

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



Demografické parametry a maticový model pro populační dynamiku křečka polního

Dana Bräuerová

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 2014

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením prof. MVDr. Emila Tkadlece, CSc. a že jsem použila jen z uvedených pramenů a literatury.

V Olomouci dne 9. 5. 2014

.....

vlastnoruční popis

BRÄUEROVÁ D. 2014. Demografické parametry a maticový model pro populační dynamiku křečka polního [diplomová práce]. Olomouc: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř PřF UP v Olomouci. 49 s., česky.

Abstrakt

V posledních desetiletích došlo v západoevropských zemích značnému populačnímu poklesu křečka polního (*Cricetus cricetus*). Tento pokles byl pozorovaný i ve střední a východní Evropě. Pokles byl zaznamenán i u populací v České republice. Příčiny a mechanismy tohoto populačního poklesu nejsou zatím známy. Ve své diplomové práci se zabývám demografickými parametry a maticovým modelem pro populační dynamiku křečka polního. Výzkum křečka polního probíhal na okraji Olomouce, kdy metodou zpětného odchyty značených jedinců byla získána data pro analýzu demografických parametrů, především pro výpočet odhadu velikosti populace, pravděpodobnosti odchyty a přežívání. Dále jsem sestrojila jednoduchý maticový model křečka polního, podle kterého jsem na základě demografických dat provedla analýzu sensitivity a elasticity. Protože věková struktura populace křečka je velmi jednoduchá, použila jsem nejen tradiční předreprodukční přístup, ale také postreprodukční způsob konstrukce. Pro parametrizaci projekční matice jsem použila jak dlouhodobá data, která jsem měla od roku 2002, tak i literární údaje. Maximální elasticita byla zjištěna vždy k parametrům nejmladších věkových tříd: u předreprodukčního sčítání to byl reprodukční příspěvek u jednoletých, u postreprodukčního sčítání to byla pravděpodobnost přežívání subadultů. Konečná roční míra růstu na studované lokalitě je 0,895 (CI 0,847–0,946), což znamená, že populační početnost klesá ročně zhruba o 10 %. Konečná míra růstu podle matic je 1,06, ale ta je příliš optimistická. Zkoušela jsem i prošetřit jak se mění sensitivity na růst populace v příznivém a nepříznivém roce.

Klíčová slova: analýza senzitivity, elasticita, křeček polní, odhad přežívání, postreprodukční sčítání, projekční matice, předreprodukční sčítání, reprodukce

BRÄUEROVÁ D. 2014. Demographic parameters and matrix model for population dynamics of the common hamster [diploma thesis]. Olomouc: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology Science, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc. 49 pp., in Czech.

Abstract

During last decades, populations of the common hamster (*Cricetus cricetus*) in western countries have declined dramatically. The decline was then observed in central and eastern European countries as well, including the Czech Republic. Its causes and underlying mechanisms are poorly understood. In my thesis, I focused on demographic parameters and construction of matrix model to describe the dynamics of hamsters. Research of hamsters was carried out in a natural population on the periphery of city Olomouc. Using a capture–recapture method, long-term demographic data have been obtained, especially on population size, survival and capture probabilities. I developed a simple matrix model which was subsequently used in analysis of sensitivity to explore the influences of vital rates on population growth rate. Consisting of 2 classes, age structure for prebreeding census was quite simple. Hence, I also built a model for postbreeding census data to obtain matrix containing 3 classes. To parameterize projection matrix, I used long-term data collected since 2002 and data from literature. I found maximum elasticity of population growth to parameters of the youngest classes: it was fertility coefficient of one-year females for the prebreeding matrix whereas it was survival probability of subadult females in the postbreeding matrix. The mean finite rate of population growth rate observed on the study plot was 0,895 (CI 0,847–0,946), which corresponds to population decline of about 10% each year. The matrix models predicted finite population growth of 1.06 which seems to be too optimistic. I also explored how sensitivity of population growth rates changed in favourable and unfavourable years.

Key words: analysis sensitivity, elasticity, common hamster, estimate survival, matrix model, postreproduction census, prereproduction census, reproduction

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Pokles populační početnosti	1
1.2	Demografie křečka polního	2
1.3	Stav současné ochrany.....	5
1.4	Rozmnožování a vývoj	5
1.5	Výskyt a rozšíření.....	6
1.6	Maticové výpočty v demografii	8
1.7	Maticové modely a grafy životního cyklu.....	9
1.8	Analýza senzitivity	13
2	Cíle práce	15
3	Materiál a metody	16
3.1	Popis studované lokality.....	16
3.2	Metoda zpětného odchyty značkových jedinců.....	17
3.3	Odhad demografických parametrů	19
3.3.1	Odhad Jollyho a Sebera.....	19
3.3.2	Metoda enumerační	20
3.3.3	Průměrná míra růstu populace	20
3.3.4	Odhad pravděpodobnosti přežívání.....	21
3.4	Maticový model a životní cyklus křečka polního	21
3.4.1	Parametry pro výpočet prvků projekční matice	23
4	Výsledky	27
4.1	Velikost a struktura populace v letech 2012 a 2013.....	27
4.2	Míra populačního růstu λ	29
4.3	Pravděpodobnost odchyty a přežívání.....	29
4.4	Projekční matice	30
4.5	Vliv meziroční variability prostředí	32
5	Diskuze.....	35
6	Souhrn	39
7	Literatura	40

Seznam tabulek

Tab. 1: Počet odchycených subadultů (S) a adultů (A) v jednotlivých měsících roku 2012.....	27
Tab. 2: Počet odchycených subadultů (S) a adultů (A) v jednotlivých měsících roku 2013.....	28

Seznam obrázků

Obr. 1: Červenou barvou na mapě je znázorněna distribuce křečka polního. Mapu jsem převzala z http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=5529	6
Obr. 2: Mapa ČR po roce 2000 znázorňuje distribuci křečka polního. Data se získávaly ze 4 nezávislých zdrojů: 1. (▲) Dotazníky, 2. (■) Databáze BioLib, 3. (●) Monitoringem hrabošů, 4. (▼) Jiné zdroje. Červenou linií je vymezena hranice areálu křečka ze 70 let (Grulich 1975). Mapu jsem převzala od Tkadlec et al. 2012..	7
Obr. 3: Graf životního cyklu prasete divokého. 1 = juvenilové, 2 = roční zvířata, 3 = adulti, F_1 = fekundita, P_1 = přežívání. Graf převzat z článku Bieber a Ruf (2005).....	11
Obr. 4: Graf životního cyklu kapybary s 5 stádii. G_1 = pravděpodobnost přechodu do dalšího stádia, P_1 = pravděpodobnost setrvání ve stádiu, F_1 = reprodukční příspěvek, Graf převzat z článku Federico a Canziani (2005).....	12
Obr. 5: Na mapě Olomouce vlevo je žlutou barvou znázorněna studovaná lokalita a vpravo je studovaná lokalita vyznačena detailněji žlutou barvou. Mapy jsou převzaty z www.mapy.cz	16
Obr. 6: Vlevo je fotografie otevřené živolovné pasti a vpravo je fotografie zaklaplé pasti s odchyceným křečkem. Foto Dana Bräuerová.	17
Obr. 7: Na fotografii vlevo probíhá narkotizace křečka a na fotografii vpravo čipování (identifikace) křečka. Foto Dana Bräuerová.	17
Obr. 8: Na fotografii vlevo probíhá měření délky těla a na fotografii vpravo se zjišťuje hmotnost křečka. Foto: Dana Bräuerová.	18
Obr. 9: Na fotografii vlevo je zjišťováno pohlaví a zdravotní stav křečka a na fotografii vpravo probíhá vypuštění křečka zpět do volné přírody. Foto: Dana Bräuerová.	18
Obr 10. Graf životního cyklu křečka polního s předreprodukčním sčítáním. 1 – jednoletí, 2 – dvouletí, F_1 – reprodukční příspěvek jednoletých, F_2 - reprodukční příspěvek dvouletých, P_1 – přežívání jednoletých.....	21
Obr. 11: Graf životního grafu křečka polního s postreprodukčním sčítáním. 0 – novorozenci, 1 – jednoletí, 2 – dvouletí, F_0 – reprodukční příspěvek novorozenců, F_1 – reprodukční příspěvek, P_0 přežívání novorozenců, P_1 – přežívání jednoletých.	22
Obr. 12: Populační dynamika křečka polního na periférii Olomouce v letech 2002 až 2013. Úsečky vyznačují 95% meze spolehlivosti.	29

Obr. 13: Velikost populace křečka polního v letech 2002 až 2013 vynesená v logaritmech. Přímka vyznačuje mírný sestupný trend v čase. Úsečky udávají 95% meze spolehlivosti..... 30

Poděkování

Především bych chtěla poděkovat prof. MVDr. Emilu Tkadlecovi, CSc. za vedení celé mé diplomové práce, poskytnutí literatury, ochotu, vstřícnost a čas. Velké poděkování patří i Mgr. Janu Losíkovi, PhD za pomoc při zpracování statistických dat a za pomoc při práci v terénu. Poděkovat bych chtěla i Mgr. Martině Bendové, Mgr. Ivaně Petrové a Bc. Orsolye Szaboové za terénní spolupráci. V neposlední řadě bych ráda poděkovala i svým rodičům za podporu po celou dobu mého studia.

1 Úvod

1.1 Pokles populační početnosti

Abundance křečka polního (*Cricetus cricetus*) se v západní Evropě během 30 let dramaticky snížila (Nechay 2000). Podobný pokles byl hlášen i ve střední a východní Evropě (Gorban et al. 1998, Nechay 1998). Ve střední Evropě je tento pokles zaznamenán zejména na Ukrajině (Gorban et al. 1998), Německu (Stubbe and Stubbe 1998), Maďarsku (Nechay 1998) a Polsku (Ziomek a Banaszek 2007). V Polsku se od roku 1970 dokonce snížil počet lokalit výskytu křečka z 1000 na dnešních 100 (Ziomek a Banaszek 2007). Navíc polská populace byla rozdělena do dvou izolovaných fragmentů, a tím ztratila kontakt s německými populacemi na západě a běloruskými na východě (Tkadlec et al. 2012). V Německu je tento druh považován za ohrožený již od roku 1984 a je uveden v červeném seznamu (Nowak et al. 1984). Západoevropské populace v Nizozemsku, Francii a Belgii jsou na pokraji vyhynutí. Populace je zde čím dál menší a situace se pravděpodobně nezlepší (Nechay 2000). V Nizozemsku už přírodní populace vyhynula, dnes je tam jen reintrodukovaná populace (Weinhold 2008). Údaje naznačují, že demografické mechanismy způsobující tento pokles se šíří ze západních populací na východ, přes středoevropské populace (Tkadlec et al. 2012).

V České republice byl křeček polní do 60. let minulého století považován za polního škůdce. Ještě v letech 1971 a 1972 došlo v letních měsících na východním Slovensku dokonce k výraznému přemnožení (Grulich 1973). Kalamitně byla napadena plocha přesahující 200 tisíc ha a na 1 ha bylo možné najít 1000 až 1500 aktivních východů z nor, kde žilo 300 až 500 jedinců, na některých místech dokonce i přes 800 křečků. Křečci si v takových podmínkách nevytvářeli zásoby na zimu, a díky nedostatku potravy v zimním období, se během hibernace často probouzeli. Hladovějící jedinci navštěvovali nory jiných křečků, které zabili a sežrali. Kvůli přemnožení došlo i ke snížení reprodukce, k častým onemocněním a ke zvýšené agresi jedinců (Grulich 1973, 1975). V průběhu 70. až 80. let však došlo k výraznému poklesu křeččí populace a byl zařazen mezi ohrožené druhy (Anděra a

Beneš 2001). Dnes proto takové masové populační přemnožení patří do historie. Současné průměrné populační hustoty v Evropě se zdají být nižší než během posledního desetiletí (Weinhold 2008).

Je velmi pravděpodobné, že se areál výskytu křečka polního v poslední době výrazně zmenšil oproti stavu v 70. letech (Grulich 1975, Vohralík a Anděra 1976). Aby se zjistilo rozšíření křečka, tak se na našem území v letech 2000 až 2010 prováděl průzkum (Tkadlec et al. 2012), který měl podchytit změny, které nastaly od 70. let minulého století. Mapování se provádělo na základě 6 nezávislých zdrojů informací. Prvním zdrojem byla rostlinolékařská správa, která dvakrát ročně monitoruje populační hustoty hraboše polního a poskytla také údaje i o křečcích norách. Druhý zdroj informací byl tvořen vlastními daty získanými přímo v terénu. Třetí zdroj informací byl získán dotazníkovou akcí v zemědělských podnicích hospodařících na celém území České republiky. Čtvrtým zdrojem informací byly údaje z okresních muzeí, která se vyskytují po celé ČR. Předposledním zdrojem informací byl veřejný server BioLib (www.biolib.cz). A posledním zdrojem, který poskytl informace, byla nezávislá pozorování nejrůznějších zájemců o naše savce, zejména o křečky (Tkadlec et al. 2012).

Zjistilo se, že křeček se nyní vyskytuje v nížinách převážně do 300 m. n. m., a to jen kolem našich velkých řek. Dříve se hojně vyskytoval i v kopcovitých oblastech, která ale nyní už opustil. Byla to například oblast Českomoravské vrchoviny a oblast jižně kolem Plzně až po Šumavu v západních Čechách (Anděra 2011, Vohralík 2011, Tkadlec et al. 2012). Další oblast, kde došlo jeho výraznému poklesu, je okolo Brna (Vohralík a Anděra 1976) a oblast Svitavské pahorkatiny (Anděra et al. 2010). V nížinách jsou pro křečka pravděpodobně mnohem lepší půdní podmínky a větší produktivita a diverzita plodin (Tkadlec et al. 2012). Na druhou stranu zde ale má zemědělské hospodaření velmi intenzivní charakter.

1.2 Demografie křečka polního

V Evropě se ví o demografii křečka polního velmi málo, poněvadž se jí nikdo v minulosti detailně nezabýval. Dlouhodobější detailní data, která by uměla popsat změny ve struktuře populací a odhalit mechanismy stojící za snížením početnosti zcela chybí (Losík et al. 2007). Většina znalostí o dynamice populací, početnosti a rozšíření jsou založena na populačních indexech, které vychází z dat získaných metodou mapování osídlených nor (Grulich 1980, Gorban et al. 1998, Nechay 1998).

Znalosti demografie byli dříve založené jen na vzorcích odebraných jednorázově (Grulich 1986, Berdyugin a Bolshakov 1998) nebo výzkumech probíhajících na izolovaných a malých populacích, které se vyskytovaly na okraji areálu rozšíření (Weinhold 1998, Kupfernagel 2005). Data pro studium populační dynamiky se v minulosti získávala z vykoupených kůží a z počtu osídlených nor (Stubbe a Stubbe 1998, Grulich 1980).

V Evropě není přesně známo, jaká příčina nebo mechanismus způsobuje populační pokles. Často jsou změny v početnosti dávány do souvislosti se změnami v zemědělském hospodaření (Nechay 2005). Dnes jsou při obdělávání polí používány podstatně efektivnější a těžší stroje než před několika desetiletími. Důsledkem je zvýšená intenzita a frekvence obdělávání. Pro křečky toto může mít drastický následek, protože dochází k rozsáhlým změnám stanovišť během velmi krátké doby. Také nastává častější obdělávání orné půdy do večerních a nočních hodin, kdy jsou křečci aktivní. Po sklizni jsou obdělávací procesy prováděny ihned za sebou ve velmi krátkém čase, což způsobuje ztrátu potravy a úkrytů. Na základě nedostatku potravy může nastat migrace, u které jsou zvířata vystavena zvýšenému predačnímu tlaku (Backbier et al. 1998). Zemědělské stroje v dnešní době umožňují hlubší orbu, než tomu bylo v minulosti. Tím dochází ke zničení norových systémů a případnému vyorání křečků (Gubbels et al. 1994a, 1994b).

V posledních desetiletích došlo v oblastech rozšíření křečků k drastickému úbytku pěstování pícnin na polích, zvláště trvalých plodin (např. vojtěška, jetel a bob koňský). Místo toho je na polích rozšířeno pěstování brambor, řepky, cukrové řepy nebo kukuřice (George 1995). Tyto plodiny nabízejí křečkům na jaře a v časném létě jen skromný úkryt, což má za následek zvýšenou predaci (Seluga 1996, Weidling 1996). Dalším problémem intenzivního zemědělství je použití biocidů. Využití biocidů je v západoevropských zemích značně vyšší než ve střední a východní Evropě (Grulich 1996, Backbier a Gubbels 1998). Použití biocidů škodí vitalitě a fertilitě přímo a nepřímo. Aplikace biocidů snižuje kvalitu a množství přijímané potravy. Na křečky tyto látky mohou působit jak akutně, tak i kumulací toxických látek v tukových tkáních. Negativní účinky přichází, až jsou uvolňovány tukové rezervy v těle, což může způsobit zvýšenou mortalitu během zimního spánku (Backbier et al. 1998).

V 50. letech došlo ke ztrátě otevřených stanovišť kvůli rozšiřování vesnic, měst, infrastrukturních staveb a průmyslu. Kromě redukce otevřené krajiny vede

výstavba infrastruktur také k vzrůstající fragmentaci krajiny, a tím k izolaci populací. U velmi malých izolovaných populací s nízkými populačními hustotami je výrazně zvýšené riziko zániku a nastává tak nebezpečí inbreedingu, a tím genetické deprese. Intenzita využití otevřené krajiny je tak silná, že může docházet ke ztrátě přirozených stanovišť, a tím i ke ztrátě úkrytů k přežití. V blízkosti sídlišť dochází k častému rušení křečků a zvýšené predaci ze strany toulavých koček a psů (Backbier et al. 1998). Zvýšená úmrtnost může být i v průběhu zimního spánku. Udává se, že hibernaci nepřežije kolem 50 až 60 % křečků (Wendt 1991, Kayser et al. 2003). Příčinou této mortality může být vysoký věk, málo potravy, zatopení nor a nemoci (Weinhold 2008).

Další příčinou mortality mohou být nemoci, predace nebo nehody způsobené dopravou na silnicích (Kayser et al. 2003). Někteří autoři se domnívají, že křeček je k úmrtí na silnicích predisponován svým chováním, protože místo toho, aby před rychle jedoucím dopravním prostředkem utekl, tak se vztyčí do výstražného postoje a vyskočí proti němu, což je pro křečka zcela fatální (Petzsch 1950, Kemper 1967). Predace a výskyt onemocnění patří k přirozeným regulačním mechanismům populace (Seluga 1996, Weidling 1996). Za normálních podmínek (při dostačující reprodukci) nemohou predátoři a původci nemocí stav populace nějak ohrozit. Ale jelikož mnoho dnešních plodin neposkytuje křečkům přes dlouhé období úkryt (Seluga 1996, Weidling 1996, Stubbe et al. 1997), zvláště pak mladí křečci jsou snadnou kořistí na zoraných polích (Seluga 1996, Weidling 1996, Ruchay 1997). Zvýšená predace tak může být jednou z hlavních příčin mortality (Weidling 1996). Křeček je lovený jak šelmami, tak ptáky. Ze šelem se jedná hlavně o tchoře tmavého, jezevce lesního, kuny skalní, lišky obecné, lasice hranostaje a lasice kolčavy (Petzsch 1950, Eibl-Eibesfeld 1953, Müller 1960, Grulich 1980). A z ptáků je nejčastěji loven kánětem lesním, luňákem červeným (Wuttky 1968, Stubbe et al. 1991) a výrem velkým (Görner 1972, Grulich 1980, Nicolai 1994). V minulosti se konala ve velkém rozsahu i přímá predace křečků lidmi (trávení a lov). Například v bývalém NDR bylo chyceno kolem 2 milionů křečků. Od té doby, co je křeček zákonem chráněný, je lov jako příčina mortality minimální (Backbier et al. 1998). Trávení rodenticidy je ve většině zemí zakázáno, ale vzhledem k nepozornosti nebo nevědomosti při podání jiným hlodavcům je to docela možné (Gubbels et al. 1994c).

1.3 Stav současné ochrany

Legislativa týkající se křečka polního se zaměřuje i na jeho ochranu, což je uvedeno v Směrnici Rady 92/43/EHS z 21. 5. 1992, která se zabývá ochranou přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin. V uvedené směrnici je křeček polní zařazen do přílohy IV spolu s dalšími druhy rostlin a živočichů v zájmu společenství, která vyžadují přísnou ochranu. Směrnice působí ve všech členských státech Evropské Unie, ve kterých se živočišný druh vyskytuje (Směrnice 92/43/EHS). Zařazení křečka polního mezi silně ohrožené druhy zajišťuje v rámci právních norem EU druhý dodatek Bernské konvence. Na území České republiky je křeček polní legislativně zmiňován v zákoně č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny; dále ve vyhlášce č. 175/2006 Sb., ve které je zařazen mezi silně ohrožené druhy. V minulosti byl křeček polní zařazen pouze mezi zvláště chráněné druhy živočichů (Vyhláška č. 395/1992 Sb.), ale kvůli legislativě v EU muselo dojít ke změně znění tohoto pramenu a křeček byl následně přesunut do kategorie silně ohroženého druhu.

1.4 Rozmnožování a vývoj

Křeček patří mezi zvířata, u kterých je typická polygamie. Samci se neúčastní výchovy mláďat a snaží se spářit s tolika samicemi, jak je to jen možné (Franceschini a Millesi 2001). V závislosti na zeměpisné oblasti začíná reprodukční období po hibernaci. Nejdříve v březnu, ale většinou v dubnu nebo v květnu a v srpnu končí (Weinhold 2008). Samice porodí 2 vrhy za rok, za určitých okolností je možné, že má i 3 vrhy ročně (Grulich 1986). Velikost vrhu se pohybuje kolem 3 až 12 mláďat, ale udává se průměrně 6 mláďat na jeden vrh s poměrem pohlaví 1:1. Délka gravidity se pohybuje kolem 17–20 dní (Vohralík 1974). Vývoj právě narozených mláďat je velmi rychlý a mateřskou noru začínají opouštět kolem 25–30 dnů od narození (Eibl-Eibesfeld 1953). U křečků nastává pohlavní dospělost kolem 2–3 měsíců (Mohr et al. 1973, Reznik-Schüller et al. 1974, Vohralík 1974). U samic narozených v prvním vrhu na jaře může dojít již k reprodukci tentýž rok. Obvykle se to, ale nestává a samice se rozmnožují až následující rok po hibernaci (Szamos 1972, Gorecki 1977, Grulich 1986).

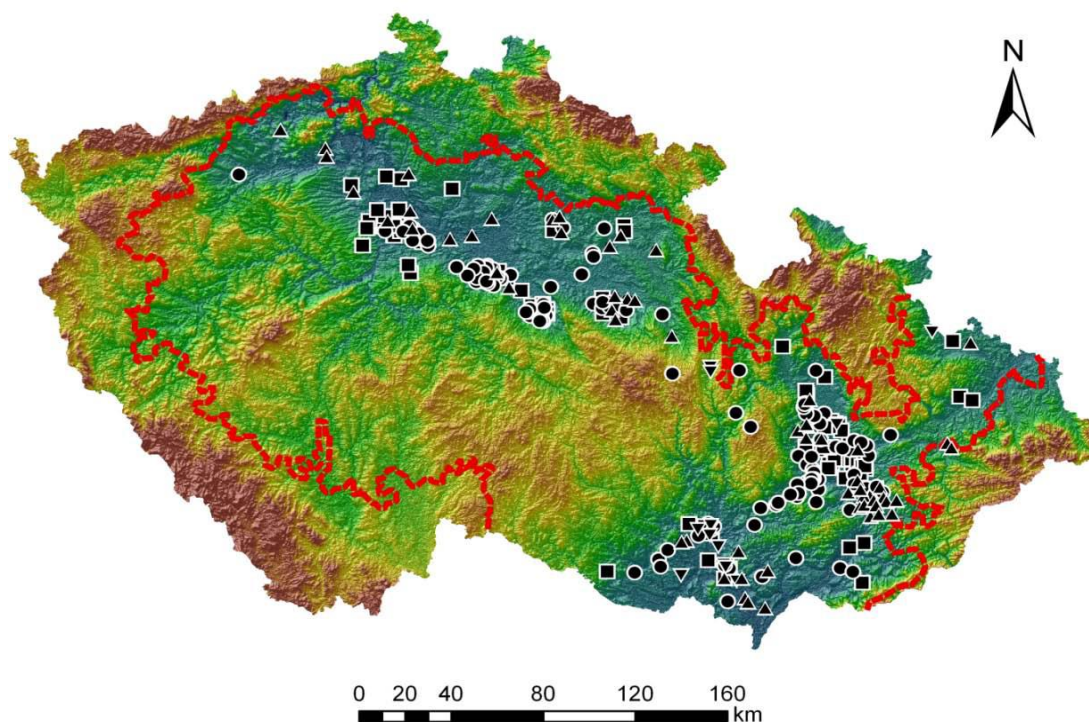
1.5 Výskyt a rozšíření

V současné době je křeček rozšířen v západní, střední a východní Evropě (obr. 1). Dále jeho areál pokračuje do západní části Asie, především do Ruska a Kazachstánu. Vyskytuje se také v Xinjangu, což je provincie v Číně. Z evropských zemí je to tedy především Německo, Rakousko, Polsko, Česká republika, Slovensko, Francie, Maďarsko, Rumunsko, Bělorusko, Ukrajina, Slovinsko, Chorvatsko, Bulharsko, Gruzie, Belgie a Nizozemsko. V těchto oblastech vyhledává převážně nížiny, maximálně však do výšky 700 m. n. m., kde obývá převážně stanoviště přírodních stepů a uměle vytvořených stepních biotopů, jako je například pole s obilím (Weinhold 2008).

Rozšíření křečka polního v současnosti v České republice (obr. 2) je omezena hlavně jen na úrodné nížiny kolem velkých řek, v nadmořské výšce přibližně do 300 m (Tkadlec et al. 2012), kde roční srážky jsou 670–700 mm a sníh zde pokrývá krajinu jen 50–60 dnů v roce (Grulich 1975, Weinhold 2008). V Čechách je výskyt křečka zaznamenaný zejména v oblastech, kde protékají řeky Ohře a Labe. Na Moravě jsou to hlavně nížiny poblíž řek Dyje a Moravy. Kolem Ostravy a Opavy se nachází další oblast výskytu křečků, kde protéká řeka Odra (Tkadlec et al. 2012). Na



Obr. 1: Červenou barvou na mapě je znázorněna distribuce křečka polního. Mapu jsem převzala z <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=5529>



Obr. 2: Mapa ČR po roce 2000 znázorňuje distribuci křečka polního. Data se získávaly ze 4 nezávislých zdrojů: 1. (▲) Dotazníky, 2. (■) Databáze BioLib, 3. (●) Monitoringem hrabošů, 4. (▼) Jiné zdroje. Červenou linií je vymezena hranice areálu křečka ze 70 let (Grulich 1975). Mapu jsem převzala od Tkadlec et al. 2012.

našem území je tedy zaznamenaný v oblastech Královohradeckého, Pardubického, Ústeckého (zde je omezený na oblast kolem Litoměřic), Středočeského (převážně jeho horní část a kolem města Prahy), Olomouckého (zde hlavně oblasti kolem města Olomouce, Přerova, Prostějova až po Kroměříž) a Jihomoravského kraje (převážně na Znojemsku, Hodonínsku a Břeclavsku) (Anděra 2011, Vohralík 2011, Tkadlec et al. 2012).

Populace křečků v České republice není zřejmě souvislá. Na našem území se vyskytují přírodní geomorfologické přírodní bariéry rozdělující tyto populace na izolované fragmenty. Populace v Čechách jsou napojeny na populace z Moravy přes vysoce složitou oblast Svitavska s horskými pásmy, které dosahují až do výšky 700 m n. m. Křečci z Moravy jsou přirozeně rozděleni na tři rozsáhlé populace, které odpovídají třem geomorfologickým úvalům. Na severu se vykytuje Hornomoravský úval, ve kterém se nachází populace z Olomoucka. Od populace ze Slezska je ta olomoucká rozdělena Moravskou bránou. Na jihovýchodě Moravy leží Dolnomoravský úval a na jihozápadě zase Dyjsko-Svratecký úval. Hornomoravské

populace a dolnomoravské populace jsou od sebe rozděleny Napajedelskou a Vyškovskou bránou. Tato brána odděluje od sebe i populace úvalu Hornomoravského a úvalu Dyjsko-Svrateckého. Navíc tyto úzké potenciální migrační trasy byly ještě nedávno více zneprůchodněny vybudováním dálnice a vedlejších cest vedoucích právě přes tato úzká místa (Tkadlec et al. 2012).

1.6 Maticové výpočty v demografii

V populacích, které lze strukturovat do nějakých statisticky rozpoznatelných subpopulací, jako jsou věkové třídy, sociální třídy, či jiné skupiny jedinců (Keyfitz a Caswell 2005), lze s použitím měr růstu jednotlivých subpopulací a přechodových měr mezi subpopulacemi popsat trajektorii celého populačního systému pomocí sad diferenciálních a diferenčních rovnic. Jednoduchým příkladem může být model se 2 subpopulacemi o velikosti $n_1(t)$ a $n_2(t)$ v čase t . Bude-li růst populace doprovázen migrací, která je v obou směrech, tak změna systému může být popsána z hlediska konstant a_{ij} , pro $i = 1, 2, j = 1, 2$:

$$n_1(t + 1) = a_{11}n_1(t) + a_{12}n_2(t)$$

$$n_2(t + 1) = a_{21}n_1(t) + a_{22}n_2(t)$$

Tyto rovnice jsou shodné s maticovými rovnicemi:

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix} (t + 1) = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix} (t)$$

kde $\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} = \mathbf{A}$ a $\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix} = \mathbf{n}$. Systém rovnic potom můžeme popsat v maticovém

zápisu kompaktně jako:

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)$$

kde $\mathbf{n}(t)$ je vektor populace v čase t , \mathbf{A} je matice růstu a přechodových měr známá jako projekční matice. Jestliže jsou hodnoty a_{11} , a_{21} , a_{12} , a_{22} v čase konstantní, tak tato rovnice opakovaně determinuje populaci v kterémkoliv čase t (Keyfitz a Caswell 2005).

Jestliže $a_{12} = a_{21} = 0$, a $a_{11} \neq a_{22}$, a jedna subpopulace roste rychleji, tak subpopulace nikdy nedosáhnou konstantního nenulového poměru. Skupina, která roste rychleji, se bude vzhledem k druhé subpopulaci neustále zvětšovat. Jestliže ale budou koeficienty a_{12} a a_{21} oba pozitivní, pak bez ohledu na to, jak moc se a_{11} a a_{22}

liší, tak obě subpopulace budou mít tendenci růst nakonec se stejnou mírou. Ke stabilitě poměru mezi oběma subpopulacemi dojde ale mnohem rychleji, pokud a_{12} a a_{21} jsou dostatečně velké vzhledem k rozdílu mezi a_{11} a a_{22} (Keyfitz a Caswell 2005).

Aspekt stability uvedený výše spočívá v tom, že poměr velikostí jednotlivých subpopulací postupně přestává být závislý na čase. Obě podskupiny poté rostou geometricky. Pokud je populace n_2 ckrát větší než populace n_1 , tak platí, že $n_2 = cn_1$. V první rovnici tak lze provést substituci:

$$n_1(t + 1) = a_{11}n_1(t) + a_{12}n_2(t) = (a_{11} + ca_{12}) n_1(t)$$

Obě podskupiny již rostou konstantně se stejnou mírou růstu a jejich velikostní poměr je rovněž konstantní (Keyfitz a Caswell 2005). Iniciální podmínky neovlivňují výsledné poměry mezi subpopulacemi po dosažení stability struktury populace. Tato vlastnost procesu, v minulosti opomíjená, je třetím aspektem stability (Keyfitz a Caswell 2005). Stabilita systému je dosažena limitním způsobem, tj. míry růstu jednotlivých subpopulací se vzájemně v čase sblížují.

1.7 Maticové modely a grafy životního cyklu

Informaci z projekční matice lze graficky zachytit pomocí grafu životního cyklu. Konstruované grafy životního cyklu se vytvářejí, aby byly pochopeny procesy v průběhu života organismů. V těchto grafech životního cyklu se odráží nejen složitost života, ale zejména reálné možnosti studovat organismy v přírodních populacích. Ukazují nám, jak jednotlivé třídy přispívají k ostatním třídám, včetně vlastní třídy. Grafy životního cyklu se dají zkonstruovat jak podle věku, tak i podle stádií, která mohou být založena na velikosti nebo vývoji organismů. Životní cyklus strukturovaný podle věku znázorňuje přechody z věkové třídy 1 do dalších věkových tříd (tj. pravděpodobnost přežívání) a zpáteční přechody do věkové třídy 1 (tj. reprodukční příspěvky tříd do populace). Životní cyklus strukturovaný podle vývojových stádií znázorňuje jedince, kteří po určitém časovém intervalu přejdou do následujícího stádia nebo zůstanou ve stejném stádiu. Životní cyklus velikostních stádií umožňuje přechod jedince do následujících stádií nebo mohou setrvat ve stejném stádiu, ale mohou se vrátit i do předcházejícího stádia (Ebert 1999).

Konstrukce reprodukčních příspěvků závisí na typu reprodukce. Rozeznáváme dva typy reprodukce: kontinuální neboli typ porodního toku a sezónní neboli typ porodního pulsu. Organismy s porodním tokem produkují potomstvo během celého roku. Uvnitř tříd jsou jedinci s různým věkem a parametry p a F se

uvnitř tříd průměrují. Organismy se sezonní reprodukcí neboli s porodními pulsy produkují potomstvo synchronně v určitou dobu v roce. Konstrukce parametrů p a F dále závisí na době sčítání populace. Při postreprodukčním censu probíhá sčítání na konci rozmnožování nebo těsně po něm. Nejmladší věkovou třídou jsou zde subadultní samice s věkem přibližně 2 měsíce. Jedinci po sčítání tedy musí přežít do dalšího roku, kdy se přesunou do následující třídy a pak se rozmnožují. Matematicky můžeme reprodukční příspěvek znázornit takto:

$$F_x = p_x m_{x+1}$$

kde F_x je reprodukční příspěvek neboli koeficient fertility, p_x je přežívání z věkové třídy x do věkové třídy $x + 1$, m_{x+1} znamená věkově-specifickou plodnost v následujícím roce. Pro konstrukci maticových modelů se doporučuje předreprodukční sčítání. Platí zde, že jedinci se rozmnožují a jejich mláďata přežívají do dalšího roku. Takže při sčítání zastihneme mláďata těsně před dovršením jednoho roku. Po každém sčítání proběhne rozmnožování, kdy pak novorozenci s ostatními členy populace přežívají do následujícího roku, kdy pak proběhne další sčítání. Nejmladší věkovou třídou jsou zde tedy jedinci přibližně jednoho roku stáří.

Matematicky reprodukční příspěvek F_x můžeme znázornit takto:

$$F_x = p_0 m_x$$

kde p_0 je pravděpodobnost přežívání novorozenců, kteří přežívají do stáří 1 roku, kdy jsou sčítáni, m_x znázorňuje věkově-specifickou plodnost (Tkadlec 2008).

Maticové modely a grafy životního cyklu se v demografii používají běžně. Byly vytvořeny pro spoustu druhů rostlin a živočichů. U křečka polního zatím použity nebyly. Nejjednodušším typem matice je Leslieho projekční matice, která se používá pro věkově-strukturované populace (Leslie 1945, 1948). Dalším typem je Lefkovitchova projekční matice pro stádiovou strukturu populace. Lefkovitchova matice se používá jak u rostlin, tak i u bezobratlých a obratlovců (Lefkovitch 1965). U rostlin se vždy používá stádiová struktura, protože věk není moc dobrým indikátorem vlastností jedince. Například byly sestrojeny u olše šedé (*Alnus incana*) a severoamerického střevičníka *Cypripedium acaule* (Tkadlec 2008). U živočichů se sestrojují maticové modely jak pro stádiovou strukturu, tak i pro věkovou strukturu populace. Známý jsou například z výzkumu populační dynamiky prasete divokého (*Sus scrofa*) (obr. 3). K analýze populační dynamiky prasete byl použit Leslieho maticový model s postreprodukčním sčítáním, který pracuje pouze se samicemi. Zvířata byla rozdělena do 3 stádií: juvenilní jedinci ve stáří 0–1 roku, roční jedinci ve

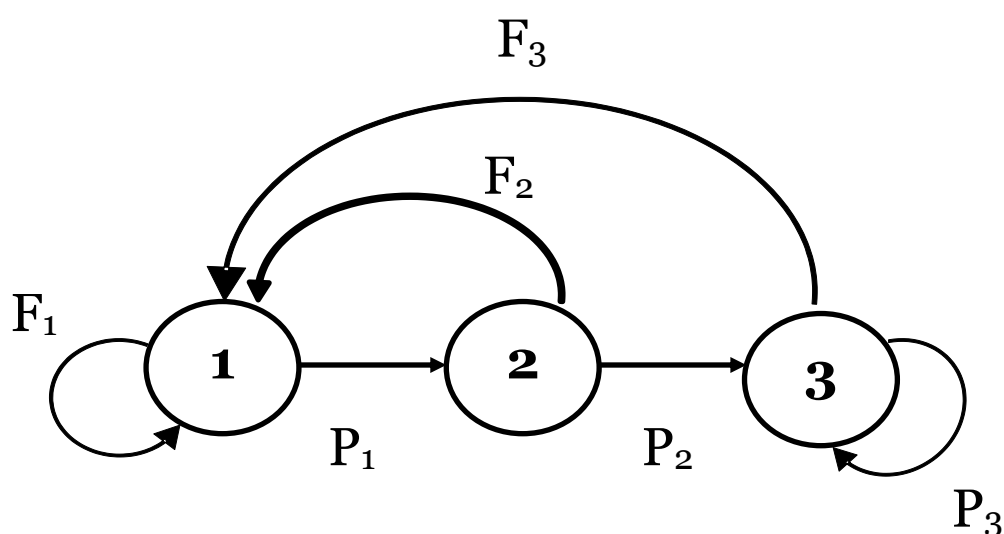
stáří 1–2 roky a adultní jedinci ve stáří 2 a více let. Dále byla prasata rozdělena i do skupin podle podmínek prostředí: chudé, střední a dobré podmínky. Dobré podmínky jsou tam, kde je dostatek potravy (zejména bukvic), který je podmínkou velké plodnosti, a mírná zima, která vede k nízké mortalitě. Pro každé prostředí potom byla vytvořena 1 matice, takže získali 3 projekční matice. Plodnost u prasete divokého je velmi vysoká a samice může zabřeznout již ve stáří 1 roku. Většinou mají 1 vrh do roka, ale někdy mohou mít i dva. Míra přežívání byla odhadnuta podle počtu zastřelených jedinců, dále pak podle zemřelých jedinců na hlad a nemoci a jedinců, kteří byli usmrceni vlky. Modely pak berou do úvahy vlivy prostředí na pravděpodobnost přežívání: (1) podmínky prostředí silně ovlivňují mortalitu a (2) juvenilové umírají častěji než jedinci v ostatních skupinách (Bieber a Ruf 2005). Data k analýze o míře přežívání a fertilitě byli získány i z literárních údajů (Briedermann 1990).

Na základě těchto hodnot byla sestavena tato projekční matice:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & P_3 \end{bmatrix} \mathbf{N} = \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix}$$

kde \mathbf{A} znamená projekční matici, F_i znázorňuje reprodukční příspěvek jedinců, P_i je míra přežívání. \mathbf{N} je vektor popisující věkovou skupinu jednotlivých skupin (Bieber a Ruf 2005).

Dále byl maticový model a graf životního cyklu (obr. 3) vytvořen i pro

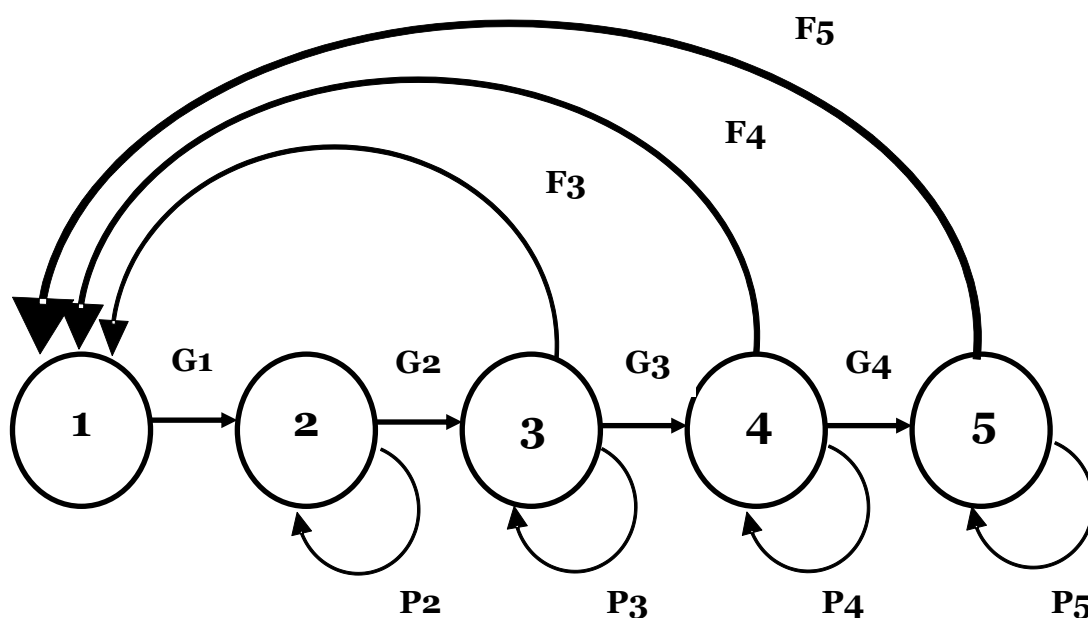


Obr. 3: Graf životního cyklu prasete divokého. 1 = juvenilové, 2 = roční zvířata, 3 = adulti, F_i = fekundita, P_i = přežívání. Graf převzat z článku Bieber a Ruf (2005).

studium populační dynamiky kapybary (*Hydrochaeris hydrochaeris*). Výzkum byl prováděn také pouze na samicích a k analýze populační dynamiky byla použita Lefkovitchova stádiová projekční matice s postreprodukčním sčítáním. Kapybary rozdělili do 5 vývojových stádií. Samice se rozmnožují po celý rok, ale nejčastěji je to na začátku období dešťů. Obecně mají 1 vrh ročně, ale za velmi dobrých podmínek prostředí mohou mít i 2 vrhy za rok. Největší příčina mortality je lov domorodci, kteří loví kapybary pro maso a kožešinu (Federico a Canziani 2005). Pro odhad parametrů byla použita iterativní metoda navržená Caswellem (1989). Tento druh je ve volné přírodě Jižní Ameriky velmi vzácný a nejsou k dispozici pořádná data, která by mohla odhadnout přežívání a růst parametrů (Federico a Canziani 2005).

Pro kapybaru byla sestavena tato projekční matice:

$$\begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{bmatrix} (t + \Delta t) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & F_3 & F_4 & F_5 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_4 & P_5 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{bmatrix} t$$



Obr. 4: Graf životního cyklu kapybary s 5 stádii. G_i = pravděpodobnost přechodu do dalšího stádia, P_i = pravděpodobnost setrvání ve stádiu, F_i = reprodukční příspěvek, Graf převzat z článku Federico a Canziani (2005).

kde $n(t)$ je vektor populace v čase t , P_i je pravděpodobnost setrvání, G_i znamená pravděpodobnost přechodu do následující třídy a F_i je reprodukční příspěvek. Projekční interval $\Delta t = 3$ měsíce (Federico a Canziani 2005).

1.8 Analýza senzitivity

Analýza senzitivity se používá k nalezení takové třídy jedinců, která je v populaci kritická a populační růst je na tyto změny nejméně nebo nejvíce citlivý. Mezi 3 základní oblastmi, kde se tato analýza používá, jsou:

1. ochrana ohrožených (vzácných) druhů, u kterých chceme, aby začaly zase přibývat.
2. kontrola hojných až „škodlivých“ druhů, u kterých potřebujeme provést kontrolu populací, protože mohou způsobovat škody nebo hygienické rizika pro člověka (např. potkán).
3. maximalizace trvale udržitelného výnosu u druhů, které jsou hospodářsky významné pro člověka.

Podstatou senzitivity je zjištění, který přechodový prvek a_{ij} projekční matice \mathbf{A} má největší vliv na populační růst. Míra populačního růstu λ je vhodným ukazatelem fitness a velikost změny, která je vyvolaná mírou populačního růstu v některém z prvků projekční matice nám dává informace o tom, na který prvek je míra růstu nejvíce citlivá. Na tento znak by se měla z hlediska managementu daného druhu soustředit pozornost, protože by měl být pod největším selekčním tlakem (Tkadlec 2008).

Míra populačního růstu λ je funkcí prvků a_{ij} a projekční matice \mathbf{A} . Míru změny v λ můžeme napsat jako parciální derivaci λ podle a_{ij} (Caswell 1978)

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = s_{ij} = \frac{v_i w_j}{(w, v)}$$

kde s_{ij} představuje senzitivitu, v_i reprodukční hodnotu, w_j stabilní strukturu populace (věkovou, stádiovou atd.) a (w, v) znázorňuje skalární součin vektorů reprodukčních hodnot a populačních struktur. Senzitivita je směrnice tečny vedené k nelineární funkci $\lambda(a_{ij})$ v bodě a_{ij} . Díky tomuto můžeme předpovídat změnu v populačním růstu λ na základě změny v hodnotě a_{ij} . Jako dobrou aproximaci pro malé změny můžeme použít tento vzorec:

$$\lambda' \approx \lambda + \sum \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \Delta a_{ij} = \lambda + \sum s_{ij} \Delta a_{ij}$$

kde Δa_{ij} je změna v prvku matice. Senzitivita míry růstu λ ke změnám přežívání a plodnosti klesá s věkem jedince. Zpravidla u mladých jedinců je mnohem citlivější ke změnám v přežívání a naopak u starších jedinců je více citlivá ke změnám v plodnosti (Tkadlec 2008).

Senzitivita je závislá na jednotkách plodnosti a přežívání, protože měří absolutní nulu. A díky tomu se používá proporcionální senzitivita neboli elasticita, která pracuje s prvky matice a logaritmy populačního růstu (Caswell et al. 1984)

$$e_{ij} = \frac{\partial \ln \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda} = s_{ij}$$

Elasticita e_{ij} měří relativní příspěvky k populačnímu růstu λ . Jejich suma se musí rovnat 1, protože udávají proporcionální příspěvky prvků matice k populačnímu růstu. Čím větší bude elasticita, tím větší bude změna v λ vzhledem ke změně a_{ij} . Proto by měl přírodní výběr investovat nejvíc do těch znaků, které způsobují největší pozitivní změnu v λ .

K výpočtům charakteristických čísel a k vektorům matic potřebujeme počítač. Slouží k tomu různé výpočetní programy, které jsou schopny to podle rovnic vypočítat, jako například program R. K výpočtům by se neměla používat postreprodukční projekční matice, protože obsahuje kategorii 0 a počítá F_x jako součin $p_x m_{x+1}$ (Ebert 1999). Levé charakteristické vektory postreprodukční projekční matice neudávají reprodukční hodnoty, ale reziduální reprodukční hodnoty. Ty se musí potom přepočítat na reprodukční hodnoty. Jednodušší je převést životní tabulky do předreprodukční projekční matice a hodnoty elasticity pro p_0 (přežívání novorozenců) dopočítat (Tkadlec 2008).

Analýza senzitivity má také své omezení. Je to totiž prospektivní přístup, který zkoumá potenciální budoucí změny a neumí vysvětlit pozorované změny (Horvitz et al. 1997). Některé vitální míry nemusí být tak snadno manipulovatelné. V praxi se může uplatit jen to řešení, které je realizovatelné, a proto může nastat i ten případ, že se pozornost zaměří na přechodové prvky s malými elasticitami (Tkadlec 2008).

Vitální míry mohou mít různou proměnlivost a elasticita se může měnit jak v čase, tak i v prostoru. Vitální míry, které mají malou elasticitu, ale velké kolísání mohou ovlivnit populační růst stejně tak jako míry, které mají sice velkou elasticitu, ale bez žádné proměnlivosti (Horvitz et al. 1997, Mills et al. 1999).

2 Cíle práce

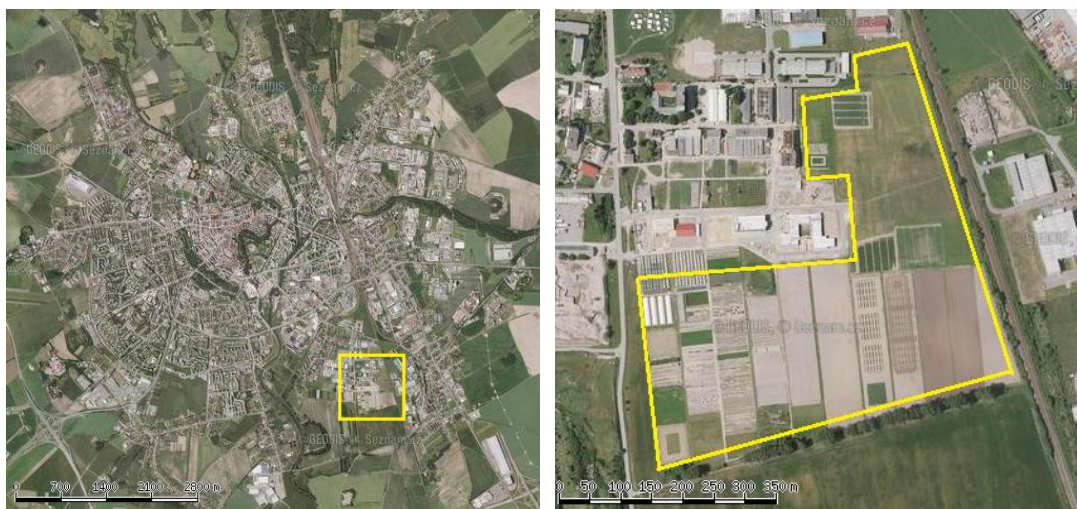
Cílem mé práce je na základě demografických dat provést analýzu sensitivity u křečka polního. Předpokladem této analýzy je sestavení jednoduchého maticového modelu, který by odrážel pozorované procesy v přírodní populaci na periférii Olomouce. Protože věková struktura populace křečka je velmi jednoduchá, použila jsem nejen tradiční předreprodukční přístup, ale také postreprodukční způsob konstrukce, který nabízí více populačních věkových tříd. K parametrizaci projekční matice jsem použila jednak dlouhodobá data získaná přímo na dané lokalitě, tak literární údaje.

3 Materiál a metody

3.1 Popis studované lokality

Lokalita, kde probíhá výzkum křečka polního, se nachází v Olomouci, v městské části Holice, na ulici Šlechtitelů (obr. 5). Areál je součástí Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého a výzkum křečka se zde provádí již od roku 2002. Studovaná plocha leží v nivě řeky Moravy a je od ní vzdálená 650 m, má rozlohu přibližně 22 ha a nadmořskou výšku 210 m. n. m. Průměrné roční srážky na lokalitě jsou 500 až 600 mm a průměrná teplota za rok je 8,1 až 9 °C. Při srovnání s literaturou je tato lokalita z hlediska klimatu pro křečka polního nadmíru vhodná (Grulich 1977). Studijní plocha je pro studovaný druh ideální i proto, že se zde provádí maloplošné pěstování plodin, což poskytuje křečkovi potravu a úkryt před predátory. Areál je hlavně využíván pro výzkum rostlin a zemědělské účely. Pěstuje se zde velké množství zeleniny, obilovin, vojtěšky, léčivých rostlin (máta, meduňka, šalvěj, levandule) a dalších významných zemědělských rostlin. Rostou zde i menší zatravněné plochy. Součástí areálů jsou i skleníky, pozemky genové banky, včelí úly a dvě kompostárny, ve kterých probíhá organický rozklad zemědělských produktů. Vojtěška, ve které se vyskytovalo nejvíce křečků, se kosila v letech 2011, 2012 a 2013 jen jednou (koncem léta), což bylo ideální a poskytla tak křečkovi stabilní úkryt před predátory.

Na jaře roku 2011 proběhla v areálu Přírodovědecké fakulty výstavba Centra



Obr. 5: Na mapě Olomouce vlevo je žlutou barvou znázorněna studovaná lokalita a vpravo je studovaná lokalita vyznačena detailněji žlutou barvou. Mapy jsou převzaty z www.mapy.cz



Obr. 6: Vlevo je fotografie otevřené živolovné pasti a vpravo je fotografie zaklaplé pasti s odchyceným křečkem. Foto Dana Bräuerová.

vznikla rozsáhlá halda navezené zeminy o výšce 4 m, která byla křečky poměrně dost využívána. Rostlo zde velké množství vysokého plevelu, kde se křečci mohli dobře ukrýt a nedocházelo zde k agrotechnickým zásahům. V roce 2013 došlo k její částečné likvidaci.

3.2 Metoda zpětného odchyty značkovaných jedinců

Metoda zpětného odchyty značkovaných jedinců (CMR) je dnes hlavní používanou metodou u živočichů a u křečků se na studijní lokalitě používá již od roku 2002. Metoda je založena na opakovaných odchycích jedinců, kteří jsou po označení vypuštěny zpět do populace a v následných akcích zpětně odchyťováni.



Obr. 7: Na fotografii vlevo probíhá narkotizace křečka a na fotografii vpravo čipování (identifikace) křečka. Foto Dana Bräuerová.



Obr. 8: Na fotografii vlevo probíhá měření délky těla a na fotografii vpravo se zjišťuje hmotnost křečka.
Foto: Dana Bräuerová.

U křečků se používá pro odhady populačních parametrů během demografických studií. Já jsem podle této metody za pomoci pravděpodobnostních modelů vypočítala velikost populace, odhad přežívání a odchytu a určila jsem i věkovou a pohlavní strukturu křečků v populaci. Získaná data se poté analyzují běžně v programech MARK (Cooch a White 2011) a JOLLY (Pollock et al. 1990).

Odchyty probíhaly pravidelně od května do přelomu září/října. Záleželo hlavně na tom, jestli se našla nějaká stopa po aktivitě křečků, například výhrabky hlíny kolem nor nebo otevřené nory. Odchytové akce probíhaly tři dny po sobě v třítydenních intervalech. Před samotným odchycem se procházel celý areál a hledaly se nově otevřené aktivní nory, které byly zaznamenány do GPS.



Obr. 9: Na fotografii vlevo je zjišťováno pohlaví a zdravotní stav křečka a na fotografii vpravo probíhá vypuštění křečka zpět do volné přírody. Foto: Dana Bräuerová.

Kolem 19. až 20. hodiny se kladly ke vstupům do nor živolovné pasti typu sklopce (obr. 6), které mají dva vchody. Uprostřed pasti je nášlapný můstek, který po zatížení uvolní pojistky, které brání zavření dvířek pasti. Jako návnada byla použita pšenice, ovesné vločky, jablka a trsy vojtěšky. Pasti na lokalitě zůstávaly po celou noc otevřeny, ráno byly pasti zavřeny, protože by mohlo dojít k odchyčení zvířat během dne, což by bylo pro křečky stresující a mohlo být dojít k případnému úmrtí z přehřátí a z nedostatku vody. K večeru se pasti znovu otevíraly a naplňovaly návnadou.

Přibližně kolem 7. hodiny ranní následujícího dne probíhala kontrola pastí. Chycení křečci byli z živolovné pasti přemístěni do skleněné nádoby s halotanem (tj. anestetikum) a narkotizováni po dobu 2 až 3 minut (obr. 7). U uspaných jedinců proběhla identifikace podle čipu a následně byli křečci změřeni a zváženi (obr. 8). Zaznamenávaly se i údaje o reprodukční kondici, zdravotním stavu, věku a pohlaví. U nově chycených jedinců, kteří neměli čip (pasivní transpondér) byl podkožně do levé oblasti krku injekčně vpraven. K přečtení pasivního transpondéru se používá digitální čtecí zařízení. Metoda čipování se na studijní lokalitě využívá od roku 2006, dříve se používaly ušní známky. Tyto známky se často ztrácely a identifikace jedinců nebyla tak přesná. Ihned po probuzení byli odchyčení jedinci vypuštěni k norám (obr. 9), u kterých byli chyceni.

3.3 Odhad demografických parametrů

3.3.1 *Odhad Jollyho a Sebera*

Ke stanovení velikosti populace jsem použila metodu Jollyho a Sebera (Jolly 1965, Seber 1965) používanou pro demograficky otevřené populace. Tato metoda dnes patří k nejpoužívanějším odhadům populační velikosti z dat získaných zpětnými odchyty. Takto získaná data jsou zapsána do formy odchytové historie (Tkadlec a Losík 2013). K analýze dat jsem použila model Cormacka–Jollyho–Sebera (CJS) a model Jollyho–Sebera (JS) (Jolly 1965, Pollock et al. 1990, Lebreton et al. 1992). Model CJS se používá hlavně k výpočtu pravděpodobnosti přežívání. Získává jenom informace z výsledků založených ze zpětných odchyťů již označených jedinců, takže tedy nepracuje s pravděpodobností iniciálního odchyty. Model JS, který je hlavně určen k analýze odhadu velikosti populace, dokáže také vypočítat pravděpodobnost přežívání a přírůstku do populace. Velkou nevýhodou modelů CJS a JS je, že nedokážou rozpoznat procesy emigrace nebo mortality a může dojít k nepřesnosti

výsledků (Tkadlec a Losík 2013). Pro správný odhad velikosti populace existují následující kritéria (Sutherland 2006):

- 1) Stejná odchyťová pravděpodobnost u označených a neoznačených jedinců.
- 2) Po provedení označení musí být jedinci ihned vypuštěni do přírody.
- 3) V případě emigrace se jedinec již nevrací na původní místo výskytu.
- 4) Mezi jednotlivými odchyťovými akcemi mají všichni jedinci v populaci stejnou pravděpodobnost přežívání.
- 5) Vzájemná nezávislost jedinců v populaci (pravděpodobnost odchyty a přežívání, emigrace).
- 6) Nikdy se zde neuplatní předpoklad o uzavřenosti, i když zde mohou platit předpoklady jako v případě modelů pro uzavřené populace.

Porušení uvedených předpokladů může vést ke zkresleným odhadům početnosti studované populace. Zvláště závažný je první předpoklad o stejné odchyťové pravděpodobnosti, který může být narušen behaviorální odpovědí zvířat na odchyť nebo heterogenitou v pravděpodobnosti odchyty mezi různými demografickými třídami (Tkadlec a Losík 2013). Pravděpodobnosti přežívání a přírůstku i odhady velikosti populace se dají vypočítat pomocí počítačových programů MARK (Cooch a White 2011), JOLLY (Pollock et al. 1990) a POPAN (Arnason a Schwarz 1998). Tyto programy využívají k výpočtům metodu maximální věrohodnosti. Ve své diplomové práci jsem odhad velikosti populace počítala v programu JOLLY, protože program MARK má horší konvergenční vlastnosti (Tkadlec a Losík 2013).

3.3.2 Metoda enumerační

K určení populační velikosti jsem použila rovněž metodu enumerační. Metoda je schopna extrahovat nejjednodušší informaci získanou ze zaznamenaných dat metodou zpětného odchyty. Jestliže není dostatečný počet jedinců v populaci, pro odhad velikosti dané populace se využívá počet různých jedinců odchytených v průběhu celé odchyťové akce v populaci (Tkadlec a Losík 2013). Přínosem metody je možnost odhadu velikosti populace i při velmi malém počtu jedinců.

3.3.3 Průměrná míra růstu populace

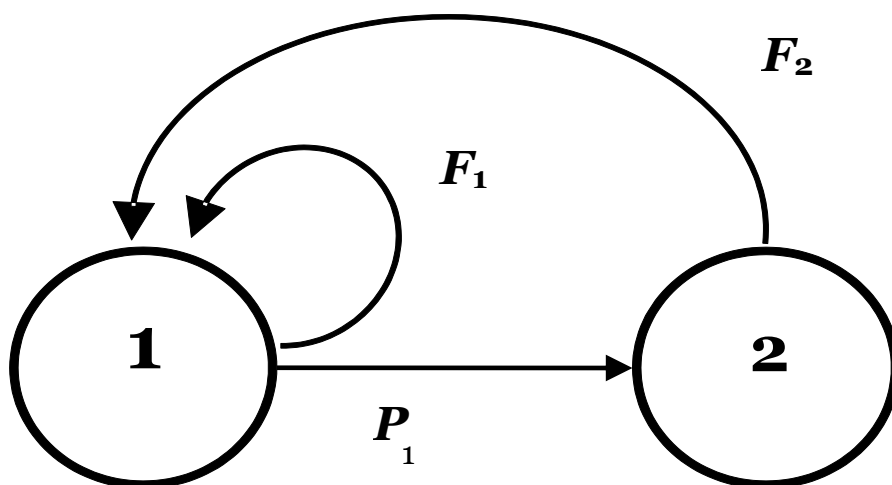
Průměrná denní míra růstu populace za celé sledované období byla získána jako směrnice regrese logaritmů početnosti na čase ve dnech. Roční průměrná okamžitá míra růstu byla získána vynásobením 365. S použitím exponenciální funkce byla nakonec vypočítána i konečná míra růstu λ .

3.3.4 Odhad pravděpodobnosti přežívání

Ve své diplomové práci jsem počítala odhad přežívání pomocí modelu Cormacka-Jollyho-Sebera (CJS) v počítačovém programu MARK. Tento model je nejvhodnější a má specificky vyvinutou strategii pro odhad pravděpodobnosti přežívání. Může se použít i model Jollyho a Sebera, který dokáže vypočítat pravděpodobnost přežívání mezi odchyťovými akcemi, ale není pro tento výpočet moc vhodný. Model CJS se na rozdíl od modelu Jollyho a Sebera nezabývá stanovením velikosti populace, a proto také nemusí přijímat předpoklad, že jedinci neodchycení mají stejné vlastnosti jak jedinci odchycení. Programu MARK umí z modelu CJS zjistit i pravděpodobnost zpětného odchyty. Pravděpodobnost přežívání se někdy nazývá i zdánlivé přežívání, neboť vedle mortality zahrnuje také míru trvalé emigrace. Data jsem uspořádala do formy odchyťové historie, kde číslo 1 a 0 znamenala, jestli jedinec byl nebo nebyl odchycen (Tkadlec a Losík 2013).

3.4 Maticový model a životní cyklus křečka polního

Pro křečka polního jsem použila Leslieho maticový model pro věkově-strukturované populace s předreprodukčním i postreprodukčním sčítáním. Pro předreprodukční sčítání jsem si zvolila dvě věkové skupiny křečků: jednoleté a dvouleté (obr. 10). Jednoletí jsou nejmladší věkovou třídou a mají za sebou již první hibernaci. Dvouletí jsou nejstarší věkovou třídou a mají za sebou již 2 hibernace. Po každém sčítání dojde k rozmnožování a poté novorozenci s ostatními členy populace přežívají do sčítání v dalším roce.



Obr. 10. Graf životního cyklu křečka polního s předreprodukčním sčítáním. 1 = jednoletí, 2 = dvouletí, F_1 = reprodukční příspěvek jednoletých, F_2 = reprodukční příspěvek dvouletých, P_1 = přežívání jednoletých.

Pro předreprodukční sčítání jsem vytvořila tuto matici:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 \\ P_1 & 0 \end{bmatrix} \mathbf{N} = \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \end{bmatrix}$$

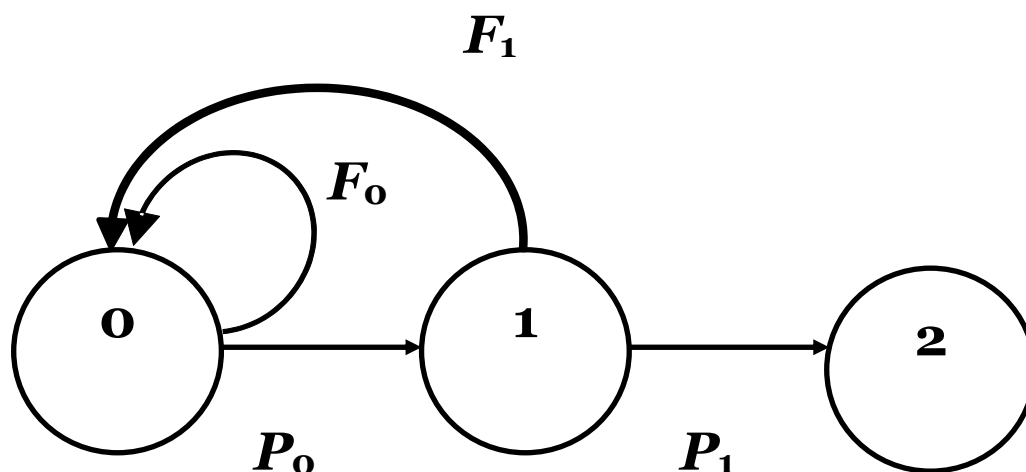
kde F_1 znamená reprodukční příspěvek jednoletých, F_2 reprodukční příspěvek dvouletých, P_1 přežívání jednoletých, n_i vektor pro věkovou strukturu jednoletých a dvouletých. Přežívání dvouletých je 0, protože žádný do třetího roku nepřežije.

Pro postreprodukční sčítání jsem zvolila 3 věkové skupiny křečků: subadultní, jednoleté a dvouleté (obr. 11). Nejmladší třídou v této skupině jsou subadultní jedinci, kteří se v daném roce narodili a byli odchyceni do pastí v měsících červen až září. Jde o jedince, kteří mají před první hibernací. Dále jsou v populaci jednoletí, křečci, kteří mají po první hibernaci, a dvouletí křečci, kteří mají po druhé hibernaci. Reprodukční příspěvky mají subadultní a jednoleté samice. Dvouleté samice již nemají reprodukční příspěvky, neboť se třetího roku nedožijí.

Pro postreprodukční sčítání jsem vytvořila následující projekční matici:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} F_0 & F_1 & 0 \\ P_0 & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 \end{bmatrix} \mathbf{N} = \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \end{bmatrix}$$

kde F_0 znamená reprodukční příspěvek subadultních a F_1 reprodukční příspěvek jednoletých jedinců. Reprodukční příspěvek dvouletých jedinců je 0. P_0 je přežívání subadultních jedinců a P_1 přežívání jednoletých jedinců. n_i je vektor věkové struktury obsahující počty subadultních, jednoletých a dvouletých samic.



Obr. 11: Graf životního grafu křečka polního s postreprodukčním sčítáním. 0 = novorozenci, 1 = jednoletí, 2 = dvouletí, F_0 = reprodukční příspěvek novorozenců, F_1 = reprodukční příspěvek, P_0 = přežívání novorozenců, P_1 = přežívání jednoletých.

3.4.1 Parametry pro výpočet prvků projekční matice

Parametry pro pravděpodobnost přežívání jsem odhadla jako průměrné přežívání vypočítané jen pro samice za celou dobu studia křečka polního, které probíhá od roku 2002 až do roku 2013. Pravděpodobnost přežití pro subadulty do třídy jednoletých samic P_0 jsem parametrizovala následovně. Subadulti mají po dobu 4 měsíců (červen až září) do první hibernace průměrné měsíční přežívání 0,616 (SE 0,087). Protože se rodí v průběhu celého období, musí do hibernace přežít v průměru 2 měsíce. V zimním období (říjen až březen), kdy hibernují, je jejich průměrné měsíční přežívání 0,861 (SE 0,026). Do dubna dalšího roku musí tedy subadultní samice přežít celkem 8 měsíců. Proto jsem pravděpodobnost přežití tohoto období vypočítala jako součin $0,616^2 \times 0,861^6 = 0,15$. Lze předpokládat, že emigrace mladých jedinců je větší než adultů, protože si hledají nová místa k usídlení. Jejich skutečné přežívání bude mnohem větší. Mezi jednoletými samicemi téměř vždy dvojnásobně až čtyřnásobně převažovali dosud neoznačení jedinci, kteří mohli být z velké části tvořeni právě imigranty. Proto jsem přežívání subadultních samic více než zdvojnásobila na realističtější hodnotu $P_0 = 0,4$. Pravděpodobnost přežití pro jednoleté adulty P_1 jsem parametrizovala obdobným způsobem. Jednoleté samice musí přežít 6 měsíců v období rozmnožování (duben až září), kdy je jejich průměrné měsíční přežívání 0,713 (SE 0,036). Dalších 6 měsíců musí přežít v období hibernace (říjen až březen), kdy je jejich průměrné přežívání 0,844 (SE 0,036). P_1 je tedy $0,713^6 \times 0,844^6 = 0,047$. Emigrace adultů také probíhá, ale ne tak rozsáhle, tak jsem přežívání zaokrouhlila na hodnotu $P_1 = 0,05$.

K odhadu reprodukčních příspěvků jsem potřebovala zjistit i průměrné přežívání juvenilních jedinců P_j , tj. přežívání ode dne narození do prvního odchytu. Protože taková data nejsou k dispozici, zvolila jsem hodnotu 0,5, která by mohla realisticky odrážet míru predace na dané lokalitě. Parametrizace reprodukčních příspěvků u chráněných druhů je obtížnější, neboť údaje o plodnosti se většinou získávají pitvou gravidních samic. Protože jsme používali živolovné pasti, taková data nemáme. Proto jsem tyto data převzala ze starší literatury (Weinhold 2008). Podle starších literárních dat zplodí každá adultní samice v průměru 2 vrhy o průměrné velikosti $l_{s_a} = 6$ mláďat. Na naší lokalitě předpokládáme podle nepřímých znaků spíše menší intenzitu reprodukce, tak kolem 1,5 vrhu za sezónu, tj. $p_{v_a} = 1,5$. Subadultní samice před první hibernací se rozmnožují výjimečně. Za celou dobu studia jsme rané rozmnožování pozorovali jen u 1/10 subadultních samic, proto

$q = 0,1$. Protože tyto samice jsou menší než starší samice, lze jako realistickou velikost vrhu považovat $ls_s = 5$ mlád'at. V průměru lze u těchto mladých samic očekávat 1 vrh za sezónu, proto $pv_s = 1$ vrh. Předpokládám vyrovnaný poměr pohlaví sr jak u subadultních, tak starších samic.

Reprodukční příspěvek jednoletých samic F_1 pro předreprodukční projekční matici, ve které jsou tyto samice nejmladší třídou, jsem proto parametrizovala následovně:

$$F_1 = pv_a \times ls_a \times sr \times P_j \times P_1 + F_s,$$

kde F_s je reprodukční příspěvek subadultních samic s ranou reprodukcí. Ten byl získán jako $F_s = q \times pv_a \times ls_a \times sr \times P_j \times P_1 \times pv_s \times ls_s \times sr$. Pro reprodukční příspěvek dvouletých samic F_2 platí, že $F_2 = F_1$.

V případě postreprodukční matice je nutné parametrizovat reprodukční příspěvky subadultních F_0 a jednoletých samic F_1 :

$$F_0 = P_0 \times pv_a \times ls_a \times sr \times P_j + F_s,$$

kde F_s je reprodukční příspěvek mladých samic s ranou reprodukcí. Platí rovněž, že $F_1 = F_0$.

V populační dynamice křečka polního existují poměrně velké meziroční rozdíly v růstu populace. Provedla jsem proto i analýzu sensitivity pro příznivý a nepříznivý rok, kdy jsem přibližně o 30 % snížila a zvýšila průměrné hodnoty. Nepříznivý rok je takový, kdy je horší potravní nabídka a nepříznivé počasí. Naopak příznivý rok je za bohaté potravní nabídky a příznivého počasí. Příznivý a nepříznivý rok budu dělat jak v předreprodukčním sčítání, tak i v postreprodukčním sčítání.

Pro nepříznivý rok jsem si zvolila tyto následující parametry. Domnívám se, že nepříznivý rok bude mít docela velký vliv na přežívání, a proto jsem pravděpodobnost přežívání snížila pro subadulty na $P_0 = 0,2$, pro adulty na $P_1 = 0,03$ a pro juvenily na $P_j = 0,3$. Velikost vrhu u subadultů a adultů jsem nesnižovala a nechala jsem ho na $ls_s = 5$ mlád'ata a $ls_a = 6$ mlád'at. Předpokládám, že velikost vrhu je znak s relativně silnější genetickou komponentou, než je například počet vrhů v sezóně. Domnívám se proto, že samice odpoví na nepříznivé podmínky spíše snížením ročního počtu vrhů, a proto jsem počet vrhů u adultních samic snížila na

$pv_a = 1$. Rovněž předpokládám, že se subadulti v nepříznivém roce rozmnožovat nebudou, tj. $q = 0$. Poměr pohlaví předpokládám vyrovnaný.

Pro příznivý rok jsem si zvolila tyto následující parametry. Předpokládám, že v příznivém roce bude vyšší přežívání, a proto jsem pravděpodobnost přežití pro subadulty zvýšila na $P_0 = 0,6$, pro adulty $P_1 = 0,07$ a pro juvenilny $P_j = 0,7$. Velikost vrhu předpokládám stejnou, ale počet vrhů bude vyšší, Ten jsem u adultních samic zvýšila na $pv_a = 2$. U subadultních samic jsem velikost vrhu nezvyšovala, protože se domnívám, že by tyto samice víc vrhů za rok nestihly, v září se totiž už pomalu připravují na hibernaci, nechala jsem ho tedy na $pv_s = 1$. Proporce subadultních samic, u kterých byla potvrzena březost ten rok, co se narodily, jsem zvýšila na $q = 0,2$. Předpokládám, že těchto samic bude v příznivém roce $2\times$ více. Veškeré maticové výpočty včetně rozkladu projekční matice a odhadů charakteristických čísel a vektorů pro výpočet věkové struktury a reprodukčních hodnot byly provedeny v programu R (R Core Team 2013).

Rozklad projekčních matic byl proveden pomocí funkce `eigen`. První dominantní charakteristické číslo (eigenvalue) projekční matice nám udává konečnou míru populačního růstu λ . Pravé charakteristické vektory asociované s prvním dominantním charakteristickým číslem jsou proporcionální k vektoru stabilní věkové struktury w_x . Reprodukční hodnoty v_x byly pro předreprodukční matici vypočítány jako levé charakteristické vektory projekční matice **A**, které byly škálovány podle první hodnoty tohoto vektoru. V případě postreprodukční matice byly takto vypočítány reziduální reprodukční hodnoty, z nichž byly reprodukční hodnoty získány přičtením vektoru současné plodnosti m_x . U subadultních samic jsem předpokládala $m_0 = 0$. Plodnost raně se rozmnožujících subadultních samic byla přičtena k plodnosti jednoletých a dvouletých samic. Plodnost jednoletých a dvouletých samic proto byla parametrizována jako $m_1 = m_2 = pv_a \times ls_a \times sr \times P_j + q \times (pv_a \times ls_a \times sr \times P_j) * pv_s * ls_s * sr * P_j$. Z hodnot věkové struktury a reprodukčních hodnot byl vypočítán skalární vektor wv a nakonec prvky matice sensitivity **S** a elasticity **E** podle vzorců uvedených výše.

4 Výsledky

4.1 Velikost a struktura populace v letech 2012 a 2013

V roce 2012 začal první odchyt na začátku května a celkem se provedlo 7 odchyťových akcí, na kterých bylo chyceno 61 jedinců. V porovnání s rokem 2011, kdy bylo odchyceno jen 19 jedinců (Bräuerová 2012), došlo k výraznému nárůstu populace. Za celé období bylo nalezeno 84 norových systémů, z nichž ale bylo aktivních jen 45. Nejvíce odchycených křečků a aktivních nor se nacházelo na haldě navezené zeminy a na poli, kde rostla vojtěška.

Z 61 jedinců bylo 32 křečků odchyceno pouze jedenkrát, 22 křečků bylo odchyceno dvakrát, 6 křečků bylo odchyceno třikrát a 1 křeček byl odchycen čtyřikrát (tab. 1). Byli odloveni i 3 křečci (2 samci a 1 samice), kteří byli očipovaní v roce 2011. V roce 2012 bylo odchyceno 32 samic a 29 samců. Z těchto 61 křečků bylo chyceno 22 adultů (12 samic a 10 samců) a 39 subadultů (20 samic a 19 samců). První subadulti byli odchyceni již v červnu (5 křečků) a v září jich bylo odchyceno nejvíce (29 křečků). Dokonce byly odloveny i 4 subadultní samice, u kterých byla zjištěna gravidita. Poslední odchyťová akce se konala 29. září, kdy křečci pomalu začali přecházet do hibernace.

V roce 2013 se provedlo 7 odchyťových akcí, které započaly již v půlce dubna. Za celé období rozmnožování se chytilo 62 jedinců. V porovnání s předešlým rokem populace na studované lokalitě mírně stoupla. Celkem se našlo 55 norových systémů a z toho aktivních nor bylo 42.

Z 62 jednotlivců bylo odchyceno 34 křečků jen jedenkrát, 17 křečků bylo odchyceno dvakrát, 5 křečků bylo chyceno třikrát, dalších 5 křečků bylo chyceno čtyřikrát a 1 křeček byl odchycen dokonce pětkrát (tab. 2). Odloveno bylo i 11 křečků (7 samic a 4 samci), kteří byli označeni v roce 2012 a dokonce i 1 samice,

Tab. 1: Počet odchycených subadultů (S) a adultů (A) v jednotlivých měsících roku 2012.

Pohlaví	Květen		Červen		Červenec		Srpen		Září	
	S	A	S	A	S	A	S	A	S	A
Samice	0	6	4	1	3	1	8	3	19	3
Samci	0	7	1	2	5	3	11	3	10	1
Celkem	0	13	5	3	9	4	19	6	29	4

kteřá byla označena v roce 2011. V roce 2013 bylo chyceno 35 samic a 27 samců. Z těchto 62 jednotlivců bylo 26 adultů (14 samic a 12 samců) a 36 subadultů (21 samic a 15 samců). První subadultní křečci se začali chytat v červnu (7 křečků) a nejvíce jich bylo odloveno v červenci (29 křečků). Tento rok začali křečci do hibernační fáze přecházet poměrně brzo, v září jsme chytli jen 3 jedinci. Když to srovnám s předchozím rokem, tak ve stejném období bylo odchyceno 33 jedinců. Bylo to pravděpodobně díky velmi nepříznivému počasí na podzim a odchvy byly ukončeny 20. září.

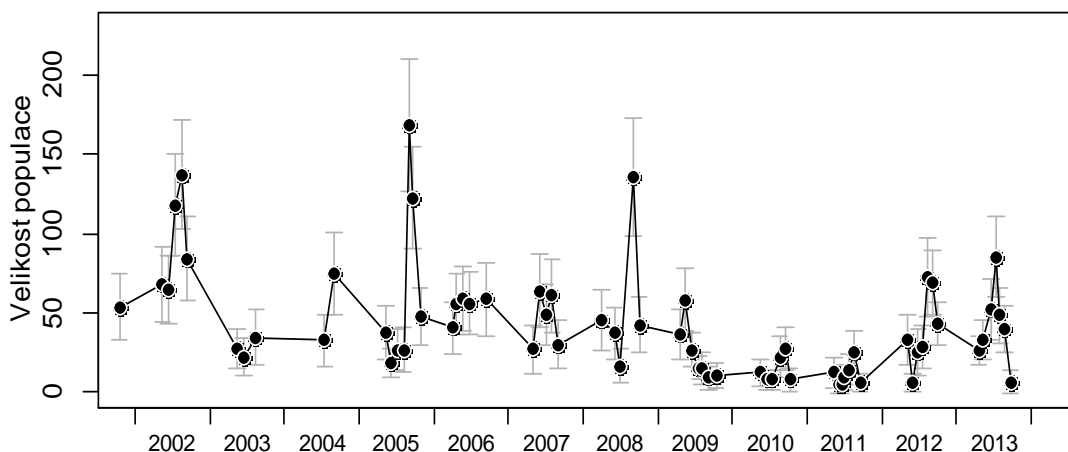
Od roku 2009 začala populace křečků na studované lokalitě pomalu klesat. V roce 2011 bylo odchyceno nejméně křečků za celé sledované období a vypadalo to, že dojde k vymření této lokální populace. V roce 2012 došlo k výraznému nárůstu populace na 61 jedinců a v roce 2013 se populace zvětšila na 62 křečků.

V roce 2012 se nejméně křečků chytilo v červnu (9 jedinců) a nejvíce v září (33 jedinců). V roce 2013 bylo nejméně křečků odchyceno v září (2 jedinci) a nejvíce v červenci (49 jedinců). To naznačuje kratší období rozmnožování. Maximální velikost populace odhadnutá modelem JS na 68,83 jedinců byla v roce 2012 pozorována v září, minimální početnost odhadnutá na 25,3 jedinců byla pozorována v červnu. Odhad enumerační metodou byl nejvyšší v září, a to 36 jedinců a nejnižší odhad byl vypočten v červnu na pouhých 8 jedinců. Pro rok 2013 byla maximální velikost populace podle metody JS odhadnuta na 85,1 jedinců, a to v červenci. Nejnižší velikost populace ve výši 6,35 jedince byla odhadnuta v září. Podle enumerační metody byla největší velikost populace odhadnuta v červenci na 32 jedinců a nejnižší velikost byla odhadnuta jen na 2 jedince v září. Enumerační metoda výsledky podhodnocuje, a proto jsou výpočty tak nízké při srovnání s odhadem JS.

Za celou dobu výzkumu křečka polního od roku 2002 bylo odchyceno 669

Tab. 2: Počet odchycených subadultů (S) a adultů (A) v jednotlivých měsících roku 2013.

	Duben		Květen		Červen		Červenec		Srpen		Září	
	S	A	S	A	S	A	S	A	S	A	S	A
Pohlaví												
Samice	0	1	0	9	4	8	15	11	6	4	1	0
Samci	0	5	0	5	3	3	14	9	7	2	1	0
Celkem	0	6	0	14	7	11	29	20	13	6	2	0



Obr. 12: Populační dynamika křečka polního na periferii Olomouce v letech 2002 až 2013. Úsečky vyznačují 95 % meze spolehlivosti.

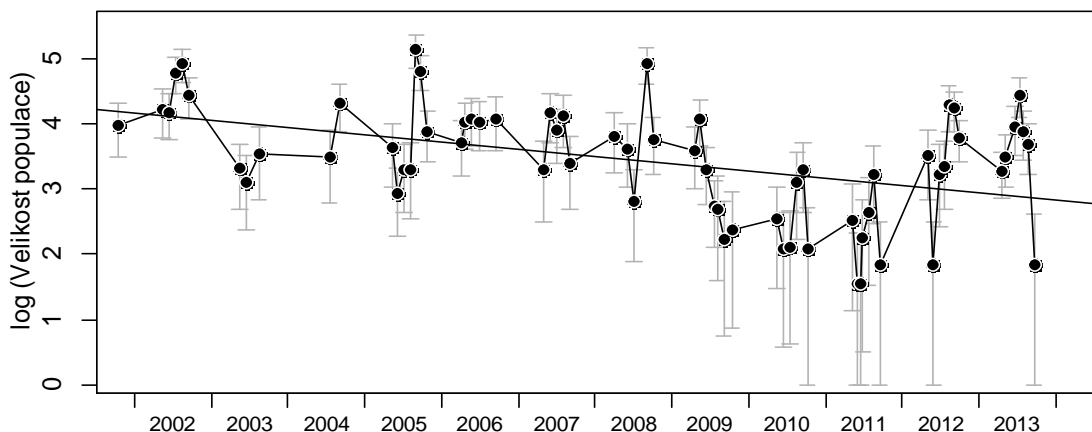
křečků (389 subadultů a 180 adultů). Nejvíce se odchytilo křečků v roce 2005, kdy bylo označeno 114 jedinců (92 subadultů a 22 adultů). Naopak nejméně křečků bylo odchyceno v roce 2011, kdy bylo chyceno 19 jedinců (8 subadultů a 11 adultů). Za sledovaných 11 let byla maximální velikost populace odhadnuta v září roku 2005 na 168,64 jedinců (obr. 12 a 13). Naopak nejnižší velikost populace za toto období byla odhadnuta v červnu roku 2011 na 4,71 jedince.

4.2 Míra populačního růstu λ

Průměrná okamžitá míra populačního růstu za rok získaná ze všech dat za celé sledované období je r je $-0,1109$ (CI $-0,1660$ až $-0,0558$). Tomu odpovídá konečná roční míra růstu λ $0,895$ (CI $0,847$ – $0,946$). To naznačuje, že populace klesá každoročně přibližně o 10 %. Maximální konečná míra růstu populace za rok byla u populace pozorována v roce 2012, kdy se maximální velikost populace zvýšila téměř 3× proti roku 2011 ($\lambda = 2,88$). Naopak nejnižší míra růstu byla pozorována v roce 2003, kdy λ klesla na $0,25$. Maximální populační velikost tak proti podzimu roku 2002 klesla téměř 4×.

4.3 Pravděpodobnost odchyty a přežívání

Pro adultní samce byla průměrná pravděpodobnost odchyty $0,644$ (SE $0,052$, CI $0,538$ – $0,738$) a pro adultní samice $0,432$ (SE $0,0412$, CI $0,353$ – $0,513$). U subadultních samců byla průměrná pravděpodobnost odchyty stanovena na $0,248$ (SE $0,049$, CI $0,164$ – $0,357$) a u subadultních samic na $0,221$ (SE $0,051$, CI $0,137$ –



Obr. 13: Velikost populace křečka polního v letech 2002 až 2013 vynesena v logaritmech. Přímka vyznačuje mírný sestupný trend v čase. Úsečky udávají 95% meze spolehlivosti.

0,335). Z dat vyplývá, že nejlépe se odchytávali adultní samci a nejhůře subadultní samice.

Průměrná měsíční pravděpodobnost přežívání v létě u adultních samců byla 0,497 (SE 0,035, CI 0,429–0,564) a u adultních samic 0,616 (SE 0,087, CI 0,437–0,768). U subadultních samců byla průměrná měsíční pravděpodobnost přežívání v létě 0,548 (SE 0,081, CI 0,391–0,695) a subadultních samic 0,713 (SE 0,036, CI 0,639–0,778). Zimní průměrné přežívání u adultních samců bylo 0,892 (SE 0,044, CI 0,771–0,953) a u adultních samic 0,844 (SE 0,036, CI 0,761–0,902). U subadultních samců bylo zimní přežívání 0,843 (SE 0,024, CI 0,789–0,885) a subadultních samic 0,861 (SE 0,026, CI 0,802–0,905). Z dat vyplývá, že samice přežívají lépe než samci.

4.4 Projekční matice

Pro předreprodukční sčítání jsem vytvořila tuto základní projekční matici:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 1.0125 & 1.0125 \\ 0.0500 & 0.0000 \end{bmatrix}$$

kde v prvním řádku jsou reprodukční příspěvky jednoletých a dvouletých samic, v druhém řádku je přežívání jednoletých samic do třídy dvouletých samic. Reprodukční příspěvek je pro obě skupiny stejný. Tato základní matice byla použita pro analýzu senzitivity. Podle této matice je stabilní věková struktura populace $w_1 = 0,9550$ a $w_2 = 0,04550$, Odpovídající reprodukční hodnoty pro jednoleté a

dvouleté samice jsou $v_1 = 1,0000$ a $v_2 = 0,954965$. Skalární součin vw je $0,9979719$. Z těchto hodnot byly vypočítány prvky matice sensitivity **S** a elasticity **E**:

$$\mathbf{S} = \begin{bmatrix} 0.9569058 & 0.04512650 \\ 0.9138115 & 0.04309423 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{E} = \begin{bmatrix} 0.91381155 & 0.04309423 \\ 0.04309423 & 0.00000000 \end{bmatrix}$$

Maximální elasticitu má reprodukční příspěvek jednoletých křečků, což znamená, že růst populace je nejcitlivější na změny v mírách, které determinují tento parametr.

Projekční matice pro postreprodukční sčítání je:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 1.0125 & 0.1265625 & 0 \\ 0.4000 & 0.0000000 & 0 \\ 0.0000 & 0.0500000 & 0 \end{bmatrix}$$

kde v prvním řádku je reprodukční příspěvek novorozenců, jednoletých a dvouletých, v druhém a třetím řádku je přežívání. Podle této matice pro postreprodukční sčítání je stabilní struktura populace $w_0 = 0,7168$, $w_1 = 0,2704$ a $w_2 = 0,01275$. Odpovídající reprodukční hodnoty jsou $v_0 = 1,000$, $v_1 = 2,6506$ a $v_2 = 2,5312$. Skalární součin vw je $1,46591$. Z této základní matice jsem vypočítala matici senzitivity **S** a elasticity **E**:

$$\mathbf{S} = \begin{bmatrix} 0.4889892 & 0.1844810 & 0.008699897 \\ 1.2961248 & 0.4889892 & 0.466967577 \\ 1.2377539 & 0.4669676 & 0.022021615 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{E} = \begin{bmatrix} 0.4669676 & 0.02202162 & 0 \\ 0.4889892 & 0.00000000 & 0 \\ 0.00000000 & 0.02202162 & 0 \end{bmatrix}$$

Maximální elasticitu má přežívání subadultů, což znamená, že růst populace je nejcitlivější na změny v mírách, které determinují tento parametr.

Konečná míra populačního růstu λ pro populaci se stabilní věkovou strukturou je pro obě dvě sčítání 1,06 za rok. Tato hodnota naznačuje, že použité parametry jsou ještě příliš optimistické ve srovnání se skutečností. V uvedené populaci jsme každý rok pozorovali v průměru 17,25 subadultních samic a 9,5 adultních samic. Pokud vezmeme do úvahy průměrné pravděpodobnosti odchyty pro tyto dvě kategorie, 0,22 (SE 0,051) a 0,43 (SE 0,041), dostaneme průměrné počty 78 subadultních samic a 22 samic po první hibernaci. To odpovídá stabilní věkové struktuře $w_0 = 0,78$ a $w_1 + w_2 = 0,22$, což se příliš neliší od predikce postreprodukčního maticového modelu.

4.5 Vliv meziroční variability prostředí

Sensitivita populačního růstu k jednotlivým vitálním mírám se může měnit v závislosti na kvalitě prostředí. Proto jsem prošetřila, jak se mění sensitivita růstu populace v nepříznivém a příznivém roce.

V nepříznivém roce pro předreprodukční sčítání jsem výše popsanou úpravou parametrů (viz kap. metody) obdržela následující projekční matici:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0.18 & 0.18 \\ 0.03 & 0.00 \end{bmatrix}$$

kde v prvním řádku jsou reprodukční příspěvky jednoletých a dvouletých samic, v druhém řádku je přežívání jednoletých samic. Podle matic pro předreprodukční sčítání v nepříznivém roce je stabilní struktura populace $w_1 = 0,873$ a $w_2 = 0,127$, Reprodukční hodnoty jsou $v_1 = 1,000$ a $v_2 = 0,873$. Tyto hodnoty vedly ke skalárnímu součinu $v w = 0,9839$. Matice senzitivity \mathbf{S} a elasticity \mathbf{E} jsou:

$$\mathbf{S} = \begin{bmatrix} 0.8872983 & 0.1290994 \\ 0.7745967 & 0.1127017 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{E} = \begin{bmatrix} 0.7745967 & 0.1127017 \\ 0.1127017 & 0.0000000 \end{bmatrix}$$

Je zřejmé, že v nepříznivých letech klesá senzitivita růstu k prvkům determinujícím procesy u jednoletých samic a současně se zvyšuje senzitivita růstu k prvkům pro dvouleté samice.

Pro postreprodukční sčítání jsem obdržela tuto základní projekční matici:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0.18 & 0.027 & 0 \\ 0.20 & 0.000 & 0 \\ 0.00 & 0.030 & 0 \end{bmatrix}$$

kde v prvním řádku je reprodukční příspěvek novorozenců, jednoletých a dvouletých, v druhém a třetím řádku je přežívání. Podle matic pro postreprodukční sčítání v nepříznivém roce je stabilní struktura populace $w_0 = 0,4737$, $w_1 = 0,4595$ a $w_2 = 0,0669$. Reprodukční hodnoty jsou $v_0 = 1,0000$, $v_1 = 1,0309$ a $v_2 = 0,9000$. Odpovídající skalární součin je $v w = 1,0075$ a matice senzitivity a elasticity jsou:

$$\mathbf{S} = \begin{bmatrix} 0.4701421 & 0.4560291 & 0.06635097 \\ 0.4846918 & 0.4701421 & 0.41042619 \\ 0.4231279 & 0.4104262 & 0.05971587 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{E} = \begin{bmatrix} 0.4104262 & 0.05971587 & 0 \\ 0.4701421 & 0.00000000 & 0 \\ 0.00000000 & 0.05971587 & 0 \end{bmatrix}$$

Lambda podle matic pro obě sčítání je $\lambda = 0,206$. S danými parametry by velikost populace klesla meziročně téměř o 80 %.

V příznivém roce pro předreprodukční sčítání jsem po změnách v parametrech obdržela projekční matici:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 3.402 & 3.402 \\ 0.070 & 0.000 \end{bmatrix}$$

kde v prvním řádku jsou reprodukční příspěvky jednoletých a dvouletých samic, v druhém řádku je přežívání jednoletých samic do třídy dvouletých samic. Podle matic pro předreprodukční sčítání v příznivém roce je stabilní struktura populace $w_1 = 0,9802$ a $w_2 = 0,0198$. Reprodukční hodnoty jsou $v_1 = 1,0000$ a $v_2 = 0,9802$. Skalární součin je $v w = 0,99961$. Matice senzitivity \mathbf{S} a elasticity \mathbf{E} jsou:

$$\mathbf{S} = \begin{bmatrix} 0.9806127 & 0.01977830 \\ 0.9612255 & 0.01938727 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{E} = \begin{bmatrix} 0.96122545 & 0.01938727 \\ 0.01938727 & 0.00000000 \end{bmatrix}$$

V případě postreprodukčního sčítání jsem obdržela projekční matic \mathbf{A} :

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 3.402 & 0.3969 & 0 \\ 0.600 & 0.0000 & 0 \\ 0.000 & 0.0700 & 0 \end{bmatrix}$$

kde v prvním řádku jsou reprodukční příspěvky subadultů a jednoletých samic, v druhém a třetím řádku jsou pravděpodobnosti přežívání. Podle matic pro postreprodukční sčítání v příznivém roce je stabilní struktura populace $w_0 = 0,8501$, $w_1 = 0,1470$ a $w_2 = 0,0030$. Reprodukční hodnoty jsou $v_0 = 1,000$, $v_1 = 5,784$ a $v_2 = 5,6700$ a skalární součin je $v_w = 1,716956$. Výsledné matice senzitivity \mathbf{S} a elasticity \mathbf{E} jsou:

$$\mathbf{S} = \begin{bmatrix} 0.4951057 & 0.08559387 & 0.001726371 \\ 2.8638699 & 0.49510574 & 0.485317216 \\ 2.8072495 & 0.48531722 & 0.009788523 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{E} = \begin{bmatrix} 0.4853172 & 0.009788523 & 0 \\ 0.4951057 & 0.000000000 & 0 \\ 0.0000000 & 0.009788523 & 0 \end{bmatrix}$$

Lambda podle matic pro obě sčítání je $\lambda = 3,47$. Takový růst spadá do intervalu pozorovaných ročních růstů na studované studijní ploše.

5 Diskuze

Ve své práci se zabývám sestrojením jednoduchého maticového modelu, podle kterého jsem pak na základě demografických dat vypočítala analýzu sensitivity. Křeček má velmi jednoduchý životní cyklus, tak jsem použila předreprodukční i postreprodukční sčítání. Sestrojením projekční matice a analýzy sensitivity u křečka polního se ještě nikdo v minulosti nezabýval. Pro sestrojení projekční matice jsem musela použít jak dlouhodobá data získaná přímo ve studované přírodní populaci na periférii Olomouce, tak i literární údaje. Data jsem měla od roku 2002, kdy začal na studované lokalitě výzkum křečka polního. Data z reprodukčních příspěvků se ve volné přírodě špatně zjišťují, a proto jsem pro jejich zjištění použila literární údaje. Maticový model jsem sestrojovala jen pro samice, protože křeček je polygynní druh, kde se samec páří s více samicemi (Franceschini a Millesi 2001) a díky tomu nejde zjistit jeho reprodukční příspěvek.

Většina sledovaných samic se začala reprodukovat až po první hibernaci. Jen u některých samic byla zahájena reprodukce v roce narození. Tento jev byl zaznamenaný i v Maďarsku, kdy u samic již ve věku 1,5 měsíce byla potvrzena březost (Nechay 2000). V minulosti bylo zjištěno, že křečci mají 2 až 3 vrhy ročně, dokonce ve velmi příznivých letech bylo zjištěné i 4 až 5 vrhů ročně (Nechay et al. 1977, Grulich 1986). V poslední době literatura udává za normální jev pouze 1 až 2 vrhy za sezonu (Monecke 2013). Zdá se, že oproti dřívějšímu se změnilo i načasování rozmnožování. Podle staré literatury a laboratorních studií se uvádí, že křečci se začínají rozmnožovat již od poloviny dubna do konce srpna, tj 4,5 měsíce na reprodukci (Vohralík 1974, Krsmanovic et al. 1984, Nechay 2000, Monecke a Wollnik 2005). Dokonce se i udává reprodukce již od března do září, tj 7 měsíců na reprodukci (Grulich 1986). Podle novějších studií v Sasku – Anhaltsku bylo zjištěno, že začátek reprodukce byl do značné míry zpožděný, někdy dokonce i 2,5 měsíce. Zbývající doba reprodukce je pak krátká na to, aby samice mohly mít více než dva vrhy za sezonu. Jedna z hypotéz by mohla být změna klimatu, díky které dochází u evropských křečků ke zpoždění cirkadiálních hodin (Monecke 2013).

V průběhu roku se měsíční průměrné přežívání výrazně lišilo. V zimním období bylo průměrné přežívání u obou pohlaví a věkových skupin hodně podobné.

V letním období se jak u obou pohlaví tak věkových skupin průměrná pravděpodobnost lišila. Významně horší přežívání bylo zaznamenáno u samců obou věkových skupin. U subadultních samců může být nízká pravděpodobnost přežívání způsobená i emigrací, kdy jsou vytlačováni pryč z teritoria adultních samců. Často i interakce mezi samci končí zraněním, to může být další důvod nízkého přežívání (Losík et al. 2007). I němečtí autoři zaznamenaly v letním období výrazně horší přežívání než v zimním období (Kayser et al. 2003). V německých populacích je roční míra přežívání v hodnotách 0,06 až 0,33 (Weinhold 2005). Na studované lokalitě je průměrná měsíční přežívání 0,7556 (SE 0,0128, CI 0,7306–0,7807), tj. roční míra přežívání $0,7556^{12} = 0,0346$. Tak nízké roční přežívání může být na sledované lokalitě způsobené predací nebo zvýšenou emigrací jedinců. Ve vegetační sezoně je horší přežívání hlavně připisováno predaci (Nechay 2000). V Německu na dvou lokalitách díky predaci bylo 87 % a 29 % případů mortality (Kayser et al. 2003). Na studované lokalitě bylo zjištěno, že mezi potencionální predátory, kteří byli zachyceni na fotopastech, patří lasice kolčava, kočka domácí, kuna skalní a tchoř tmavý (Machová 2013). Snížené přežívání může být způsobené i z důvodu nemoci podobné brucelóze u hrabošů, které se v poslední době u křečků vyskytuje. V roce 2012 bylo odchyceno pár jedinců, kteří měli příznaky této nemoci, tj. výrazně oteklé nohy, které jsou bolestivé, zvířata špatně chodí a tak jsou vystavena zvýšené predaci (Monecke 2013).

Maximální velikost populace v září roku 2005 bylo 168,64 jedinců, což odpovídalo 6,72 jedinců na 1 hektar. Naopak nejnižší velikost populace byla odhadnuta v červnu roku 2011 na 4,71 jedince, což odpovídalo 0,2 jedince na 1 hektar. Například v Sasku - Anhaltsku byla velikost populace na jaře velmi nízká, vypočítána na 1 až 2,3 zvířata na 1 hektar (Ulbrich a Kayser 2004). Na studované lokalitě to bylo minulý rok podobné, kdy na jaře bylo na 1 hektar vypočítáno 1,4 křečků. V porovnání s východním Slovenskem roku, kdy se vyskytovalo v letech 1971 a 1972 na 1 hektar 300 až 500 křečků (Grulich 1973, 1975), jsou populace v Sasku i na studované lokalitě velmi nízké.

Míra populačního růstu je ve skutečnosti 0,895 (CI 0,847–0,946), každoroční pokles populace je tedy přibližně o 10 %. Míra populačního růstu podle matic je 1,06. To je, ale v rozporu se skutečností. Náš model totiž není natolik přesný, protože jsme používali literaturu k parametrizaci matice. Znamenalo by to, že populace nám roste, ale podle dlouhodobých dat nám populace klesá.

Maximální elasticita v předreprodukčním sčítání je u reprodukčního příspěvku jednoletých křečků. Naopak u postreprodukčního sčítání je maximální elasticita u přežívání subadultů. V těchto parametrech je růst populace nejcitlivější. Pro snížení těchto parametrů by se měli zavést nějaké ochranné programy pro křečka polního, aby docházelo nárůstu populace. Například by se mohlo pro lepší přežívání křečků dát kolem celé sledované lokality elektrický ohradník, který by chránil křečky proti predaci liškami, psy, kočkami a dalšími predátory. Tato ochranné opatření bylo aplikováno ve Francii, kdy se pak přežívání křečků významně zlepšilo (Eidenschek a Villemey 2011). Dalším ochranným opatřením, které by se mohlo aplikovat na studované lokalitě je vyrábění umělých nor pro subadultní jedince. U mladých jedinců po opuštění mateřské nory je zvýšená migrace, protože hledají nová místa k osídlení, jsou méně opatrní a je u nich zvýšená predace. Umělé nory by mohli sloužit jako úkryt před predátory, případně k zabydlení. Pravděpodobně by se tímto ochranným opatřením mohlo zvýšit přežívání novorozenců. Další ochranné opatření, které by se mohlo provést na sledované lokalitě je reintrodukce. V Nizozemsku a ve Francii byl stav tak kritický, že byly zavedeny programy pro reintrodukcii křečka polního, a díky tomu nedošlo k jeho vyhynutí (Kreekels 1999). Křečci by se odchovávali v laboratorních podmínkách a na jaře by byli vypuštěni zpět do přírody. Pravděpodobně by se mohlo reintrodukcii zlepšit, jak přežívání subadultů, tak i reprodukční příspěvky jednoletých, protože by odchov mohl probíhat v zajetí, kde by samice mohli mít i více vrhů.

Závěrem bych chtěla říct, že analýzy, které jsem dělala, jsou výsledkem velmi jednoduchého maticového modelu. Ten byl vytvořen na základě mnoha zjednodušujících předpokladů. Jedním z nich je předpoklad existence porodních pulsů, tj. krátkého období rozmnožování. Křečci se rozmnožují od dubna do září a mláďata se rodí v několika vrzích. Toto jedno relativně dlouhé období bylo chápáno jako jedna reprodukční epizoda. V navazujících modelech by se tento problém dal obejít vytvořením sezónního modelu s intervalem 1 měsíc. Ten by mohl mnohem detailněji postihovat jevy pozorované v dané populaci. Současně je ale také mnohem náročnější na kvalitu data. Nejmladší věková třída pro postreprodukční sčítání byla označena 0. Proto se také všechny vzorce pro parametrizaci pravděpodobností přežívání a reprodukční příspěvky liší od systémů, v nichž se vždy začíná 1 (např. Caswell 2001). Model rovněž neobsahuje závislost na populační hustotě. Prvky matice by zde byly nahrazeny jejich funkcemi pro populační hustoty. Takové detailní

modely jsou potom schopny generovat dynamiku celé populace. Na druhou stranu ale vyžadují mnohem více dat a také větší porozumění procesům ve studované populaci. Další analýzy by rovněž měly vzít do úvahy citlivost populačního růstu k věku při první reprodukci, který je klíčovým životním znakem většiny organismů. To je zvláště významné, když víme, že v příznivých letech mohou do reprodukce vstupovat mladé samičky ještě před první hibernací. Ačkoliv věk při první reprodukci není prvkem projekční matice, lze jeho vliv na populační růst odhadnout pomocí analýzy parciálních životních cyklů (Oli a Zinner 2001). Další výzkum v těchto směrech by mohl být velmi užitečný a přinést nové poznatky využitelné v managementu populace křečka polního u nás.

6 Souhrn

V předložené diplomové práci, ve které jsem se zabývala demografickými parametry a maticovým modelem pro populační dynamiku křečka polního, jsem dospěla k těmto závěrům:

1. Maximální velikost populace za celé sledované období byla v září roku 2005 na 168,64 jedinců. Naopak nejnižší velikost populace za toto období byla odhadnuta v červnu roku 2011 na 4,71 jedince.
2. Měsíční průměrné přežívání v létě bylo u subadultních samic 0,713 (SE 0,036, CI 0,639–0,778) a u adultních samic 0,616 (SE 0,087, CI 0,437–0,768).
3. Míra populačního růstu za celé sledované období je 0,895 (CI 0,847–0,946). Míra populačního růstu podle matic je 1,06.
4. Maximální elasticita v předreprodukčním sčítání je u reprodukčního příspěvku jednoletých křečků. Naopak u postreprodukčního sčítání je maximální elasticita u přežívání subadultů.
5. U příznivého a nepříznivého roku je též maximální elasticita v předreprodukčním sčítání u reprodukčního příspěvku jednoletých křečků. U postreprodukčního sčítání je maximální elasticita u přežívání subadultů.
6. Lambda podle matic je pro příznivý rok 3,47 a pro nepříznivý rok je 0,206.

7 Literatura

ANDĚRA M, BENEŠ B. 2001. Atlas rozšíření savců v České republice. Předběžná verze, IV. Hlodavci (Rodentia) – část 1, křečkovití (Cricetidae), hrabošovotí (Arvicolidae), plchovití (Gliridae). Praha: Národní muzeum. 160 s.

ANDĚRA M, LEMBERK V, ZBYTOVSKÝ P. 2010 – Drobní savci Svitavské vrchoviny (východní Čechy) (Eulipotyphla, Chiroptera, Rodentia) [Small mammals of the Svitavská vrchovina Upland (Eastern Bohemia, Czech Republic) (Eulipotyphla, Chiroptera, Rodentia)]. Lynx, n. s., 41: 95–143.

ANDĚRA M. 2011. Current distributional status of rodents in the Czech Republic (Rodentia). Lynx, n.s. (Praha), 42: 5–82.

ARNASON A. N, SCHWARZ C. J. 1998. Using POPAN – 5 to analyse banding data. Bird Study 46: S157–168.

BACKBIER L. A. M., GUBBELS K, SELUGA K, WEIDLING A, WEINHOLD U, ZIMMERMANN W. 1998. Der Feldhamster *Cricetus cricetus* (L., 1758), eine stark gefährdete Tierart. Internationale Arbeitsgruppe Feldhamster, Stichting Hamsterwork groep Limburg (Eds), Margraten.

BACKBIER L. A. M, GUBBELS E. J. 1998. Species-protective measures for preservation of the Common hamster (*Cricetus cricetus*) in Limburg (Netherlands). In: Ecology and Protection of the Common Hamster (Eds. Stubbe M, Stubbe A), 125–136 p.

BERDYUGIN K. I, BOLSHAKOV V. N. 1998. The common hamster (*Cricetus cricetus* L.) in the eastern part of Europe. 43-79 p. In: STUBBE M, STUBBE A. (eds.): Ökologie und Schutz des Feldhamsters. Wissensch. Beitr. MLU Halle – Wittenberg, 480 p.

BRIEDERMANN L. 1990. Schwarzwild, 2nd edn. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, Germany.

BIEBER C, RUF T. 2005. Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *Journal of Applied Ecology* 42: 1203–1213.

BRÄUEROVÁ D. 2012. Demografie křečka polního v populaci na periferii Olomouce [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř PřF UP v Olomouci. 32 s., česky.

CASWELL H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14: 215–230.

CASWELL H, NAIMAN R. J. AND MORIN R. 1984. Evaluating the consequences of reproduction in complex salmonid life cycles. *Aquaculture* 43: 123–134.

CASWELL H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, MA, 328 p.

COOCH E, WHITE G, eds. 2011. Program MARK: a gentle introduction. 9th ed. Dostupný z <http://www.phidot.org/software/mark/>.

EBERT T. A. 1999. Plant and animal populations: methods in demography. San Diego: Academic Press.

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

EIDENSCHENCK J, VILLEMÉY A. 2011. Restocking of the common hamster wild populations, *Cricetus cricetus*, in France. Impact of agricultural practices. In: MONECKE S, PÉVET P, eds. Program & Conference Proceedings from the 18th

Meeting of the International Hamster Workgroup; October 14–17, 2011; Strasbourg. Strasbourg: Université de Strasbourg. p. 48.

FEDERICO P, CANZIANI G. A. 2005. Modeling the population dynamics of capybara *Hydrochaeris hydrochaeris*: a first step towards a management plan. *Ecological Modelling* 186: 111–121.

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

GEORGE K. 1995. Neue Bedingungen für die Vogelwelt der Agrarlandschaft in Ostdeutschland nach der Wiedervereinigung. *Orn. Jber. Mus. Heineanum* 13: 1–25.

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

GORECKI A. 1977. Energy flow through the Common Hamster population – *Acta Ther iol.*, 22: 2. 25–66.

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

GRULICH I. 1973. Přemnožení křečka na východním Slovensku v r. 1971. *Vesmír* 52: 323–327.

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

GRULICH I. 1977. Křeček polní – *Cricetus cricetus* L. a zákonitosti jeho rozšíření v ČSSR. *Živa*, 66: 35–36.

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

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

GRULICH I. 1996. Der gegenwärtige Stand der Hamsterverbreitung (*Cricetus cricetus*) in Tschechien und Slowakien. Säugetierkd. Inf. 20: 145–154.

GUBBELS E. J., GUBBELS J. E., GUBBELS-BROERS S. L. M., BACKBIER L.A.M. 1994a. De Korenwoof, *Cricetus cricetus*. I. Een eerste Verkenning. Natuurhist. Maandblad 83(9): 164–167.

GUBBELS E. J., BACKBIER L. A. M., GUBBELS J. E. 1994b. De Korenwoof, *Cricetus cricetus*. II. Winterwaarnemingen. Natuurhist. Maandblad 83(11): 212–215.

GUBBELS E. J., BACKBIER L. A. M., GUBBELS J. E., GUBBELS J. S. 1994c. De Korenwoof, *Cricetus cricetus*. III. Winterburchten. Natuurhist. Maandblad 83 (12): 231–236.

HORVITZ C, SCHEMSKE D. W. AND CASWELL H. 1997. The relative “importance” of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. In: Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems (eds. S. Tuljapurkar and H. Caswell), pp. 247–71. Chapman and Hall, New York.

JOLLY G. M. 1965. Explicit estimates from capture – recapture data with both death and immigration – stochastic model. Biometrika 52: 225–247.

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

KEMPER H. 1967. Einige Freilandbeobachtungen am Hamster, *Cricetus cricetus* (Linné, 1758). Säugetierk. Mitt. 15: 165–169.

KEYFITZ N, CASWELL H. 2005. Applied Mathematical Demography. Springer. Third edition. 575 p.

KREEKELS R. 1999. Beschermingsplan hamster 2000–2004. Rapport Directie Natuubeheer Nr. 41, Wageningen.

KRSMANOVIC L, MIKES M, HABIJAN V, MIKES B. 1984. Reproductive activity of *Cricetus cricetus* L. in Vojvodina–Yugoslavia. Acta Zool. Fennica 171: 173–174.

KUPFERNAGEL C. 2005. Population dynamics of the common hamster (*Cricetus cricetus*) on a compensation area near Braunschweig. 86 - 91 p. In: LOSINGER I. (ed.): Proceedings of 12th Meeting of the International Hamsterworkgroup, October 16th – 18th, Strasbourg, France. Strasbourg, France, 111 p.

LEBRETON J-D, BURNHAN K. P., CLOBERT J, ANDERSON D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. Ecological Monographs 62: 67–118.

LEFKOVITCH L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrics 21: 1–18.

LESLIE P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika 33: 183–212.

LESLIE P. H. 1948. Some further notes on the use of matrices in population analyses. Biometrika 35: 213–245.

LOSÍK J, LISICKÁ L, HŘÍBKOVÁ J, TKADLEC E. 2007. Demografická struktura a procesy v přírodní populaci křečka polního (*Cricetus cricetus*) na Olomoucku. Lynx (Praha), n. s. 38: 21–29.

- MACHOVÁ K. 2013. Využití fotopastí při výzkumu drobných savců [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci, 51 s.
- MILLS L. S, DOAK D. F. AND WISDOM M. J. 1999. The reliability of conservation actions based on sensitivity analysis of matrix models. *Conservation Biology* 13: 815–29.
- MOHR U, SCHULLER H, REZNIK G, ALTHOFF J, PAGE N. 1973. Breeding of European hamsters. – *Laboratory Animal Science* 23 (6): 799–802.
- MONECKE S, WOLLNIK F. 2005. Seasonal variations in circadian rhythms coincide with a phase of sensitivity to short photoperiods in the European hamster. *J. Comp. Physiol. [B]* 175: 167–183.
- MONECKE S. 2013: All things considered? alternative reasons for hamster extinction. *Zoologica Poloniae* 58/3–4: 41–57.
- MÜLLER K. R. 1960. Der Hamster und seine Bekämpfung. Flugblatt Nr. 30. Biol. Zentralanst. der DAL zu Berlin.
- NECHAY G, HAMAR M., GRULICH I. 1977. The Common hamster (*Cricetus cricetus* L.); a Review. *EPPO Bulletin*, 7 (2): 255–276.
- NECHAY G. 1998. The state of the common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) in Hungary. In: STUBBE M, STUBBE A, editors. *Ökologie und Schutz des Feldhamsters*. Halle – Wittenberg: Wissensch. Beitr. MLU Halle – Wittenberg. p. 101–110.
- NECHAY G. 2000. Report on the status of hamsters: *Cricetus cricetus*, *Cricetus migratorius*, *Mesocricetus newtoni* and other hamster species in Europe. Strasbourg, Council of Europe publishing, Series Nature and environment 106. 73 p.
- NECHAY G. 2005. Saving a unique animal of provinces of Europe – An essay on management of the Common hamster. 40– 42 p. In: LOSINGER I. (ed.): *Proceedings*

of 12th Meeting of the International Hamsterworkgroup, October 16th-18th, Strasbourg, France. Strasbourg, France, 111 p.

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

NOWAK E, HEIDECKE D, BLAB J. 1994. Rote Liste und Artenverzeichnis der in Deutschland vorkommenden Säugetiere (Mammalia). In: NOWAK E, BLAB J, BLESS R. (Eds): Rote Liste der gefährdeten Wirbeltiere in Deutschland. Schriftenreihe Landschaftspflege und Naturschutz, 42, 27–59, Bonn- Bad Godesberg.

OLI MK, ZINNER B. 2001. Partial life-cycle analysis: a model for birth-pulse populations. *Ecology* 82(4): 1180–1190.

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

POLLOCK K. H., NICHOLS J. D., BROWNIE C, HINES J. E. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildl Monogr* 107: 1–97.

R CORE TEAM 2013. R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

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

RUCHAY N. 1997. Freilanduntersuchungen am Feldhamster (*Cricetus cricetus* Linné 1758) unter besonderer Berücksichtigung des Raum-Zeit-Verhaltens juveniler und subadulter Tiere. Wissenschaftliche Arbeit für das höhere Lehramt an Gymnasien, Univ. Heidelberg.

SEBER G. A. F. 1965. A note on the multiple – recapture census. *Biometrika* 52: 249–259.

SELUGA K. 1996. Untersuchungen zu Bestandssituation und Ökologie des Feldhamsters. *Cricetus cricetus* L., 1758, in den östlichen Bundesländern Deutschlands. Diplomarbeit Univ. Halle – Wittenberg.

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

STUBBE M, SELUGA K, WEIDLING A. 1997. Bestandssituation und Ökologie des Feldhamsters. *Cricetus cricetus* L., 1758. *Tiere im Konflikt* 5: 5–60.

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

STUBBE M, ZÖRNER H, MATHES H, BÖHM W. 1991. Reproduktionsrate und gegenwärtiges Nahrungsspektrum einiger Greifvogelarten im nördlichen Harzvorland. In: STUBBE, M. (Hrsg.): *Populationsökologie von Greifvogel- und Eulenarten* Bd. 2. *Wiss. Beitr. Univ. Halle* 1991/4 (P45): 39–60.

SUTHERLAND W. J. 2006. *Ecological census techniques: a handbook*. Cambridge: Cambridge University Press.

SZAMOS V. 1972. Growth and development of (*Cricetus cricetus* L.). - *Vest. Zool.* 4: 86–89.

TKADLEC E. 2008. *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci. 400 p.

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

TKADLEC E, LOSÍK J. 2013. Základní metody populační ekologie. 1. vydání. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci. 86p.

ULBRICH K, KAYSER A. 2004. A risk analysis for the common hamster (*Cricetus cricetus*). Biological Conservation 117: 263–270.

VOHRALÍK V. 1974. Biology of the reproduction of the common hamster, *Cricetus cricetus* (L.). Vestn. Čs. Společ. Zool., 38: 228–240.

VOHRALIK V, ANDĚRA M. 1976. Rozšíření křečka polního *Cricetus cricetus* (L.) v Československu (Distribution of the common hamster, *Cricetus cricetus* (L.) in Czechoslovakia). Lynx (Praha), n. s. 13: 56–65.

VOHRALIK V. 2011. Nové nálezy křečka polního (*Cricetus cricetus*) v České republice (Mammalia: Rodentia) [New records of *Cricetus cricetus* in the Czech Republic (Mammalia: Rodentia)]. Lynx, n. s., 42: 189–196.

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

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

WEIDLING A. 1996. Zur Ökologie des Feldhamsters *Cricetus cricetus* L., 1758 im Nordharz – vorland. Diplomarbeit Univ. Halle – Wittenberg.

WEINHOLD U. 1998. Zur Verbreitung und Ökologie des Feldhamsters (*Cricetus cricetus* L. 1758) in Baden – Württemberg, unter besonderer Berücksichtigung der räumlichen Organisation auf intensiv genutzten landwirtschaftlichen Flächen im Raum Baden-Württemberg. Dissertation. Universität Heidelberg, 159 p.

WEINHOLD U. 2005. Viability of the Common hamster in western Europe – population decline and conservation measures. Pp.: 13–18. In: LOSINGER I. (ed.): Proceedings of 12th Meeting of the International Hamsterworkgroup, October 16th 18th, Strasbourg, France. Strasbourg, France, 111 pp.

WEINHOLD U. 2008. Draft European action plan for the conservation of the common hamster (*Cricetus cricetus*, L. 1758). Second version. Strasbourg: Council of Europe, Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats, Standing Committee. 36 p.

WUTTKY K. 1968. Ergebnisse 10jähriger Beobachtungen an der Greifvogelpopulation des Wildforschungsgebietes Hakel (Kr. Aschersleben). – Beitr. Jagd- u. Wildforsch. 6: 159–173.

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