDÉN H. 1995a. Synchrony in tetranoid population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 64:767–776.
- RANTA E, KAITALA V, LINDSTRÖM J, LINDÉN H. 1995b. Synchrony in population dynamics. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262:113–118.
- RANTA E, KAITALA V, LINDSTRÖM J. 1997a. Dynamics of Canadian lynx populations in space and time. *Ecography* 20:454–460.
- RANTA E, KAITALA V, LINDSTRÖM K, HELLE E. 1997b. The Moran effect and synchrony in population dynamics. *Oikos* 78:136–142.
- RANTA E, KAITALA V, LINDSTRÖM J. 1999. Spatially autocorrelated disturbances and patterns in population synchrony. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266:1851–1856.
- RANTA E, KAITALA V, LUNDBERG P. 1998. Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations. *Oikos* 83:376–382.
- REDFEARN A, PIMM SL. 1988. Population variability and polyphagy in herbivorous insect communities. *Ecol. Monogr.* 58:39–55.
- RIPA J. 2000. Analysing the Moran effect and dispersal: their significance and Interaction in synchronous population dynamics. *Oikos* 89:175–187.
- RIPA J, IVES AR. 2003. Food web dynamics in correlated and autocorrelated environments. *Theor. Popul. Biol.* 64:369–384.
- RODO' X, PASCUAL M, FUCHS G, FARUQUE ASG. 2002. ENSO and cholera: a nonstationary link related to climate change. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 99(20):12901–12906.
- ROOT TL, PRICE JT, HALL KR, SCHNEIDER SH, ROSENZWEIGH C, POUNDS A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57–60.
- ROSENZWEIG ML, ABRAMSKY Z. 1980. Microtine cycles: the role of habitat heterogeneity. *Oikos* 34:141–146.
- ROSSITER MC. 1994. Maternal effects hypothesis of herbivore outbreak. *BioScience* 44:752–763.

- ROYAMA T. 1981. Fundamental concepts and methodology for the analysis of animal population dynamics, with special reference to univoltine species. *Ecol. Monogr.* 51:473–493.
- ROYAMA T. 1992. *Analytical population dynamics*. London: Chapman & Hall.
- ROYAMA T. 2005. Moran effect on nonlinear population processes. *Ecol. Monogr.* 75:277–293.
- SATAKE A, BJØRNSTAD ON, KOBRO S. 2004. Masting and trophic cascades: interplay between Rowan trees, apple fruit moth, and their parasitoid in Southern Norway. *Oikos* 104:540–550.
- SELÅS V. 1997. Cyclic population fluctuation of herbivores as an effect of cyclic seed cropping of plants: the mast depression hypothesis. *Oikos* 80:257–268.
- SELÅS V, HOGSTAD O, ANDERSSON G, VON PROSCHWITZ T. 2001. Population cycles of autumnal moth, *Epirrita autumnata*, in relation to birch mast seeding. *Oecologia* 129:213–219.
- SCHULTZ AM. 1964. The nutrient-recovery hypothesis for Arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to Arctic microtine cycles. In: Crisp DJ, ed. *Grazing in marine and terrestrial environments*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p. 57–68.
- SINCLAIR ARE, GOSLINE JM, HOLDSWORTH G, KREBS CJ, BOUTIN S, SMITH JNM, BOONSTRA R, DALE M. 1993. Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada? Evidence from tree rings and ice cores. *Am. Nat.* 141:173–198.
- SINERVO B, SVENSSON E, COMENDANT T. 2000. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature* 406:985–988.
- SPITZER K., REJMÁNEK M, SOLDÁN T. 1984. The fecundity and long-term variability in abundance of noctuid moths (Lepidoptera, Noctuidae). *Oecologia* 62: 91–93.
- STEEN H. 1994. Low survival of long distance dispersers of the root vole (*Microtus oeconomus*). *Ann. Zool. Fenn.* 31:271–274.
- STEEN H, IMS RA, SONERUD GA. 1996. Spatial and temporal patterns of small-rodent population dynamics at a regional scale. *Ecology* 77:2365–2372.
- STENSETH NC, OTTERSEN G, HURRELL JW, MYSTERUD A, LIMA M, KUNGSIK CHAN, YOCCOZ NG, ADLANDSVIK B. 2003. Studying climate effects on

- ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270:2087–2096.
- SUTCLIFFE OL, THOMAS CD, MOSS D. 1996. Spatial synchrony and asynchrony in butterfly population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 65:85–95.
- SWANSON BJ, JOHNSON DR. 1999. Distinguishing causes of intraspecific synchrony in population dynamics. *Oikos* 86:265–274.
- SZACKI J, BABINSKA-WERKA J, LIRO A. 1993. The influence of landscape spatial structure on small mammal movements. *Acta Theriol.* 38:113–123.
- ŠKERŔÍKOVÁ I. 2009. Synchronnost dynamiky populací hraboše polního [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci.
- TEDESCO P, HUGUENY B. 2006. Life history strategies affect climate based spatial synchrony in population dynamics of West African freshwater fishes. *Oikos* 115: 117–127.
- TKADLEC E. 2008. *Populační ekologie*. Olomouc: Vydavatelství UP v Olomouci.
- TKADLEC E, ZEJDA J. 1998. Small rodent population fluctuations: the effects of age structure and seasonality. *Evol. Ecol.* 12:191–210.
- TURCHIN P. 1990. Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature* 344:660–663.
- von SOMSOOK S, STEINER HM. 1991. Zur Grosse des Aktionsraumes von *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). *Z. Säugetierkd.* 56:200–206.
- WALTHER GR, POST E, CONVEY P, MENZEL A, PARMESAN C, BEEBEE TJ C, FROMENTIN JM, HOEGH-GULDBERG O, BAIRLEIN F. 2002: Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.
- WELLINGTON WG. 1957. Individual differences as a factor in population dynamics: the development of a problem. *Can. J. Zool.* 35:293–323.
- WHITE TCR. 1974. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia* 16:279–301.
- WINEMILLER KO. 1989. Patterns of variation in life history among South America fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81: 228–241.
- YDENBERG R. 1987. Nomadic predators and geographic synchrony in microtine population cycles. *Oikos* 50:270–272.

- ZAPLETAL M, OBRDŽÁLKOVÁ D, PIKULA J, ZEJDA J, PIKULA JI, BEKLOVÁ M, HEROLDOVÁ M. 2000. *Common Vole* *Microtus arvalis*: *fundamentals of biology, ecology and population control*. Brno: Státní rostlinolékařská správa.
- ZEJDA J. 1967. Mortality of a population of *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a bottomland forest in 1964. *Zool. Listy* 16: 221–238.