

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**Prostorová aktivita křečka polního v závislosti
na hustotě populace**

Orsolya Szabóová

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 2015

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 17.12.2015

.....

Podpis

SZABÓOVÁ O. 2015. Prostorová aktivita křečka polního v závislosti na hustotě populace [diplomová práce]. Olomouc: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř PŘF UP v Olomouci. 49 s., bez přílohy, česky.

Abstrakt

V posledních 45 letech populační početnosti křečka polního (*Cricetus cricetus*) v Evropě neustále klesají. I přes rozšířenou ochranu jeho úbytek dnes postihuje už i východní oblasti, kde se početnosti křečka dlouho považovaly za stabilní. Navzdory zvýšené pozornosti nemáme dostatek informací o jeho prostorovém chování, což brzdí implementaci efektivního ochrannářského managementu přírodních populací.

V letech 2013 a 2014 jsem se zabývala radiotelemetrickým odhadem velikosti domovského okrsku a využitím starších dat pocházejících ze stejné populace modelováním závislosti této velikosti na populační hustotě. Sledovala jsem také překrývání domovských okrsků a využívání nor v bílé části dne. Z 19 jedinců s vysílačkami jsem pro 4 z nich (2 samci, 2 samice) získala dostatečné množství dat pro analýzu. S použitím metody 95 % minimálních konvexních polygonů jsem odhadla velikost domovských okrsků samců na 11,07 a 2,12 ha. U samic jsem odhadla velikosti na 0,14 a 4,71 ha. Domovské okrsky křečků se překrývaly s okrsky dalších jedinců. Počet využívaných domovských nor se pohyboval mezi 2 až 8, s průměrem 2,6 pro samice a 5,67 pro samce. Samice střídaly nory po delších obdobích, samci se většinou postupně přemísťovali po lokalitě, s preferencí 1 nebo 2 nor. Data potvrzují existenci statisticky významné negativní závislosti na hustotě populace u samců, ale ne u samic. Získané údaje naznačují velké a variabilní domovské okrsky, návštěvy jedinců a překrývání domovských okrsků, pohlavně specifickou závislost na populační hustotě a vysokou přizpůsobivost ve využívání nor.

Klíčová slova: *Cricetus cricetus*; domovský okrsek; prostorové chování; radiotelemetrie; závislost na populační hustotě

SZABÓOVÁ O. 2015. Density dependent spatial activity in the common hamster [master's thesis]. Olomouc: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology Science, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc. 49 pp., no appendices, in Czech.

Abstract

In past 45 years population numbers of the common hamster (*Cricetus cricetus*) continue to decrease all over Europe. Despite extensive nature conservation measures, the decline was observed even in eastern European areas where the numbers have long been considered stable. Irrespective of an elevated concern, we are still poorly informed about spatial behaviour which hinders the application of effective management to natural populations.

In 2013 and 2014 I studied the size of hamster home ranges through radiotracking and together with older data from the same population I modelled the dependence of home ranges on population density. Additionally, I also focused on the overlap among home ranges and the individual use of burrows over daylight. Out of 19 individuals equipped with transmitters, I obtained enough data for analysis for 4 of them (2 males, 2 females). By applying a 95% minimum convex polygon method I estimated home range size to be 11.07 ha and 2.12 ha in males. In females, the sizes were 0.14 and 4.71 ha. Home ranges overlapped. The number of burrows used per 1 individual ranged from 2 to 8, with an average of 2.6 for females and 5.67 for males. Females exchanged the burrows at longer intervals, while males changes the location gradually, with preference for 1 to 2 burrows. The data confirmed the existence of negative dependence of home range size on population density for males but not for females. The results suggest that home range sizes in hamsters may be quite large and variable, frequent visits among individuals, overlaps among home ranges, sex-specific density-dependence and high flexibility in burrow use.

Keywords: *Cricetus cricetus*; density dependence; home range; radiotelemetry; spatial behaviour

Obsah

Seznam tabulek.....	vii
Seznam obrázků.....	viii
Poděkování.....	ix
Úvod.....	10
Pokles početnosti křečka polního.....	10
Pohlaví.....	13
Rozmnožování, pohybová aktivita a potravní chování.....	14
Využívání nor, preference a mortalita.....	15
Závislost na populační hustotě.....	16
Cíle práce.....	19
Materiál a metody.....	20
Popis lokality.....	20
Radiotelemetrie.....	21
Analýza radiotelemetrických dat.....	24
Statistická analýza.....	27
Výsledky.....	27
Odchyty a průběh sledování.....	27
Velikost domovského okrsku.....	28
Denní využívání nor.....	30
Závislost na hustotě.....	35
Diskuse.....	37
Souhrn.....	43
Literatura.....	44

Seznam tabulek

Tabulka 1: Charakteristika radiotelemetricky sledovaných jedinců křečka polního v roce 2013.....	28
Tabulka 2: Charakteristika radiotelemetricky sledovaných jedinců křečka polního v roce 2014.....	28
Tabulka 3: Velikosti domovského okrsku jedinců (ha) stanovené metodou minimálního konvexního polygonu (MCP) a kernelovou metodou v roce 2013. Pravděpodobnost 50 a 95 v % udává velikost domovského okrsku, při které je 50 a 95% pravděpodobnost výskytu křečka na dané ploše.....	29

Seznam obrázků

Obr. 1: Současné rozšíření křečka polního (převzato z www.iucnredlist.org).....	10
Obr. 2: Rozšíření křečka polního v ČR v 70. letech (přerušovaná čára) a po roce 2000 (černé značky)....	11
Obr. 3: Možné dráhy, přes které zvýšení populační hustoty ovlivňuje frekvenci kontaktu mezi jedinci (převzato ze Sanchez a Hudgens 2015, upraveno).....	17
Obr. 4: Letecký snímek areálu v Olomouci-Holici. Oranžově je vyznačená studovaná plocha (převzato z www.maps.google.com , upraveno).....	19
Obr. 5: Odhad polohy zvířete radiotelemetrií. Z bodů se známými koordináty je minimálně potřeba dvou azimutů.....	24
Obr. 6: Domovské okrsky vynesené na leteckou mapu areálu. Tmavě modrá – samec 557379, světle modrá – samec 608347, oranžová – samice 564889, růžová – samice 29106. Větší tečky představují nory využívané jedincem, menší tečky jednotlivé lokalizace (fixy).....	30
Obr. 7: Změny využívání nor v týdenních intervalech během sezony 2013. Růžová – samice, modrá – samci, žlutá – průměr všech sledovaných jedinců.....	31
Obr. 8: Denní využívání nor sledovanými jedinci v procentech celkového času sledování. Barevně jsou označeny nory navštívené více jedinci. Jedinci jsou označeny číslem čipu a pohlavím: M - samec, F – samice.....	32
Obr. 9: Denní využívání nor samci - střídání nor a délka pobytu v nich v procentech z celkového času sledování.....	33
Obr. 10: Denní využívání nor samci - střídání nor a délka pobytu v nich v procentech z celkového času sledování.....	34
Obr. 11: Závislosti velikosti domovských orsků na populární hustotě testované lineární regresí pro 95% odhady získané MCP metodou pro samce (vlevo) a pro samice (vpravo).....	35
Obr. 12: Závislosti velikosti domovských orsků na populární hustotě testované lineární regresí pro 95% odhady získané kernelovou metodou pro samce (vlevo) a pro samice (vpravo).....	36
Obr. 13: Meziroční změny populační hustoty křečka polního v přírodní populaci v areálu Holice.....	36

Poděkování

Mé poděkování patří především prof. MVDr. Emilu Tkadlecovi, CSc. za vedení celé diplomové práce, za poskytnutí literatury, rad a pomoci. Mgr. Ivaně Petrové a Mgr. Martině Bendové děkuji hlavně za pomoc v terénu a poskytnutí dat z odchytů.

Děkuji své rodině a svým přátelům za jejich lásku a podporu.

Úvod

Pokles početnosti křečka polního

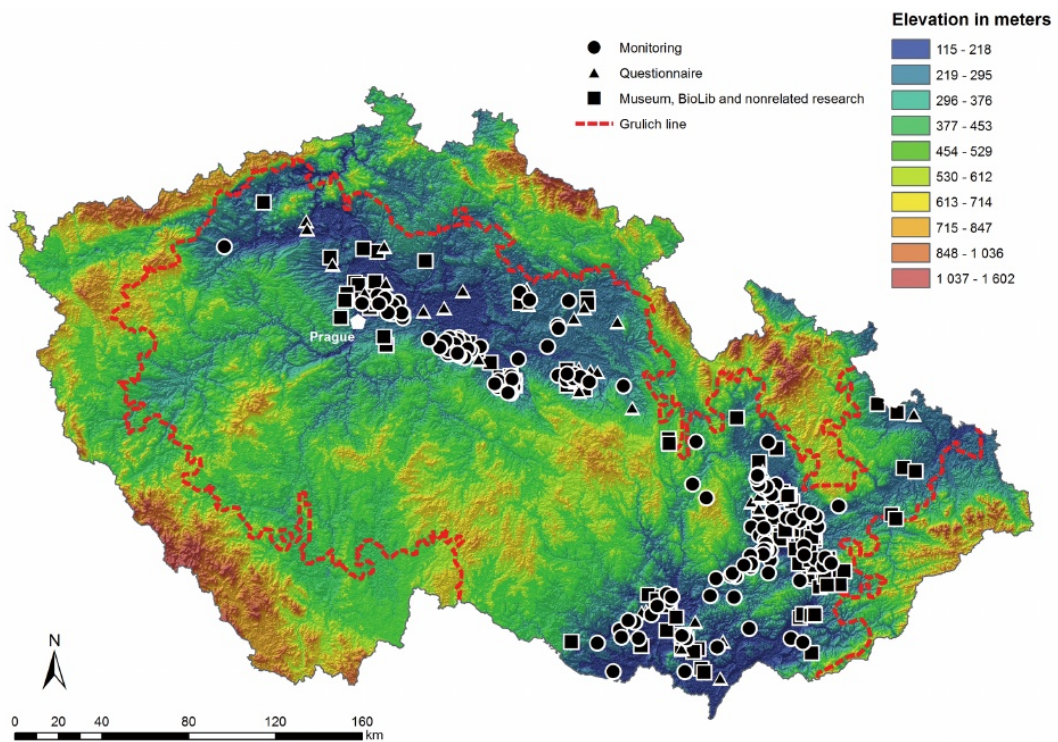
Křeček polní, *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758), byl dlouho považován za zemědělského škůdce v mnoha evropských zemích. Často se lokálně přemnožoval, proto byly jeho počty přísně kontrolovány pomocí pastí a rodenticidů (Weinhold 2008). Od 70. let se však areál druhu neustále zmenšuje a stává se více fragmentovaným. Dnes křeček polní, jediný druh křečka žijící v západní a střední Evropě, patří ze 68 druhů hlodavců obývajících Evropu mezi 10 nejohroženějších na kontinentu (Ziomek a Banaszek 2007).



Obr. 1: Současné rozšíření křečka polního (převzato z www.iucnredlist.org)

Jeho úbytek je fenoménem, který byl poprvé zaznamenán v západní Evropě, kterou zasáhl nejdrastičtěji. V nejzápadnější části areálu druhu populace utrpěly více než 99 % ztráty a ve státech jako Nizozemsko, Belgie a Francie došlo prakticky k vymizení druhu z volné přírody. V Nizozemsku byli poslední jedinci odchyceni v roce 1999, aby se založil záchranný chov (La Haye et al. 2012). Ubývání křečků ale později začalo postupovat dále směrem na východ a se zpožděním postihuje populace i ve státech Střední Evropy, kde je pozorované neustálé zmenšování populací a amplitudy

populačních cyklů (Nechay 2000). V Polsku populace v roce 2000 již byly izolované od populací žijících v Německu, Česku a Bělorusku a areál křečka zabíral pouhých 12 % území státu (Ziomek a Banaszek 2007). V Česku se křečci stáhli do nížin a obývají jen nejúrodnější části republiky (Tkadlec et al. 2012), podobně je tomu i v Německu (Stubbe a Stubbe 1998). V Maďarsku na východ od Dunaje je křeček stále častým a běžným druhem, západní část území však zasáhla silná fragmentace a zbylé populace jsou ohrožené (Bihari 2004). Na Slovensku poslední dostupná data jsou z roku 2005 a udávají rostoucí tendenci, monitorování je však nepravidelné (MESR 2005).



Obr. 2: Rozšíření křečka polního v ČR v 70. letech (přerušovaná čára) a po roce 2000 (černé značky)

Dlouho se myslelo, že populace na východě areálu jsou silné, tento pohled se ale změnil, když studie ukázaly, že křeček na Ukrajině se vyskytuje jen ve třech od sebe izolovaných oblastech (Korbut et al. 2013, Rusin et al. 2013). V Rumunsku nedávný výzkum ukázal, že populace jsou v poměrně dobrém stavu, aspoň ve srovnání s ostatními evropskými státy – existuje 5 přírodních populací, které relativně recentně komunikovaly s populacemi v Maďarsku a na Slovensku, nebo ke genovému toku mezi

nimi stále dochází. Masové výskyty byly zaznamenány v letech 2008–2009 (údolí Someșul Mic), 2011–2012 (údolí Mureș), v druhém případě se křečci objevili také v urbanizovaném prostředí města Târgu Mureș; taky v letech 2013–2014 (údolí Târnava Mică) (Hegyeli et al. 2015). Situace druhu v asijské části areálu rovněž není stabilní. Zmenšení obývaného území bylo hlášeno z Novosibirské oblasti Sibérie (Sidorov et al. 2011). Tyto informace vedou k závěru, že problém populačního poklesu je přítomen v celém areálu rozšíření.

Faktorů odpovědných za pokles početnosti je mnoho: změna zemědělství (mechanizace, hluboká orba, velkoplošné monokultury, pesticidy), zvýšená predace, rozvoj infrastruktury a urbanizace (stavba komunikací, budov, oplocení), neví se však s jistotou, který z nich má největší vliv na křečky.

Stav ochrany

Křeček polní je chráněn Bernskou konvencí (1979). Směrnice 92/43/EHS o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin jej zařazuje do přílohy IV, tedy mezi druhy vyžadující přísnou ochranu, s výjimkou Maďarska, kde je zařazen do přílohy V. Je uveden jako druh málo dotčený s označením LC, tj. least concern (IUCN 2008). V důsledku toho musí členské státy přijmout opatření k udržení nebo obnovení jeho příznivého stavu z hlediska ochrany (WSFI 2009).

V posledních desetiletích se křeček polní sice dostal do centra pozornosti ochranářů a genetiků. Ví se ale o něm stále málo, hlavně co se týče jeho demografie a prostorového chování – tyto znalosti by mohli zlepšit metody ochrany a zvýšit úspěšnost záchranných chovných programů, která spolu s úspěšností vypouštění je často nízká vzhledem k nízkému přežívání křečků (Villemey et al. 2013).

Biologie druhu

Faktory ovlivňující prostorové chování jsou především pohlaví, věk, reprodukční stav a kondice jedince; prostředí (výběr potravy, úkrytu, disturbance) a hustota populace.

Pohlaví

U křečků existuje značný pohlavní dimorfismus, co se týče prostorového chování, podmíněné promiskuitním partnerským systémem. Tento systém je charakterizován tím, že se samice páří s více samci, kteří do rodičovské péče o potomky neinvestují, a snaží se proto svůj reprodukční úspěch zvýšit počtem páření (Hufnagl et al. 2001). Obě pohlaví v dospělosti jsou však silně teritoriální a sociálně nesnášenlivé. Při setkání dochází k silným antagonistickým interakcím. U samic dochází k překrývání (až z 50 %) jenom v době výchovy mláďat. Samec je schopen kousnutím rivala vykastrovat a dokonce i zabít, a proto nemůže dojít k tomu, aby se domovské okrsky samců překrývaly (Stubbe a Stubbe 1998). Výjimkou může být sdílení prostoru dospělého zvířete s mládětem, i když není jasné, jestli v tom hraje roli příbuznost jedinců nebo jejich reprodukční stav (Szabóová 2013).

Samice pečují o mláďata a brání je před ostatními dospělými jedinci kvůli nebezpečí infanticidy – ostatní samice by je mohly zabít a zkonsumovat. Samci využívají každé možnosti, jak samici oplodnit. Zabitím potomků jiných samců zajistí, že samice nebude investovat energii do tohoto vrhu a zároveň bude moci dříve zabřeznout, nebude-li mláďata kojít. Proto jsou matky od doby porodu až do osamostatnění mladých vázány na jednu noru a její okolí. Vlastní tak menší teritorium a udržují si menší domovský okrsek, protože od nory se vzdalují jen kvůli shánění potravy. Mláďata jsou odstavena po třech týdnech a začínají postupně opouštět domovskou noru (Vohralík 1975). Neustále se zvyšující agrese mezi mláďaty způsobí rozpad rodinných vazeb během 3–5 týdnů (Eibl-Eibesfeldt 1953). Po odstavení vrhu samice obvykle opouští noru jako první a vyhledá si novou pro porod dalšího (Weinhold 1998, Kayser 2002).

Samci, které jsou zpravidla delší a těžší než samice, mají mnohem větší domovské okrsky a snaží se ostatním samcům bránit v přístupu k partnerkám, se kterými se jejich teritoria překrývají. Vlastní proto více nor a střídají je mnohem častěji,

i když výsledky většinou naznačují, že z nich preferují jednu nebo dvě nory. Také urazí za jednu noc větší prostorové vzdálenosti.

Rozmnožování, pohybová aktivita a potravní chování

Juvenilové se postupně vzdalují od nory, ve kterém se narodili a zkoumají prostředí, aby si vytvořili vlastní teritoria. O tomto pohybu víme málo, jelikož telemetrické značení rostoucích zvířat je problematické. Samičky narozené na začátku rozmnožovacího období mohou vstoupit do reprodukce ještě ve stejném roce, zatímco samečci vždy dospívají až v následujícím roce. Subadultní jedinci dokončují svůj růst po první hibernaci, kdy vstupují do rozmnožování. Samice mívají 1 až 3 vrhy za jednu sezonu (Gulich 1986).

Křeček polní vykazuje bimodální aktivitu – podle některých autorů jsou to krepuskulární a noční zvířata (Górecky 1977, Niethammer 1982), další zdroje popisují denní aktivitu (Schmelzer a Millesi 2008, Ziomek 2011). Dospělí samci vykazují dvě hlavní doby aktivity: večer mezi 18:00 a 22:00 h a ráno mezi 4:00 a 8:00 h. Aktivita dospělých samic je celodenní a totéž platí i pro juvenilní jedince, u kterých se později po osamostatnění vytvoří dvouvrcholový model aktivity. Juvenilové taky vykazují větší aktivitu v ranním období, zatímco dospělí jedinci jsou aktivnější ve večerní období (Ziomek 2011).

Doba cirkadiánní aktivity může být ovlivněna prostředím – křečci obývající stepní a venkovské habitaty vykazují typickou noční aktivitu, jedinci v urbanizovaném prostředí mohou měnit maxima aktivity kvůli umělému osvětlení, přístupu k potravě a změně vztahů s predátory (Niethammer 1982).

Křeček polní je všežravec, z větší části konzumuje rostlinnou potravu, a to všechny podzemní i nadzemní části zelených rostlin, včetně semen. Živočišná potrava tvoří až 13% jídelníčku a skládá se hlavně z bezobratlých (měkkýši, žížaly, hmyz), může ale obsahovat i malé obratlovce. Při velmi vysokých populačních hustotách a

nedostatku potravy je doložen i kanibalismus (Grulich 1975).

Chování typické pro křečka je sbírání potravy do lícních toreb a její přemísťování do nor, kde ji skladují ve zvláštních zásobárnách. Během letního období uskladní jen malé množství potravy, protože se věnují hlavně reprodukci (Nechay et al. 1977). Větší zásoby pro nadcházející hibernaci si začnou tvořit až po ukončení rozmnožování na začátku podzimu, spolu s vrstvou rezervního tuku. Jedinci jsou schopni nashromáždit i několik kilogramů potravy. Dokumentované jsou zásoby až 10 kg směsi brambor, kukuřice a včelího bobu, záznamy o větších než 15-20 kg jsou zpochybnitelné (Górecki et al. 1977). Takové případy představují ale vzácnosti, průměrně si jedinec nashromáždí kolem 3 kg potravy (Seluga 1996).

Využívání nor, preference a mortalita

Počet využívaných nor se během sezóny mění – od konce hibernace až do ukončení rozmnožování stoupá, v době přípravy na zimování se snižuje, jelikož jedinec si sbírá zásoby do jediné hluboké nory, ve které přečká zimní měsíce. U samic je střídání nor vázané na období po osamostatnění mláďat, u samců je to spíše závislé na kondici a intenzitě soupeření. Rušivé vlivy (orba, odchyt) mohou zvíře nutit dočasně anebo trvale se přesunout.

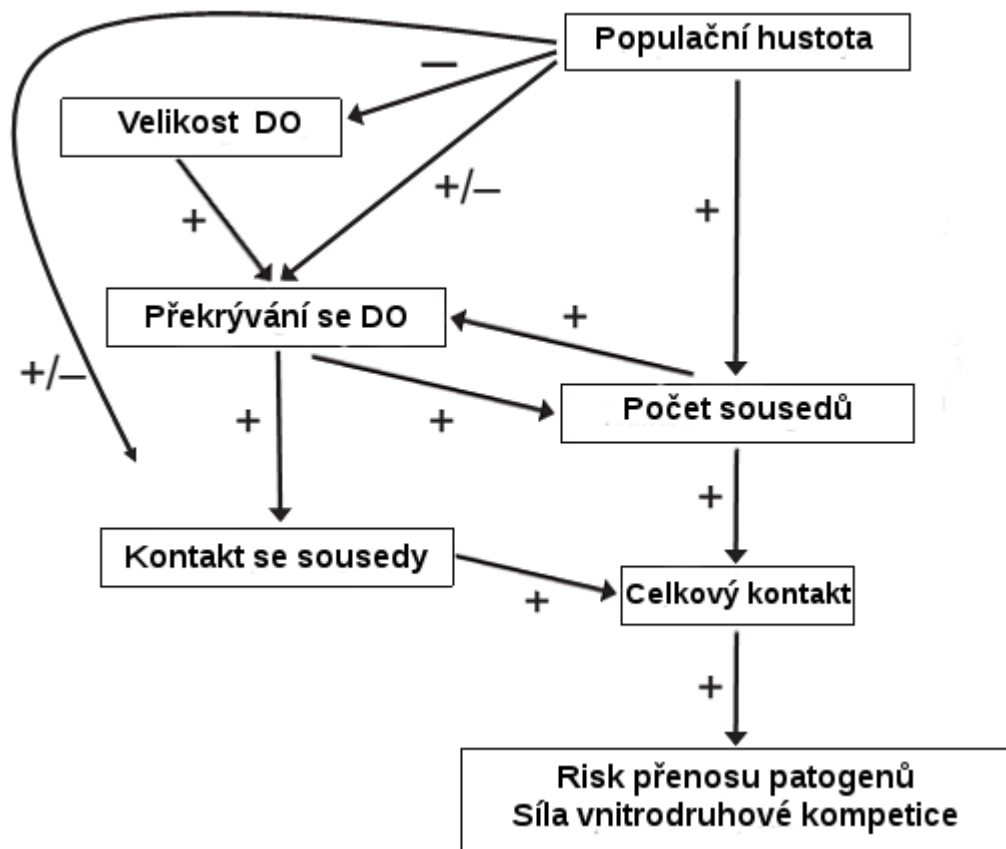
Křečci také vykazují stanovištní (Dolínková 2010) a potravní preference (Petrová 2012). Jedinci, pokud jim nic nebrání ve střídání nor, se umí přizpůsobit aktuální nabídce vegetačních typů rychle a přesunout se do optimálnějšího habitatu. Podle výsledků výzkumu se zdá, že přítomnost krajinných prvků jako silnice, železnice, vodní tok nebo stromy umístění vchodů nor neovlivňuje (Machalová 2013, 2015).

Křeček slouží jako kořist mnoha predátorům, jako jsou například volně žijící lasicovité, kočkovité či psovité šelmy (Grulich 1980). Při vysokých populačních hustotách představuje křeček dominantní složku potravy uvedených predátorů. Seznam všech příležitostných predátorů je podstatně delší a zahrnuje i domácí zvířata, jako psy a

kočky (Weinhold 2008). Predační tlak je podporován současným monokulturním zemědělstvím, kdy dochází k velkoplošné ztrátě vegetačního krytu před zasetím a po sklizni plodin. V tomto období také dochází k největším ztrátám.

Závislost na populační hustotě

Závislost na populační hustotě pramení v přímých a nepřímých, vnitrodruhových nebo mezidruhových interakcích mezi organismy, které mohou silně ovlivnit populační dynamiku a dlouhodobou stabilitu populací (Forrester a Steele 2004). Má prostorovou stupnici definovanou úrovní, na které tyto interakce probíhají, po danou časovou jednotku (Chesson 1998). I když samotný prostor je kontinuální, přirozené prostředí, tvarované organismy, které ho obývají, je většinou heterogenní. Některé oblasti jsou častěji navštěvované než ostatní, protože jsou vhodnější pro určité aktivity, jako je shánění potravy nebo hledání úkrytu. V těchto oblastech jsou vnitrodruhové a mezidruhové interakce nejvýraznější (Kokko a Rankin 2006). Silnější závislost na populační hustotě se očekává u druhů, u kterých byl pozorován těsnější vztah mezi demografií a sociálními vztahy (Ostfeld a Canham 1995). Populační hustota může ovlivnit mortalitu, predaci, šíření parazitů a nemocí, prostorové chování (disperzi, teritorialitu, velikost domovských okrsků), rozmnožování, růst, dospívání a velikost potomků. Navzdory tomu málo studií soustředilo explicitně na závislost na populační hustotě a interpretace dostupných dat je často ztěžován odlišnostmi v přístupu, malými vzorky a/nebo jinými statistickými nedostatky (Matthysen 2005).



Obr. 3: Možné dráhy, přes které zvýšení populační hustoty ovlivňuje frekvenci kontaktu mezi jedinci (převzato ze Sanchez a Hudgens 2015, upraveno)

Domovské okrsky jsou dynamické a organismy mohou odpovídat na zvýšení populační hustoty změnou prostorového chování, aby snížily kompetici nebo se vyhnuly interakcím. Jednou z možností je zmenšení domovského okrsku v oblastech vysoké populační hustoty tak, aby se okrsky nepřekrývaly (Sanchez a Hudgens 2015). Negativní závislost velikosti domovského okrsku na populační hustotě byla pozorována u celé řady druhů, jako jsou jelen lesní (*Capreolus capreolus*; Kjellander et al. 2004), hraboš mokřadní (*Microtus agrestis*; Erlinge et al. 1990), anolis šedý (*Anolis sagrei*; Schoener and Schoener 1982), juvenilní pstruh duhový (*Oncorhynchus mykiss*; Keeley 2000), liška šedá (*Urocyon cinereoargenteus*), liška obecná (*Vulpes vulpes*), rys červený (*Lynx rufus*), mýval severní (*Procyon lotor*), jezevec lesní (*Meles meles*, Šálek et al. 2015) a sojka obecná (*Garrulus glandarius*; Grahn 1990).

U lišky ostrovní (*Urocyon littoralis*) vyšší populační hustoty korelovaly s menšími domovskými okrsky. Počet setkání sousedních zvířat pozitivně koreloval s mírou překrývání jejich okrsků, ale ne s populační hustotou. Tyto výsledky naznačují, že existuje práh tolerance sousedů a míra překrývání je spolehlivým indikátorem množství přímého kontaktu mezi lišky. Pochopení vlivu populační hustoty na míru přímého kontaktu by bylo velmi užitečné při předvídání častosti kontaktu mezi jedinci v populacích s heterogenní prostorovou distribucí (Sanchez a Hudgens 2015).

Změny v populační hustotě mohou také přímo ovlivňovat častost kontaktů nezávisle na změnách v překrývání domovských okrsků. Například, samci vačice kusu liščí (*Trichosurus vulpecula*) reagovali na snížení relativní hustoty rozšiřováním svých domovských okrsků, aby se překrývali více s okrsky samic, což snížilo frekvenci kontaktu mezi samci a častěji se stýkali samci se samicemi. To indikuje, že samci mění domovský okrsek, aby si zachovali přístup k samicím (Ramsey et al. 2002). Naopak, severoamerické čikarí červený (*Tamiasciurus hudsonicus*) reagoval na zvýšení hustoty tím, že snížil častost přímého kontaktu prostřednictvím antagonistických fyzických interakcí (Dantzer et al. 2012).

Z výše uvedených informací je patrné, jak závislost na populační hustotě může ovlivnit chování zvířat v mnoha oblastech. Křeček, jako teritoriální a sociálně silně nesnášenlivé zvíře s promiskuitním pářicím systémem by měl podle naší hypotézy vykazovat negativní závislost na populační hustotě.

Cíle práce

K základním cílům předložené diplomové práce patří rozšíření již získaných znalostí o prostorovém chování křečka polního v přírodní populaci pomocí radiotelemetrických metod, se zaměřením na:

1. odhad velikosti domovských okrsků dvěma, v současnosti nejpoužívanějšími metodami, metodou nejmenších konvexních polygonů a kernelovou metodou,
2. analýzu využívání norových systémů v průběhu dne,
3. a hledání souvislosti mezi změnami populační hustoty a změnami prostorového chování.

Materiál a metody

Popis lokality



Obr. 4: Letecký snímek areálu v Olomouci-Holici. Oranžově je vyznačená studovaná plocha (převzato z www.maps.google.com, upraveno)

Studium k rozšíření předcházející bakalářské práce v areálu PŘF UP v Olomouci-Holici probíhalo od května do srpna 2013 a kvůli neúspěšnosti krátce i v 2014. Jednalo se o součást série nepřetržitých výzkumů, které na lokalitě od roku 2001 sledují zdejší přírodní populaci křečka polního. Areál měl původní rozlohu 25 ha, která se postupně zmenšovala od roku 2010 kvůli realizaci projektu výstavby vědecky-výzkumného Centra biologických oborů. V důsledku těchto a pozdějších prací (rekonstrukce, budování nového areálu, dopravní a technické infrastruktury, parkoviště) se plocha využívaná křečky zmenšila na asi 22 ha. V roce 2013 byly zahájeny práce na Holickém lesoparku, které proměnily sousední pozemek v oplocenou travnatou plochu s nízkou a

jednotvárnou vegetací. Později se ještě obnovilo oplocení na severovýchodní straně areálu, který se tak pravděpodobně stal se hůře přístupným pro migrující jedince.

Plocha je z mnoha pohledů ideální pro křečky: leží v nadmořské výšce 209 m a její podklad tvoří nivní sediment, tj. hlína, písek a štěrk (www.geologicke-mapy.cz). Další výhodou je využívání půdy univerzitou a jinými osobami k pěstování pokusných obilnin, léčivek (levandule, meduňka, máta, šalvěj) a dalších hospodářsky významných rostlin (vojtěška, konopí, řepka, svazenka, zeleniny); nacházejí se zde i kompostové haldy a tak poskytují křečkům potravu a úkryt po celou vegetační sezónu.

Radiotelemetrie

Radiotelemetrie poskytuje pohodlnou a finančně efektivní metodu pro dálkové sledování fyziologie (tělesná teplota, srdeční puls), chování (pohyb, migrace, výběr zdrojů) a demografie (mortalita) volně žijících zvířat. Tradiční přístup k radiotelemetrické sledování zahrnuje připevnění radiotransmitteru o velmi vysoké frekvenci (VHF) na zvířata ve formě obojku nebo štítku, který má zabudovaný napájecí zdroj a anténu. Impulsní rádiové signály přijaté radiovým přijímačem jsou pak používány k odhadu polohy zvířete. Jednotlivá zvířata jsou odlišována podle jedinečné frekvence vysílače, který nesou. Odhady polohy je možné získat pomocí "homing-in"-přiblížením se k zvířeti použitím ruční směrové antény a přijímače, nebo triangulací alespoň dvou směrových azimutů zaznamenaných na známém místě vzdáleném od zvířete (Millsaugh 2001).

Výzkum populace křečků v areálu Univerzity Palackého v Holici sestává z více studií, které se zakládají na pravidelných odchycích a monitorování zvířat různými metodami. Uvnitř a v úzkém okolí areálu byly od začátku aktivní sezóny sledovány a označovány všechny objevené vstupy do nor, ke kterým se umísťují živolovné pasti. Nory totiž představují nejfrekventovanější místa z pohledu pohybu křečků. Zkoumaní

jedinci byli odchyceni v květnu až červenci.

K odchytu byly použity oboustranné kovové nášlapné sklopce hranolového tvaru o rozměrech $62 \times 19 \times 19$, $41 \times 16 \times 18$ a $40 \times 15 \times 19$ cm. Jako návnadu jsme použili obilné zrno nebo ovesné vločky nasypané na nášlapnou plošinu a do prostoru pasti. Pojistka nastražené pasti se uvolní, když zvíře při přechodu šlápne na střední plošinu a dvířka se zaklapnou. Nastražení pastí probíhalo večer a kontrola následující ráno, aby se co nejvíc zkrátila doba strávená v pasti a minimalizoval stres. K narkotizaci zvířat se používal Halotan. Po usnutí byla u každého jedince zaznamenána velikost, hmotnost, pohlaví, délka tibie a tarsu, místo odchytu (číslo nory) a byl očipován.

Z odchytů byli pro telemetrické sledování vybráni zdraví jedinci, kteří byli označeni vysílačkami o frekvenci mezi 150.000 a 151.999 MHz. K identifikaci jedince sloužilo číslo čipu spolu s frekvencí. Kvůli poruchám vysílaček a mortalitě zvířat bylo totiž nutné odchyty a označení opakovat a tak stejný obojek nosilo po sebe více křečků.

Ke studiu v roce 2013 bylo použito 6 transmitrů značky TW-3 od anglické firmy Biotrack Ltd., vážící 20 g, a zkušebně 4 ručně vyrobené menší vysílačky; v roce 2014 pak 6 transmitrů značky Pip (stejná firma Biotrack Ltd.), vážící 2 g. Poslední dvě zmíněné se však svým výkonem nesplnily očekávání pokud jde o dosah signálu a byly v praxi nepoužitelné.

Všechny obojkové vysílačky měly magnetické spínače – jednoduchý mechanismus umožňující vypnutí přístroje, když není právě používán a zvyšující spolehlivost vysílačky v terénu, jelikož kontakt může být schovaný pod povrchem, zalitý do umělé hmoty. Tato vrstva brání vnikání vody a nečistot dovnitř a chrání před mechanickým poškozením. Jazyčkový kontakt z magnetického materiálu při přiblížení permanentního magnetu rozepne a přeruší proud z napájecího zdroje. Po odstranění přilepeného magnetu se kontakt uvolní a přístroj začíná vysílat impulsy. Pomocí přijímače je možné přesvědčit se o funkčnosti nebo o správném vypnutí

vysílačky.

Dosah vysílaček TW-3 je nad zemí 2-4 km podle množství překážek, když se křeček nachází v noře, je tato vzdálenost snížena asi na 150 m. Tento typ fungoval dobře, ale kvůli své váze a velikosti představoval zátěž – jeden ze samic uhynula, když se anténa její vysílačky zamotala do husté vegetace a nenašla jsem jí včas. Proto jsme v roce 2013 vyzkoušeli ručně vyrobené vysílačky, které však brzy po vypuštění označených jedinců přestaly fungovat, a tak v roce 2014 jsme zkušebně změnili typ používané vysílačky na Pip.

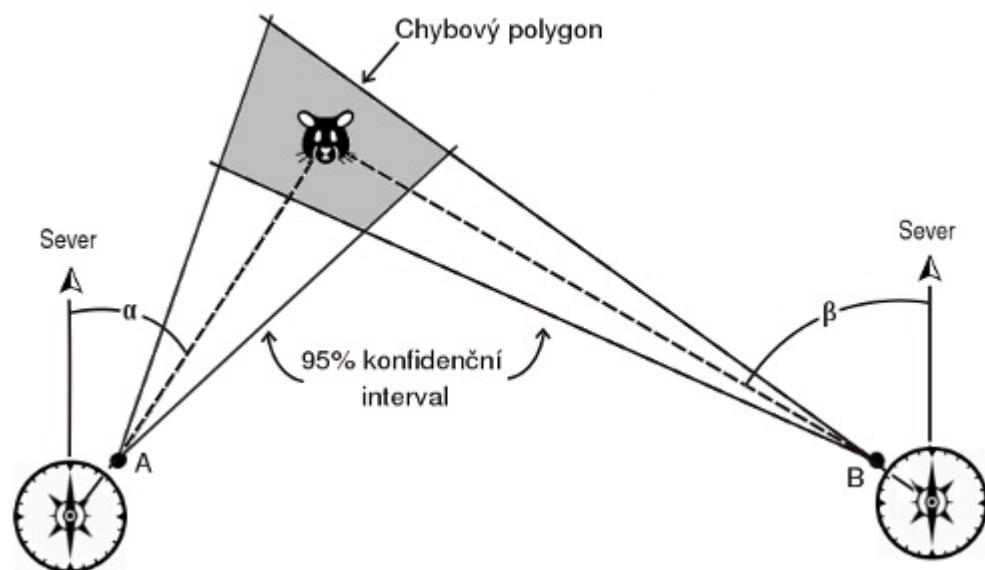
K zachycení signálů vysílaček a určování jejich polohy jsem využívala čtyřprvkové směrové antény Y-4FL a přijímače RX-98E od švédské firmy Televilt (teď Followit AB) pracující v pásmu 150–152 MHz a přijímače Sika od firmy Biotrack Ltd. pracující v pásmu 148–152 MHz. K označení pozice vchodů sledovaných nor a míst sloužících jako kontrolní stanoviště při večerních měřeních byla použita GPS přístroj Mobile Mapper (od firmy Thales Navigation), který dosahuje přesnosti až 50 cm.

V roce 2013 bylo celkově označeno 13 jedinců (Tabulka 1), z nichž 4 jedinci (2 samci a 2 samice) mohli být využiti k odhadu domovského okrsku – pro každého z nich jsem získala během večerních měření více než 80 fixů. Data nasbíraná pro ostatní jedince nepřesáhla 40 fixů a tak nebyla dále zpracována. V roce 2014 bylo označeno 6 jedinců, data vhodná k odhadu domovských okrsků však nebyla získána.

Sledování denního využívání nor jsem začala 25. května. Zvířata byla lokalizována každý den s výjimkou pár dnů a odchytů, když uváznutí v pasti a následné usnutí bránilo křečkům ve volném pohybu a výběru nor. Vyhledávala jsem zvířata většinou dopoledne a po nalezení zaznamenala číslo nory, u které byl signál nejsilnější, v případě nově objevené nory jsem zaznamenala polohou do GPS. Většina nor měla jen jeden vchod nebo vchody ležely dostatečně blízko k sobě, aby bylo možné je bezpečně přiřadit k jedné noře; v případě přítomnosti většího množství vchodů (charakteristické

např. pro vojtěšku) jsem za noru považovala několik nejbližších otvorů. Množství získaných dat záviselo na tom, jak dlouho byl jedinec sledovaný.

Mezi 5. a 26. července 2013 jsem provedla 17 večerních měření, téměř denně v době večerní aktivity od 18:30–22:30 h. Pracovala jsem většinou sama a několikrát s pomocí Mgr. Ivany Petrové, metodou triangulace (obr. 5), tj. protínání úhlů – ze stabilních bodů vybraných v terénu jsme po zachycení signálu zapisovaly pomocí busoly úhel, ve kterém byl signál nejsilnější. Jednalo se o měření minimálně ze dvou míst v jednom okamžiku, co je minimum pro odhad polohy zvířete, v menší části případů bylo získáno 3 až 4 azimutů. Mezi dvěma měřeními stejného jedince uplynulo nejméně 15 minut. Po ukončení měření zbývajících zvířata byla ještě několikrát lokalizována do 22. srpna 2013, kdy jim byly vysílačky odejmuty.



Obr. 5: Odhad polohy zvířete radiotelemetrií. Z bodů se známými koordináty je minimálně potřeba dvou azimutů.

Analýza radiotelemetrických dat

Údaje polohy a pohybu zvířat (lokalizace) použité pro analýzu domovského okrsku byly získány na zvířatech sledovaných pomocí VHF obojků. Vstupní data z měření byla zpracována pomocí programů LOAS, BIOTAS, ArcView, R a MS Office, zejména Excel.

Ze zaznamenaných azimutů a koordinát kontrolních stanic byli pomocí programu LOAS získány odhady pozice jednotlivých jedinců v určitém čase. LOAS je software od firmy Ecological Software Solutions LLC určený pro výpočet polohy ze studií rádiové telemetrie. Umožňuje otevření, mapování a analýzu více než jedné sady azimutů současně pomocí uživatelského rozhraní GIS.

Program pracuje s tabulkou dat, do které se vkládají souřadnice x a y míst, ze kterých bylo zvíře zaměřeno a azimuty těchto měření a má možnost importovat data ze souboru. K získání fixu může zpracovat 2 nebo více azimutů a vytvořit v případě biangulace chybové polygony a v případě více než 2 azimutů chybové elipsy. Výstupní možnosti zahrnují odhad polohy, úhly mezi azimuty, vzdálenosti mezi odhadovanou polohou a místem měření, velikost chybového polygonu nebo elipsy, varianci a kovarianci x a y atd.

K vizualizaci výsledků a tvorbě map byly použity programy ArcView GIS a Biotas. ArcView slouží především k tvorbě map, grafů či tabulek. Biotas je statistický a GIS program pro analýzu prostorových a časových dat v ekologii. Jeho funkce zahrnují metody analýzy domovských okrsků, využívání stanoviště/území, pohybů, nejbližších sousedů, prostorové testy náhodnosti a další (www.ecostats.com). Ortofotomapa areálu sloužící jako podklad byla převzata z www.maps.google.com.

K vypočítání velikosti domovského okrsku byl použit program R (R Core Team 2013) a balíček adehabitatHR (Calenge 2011) obsahující kategorie a metody pro analýzu domovského okrsku, ze kterých byly vybrány metody MCP (minimum convex polygon) a kernelová. Tyto odhady dnes patří mezi nejpoužívanější a umožňují srovnání výsledků s literaturou.

Metoda MCP je nejrozšířenější metodou odhadu velikosti domovských okrsků a je založena na vypočítání nejmenšího mnohoúhelníku obsahující všechna lokalizace daného zvířete. Tento mnohoúhelník je považován za domovský okrsek, který je

definován jako areál využívaný jedincem v průběhu normálních aktivit, jako jsou hledání potravy, rozmnožování, nebo péče o mláďata (Burt 1943). Velikost domovského okrsku se počítá pomocí funkce mcp .

Metoda nejmenších konvexních polygonů jako první krok před samotným odhadem odstraní malé procento nejodlehlejších dat, nejvzdálenějších od středu plochy. Jedinec totiž může podniknout občas větší přesuny ven z domovského okrsku, a taková lokalizace nemůže být považována za normální aktivitu. Funkce $mcp.area$ umožňuje vypočítat velikost domovského okrsku pro různé procenta pravděpodobnosti nálezu křečka. Když se zviditelní velikost domovského okrsku v závislosti na pravděpodobnosti, se kterou bylo počítáno, lze z grafu odhadnout, kolik procent dat je rozumné považovat za extrémní lokalizaci a odstranit. Vyloučení příliš mnoha dat však naznačuje, že se nejedná o neobvyklé chování zvířete, ale o málo vstupných dat, a tak je nutné považovat tyto pozorování za součást domovského okrsku sledovaného jedince.

Kernelová metoda je založena na distribuci využití (utilization distribution, UD), což je bivariátní funkce udávající hustotu pravděpodobnosti, že zvíře je nalezeno na určitém místě v souladu se svými zeměpisnými souřadnicemi. Bivariátní kernelová funkce je umístěna na každou relokaci a následovně jsou její hodnoty průměrovány. Pomocí tohoto modelu lze definovat domácí okrsek jako minimální oblasti, ve které zvíře se s nějakou určitou pravděpodobností nachází. Kernelová metoda byla doporučena mnoha autory pro odhad distribuce využití. Výběr kernelové funkce nemá velký vliv na výsledky. I když Epanechnikovův kernel je o něco účinnější, bivariátní normální kernel je stále obvyklou volbou a je i základní volbou v `adehabitatHR`.

Kernelová očekávaná UD daného bodu x se vypočítá pomocí:

$$\frac{1}{nh^2} = \sum K \left[\frac{1}{h} (x - x_i) \right]$$

kde h je vyhlazující parametr, n je počet lokalizací a x_i je relokalizace jedince/vzorku.

Vyhlazující parametr h udává „šířku/rozpětí“ kernelu vzhledem k bodům.

Statistická analýza

Rozdíly ve velikosti domovských okrsků mezi pohlavími byly analyzovány t-testem.

Pro studium závislosti na hustotě jsem použila nejen své odhady, ale také odhady mých předchůdců, kteří zde zjišťovali velikost domovských okrsků v letech 2003 a 2012 (Zifčák 2005, Havránek 2010, Červinková 2011, Petrová 2012). Jako roční populační hustotu jsem použila průměrný Jollyho-Seberův odhad ze všech odchytů v období reprodukce v daném roce přepočítaný na 1 ha (obr. 13). Vztah mezi domovskými okrsky a populační hustotou jsem analyzovala metodou lineární regrese pro každé pohlaví zvlášť. Populační hustoty byly před vlastní analýzou převedeny na logaritmy. Vzájemné srovnání metody nejmenších polygonů a kernelové metody bylo provedeno formou lineární regrese separátně pro obě pohlaví.

Výsledky

Odchyty a průběh sledování

Měření bylo zahájeno 9. května 2013 označením 4 jedinců, 2 samic a 2 samců, ručně vyrobenými vysílačkami. Bohužel, kvůli poškození nebo kvalitě těchto přístrojů byla všechna zvířata ztracena během 72 hodin, takže nebyla získána žádná data. Další odchyt se konal 23. května, kdy byly označeni 1 samec a 1 samice, a 25. června další samice, která si ale vysílačku sundala. Čtvrtý odchyt se konal 28. května a označili jsme další 4 jedince, z toho 2 samce a 2 samice. Poslední 2 samice po ztrátě nebo smrti předchozích samic byly vybaveny vysílačkou 7. a 12. července.

Tabulka 1: Charakteristika radiotelemetricky sledovaných jedinců křečka polního v roce 2013

Číslo čipu	Frekvence vysílačky [MHz]	Pohlaví	Typ vysílačky	Doba sledování	Hmotnost [g]	Délka [cm]	Počet fixů	Počet lokalizací
10028393	150.296	♀	ručně vyrobená	09.05.2013.	330	22.5	0	1
10019587	150.277	♀	ručně vyrobená	09.05.2013.	330	22.0	0	1
10027777	150.253	♂	ručně vyrobená	09.05.2013.	540	26.0	0	2
596110	150.269	♂	ručně vyrobená	09.05.2013.	410	25.0	0	0
557379	151.103	♂	TW-3	23.05. - 20.08.	480	27.5	85	51
608443	151.092	♀	TW-3	23.05. - 19.06.	280	23.0	6	23
10029010	151.074	♀	TW-3	25.06.2013	410	24.0	0	1
19739	151.122	♂	TW-3	28.06. - 16.07.	490	27.5	37	16
608347	151.144	♂	TW-3	28.06. - 22.08	360	25.5	84	32
563178	151.074	♀	TW-3	28.06. - 29.06.	280	23.0	0	9
10015185	151.352	♀	TW-3	28.06. - 03.07.	350	22.5	0	8
10029106	151.352	♀	TW-3	09.07. - 31.07.	385	23.0	86	25
564889	151.092	♀	TW-3	12.07.- 14.08.	310	22.5	83	23

V roce 2014 bylo zahájeno měření 7. května, kdy se během tří denního odchyty bylo označeno 6 jedinců, 3 samci a 3 samice (Tabulka 2). Z mobilnějších samců byl jeden předován, dvě samci a jedna samice byli ztraceni kvůli nedostatečnému dosahu nebo poruše vysílaček. Zbývajícím samicám jsme vysílačky sundali.

Tabulka 2: Charakteristika radiotelemetricky sledovaných jedinců křečka polního v roce 2014

Číslo čipu	Frekvence vysílačky [MHz]	Pohlaví	Typ vysílačky	Doba sledování	Hmotnost [g]	Délka [cm]	Důvod ztráty	Počet lokalizací
10016009	150.072	♂	Pip	07.05. - 17.05.	470	25.5	úhyn – predace	6
15517860	150.010	♂	Pip	07.05. - 21.05.	345	24.0	? - ztráta signálu	9
15517702	150.282	♂	Pip	08.05.- 14.05.	540	26.0	? - ztráta signálu	0
00557637	150.190	♀	Pip	08.05.	250	21.0	? - ztráta signálu	4
15517851	151.023	♀	Pip	08.05.- 31.05.	250	20.5	-	20
15516495	151.515	♀	Pip	08.05.- 31.05.	245	19.5	-	21

Velikost domovského okrsku

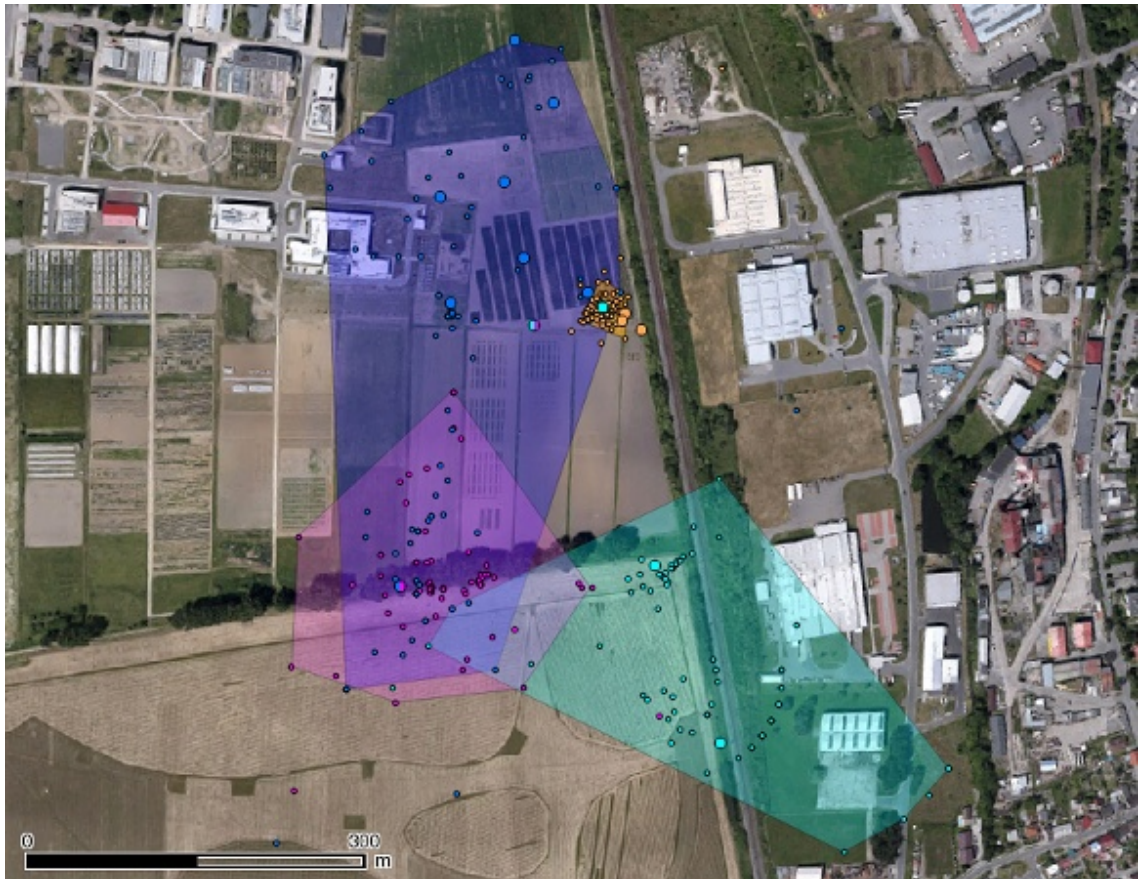
Počet získaných fixů byl pro všechny jedince vyšší než 80. Testování vhodnosti volby 95% pravděpodobnosti pro výpočet domovského okrsku (obr. 4) ukázalo, že až na samce 608347 byla tato hodnota vhodná, nebo vede k odstranění relativně odlehlých lokalizací, které neúměrně navyšovaly velikost okrsku. Odhady domovských okrsků pro pravděpodobnosti 50 a 95 % jsou souhrnně uvedeny v tab. 3. Výsledky odhadů ukázaly, že sledovaní křečci se pohybovali s výjimkou jedné samice po území minimálně 2,12 ha.

Tabulka 3: Velikosti domovského okrsku jedinců (ha) stanovené metodou minimálního konvexního polygonu (MCP) a kernelovou metodou v roce 2013. Pravděpodobnost 50 a 95 v % udává velikost domovského okrsku, při které je 50 a 95% pravděpodobnost výskytu křečka na dané ploše.

Pravděpodobnost (%)	Metoda MCP	Kernelová metoda
Samec 557379		
50	4,3139	4,0573
95	11,0668	19,1086
Samec 608347		
50	1,3613	1,4495
85	2,1219	4,6637
Samice 564889		
50	0,0564	0,0611
95	0,1360	0,3206
Samice 29106		
50	0,1072	0,4995
95	4,7085	6,4098

Průměrná velikost okrsku zjištěná u čtyř křečků metodou 95% MCP byla 4,508 ha (SE 4,119). Kernelovou metodou byl získán průměr 7,626 ha (SE 6,991). Nejmenší domovský okrsek o velikosti 0,14 ha stanovený metodou 95% MCP měla samice 564889. Odpovídající kernelový odhad byl 0,32 ha. Naopak největší domovský okrsek stanovený metodou 95% MCP patřil dospělému samci 557379 s rozlohou 11,07 ha.

Odhad kernelovou metodou vedl k velikosti 19,11 ha. Velikost domovské okrsku závisela rovněž na ochotě jedince měnit domovskou noru. Nebyly zjištěny statistické rozdíly mezi pohlavími ($t = 0,83$, $p = 0.52$).

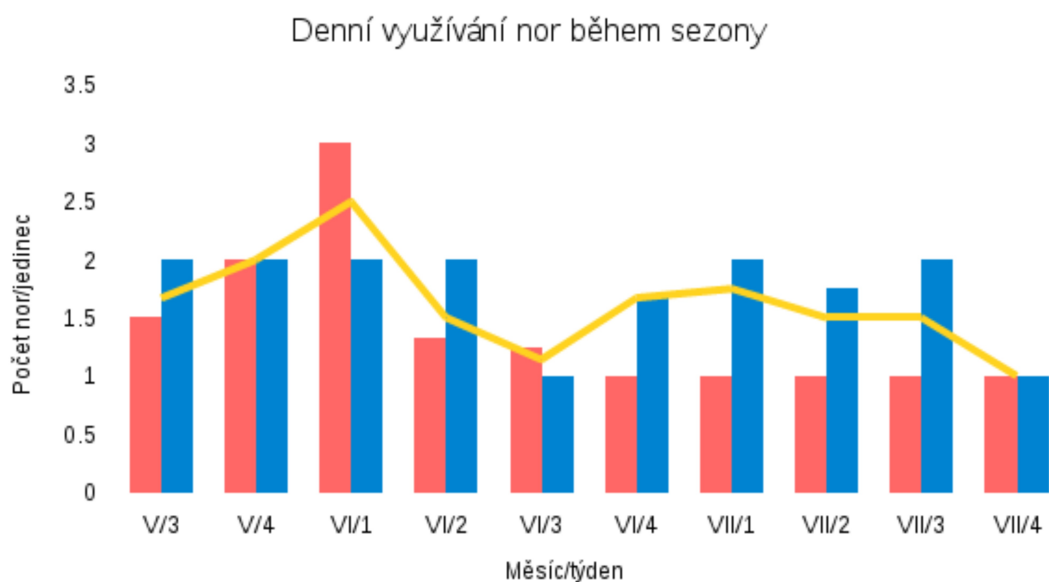


Obr. 6: Domovské okrsky vynesené na leteckou mapu areálu. Tmavě modrá – samec 557379, světle modrá – samec 608347, oranžová – samice 564889, růžová – samice 29106. Větší tečky představují nory využívané jedincem, menší tečky jednotlivé lokalizace (fixy).

V roce 2012 bylo překrývání domovských okrsků pozorováno ve dvou případech: u dospělého samce a samice, které podle dat navštěvovali několik nor společně; a u juvenilního samce a dospělého, avšak reprodukčně inaktivního samce. Na obr. 6 je vidět překrývání domovských okrsků v roce 2013, u dvou sledovaných samců překrývání ukazuje na návštěvy u samice 29106. Domovské okrsky samic se překrývaly jenom s okrsky samců, nikoliv navzájem. Okrsek samice 564889 se zpočátku překrývalo s norou samce 608347, po orbě se však pozorovaní jedinci přesunuli jinam a později jsem zaznamenala jen ojedinělou návštěvu samcem.

Denní využívání nor

V roce 2012 bylo zaznamenáno 84 norových systémů, z nichž ale podle výsledků odchyťů bylo aktivních jen 45. V roce 2013 bylo nalezeno 55 norových systémů a z toho podle bylo odchyťů aktivních 42 (Bäuerová 2012, 2014).

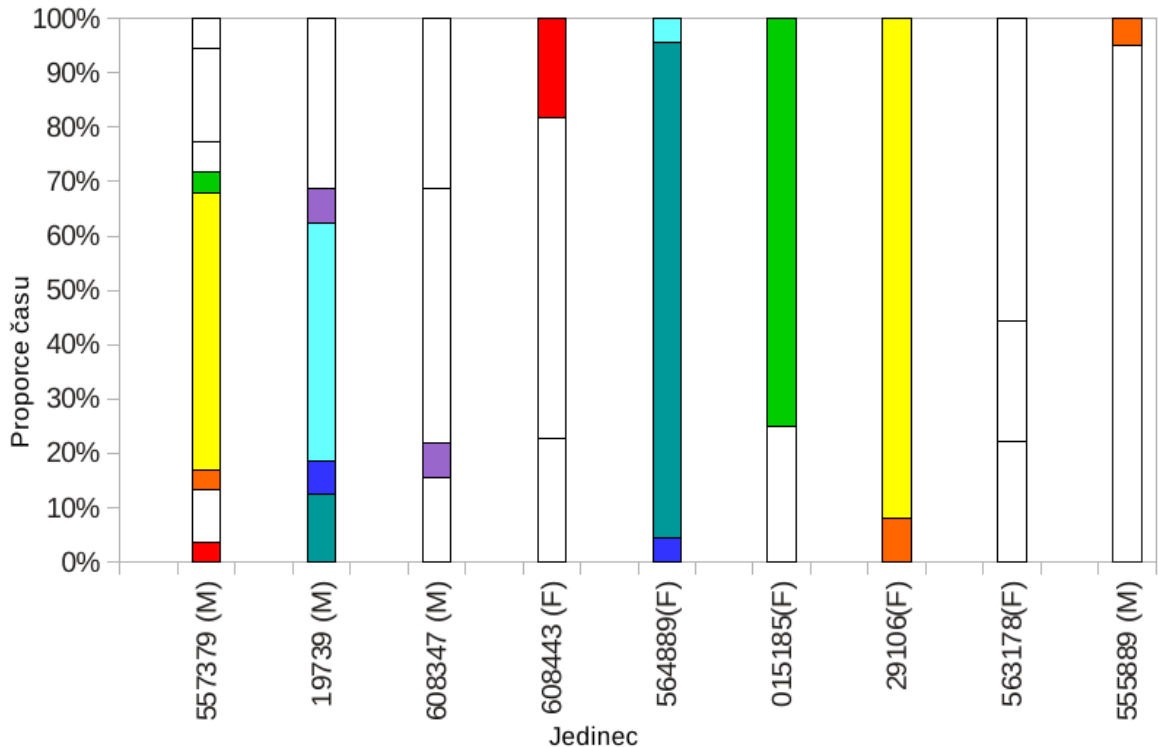


Obr. 7: Změny využívání nor v týdenních intervalech během sezony 2013. Růžová – samice, modrá – samci, žlutá – průměr všech sledovaných jedinců.

Samice využívali nejvíc nor koncem května-začátkem června (Obr. 7), pravděpodobně ještě před porodem prvního vrhu – první mláďata byla odchycena ve třetím týdnu června. Aktivita samců neměla tak jasná maxima.

Sledovaní jedinci byli ve vzájemném kontaktu (Obr. 8), samci více navštěvovali samice, ale došlo i ke kontaktu dvou samců. Samec 608347 byl pravděpodobně odehnán ze své nory samcem 19739. Samec 68347 a 557379 navštěvovali stejnou samicí 29106. Samec 557379 a Samec 557379 využíval přes den 8 nor, z toho 4 společně se samicemi 608443, 29106 a 15185. Samec 19739 využíval 5 nor, z toho 4 společně se samicemi 564889 a 608347.

Podle grafů (Obr. 9) samci preferují 1 nebo 2 nory ze všech, ve kterých stráví nejvíc času buď nepřetržitě, nebo se k nim nejčastěji vrací.



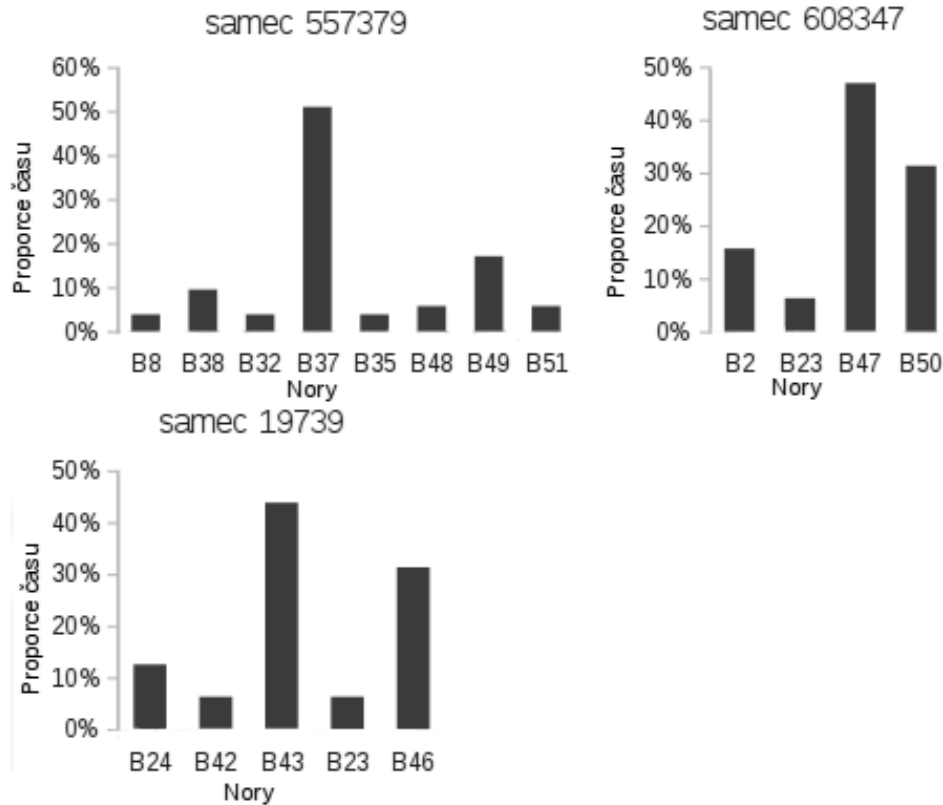
Obr. 8: Denní využívání nor sledovanými jedinci v procentech celkového času sledování. Barevně jsou označeny nory navštívené více jedinci. Jedinci jsou označeny číslem čipu a pohlavím: M - samec, F - samice.

Dospělý samec 557379 udržoval velký areál. Během dvou měsíců využíval 8 nor a minimálně 16krát se přesunul. Ze všech kdy sledovaných jedinců vykazoval největší aktivitu, navštěvoval 4 samice a pohyboval se na větší vzdálenosti, najednou 300 až 400 m.

Samec 608347 během jednoho měsíce využíval 4 nory a změnil noru 5krát. Původně obýval území blízko samice 564889, 2. a 3. července však plochu dvakrát po sobě zaorali – po první orbě vchod do své nory ještě obnovil, po druhé se však přestěhoval mimo areál univerzity, směrem na jihovýchod. Stalo se to ještě před začátkem sběru dat pro telemetrii, takže to měření neovlivnilo. Novou noru si vyhrabal blízko plotu v houštině topinamburu, kopřivy a svízele, kde vegetace dosahovala až 2 m výšky. V této noře strávil nejvíc času během sledování, i když si vytvořil ještě jednu v železniční náspu kolejí, 160 m na jih. Přesouval se až 240 m během jedné noci.

Samec 19739 během jednoho měsíce využíval 5 nor a přesunul se 5krát. První 4 nory ležely blízko k sobě, poslední se však nacházela mimo areál univerzity, 350 m

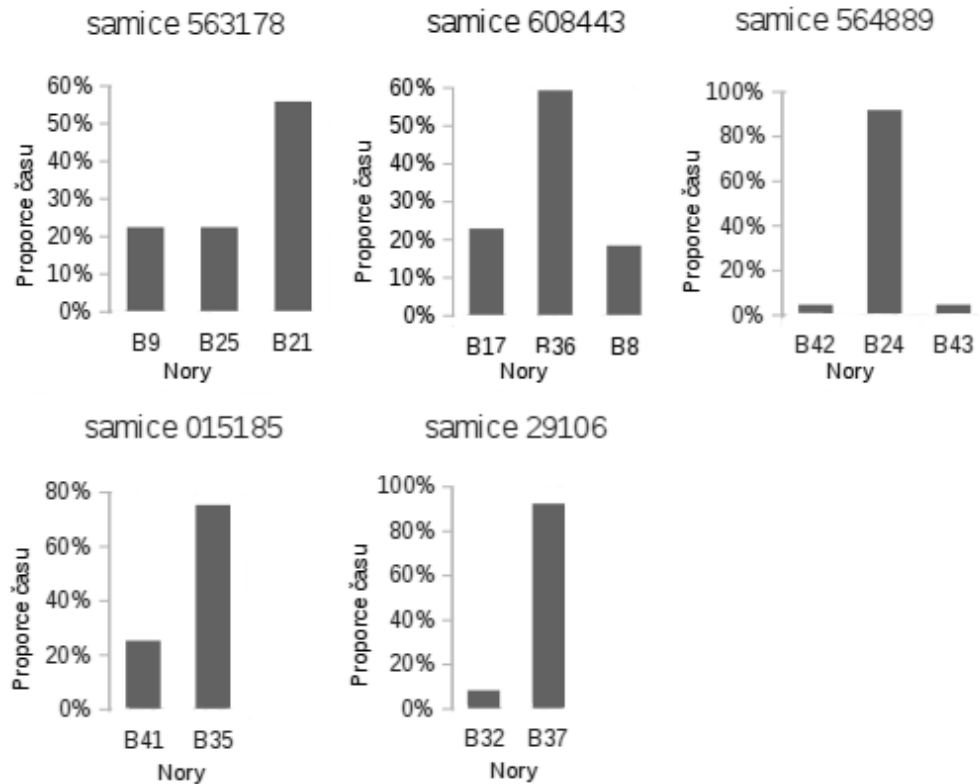
směrem na severovýchod. Po týdnu však náhle zmizel a jeho vysílačka byla nalezena asi 400 m dále na severovýchod, v houštině keřů za malými rodinnými domy. Nebyly patrné stopy krve, srsti nebo mršiny, které by vysvětlovaly nález. Nejdelší přesun byl tedy 350 nebo 400 m.



Obr. 9: Denní využívání nor samcemi - střídané nory a délka pobytu v nich v procentech z celkového času sledování

Samice 608443 využívala 3 nory a střídala je 9krát. Je ale důležité poznamenat, že všechny přesuny spadaly na poslední týden května a první týden června, poté zůstala dva týdny na místě. Nakonec zmizela beze stopy a nepovedlo se mi najít ji ani její vysílačku – buď došlo k poruše přístroje a následnému přesunu, nebo mohla být ulovena a odnesena příliš daleko predátorem. Nejdelší přesun samice byl 160 m.

Samice 563178 využívala 3 nory a přesunula se 3krát. Nešťastně se zamotala vysílačkou do vegetace v blízkosti později objevené nory samce 608347 a uhynula. Hustá vegetace totiž silně ztlumila signály vysílačky, takže jsem jí nenašla včas. Nejdelší přesun samice byl 70 m, jestli vzdálenost mezi poslední známou norou a místem úhynu urazila najednou, tak 230 m.



Obr. 10: Denní využívání nor samcemi - střídané nory a délka pobytu v nich v procentech z celkového času sledování

Samice 564889 střídala 3 nory a přesunula se 2krát, jelikož však byla čerstvě po porodu v době označení, víc než tři týdny strávila v jedné noře a přesunula se jen těsně před označením a po ukončení večerních měření, po orbě. Během doby sledování se nevzdálila od nory více než 50 m. Byla nalezena mrtvá nedaleko od třetí nory, pravděpodobně sražena zemědělskou technikou.

Samice 015185 využívala 2 nory a přesunula se pouze jednou, když kvůli orbě přišla o první noru. Byla krátce po zahájení sledování zakousnuta psem.

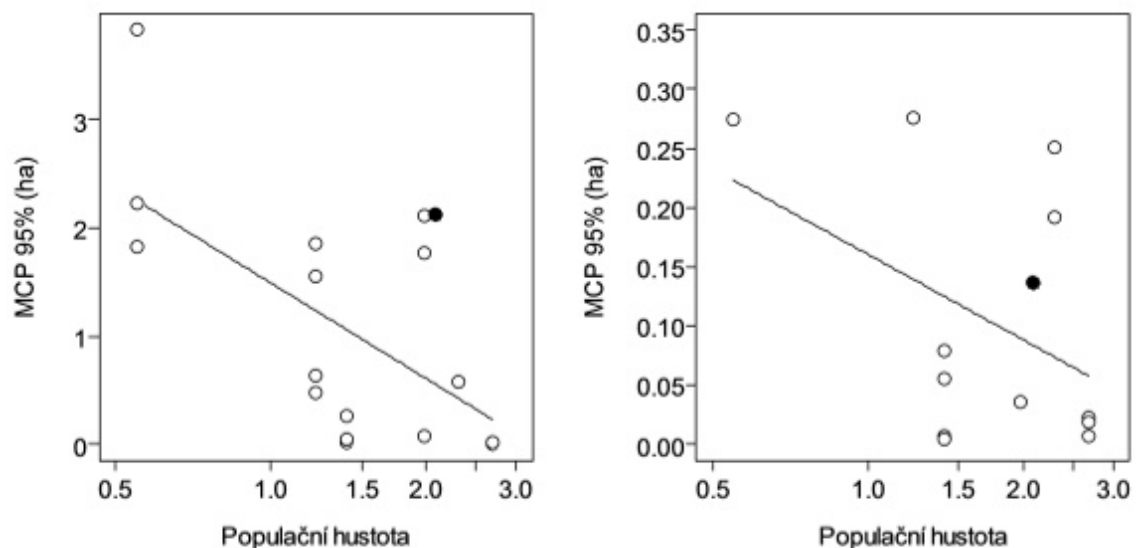
Samice 29106 využívala 2 nory a přesunula se pouze jednou, po zbytek sledování bydlela v noře na haldě kompostu. Nejdélší přesun mezi norami byl 310 m.

Délka kontinuálního pobytu v jedné noře byla 1–23 dnů u samic a 1–10 dnů u samců. Samice strávily v průměru v jedné noře 8,7 dnů, samce 5,94 dnů. Střídání nor bylo častější u samic, kteří se přesunuli průměrně 10,5 krát, oproti samicím, které střídaly nory průměrně 3,8 krát, intenzita střídání nor u samic bylo vyšší začátkem sezony.

Závislost na hustotě

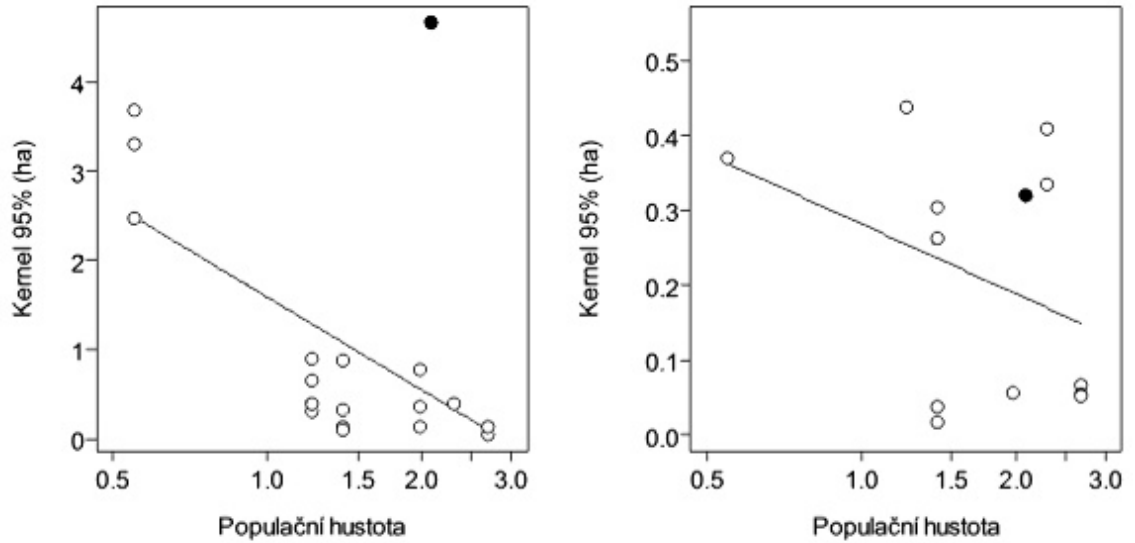
V případě obou metod odhadu negativní závislost na hustotě byla statisticky průkazná jen pro samce, pro samice nikoliv. Z grafů byli vyloučeny odlehlé hodnoty dvou jedinců : samce 557379 a samice 29106, s domovskými okrsky přesahujícími 4 ha.

Lineární regrese pro odhady získané MCP metodou (obr. 11) prokázala, že populační hustota může statisticky významně ovlivnit velikost domovského okrsku u samců ($F(1, 17) = 9.05, p = 0.008$) a změna populační hustoty vysvětluje 30.9% variability ve velikosti domovských okrsků. Regresní rovnice: předpovídaná velikost domovských okrsků = $1.49 - 1.27 x$ (změna hustoty populace na 1 ha). U samic závislost není statisticky průkazná ($F(1, 11) = 2.53, p = 0.140$).

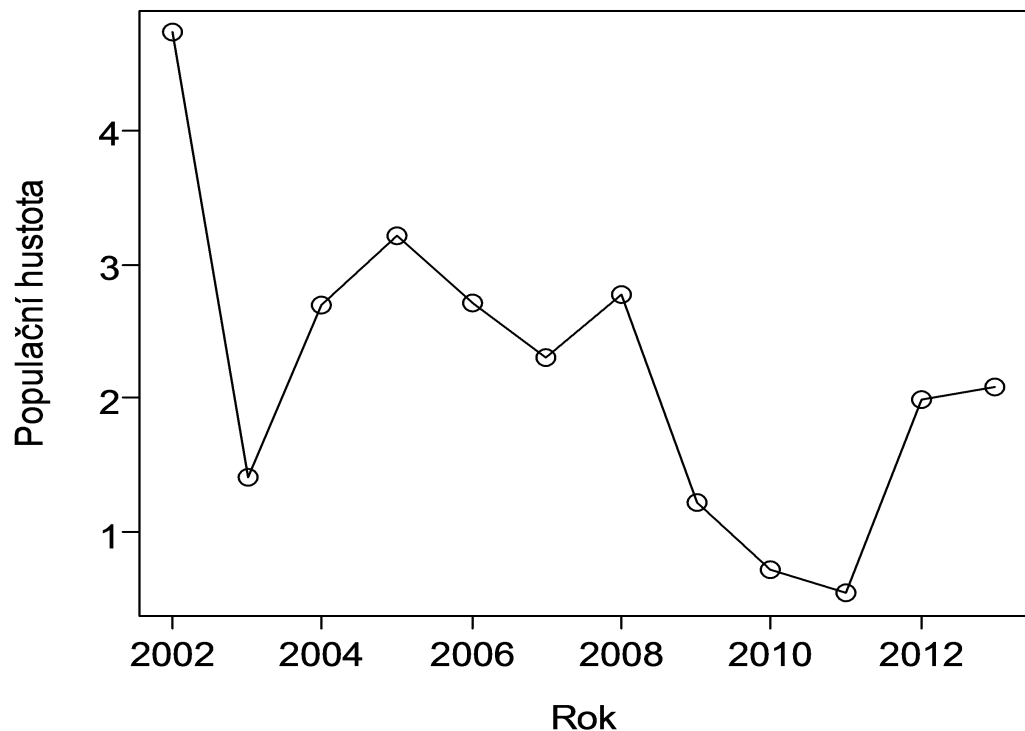


Obr. 11: Závislosti velikosti domovských okrsků na populační hustotě testované lineární regresí pro 95% odhady získané MCP metodou pro samce (vlevo) a pro samice (vpravo). Černé body vyznačují moje měření. Populační hustota je vynesena na logaritmické škále.

Lineární regrese pro odhady získané kernelovou metodou (obr. 12) udává silnější závislost u samců ($F(1, 17) = 7.36, p = 0.015$) a změna populační hustoty vysvětluje 26.1% variability ve velikosti domovských okrsků. Regresní rovnice: předpovídaná velikost domovských okrsků = $1.59 - 1.50 x$ (změna hustoty populace na 1 ha). U samic závislost není statisticky průkazná ($F(1, 11) = 2.527, p = 0.140$).



Obr. 02: Závislosti velikosti domovských orsků na populární hustotě testované lineárnou regresí pro 95% odhady získané kernelovou metodou pro samce (vlevo) a pro samice (vpravo). Černé body vyznačují moje měření. Populační hustota je vynesena na logaritmické škále.



Obr. 13: Meziroční změny populační hustoty křečka polního v přírodní populaci v areálu Holice

Diskuse

Ačkoliv populace křečka polního jsou na ústupu v celé Evropě a jemu proto věnována v posledních letech velká pozornost, jsme relativně málo informováni o jeho prostorovém chování (Weinhold 2008). V předložené práci jsem se proto zabývala odhady velikosti domovských okrsků radiotelemetrickou metodou. Současně jsem se zaměřila na využívání norových systémů v průběhu dne. Zjistila jsem, že průměrná velikost domovských okrsků v 2013 bylo u samců 6,59 ha, což bylo podstatně více než průměr okrsků samic 2,42 ha. V případě samců závislost velikosti domovských okrsků se ukázala být statisticky průkazná, u samic nikoliv. Překrývání domovských okrsků jsem pozorovala nejen mezi jedinci opačného pohlaví. Získané poznatky doplňují informace o prostorovém chování a přináší nová data o využívání norových systémů v bílé části dne.

V případě obou pohlaví jsem pozorovala neobvykle velké odhady okrsků – samici s domovským okrskem o 4,70 ha a samce s okrskem o 11,07 ha. Velikost domovských okrsků ostatních jedinců se shoduje s hodnotami uváděnými v literatuře. Velikost okrsku je závislá na pohlaví, věku a na populační hustotě. Stubbe a Stubbe (1998) udává hodnoty u březích samic 0,060 ha, u kojících/rozmnožujících se (breeding) samic 0,048 ha a u samic žijících se svými mláďaty asi 0,042 ha. Když se mláďata osamostatní, mladé samice mají domovské okrsky velké 0,21 ha a samci 0,25 ha.

Zahraniční autoři uvádějí různé odhady naměřené u různých populací. Kayser (2002) uvádí, že křečci v průběhu sezóny mnohokrát mění a rozšiřují své domovské okrsky a udává hodnoty mediánů 1,85 ha pro samce a 0,22 ha pro samice při 95 % pravděpodobnosti. Kupfernagel uvádí s 95 % pravděpodobností velikosti 0,33–4,12 ha pro samce a 0,01–0,57 ha pro samice, 3 ha pro samce a 0,35 ha pro samice a jako 100%

domovský okrsek 1,66–2,48 ha u samců a 0,22–0,44 ha u samic (Kupfernagel 2003, 2007, 2008) z různých let. Podle Losingera (2002) je domovský okrsek samců velký 2,978 ha a u samic je to 0,55 ha. Průměrná velikost domovského okrsku v německých populacích byla odhadnuta metodou minimálních konvexních polygonů se 100% pravděpodobností výskytu na 1,7 ha pro samce a 0,44 ha pro samice (Weinhold 1998).

První odhady domovských okrsků metodou MCP s 100% pravděpodobností z lokality pocházejí z let 2003 a 2004. Průměrné velikosti domovského okrsku byly 0,06 ha pro samce a 0,03 ha pro samice. Byly však vypočteny z dat získaných za pouhých 10 dnů, co může vysvětlit, proč jsou hodnoty tak malé (Zifčák 2005).

Odhady Červinkové z roku 2007 udávají průměrnou velikost okrsků 0,58 ha pro samce a 0,22 ha pro samice (Červinková 2008). V pokračování své práce z roku 2009 odhadla metodou MCP s 95 % pravděpodobností domovské okrsky 0,27-1,8 ha pro samce a 0,27 ha pro samice, kernelovou metodou 0,29-0,9 ha pro samce a 0,43 ha pro samici (Červinková 2011). Sledovala jedince minimálně měsíc.

Diplomová práce Petrové z roku 2011 uvádí odhady metodou MCP s 95 % pravděpodobností 1,82–3,83 ha pro samce a 0,27 ha pro samici, kernelovou metodou 2,47–3,68 ha pro samce a 0,37 ha pro samici. Délka sběru dat nejméně 4 týdny (Petrová 2012).

Průměrná velikost domovských okrsků na základě mých dat z 2012 metodou 95% MCP vychází pro samici 0,044 ha a pro samce 1,26 ha, metodou kernelovou 0,11 ha pro samici a 1,27 ha pro samce. Odhady z roku 2013 metodou 95% MCP vedly k výsledku 2,41 ha pro samice a 6,59 ha pro samce, zatímco kernelová metoda k hodnotám 3,45 ha pro samice a 11,89 ha pro samce. Tyto hodnoty však jsou kvůli jedincům s neobvyklým chováním zavádějící, protože hodně zvyšují průměry. Pro jednotlivé jedince odhady metodou 95% MCP vyšly na 11,07 a 2,12 ha u dvou samců a 0,14 a 4,71 ha v případě samic. S výjimkou jedinců s okrskem přesahujícím

domovský okrsek 1,66–2,48 ha u samců a 0,22–0,44 ha u samic (Kupfernagel 2003, 2007, 2008) z různých let. Podle Losingera (2002) je domovský okrsek samců velký 2,978 ha a u samic je to 0,55 ha. Průměrná velikost domovského okrsku v německých populacích byla odhadnuta metodou minimálních konvexních polygonů se 100% pravděpodobností výskytu na 1,7 ha pro samce a 0,44 ha pro samice (Weinhold 1998).

První odhady domovských okrsků metodou MCP s 100% pravděpodobností z lokality pocházejí z let 2003 a 2004. Průměrné velikosti domovského okrsku byly 0,06 ha pro samce a 0,03 ha pro samice. Byly však vypočteny z dat získaných za pouhých 10 dnů, co může vysvětlit, proč jsou hodnoty tak malé (Zifčák 2005).

Odhady Červinkové z roku 2007 udávají průměrnou velikost okrsků 0,58 ha pro samce a 0,22 ha pro samice (Červinková 2008). V pokračování své práce z roku 2009 odhadla metodou MCP s 95 % pravděpodobností domovské okrsky 0,27-1,8 ha pro samce a 0,27 ha pro samice, kernelovou metodou 0,29-0,9 ha pro samce a 0,43 ha pro samici (Červinková 2011). Sledovala jedince minimálně měsíc.

Diplomová práce Petrové z roku 2011 uvádí odhady metodou MCP s 95 % pravděpodobností 1,82–3,83 ha pro samce a 0,27 ha pro samici, kernelovou metodou 2,47–3,68 ha pro samce a 0,37 ha pro samici. Délka sběru dat nejméně 4 týdny (Petrová 2012).

Průměrná velikost domovských okrsků na základě mých dat z 2012 metodou 95% MCP vychází pro samici 0,044 ha a pro samce 1,26 ha, metodou kernelovou 0,11 ha pro samici a 1,27 ha pro samce. Odhady z roku 2013 metodou 95% MCP vedly k výsledku 2,41 ha pro samice a 6,59 ha pro samce, zatímco kernelová metoda k hodnotám 3,45 ha pro samice a 11,89 ha pro samce. Tyto hodnoty však jsou kvůli jedincům s neobvyklým chováním zavádějící, protože hodně zvyšují průměry. Pro jednotlivé jedince odhady metodou 95% MCP vyšly na 11,07 a 2,12 ha u dvou samců a 0,14 a 4,71 ha v případě samic. S výjimkou jedinců s okrskem přesahujícím

4 ha, odstraněných i z testování závislosti na populační hustotě, odhadnuté velikosti spadají do rozmezí uvedených u většiny autorů.

Metodika studií na lokalitě se liší nejen počtem získaných fixů, ale i způsobem a délkou sběru dat, což neumožňuje efektivní srovnání výsledků s odhady populační hustoty. Jednou z příčin velkých rozdílů odhadů může být i to, že domovský okrsek vypočítaný se 100% nebo 99% pravděpodobností je silně citlivý k odlehlým lokalizacím a může poskytnout nadhodnocený výsledek (Zifčák 2005).

Překrývání se domovských okrsků

Překrývání domovských okrsků dvou samců lze pravděpodobně vysvětlit tím, že samec 557379, který měl podle odhadů okrsek o velikosti 12 ha, nedokázal úspěšně zabránit samci 608347 v přístupu k samici 29106, kterou oba navštěvovali. Samec 557379 totiž podle telemetrických dat byl v kontaktu s dalšími třemi samicemi, což by mohl snižovat efektivitu hlídání partnerek.

V roce 2014 a 2015 došlo k drastickému poklesu populace – mortalita nebo emigrace vzrostla z neznámých důvodů a úbytek jedinců způsobil nízkou natalitu. Počty v následujícím roce nebyly doplněny. Mezi možné důvody patří stavba budov a blízkého holického lesoparku, kvůli které se postavilo nové oplocení. Zemědělská půda byla proměněna v jednotvárnou travnatou plochu, a postaveny byly i další ploty v areálu univerzity, původně smyšlené jako ochrana proti zajícům. Tato fragmentace a zmenšování životního prostoru by mohla vést k poklesu migrace, jelikož se zvyšujícím množstvím překážek, zvětšující se vzdáleností mezi vhodnými plochami a zmenšováním ploch snižuje šanci zvířat na úspěšné nalezení nového teritoria. Stupeň fragmentace ovlivňuje, jaké procento zvířat zvolí rozptylování/migraci (Travis a Dytham, 1999).

Denní využívání nor

Údajů o denním využívání nor je v literatuře. Existují záznamy o počtech, nikoliv však o využívání nor během dne, jako je střídání a délka pobytu v nich, lze tedy srovnávat pouze počty nor. Jak uvádí Weinhold (2008), křečci využívali více nor, jejichž počet na sledované lokalitě podle telemetrických dat pohyboval mezi 2 a 8. Průměrný počet nor u samic byl pak 2,60 a pro samce 5,67.

Údaje z předcházejících studií ze stejné lokality udávají z roku 2002 (odchyty) průměrný počet využívaných nor pro samice 1,4 a pro samce 1,2 nor, z 2003 pro samice 3,75 a pro samce 2,5 (radiotelemetrie i odchyty), z roku 2004 pro samice 1,1 a samce 1 (Zifčák 2005), z roku 2009 2,03 pro samice a 2,55 pro samce (Havránek 2010). To je rozmezí 1,1-3,75 u samic a 1-2,55 u samců. Weinhold (1998) uvádí 5 nor pro samce a 2 pro samice, Kayser (2002) ještě vyšší počty, 9,6 pro samce a 3,6 u samic.

Mnou získané počty jsou v souladu s Weinholdovými hodnotami. Počet využívaných nor ale bude záviset na době a délce sledování. Intenzita využívání se totiž zjevně mění v průběhu sezony, hlavně v případě samic, které mohou střídat nory před a po reprodukci. Podle Kayserové (2002) dochází k největšímu střídání norových systémů v červenci, což se potvrdilo částečně, jen u samců.

Jak to bylo v moji předchozí bakalářské práci navrhované, zvířata byla lokalizována přes den víckrát, střídání nory však bylo pozorované pouze jednou, začátkem sledování, u samice 608443. Jelikož její aktivita přes den později nebyla pozorována, tento přesun pravděpodobně předcházelo dobu výchovy mláďat.

Závislost na populační hustotě

Závislost na populační hustotě byla průkazná jen u samců, což je v souladu s pohlavním dimorfismem druhu – samice vybírají především zdroje k výchovu mláďat, o které se musí starat a nestřídají nory, dokud se mladé neosamostatní. Udržují si tedy domovský

okrsek potřebný k obstarání potravy. Samci oproti tomu investují do počtu páření a tak následují samice. Větší domovské okrsky mohou být následkem schopnosti monopolizovat více samic při menší konkurenci, nebo větší vzdáleností samic při nižších populačních hustotách. Jak se zvyšuje populační hustota, okrsky samic jsou jednak blíže k sobě, jednak je interakce mezi soupeři častější, což znamená větší šanci poranění, kastrace nebo smrtelného zranění konkurentem při soubojích. Při vysokých hustotách může být monopolizace více samic neekonomické. Při vyšších hustotách je taky silnější predace, takže pohyb na větší vzdálenosti může být riskantnější, stejně nebezpečí přenosu patogenů se zvyšuje.

Velké rozdíly v odhadech mohou být způsobené více faktory. Jednak odlišnou metodikou – doba sběru dat, počet získaných fixů i metoda odhadu se může lišit v jednotlivých letech, např. Žifčák (2005) vyhodnocoval data po 10 dnech a požil 100% MCP, kým já měla dobu sledování 3 týdny a 50 fixů v roce 2012 a 80 fixů v 2013. Také to mohlo být způsobené odlišnou osobností sledovaných jedinců, což reakci na populační hustotu může ovlivnit (Cote and Clobert 2007). Jisté je, že vyloučený samec 557379 udržoval velký areál, během dvou měsíců využíval 8 nor a minimálně 16krát se přesunul, opakovaně se vracel ke dvěma preferovaným norám. V případě vyloučené samice se mohlo jednat o nějakou nemoc, jelikož se vůbec nevyhýbala moji přítomnosti při natahování pastí. Její pohyb mohla také ovlivnit horší dostupnost potravy a úkrytu v okolí kompostu.

V roce 2014 nebyla získána nová data – vyzkoušené menší vysílačky Pip sice by znamenaly pro křečky menší zátěž, ale v terénu se neusvědčily. Dosah vysílaček nad zemí bez vegetace byl jen 70 metrů, tato vzdálenost však dramaticky poklesla, když se vysílačka nacházela v podzemí. Po prvním přesunu zvířete do nové, neznámé nory bylo prakticky nemožné ji najít s průměrným dosahem vysílačky 7–10 m. Jelikož křečci jsou schopni během jedné noci se přesunout až o 400–500 m a mohou mít nory

hluboké několik metrů, dosah nebyl dostatečný ani k triangulaci, ani k homing-in. Chybějící přístroje ani zvířata nebyly nalezeny ani po několika rozšířených hledáních a nechytly se během dalších odchytů. Je to nešťastné hlavně proto, že v roce 2014 došlo k prudkému poklesu velikosti populace a nemohli jsme určit hlavní příčinu úbytku zvířat. Podle trusu, několika ulovených křečků a záznamů z fotopastí předpokládáme, že jednou z příčin byla predace lasicovitými šelmami, důkazy jsou však nepřímé.

Studium přineslo zajímavé výsledky, které spolu s hodnotami z dřívějších prací na této lokalitě ukazují, že velikost domovského okrsku křečka polního se liší nejen v závislosti na pohlaví, ale u samců také v závislosti na populační hustotě.

Souhrn

V prezentované diplomové práci jsem se zabývala radiotelemetrickým studiem domovských okrsků v přirozené populaci křečka polního na lokalitě v Olomouci-Holici a modelováním jejich závislosti na populační hustotě. K odhadům byla použita metoda nejmenšího konvexního polygonu a metoda kernelová. Během studia jsem došla k následujícím závěrům:

1. Velikost domovského okrsku stanovená metodou 95% minimálních konvexních polygonů pro samici byla 2,42 ha a pro samce průměrně 6,60 ha. To jsou nejvyšší odhady za celou dobu sledování tohoto populace, způsobené však patrně neobvyklým chováním dvou jedinců.
2. Domovský okrsek každého křečka se překrýval s okrskem jiného jedince. Docházelo k překrývání domovských okrsků dvou sledovaných samců, nejen k překrývání okrsků samce a samice.
3. Počet využívaných domovských nor se pohyboval mezi 2 až 8, průměrný počet nor pro jedince byl 2,6 pro samice 5,67 pro samce. Většina samic střídala nory jen po delším období, u samců se ve většině případů šlo o postupné přesouvání se, s náznakem komplexnějšího přemísťování se. Střídání nor probíhalo u samic nejvíce koncem května-začátkem června a u samců ještě v červenci, asi měsíc po prvním vrcholu.
4. Negativní závislost velikosti domovského okrsku na populační hustotě byla průkazná u samců, u samic nikoliv.

Literatura

BRÄUEROVÁ D. 2012. Demografie křečka polního v populaci na periferii Olomouce [bakalářská práce]. Olomouc: Univerzity Palackého, PřF. 41 s.

BRÄUEROVÁ D. 2014. Demografické parametry a maticový model pro populační dynamiku křečka polního [diplomová práce]. Olomouc: Univerzita Palackého, PřF. 49 s.

BIHARI Z. 2004. Changes in the distribution of hamster (*Cricetus cricetus*) in Hungary during the past fifty years. *Természettudományi Közlemények* 11: 559–566.

CALENGE C. 2011. Home range estimation in R: the adehabitatHR package. Dostupné z: <http://www.r-project.org/>

ČERVINKOVÁ J. 2008. Proměnlivost v prostorovém chování křečka polního [bakalářská práce]. Olomouc: Univerzita Palackého, PřF. 32 s.

ČERVINKOVÁ J. 2011. Stanovení prostorového chování křečka polního telemetrickou metodou [diplomová práce]. Olomouc: Univerzita Palackého, PřF. 48 s.

CHESSON P. 1998. Making sense of Spatial Models in Ecology in *Modeling Spatiotemporal Dynamics in Ecology*. Verlag and Landes Bioscience: 151-166.

COTE J. and CLOBERT J. 2007. Social personalities influence on natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 383–390.

DANTZER B., BOUTIN S., HUMPHRIES M.M. and McADAM A.G. 2012. Behavioural responses of territorial red squirrels to natural and experimental variation in population density. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66: 865–878.

DOLÍNKOVÁ K. 2010: Stanovištní preference křečka polního s využitím telemetrických dat [diplomová práce]. Olomouc: Katedra geologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci. 62 s.

Ecological Software Solutions LLC official website [online]. 1999-2013. [cit. 30.09.2015]. Dostupné z: <http://www.ecostats.com>

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

ERLINGE S., HOOGENBOOM I., AGRELL J., NELSON J. and SANDELL M. 1990. Density-related home-range size and overlap in adult field voles (*Microtus agrestis*) in southern Sweden. *J. Mammal.* 71: 597–603.

Followit AB official website [online]. 1999-2014. [cit. 17. 12. 2015]. Dostupné z: <http://wildlife.followit.se/>

- FORRESTER G.E. and STEELE M.A. 2004. Predators, prey refuges, and the spatial scaling of density-dependent prey mortality. *Ecology* 85(5): 1332–1342.
- GÓRECKI A. 1977. Energy flow through the Common Hamster population. *Acta Theriol.* 22: 25–66.
- GRAHN M. 1990. Seasonal changes in ranging behaviour and territoriality in the European jay *Garrulus g. glandarius*. *Ornis. Scandinavica* 21: 195–201.
- GRULICH I. 1975b. Populační exploze křečka polního (*Cricetus cricetus* L.) – na východním Slovensku v roce 1971. *Zprávy ÚKZÚZ* 16(9): 15–23.
- GRULICH I. 1980: Populationsdichte des Hamsters (*Cricetus cricetus*, Mamm) - *Acta Sc. Nat. Brno*, 14 : 6. 1-44.
- GRULICH I. 1986: The reproduction of *Cricetus cricetus* (Rodentia) in Czechoslovakia - *Acta Sc. Nat. Brno*, 20 : 5-6, 1-56.
- HAVRÁNEK M. 2006. Využití norových systémů v přírodní populaci křečka polního (*Cricetus cricetus* L.) [bakalářská práce]. Olomouc, Univerzita Palackého, PřF.
- HAVRÁNEK M. 2010. Demografie a využití norových systémů v přírodní populaci křečka polního (*Cricetus cricetus* L.) [diplomová práce]. Olomouc, Univerzita Palackého, PřF.
- HEGYELI Zs., KECSKÉS A. , KORBUT Z. and BANASZEK A. 2015. The distribution and genetic diversity of the common hamster, *Cricetus cricetus* in Central and Western Romania. *Folia Zoologica* 64 (2): 173-182.
- HUFNAGL S., FRANCESHINI-ZINK C. and MILLESI E. 2011. Seasonal constraints and reproductive performance in female Common hamsters (*Cricetus cricetus*). *Mammalian Biology* 76 (2): 124-128.
- [IUCN] INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE 2008. *Cricetus cricetus*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species [online]. Version 2012.3.1 [cit. 03. 12. 2015]. Dostupné z: www.iucnreslist.org
- KAYSER A. 2002. Populationsökologische Studien zum Feldhamster *Cricetus cricetus* (L., 1758) in Sachsen-Anhalt. – Dissertation, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg.
- KEELEY E.R. 2000. An experimental analysis of territory size in juvenile steelhead trout. *Anim Behaviour* 59(3): 477-490.
- KJELLANDER P., HEWISON A.J., LIBERG O., ANGIBAULT J.M., BIDEAU E. and CARGNELUTTI B. 2004. Experimental evidence for density-dependence of home-range size in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): a comparison of two long-term studies. *Oecologia* 139(3): 478-85.

KOKKO H. and RANKIN D.J. 2006. Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 361(1466): 319–334.

KORBUT Z., RUSIN M.YU. and BANASZEK A. 2013. The distribution of the common hamster (*Cricetus cricetus*) in Western Ukraine. *Zool. Pol.* 58 (3–4): 99–112.

KUPFERNAGEL C. 2003. Raumnutzung umgesetzter Feldhamster *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758) auf eine Ausgleichsfläche bei Braunschweig. *Braunschweiger Naturkundliche Schriften* 6 (4): 875–887.

KUPFERNAGEL C. 2007. Populationsdynamik und Habitatnutzung des Feldhamsters (*Cricetus cricetus*) in Südost-Niedersachsen. Ökologie, Umsiedlung und Schutz [Dissertation]. Braunschweig: Technische Universität Carolo-Wilhelmina. 115 s.

KUPFERNAGEL C. 2008. Movements in translocated common hamsters (*Cricetus cricetus*). *Biosystematics and Ecology Series No. 25, The Common Hamster (Cricetus cricetus): Perspectives on an endangered species.* Austrian Academy Press, Vienna. s. 27–36.

LA HAYE M.J.J. , NEUMANN K. and KOELEWIJN H.P 2012. Strong decline of gene diversity in local populations of the highly endangered Common hamster (*Cricetus cricetus*) in the western part of its European range. *Conservation Genetics* 13: 311–322.

MACHALOVÁ M. 2013. Habitatové preference u křečka polního [diplomová práce]. Olomouc, Univerzita Palackého, PřF. 36 s.

MACHALOVÁ M. 2015. Meziroční změny habitatových preferencí křečka polního [bakalářská práce]. Olomouc, Univerzita Palackého, PřF. 48 s.

MATTHYSEN E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28: 403–416.

[MESR] Ministry of Environment of the Slovak Republic 2005. Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats, general report 2001–2004. Slovak Republic, October 2005.

MILLSPAUGH J.J. and MARZLUFF J.M. 2011. *Radio Tracking and Animal Populations.* Academic Press. 474 s.

NECHAY G. 2000. Status of Hamsters: *Cricetus cricetus*, *Cricetus migratorius*, *Mesocricetus Newtoni* and other hamster species in Europe. Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats, Nature and Environment Series, No.

NECHAY G., HAMAR M., GRULICH I. 1977: The Common Hamster (*Cricetus cricetus* L.) : a Review -EPPO Bull. 7 : 2. pp. 255–276.

- NIETHAMMER J. 1982: *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758) - Hamster (Feldhamster). - In: Niethammer, J., Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, Bd. 2/I, Rodentia II: 7-28. Wiesbaden.
- OSTFELD R.S. and CANHAM C.D. 1995. Density-dependent processes in meadow voles: an experimental approach. *Ecology*, 76(2): 521-532.
- PETROVÁ I. 2012. Velikost domovského okrsku křečka polního stanovená telemetrickou metodou [diplomová práce]. Olomouc, Univerzita Palackého, PřF. 42 s.
- R Core Team 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Dostupné z: <http://www.R-project.org/>.
- RAMSEY D., SPENCER N., CALEY P., EFFORD M., HANSEN K., LAM M. et al. 2002. The effects of reducing population density on contact rates between brushtail possums: implications for transmission of bovine tuberculosis. *J. Appl. Ecol.* 39: 806–818.
- RUSIN M., BANASZEK A. and MISHTA A.V. 2013. The common hamster (*Cricetus cricetus*) in Ukraine: evidence for population decline. *Folia Zoologica* 62(3): 207-213.
- ŠÁLEK M., DRAHNÍKOVÁ L. and TKADLEC E. 2015. Changes in home range sizes and population densities of carnivore species along the natural to urban habitat gradient. *Mammal Review* 45: 1–14.
- SANCHEZ J.N. and HUDGENS B.R. 2015. Interactions between density, home range behaviors, and contact rates in the Channel Island fox (*Urocyon littoralis*). *Ecol Evol.* 5(12): 2466–2477.
- SCHMELZER E. and MİLLESI E. 2008: Activity patterns in a Population of European hamsters (*Cricetus cricetus*) in an urban environment. In: *Proceedings of the 11th Meeting of the International Hamsterworkgroup*, vol. 2003, Budapest, Hungary: 19-22.
- SCHOENER T.W. and SCHOENER A. 1982. Intraspecific variation in home-range size in some anolis lizards. *Ecology* 63: 809–823.
- SELUGA K. 1996: Untersuchungen zu Bestandssituation und Ökologie des Feldhamsters, *Cricetus cricetus* L., 1758, in den östlichen Bundesländern Deutschlands. - unveröff. Diplomarbeit Univ. Halle-Wittenberg.
- SIDOROV G.V., KASSAL B.YU., GONCHAROVA O.V., VAKHRUSHEV A.V. and FROLOV K.V. 2011. Theriofauna of Omsk region: game species of rodents. The monograph, Omsk, Science Publishers, "Amfora": 542.
- STUBBE M., STUBBE A., eds. 1998. Ökologie und Schutz des Feldhamsters. Halle/Saale: Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. Wissenschaftliche Beiträge. s.1–480.
- SZABÓOVÁ O. 2013. Velikost domovského okrsku a denní využívání nor u křečka polního [bakalářská práce]. Olomouc, Univerzita Palackého, PřF. 50 s.

TKADLEC E., HEROLDOVÁ M., VÍŠKOVÁ V., BEDNÁŘ M. and 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.

TRAVIS J.M.J. and DYTHAM C. 1999. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266(1420):723.

TREWHELLA W.J., HARRIS S. and McALLISTER F.E. 1988. Dispersal distance, home-range size and population density in the red fox (*Vulpes vulpes*): a quantitative analysis. *J. Appl. Ecol.* 25: 423–434.

VILLEMÉY A., BESNARD A., GRANDADAM J. and EIDENSCHENCK J. 2013. Testing restocking methods for an endangered species: Effects of predator exclusion and vegetation cover on common hamster (*Cricetus cricetus*) survival and reproduction. *Biological Conservation* 158: 147–154.

VOHRALÍK V. 1975: Postnatal development of the common hamster *Cricetus cricetus* (L.) in captivity. - *Rozpr. ceskoslov. Akad. ved.* 85 (9) : 1-48.

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 Mannheim-Heidelberg. Ruprecht – Karls – Universität Heidelberg, s. 1-159.

WEINHOLD U. 2008. Draft European Action Plan For the conservation of the Common hamster (*Cricetus cricetus*, L. 1758). Strasbourg: Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats. Standing Committee. 28th meeting, Strasbourg, 24–27 November 2008.

[WSFI] WILDLIFE AND SUSTAINABLE FARMING INITIATIVE 2009. How species conservation can be supported through rural development programmes. Fact sheet for hamster, *Cricetus cricetus*. s. 93-100.

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

ZIOMEK J. and BANASZEK A. 2011. The common hamster, *Cricetus cricetus* (L.) in the lower San river valley. *Zoologica Poloniae* 56/1-4: 49-58.

ZIFČÁK P. 2005 Prostorová aktivita křečka polního (*Cricetus cricetus*) [diplomová práce]. Olomouc: Univerzita Palackého, PřF. s. 1-61.