

**Univerzita Palackého v Olomouci**  
**Přírodovědecká fakulta**  
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**Synchronnost dynamiky populací hraboše polního**

**Ilona Škeříková**

Bakalářská práce

předložená

na Katedře zoologie a ornitologické laboratoři

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Bc. v oboru

Systematická biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

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

Olomouc 2009



Prohlášení

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

V Olomouci 25. března 2009

.....  
podpis

Škeříková I. 2009. Synchronnost dynamiky populací hraboše polního [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra zoologie na PřF UP v Olomouci. 23 s., česky.

### **Abstrakt**

Hrabošovité hlodavci patří mezi organismy s cyklickou dynamikou. Příčiny a mechanismy způsobující populační cykly nejsou přesně známy. Dnes se ale ví, že příčiny populačních cyklů a synchronnosti nemusí být totožné. Synchronnost na kratší vzdálenosti může být způsobována rozptylem jedinců. Na větší geografické škále se spíše uplatňují vlivy počasí nebo predace. S rostoucí vzdáleností populací jejich synchronnost klesá. Způsob, jakým synchronnost mezi populacemi klesá, nám může poskytnout informace o tom, jaké mechanismy způsobují synchronnost. O vztahu mezi synchronností a vzdáleností mezi populacemi hrabošů ve střední Evropě je dosud známo málo informací na rozdíl od více prozkoumaných skandinávských populací hrabošů.

Z dat vyplývá, že stupeň synchronnosti mezi populacemi hraboše polního v České republice byl vysoký, většinou vyšší než 0,6. Pokles synchronnosti s rostoucí vzdáleností byl malý (synchronnost téměř neklesla do vzdálenosti 150 km), což ukazuje, že na populace hrabošů má vliv mechanismus působící na rozsáhlé geografické škále. Synchronnost mezi populacemi hrabošů je pravděpodobně způsobena proměnlivostí počasí nebo vlivem predátorů.

**Klíčová slova:** cyklická dynamika, příčiny synchronnosti synchronnost,

Škeříková I. 2009. Synchrony in populations of the common vole [bachelor's thesis]. Olomouc: Department of Zoology, Faculty of Science, Palacky University Olomouc. 23 p., in Czech.

### **Abstract**

For rodents such as voles, abundances typically fluctuate periodically in time. The causations and the mechanisms of the cyclic dynamic are not exactly known. Nowadays it is generally agreed that the causes of the population cycles and of the synchrony need not be necessarily the same. On a local scale, synchrony is usually ascribed to dispersal of individuals. On a larger spatial scale, synchrony is assumed to be caused by exogenous random factor, such as climate variability, or by trophic interaction with populations of other species. The degree of synchrony among populations usually declines with distance. The nature of this decline can provide additional information on mechanisms underlying the synchrony. Unlike many northern populations of voles, little is known about the relationship between synchrony and distance in central European populations the common vole.

The aim of this thesis is to explore data on population dynamics in the common vole and assess the degree of the synchrony relative to the distance among the populations in the Czech Republic. I analysed the data from the State Phytosanitary Administration that describe population dynamics in 25 districts over period 2000–2008. These data were computerized and correlation analysis applied using the program R. I found that the degree of synchrony among the populations was considerable, usually much above 0.6. The decline of synchrony with distance was very small (almost no decline up to 150 km), indicating that it is the large scale mechanisms, such as climate or predators, that are likely to operate in common vole populations.

Key words: cyclic dynamic, *Microtus*, synchrony,

## Obsah

Seznam obrázků .....	vii
Poděkování .....	viii
1. Úvod .....	1
1.1 Populační cykly .....	1
1.2 Populační dynamika hraboše polního .....	3
1.3 Synchronnost mezi populacemi .....	4
2. Cíle práce .....	8
3. Materiál a metody .....	9
3.1 Metody zjišťování početnosti hraboše .....	9
3.2 Měření synchronnosti .....	10
3.3 Zpracování a analýza dat .....	11
4. Výsledky .....	13
5. Diskuse .....	15
6. Literatura .....	18

## Seznam obrázků

Obr. 1. Analyzované okresy České republiky, pro které bylo k dispozici minimálně 8 hodnot, jsou vyznačeny šedě.....	11
Obr. 2. Závislost korelačního koeficientu, kterým se měří synchronnost populací hraboše polního, na vzdálenosti mezi okresy v jarních měsících (a) a v podzimních měsících (b) během let 2000–2008. Korelační koeficient byl vypočítán z logaritmovaných abundancí. ....	13
Obr. 3. Závislost korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi okresy. Korelační koeficient byl vypočítán z populačních růstů v jarních měsících (a) a populačních růstů v podzimních měsících (b) v letech 2000–2008. ....	14
Obr. 4. Závislost korelačního koeficientu, kterým se měří synchronnost populací hraboše polního, na vzdálenosti mezi okresy s průměrnou nadmořskou výškou pod 300 m (a) a nad 300 m (b) během let 2000–2008. Korelační koeficient byl vypočítán z logaritmovaných abundancí. ....	14

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala prof. MVDr. Emilu Tkadlecovi, CSc. za jeho trpělivost a čas, který mi během psaní bakalářské práce věnoval. Děkuji za jeho odbornou pomoc, poskytování literárních zdrojů a rad. Také bych chtěla poděkovat Ing. Markovi Bednářovi za poskytnutí údajů o vzdálenostech mezi okresy České republiky.



# 1. Úvod

## 1.1 Populační cykly

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

Populační cykly představují fenomén, který nebyl dosud spolehlivě vysvětlen. V dnešní době není upřednostňována žádná z hypotéz. Hlavní hypotézy, které se snaží vysvětlit příčiny cyklů, jsou založeny na účincích mnoha faktorů. Mezi nejvýznamnější patří (Berryman 2002): fyzikální účinky, účinky predátorů, účinky patogenů, účinky rostlin, účinky populační struktury, mateřské účinky a genetické účinky. Pokusy vysvětlit pravidelné výkyvy klimatickými faktory byly dosud neúspěšné. Předpokládalo se, že cyklus slunečních skvrn, který je příčinou změn počasí, vysvětluje cyklus u rysa kanadského a jiné 10leté cykly. Avšak MacLulich (1937) a jiní ukázali, že ve skutečnosti zde žádný vztah není (Odum 1977).

Hypotézy opírající se o účinky predátorů vychází z modelů Lotky a Volterry a Nicholsona a Baileyho, které kvantitativně dokládají potenciál systému predátor–kořist generovat cyklickou dynamiku (např. Pearson 1966; Hanski et al. 1991). Tento systém může jevit výkyvy i v konstantním abiotickém prostředí v laboratoři, avšak tento jednoduchý systém dravce a kořisti obvykle buď zanikne nebo se výkyvy během času utlumí (Odum 1977).

Anderson a May (1980) ukázali, že jednoduché modely pro přenos infekčních onemocnění mohou generovat cykly v populaci hostitele i patogena. Christian a spolupracovníci (Christian 1950, 1959 a 1963; Christian a Davis 1964) nahromadili důkazy jak v laboratoři, tak v terénu, že stěsnávání do malého prostoru při vrcholné hustotě populace vede u vyšších obratlovců ke zvětšování nadledvinek, což vyvolává změny v chování, rozmnožovacím potenciálu a v odolnosti vůči chorobám nebo jiným stresům. Zvířata tak často náhle hynou „šokovým onemocněním“ v důsledku endokrinní nerovnováhy (Odum 1977).

Hypotézy, které jsou postavené na interakci rostliny a herbivora, mohou také způsobovat cyklickou dynamiku. Rostliny zaujímají roli kořisti, herbivoři roli predátora (např. Lack 1954; Pitelka 1957; Rosenzweig a Abramsky 1980). Jiné hypotézy jsou založeny na koloběhu živin. Jejich nedostatek způsobí nižší odolnost rostlin vůči herbivorům a následný nárůst populace herbivora. Trusem a organickou hmotou z těl živočichů se živiny dostanou zpět k rostlinám a tím se zvýší jejich resistance, herbivorie klesne (např. Pitelka 1964; Schultz 1964; White 1974).

Jestliže fitness jedince závisí na věku matky, věková struktura matek se mění v závislosti na populační hustotě tak, že se populace stává citlivější k variabilitě prostředí. Sem patří senescenční modely o stárnutí populace s rostoucí hustotou populace (Zejda 1967) zahrnující mateřské účinky spolu se stresem (Boonstra 1994) nebo sezónností prostředí (Tkadlec a Zejda 1998). Do této kategorie také patří modely postavené na vztahu populační struktury a klimatické variability (Bjørnstad et al. 1999a; Coulson et al. 2001).

Vlivy prostředí, které působí na mateřskou generaci se mohou odrazit ve vlastnostech potomstva (Wellington 1957). Pokud matky netrpí nedostatkem kvalitní potravy či různými chorobami, pak vyprodukují odolnější potomstvo schopné lépe přežít a rozmnožit se. (Mousseau a Dingle 1991; Rossiter 1994; Mousseau a Fox 1998a,b). Hypotézy založené na mateřském efektu vnáší do závislosti na hustotě zpoždění, jež generuje cykly (Ginzburg a Taneyhill 1994).

Další hypotézy se opírají o to, že na změny v hustotě mohou působit změny v genetickém složení populace. Při nízké hustotě by mohl přírodní výběr preferovat genotypy s vysokou reprodukcí, ale nižší kompetitivností, při vysoké hustotě naopak s nízkou reprodukcí a vyšší kompetitivností (Chitty 1967; Sinervo et al. 2000). Dále se předpokládá, že se míry příbuznosti v populaci mění s hustotou, a tím se mění i intenzita kooperace mezi jedinci (Charnov a Finerty 1980; Moss a Watson 1991).

Populační cykly můžeme rozdělit do dvou skupin: na exogenní a endogenní (Berryman 2002). Cykly exogenní se vyznačují tím, že periodické jevy vznikající ve vnějším prostředí jsou vnucovány dynamice populace. Tato vnější proměnná má sama cyklickou dynamiku a je hnacím motorem dynamiky populace. Mezi takové proměnné patří například severoatlantské oscilace (Stenseth et al. 2003). Endogenní cykly vznikají v důsledku přímé závislosti na hustotě (negativní zpětné vazby 1. řádu) nebo opožděné závislosti na hustotě (vazby 2. a vyššího řádu) a jsou způsobeny specifickými endogenními mechanismy: intrapopulačními samoregulačními mechanismy a interpopulačními trofickými mechanismy. Samoregulační mechanismy generují jak endogenní cykly s negativní vazbou 1. řádu, tak cykly s negativní vazbou 2. řádu. Základní mechanismus generující endogenní cykly 1. řádu je kompetice o potravu mezi kohortami. Starší jedinci bývají větší a tím i početnější v populaci a působí negativně na růst a vývoj mladších jedinců. Kanibalismus může vést až k vymizení určitých věkových tříd. Kompetice mezi věkovými třídami je navržena pro vysvětlení cyklické dynamiky tresek (Bjørnstad et al. 1999a) a soayské ovce (Coulson et al. 2001). Endogenní cykly 2. řádu mohou uvnitř populace vzniknout prostřednictvím mateřského efektu či díky genetickým účinkům. Interpopulační trofické mechanismy se týkají interakce kořisti a predátora (parazita, herbivora, parazitoida). V tomto systému vzniká časově opožděná negativní vazba a cykly 2. řádu.

## **1.2 Populační dynamika hraboše polního**

Hraboš polní (*Microtus arvalis*) je stepní až lesostepní druh, který se vyskytuje na většině území Evropy a Ruska. Optimální je pro něho nadmořská výška 300–500 m.n.m. Ohniska výskytu jsou louky, pastviny, travnaté meze, staré sady a úhory. Nejvíce škodí na orných polích, vyhledává především víceleté píce (pšenice) či řepku a ozimy. Kvůli zbytkům po sklizni ho najdeme i tam, kde jsou okopaniny či kmín. Nejvíce mu vyhovuje, pokud je na poli co nejméně agrotechnických zásahů.

Rozmnožovací období je nejčastěji od začátku března do poloviny října v závislosti na nadmořské výšce. Během 1 týdne zabřeznou, už v březnu bývají zaznamenány první porody. Samice z prvních jarních vrhů jsou při nižší hustotě populace schopny fertilního páření již ve 14 dnech stáří. Samice rodící se ve druhé polovině rozmnožovacího období zpravidla do reprodukce již nevstupují a rozmnožují se až v následujícím roce po přezimování věku 6 a více měsíců.

Početnost populace kolísá během roku i během let. Nejnižší abundance je na jaře, nejvyšší na podzim. Meziroční proměnlivost má cyklický charakter s periodou kolem 2–4 let. Vlastní populační cyklus je rozlišován zpravidla na několik fází. Z fáze nízké početnosti (angl. low) se populace dostává do fáze růstu (angl. increase). Po určité době dosáhne populace maximální početnosti ve fázi vrcholové hustoty (angl. peak). V tomto období nastává zlom a hustota populace začne klesat ve fázi poklesu (angl. decline), až opět nastane období nízké početnosti (Krebs a Myers 1974).

V roce s nízkou početností bývá jarní populační hustota menší než 1 ks/ha. Hraboši se vyskytují v refugiích. Rozmnožovací období nastává se zpožděním. Jedinci, kteří přežili populační zlom, jsou fyzicky vyčerpáni a jejich potravní zdroje jsou omezené. Opožděný začátek je přisuzován tomu, že při velmi nízké populační hustotě pohlavně aktivní samci nacházejí říjné samice se zpožděním. Po oplození skuteční potom tyto samice do konce rozmnožovacího období většinou 3 vrhy. Zapojí se i jedinci z 1. a 2. vrhů, takže do zimy může populace dosáhnout až střední hustoty. Ti, kteří se rozmnožovali, během zimy většinou hynou.

Na jaře následujícího roku ve růstu tvoří populaci jedinci mladí, narození v 2. polovině roku, kdy byla nízká početnost (Zapletal et al. 2000). Jejich rozmnožování začíná v březnu. Zapojí se jedinci z jarních i letních vrhů a samice ještě v kojeneckém věku. Potravní nabídka je dobrá, jedinci postupně osídlují stanoviště, rozmnožování je protaženo do konce října, výjimečně přes zimu. Ti, co se rozmnoží, většinou přes zimu hynou.

Následující 3. rok je rokem vrcholové hustoty, kdy jedinci obývají i ta stanoviště, která pro ně nejsou typická. Rozmnožují se přezimující spolu s jarními vrhy. Období trvá jen 3–4 měsíce. Podíl jedinců pohlavně nedospělých je vysoký. Nastává velký pohyb v populaci. Netečně sedí v porostu, pobíhají. U nor jsou vidět krystalky močoviny. Populace z různých příčin vymírá a na jaře následujícího roku je opět ve fázi nízké početnosti..

### **1.3 Synchronnost mezi populacemi**

Populační dynamiky prostorově odlišných populací stejného druhu či jiných taxonů mají tendenci fluktuovat v čase synchronně. Různé populace tedy prochází ve stejném čase stejnými změnami (Liebhold et al. 2004a). Teoreticky, pokud by nebyla žádná vzdálenost mezi dvěma podjednotkami jedné populace, byly by tyto podjednotky perfektně synchronní. U protozoí byla pozorována míra prostorové synchronnosti

několik centimetrů, synchronnost však může být pozorována až po několik stovek a tisíců kilometrů jako je tomu u pohyblivých živočichů (Liebhold et al. 2004a). Synchronnost dynamik na velké vzdálenosti je typická pro cyklické populace. Příkladem mohou být savci či lesní herbivorní motýli (Raimondo et al. 2004). Synchronnost není ale výsadou pouze živočichů. Projevuje se i mezi rostlinami. Je známý jev, kdy se duby v Evropě a v Americe vyznačují nadprůměrnou produkcí semen, která je v některých letech synchronizovaná. Synchronnost v tomto případě neklesá ani po 1000 km (Liebhold et al. 2004b). V minulosti se tato pozorování považovala za důkaz, že synchronnost způsobuje exogenní faktor působící na velkém území (Elton 1924). To ale nemusí být korektní interpretace, neboť ačkoli je klima často působící faktor nezávislý na hustotě, bývá prostorově autokorelovaný a tudíž nepůsobí všude stejnou silou (Ranta et al. 1999).

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

Míra poklesu je u různých živočichů odlišná. Synchronnost se vzrůstající vzdáleností může buď rychle klesat nebo klesá velmi pomalu. Sutcliffe a jeho spolupracovníci (1996) zkoumali 250 druhů motýlů na britských ostrovech. Ukázali, že synchronnost mezi populacemi vzdálenými méně než 1 km byla vyšší pro ne příliš mobilní druhy než pro druhy mobilní. Opak byl pozorován pro populace, mezi nimiž byla vzdálenost mezi 1 a 5 km. A dále nebyl zjištěn rozdíl v synchronnosti mezi dvěma skupinami druhů, když byly vzdálené 10 km a více. Bjørnstad a kolektiv (1999c) zjišťovali fluktuace populací myšic a norníka na ostrově Hokkaido. U myšic byl pokles na regionální úroveň zaznamenán po 20–30 km, u norníka až po 50 km. Tyto dva druhy se také liší lokalitami, kde žijí. Norník je generalista a obývá jak lesy, tak pastviny a louky. Myšice lze najít pouze v listnatém lese. Norník se tedy častěji střetává se svými predátory jako jsou lasice, puščík či asijské druhy užovek. Myšice je méně lovena, neboť má omezené stanoviště a je velmi pohyblivá. Mezi živočichy, u kterých byly oscilace synchronizovány ještě po 1000 km, patří například bekyně velkohlavá v USA (Johnson et al. 2005) nebo zajíc měnivý v Kanadě (Ranta et al. 1997). Synchronnost na velké vzdálenosti je typická zvláště pro cyklické dynamiky (Ranta et al. 1998). Tyto

nelineární systémy jsou vysoce korelované, dokonce se dynamiky mohou „uzamykat“ ve stejné fázi. Jde o tzv. fázový zámek. Jednoduché či chaotické dynamiky jsou málo korelované (Bjørnstad et al. 1999b).

Příčiny prostorové synchronnosti nejsou ani dnes zcela jasné. Je však zřejmé, že na indukci časoprostorově synchronizovaných fluktuací se podílí v různé míře 3 faktory: (1) rozptyl jedinců, (2) environmentální korelace a (2) trofické interakce (Bjørnstad et al. 1999b). Ranta a kolektiv (1998) zkoumali tyto faktory v mřížkových modelech na třech odlišných typech populací z hlediska lokální dynamiky, a to na stálých, cyklických a chaotických populacích. Ty spojoval rozptyl jedinců a/nebo regionálně korelované exogenní změny. Ukázalo se, že díky rozptylu vzniká u nelineárních systémů, tedy u cyklických dynamik, fázový zámek a rozptyl poté nepůsobí jen na lokální škále, ale i na regionální. Rozptyl jedinců potom může synchronizovat populace na mnohem větší vzdálenost než je rozptylová vzdálenost. Naopak lineární systémy byly ovlivněny exogenní variabilitou a podléhaly tak Moranovu teorému.

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

Environmentální korelace jsou způsobovány především klimatickou variabilitou, která se opírá o Moranův efekt (Moran 1953; Royama 1992). To je fenomén, jenž je schopen vysvětlit synchronnost populací na velké vzdálenosti. Jestliže mají dvě populace stejnou strukturu závislosti na hustotě, synchronnost mezi nimi je stejná jako korelace mezi klimatickými vlivy. Pokud je struktura zpětných vazeb jiná, Moranův efekt se projeví přibližně (Bjørnstad et al. 1999b). Tento efekt způsobují například srážky, teplota (Liebhold 2004a) nebo také semenné roky listnatých stromů, které mají synchronizační efekt na dynamiky semenožravých ptáků a jiných živočichů živících se semeny (Odum 1977). Bylo také zjištěno, že 13 nebo 17leté generační cykly cikád mají synchronizační efekt na demografii ptáků v listnatých lesích ve východní USA, většinou během nebo hned po vylíhnutí cikád, ale v některých případech i během let po líhnutí

(Koenig a Liebhold 2005). Environmentální korelace se ukázaly být jediným působícím aspektem v případě soayské ovce. Protože jsou populace soayské ovce na souostroví St Kilda oddělené mořem, je zamezen rozptyl jedinců. Také se tam nevyskytují žádné predátory. Všechny faktory tudíž nemusí působit společně, aby indukovaly synchronnost mezi populacemi (Grenfell et al. 1998).

Třetím faktorem jsou trofické interakce. Mikroparaziti, parazitoidi i pohybliví predátory mohou způsobit synchronnost populací kořisti na velké vzdálenosti v závislosti na jejich mobilitě. Norrdahl a Korpimäki (1996) považují vyjma klimatu za hlavní synchronizační faktor dynamik populací hrabošů v západním Finsku predátory. Zjistili, že pohybliví predátory, jako například poštolka obecná či sýc rousný, se koncentrují do míst s největší hustotou kořisti a tím regulují hustotu kořisti na průměrnou hustotu v širším okolí. V Norsku se podobné tematické věnovali Ims a Andreassen (2000). Během čtyř roků pozorovali populace hraboše severního v izolovaných ohrazených loukách, které byly zabezpečené proti savčím predátorům a které taktéž zabraňovaly úniku jedinců a tím i rozptylu. Přístup na tyto lokality měli pouze ptáci. Protože sovy loví v noci, samicím byl na krk připevněn radiotransmitter. Tím se dala určit úmrtnost.

Ptáci tedy působily svou predací korelované fluktuace populací hraboše. Výsledky těchto studií však nejspíš nelze aplikovat na přirozené populace hrabošů vyskytujících se na různých kontinentech, neboť vědci při experimentech opomíjeli vliv klimatu a nadmořské výšky na synchronnost a za rozhodující faktor považovali hlavně trofické interakce. Celistvé studie synchronnosti mezi populacemi hraboše tedy doposud neexistují.

## **2. Cíle práce**

Cílem bakalářské práce je prošetření vztahu mezi synchronností a vzdáleností populací hraboše polního v České republice. K analýze byla použita data Státní rostlinolékařské správy popisující jeho dynamiku v letech 2000–2004, která byla komputerizována a analyzována prostřednictvím korelogramu v prostředí programu R. V analýze byla ještě použita zkomputerizovaná data z let 2004–2008.



## 3. Materiál a metody

### 3.1 Metody zjišťování početnosti hraboše

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

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

Od roku 2000 se zjišťuje početnost hraboše podle počtu užívaných východů z nor na průchodech (transektech) studovaného pozemku. Stavby se zjišťují v plodinách, které mají největší zastoupení na orné půdě, na všech stanovištích, která jsou pro rozmnožování hraboše nejvýznamnější, na plochách, kde byl užit bezorebný způsob a také kde naopak byla dodržena standardní agrotechnika. To je v porostech ozimých obilovin, řepky ozimé, máku, kmínu, porostech vojtěšky, jetele, semenných trav, luk, úhorů a v zatravněných sadech. Sčítání se provádělo 2× za rok v charakteristických částech okresů. V každém okresu bylo prováděno minimálně 10 odpočtů na 20 000 ha půdy. V každé z plodin byly umístěny 4 průchody v délce po 100 m a šířce pruhu 2,5 m. Na každém průchodu byl zaznamenán počet nor s čerstvými výhrabky a počet tzv. živých nor, ve kterých byla hrabošem zatahána v čerstvém stavu potrava, v nichž byl spatřen či u nichž byl jeho čerstvý trus. Součet nor s výhrabky ze 4 průchodů se vynásobil 10, totéž se spočítalo i pro živé nory. Výhodou je nutnost pouze 1 návštěvy (Zapletal et al. 2000).

### 3.2 Měření synchronnosti

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

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

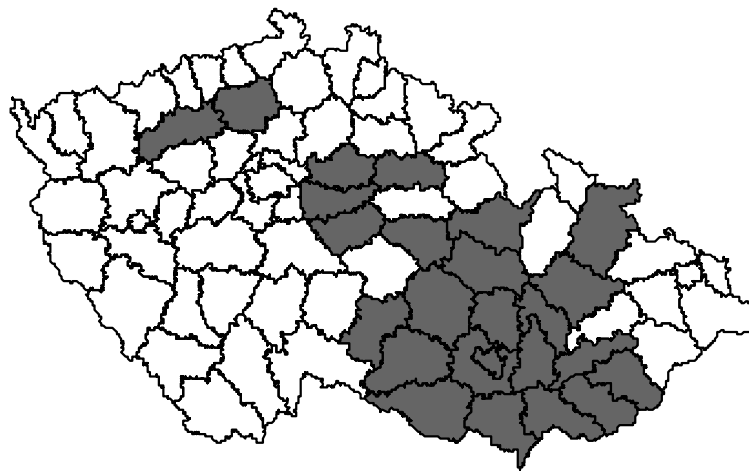
Někteří badatelé zjišťovali shodu píků v datech vyjadřující hustotu. Například Crawley a Long (1995) studovali synchronnost v produkci žaludů u jednotlivých dubů v Anglii. Myers (1998) zase porovnával roky s přemnožením a roky bez přemnožení u lesních motýlů na různých lokalitách po celém světě. Používali chi-kvadrát test. Další vědci použili jako indikátory synchronnosti variační koeficienty hustoty. Například Ims a Steen (1990) spočítali variační koeficienty pro každé období a synchronnost měřili vypočítáním průměrného variačního koeficientu za všechna období. Přesto tato metoda není příliš vhodná, neboť nebere v úvahu odlišné úrovně populací a hodnota variačního koeficientu je lehce zmanipulovatelná změnou celkového průměru různých řad (Buonaccorsi et al. 2001).

### 3.3 Zpracování a analýza dat

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

Dále jsem zlogaritovala hodnoty abundancí a rovněž vypočítala Pearsonův korelační koeficient mezi jednotlivými okresy. Do zpracování bylo zahrnuto 25 okresů České republiky, u nichž jsme získali nejúplnější data. V programu Excel jsem vytvořila grafy závislosti korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi okresy, respektive na vzdálenosti mezi populacemi. Vzdálenosti mezi okresy mi poskytl Ing. Marek Bednář v podobě matice vzdáleností. Tato matice byla vytvořena prostřednictvím GIS. Vytvořila jsem grafy závislosti korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi okresy pro celková data a také grafy zvlášť pro jarní a pro podzimní hodnoty. Takový graf jsem vytvořila i pro okresy s nižší nadmořskou výškou (v průměru do 300 metrů nad mořem) a pro okresy s vyšší nadmořskou výškou (v průměru nad 300 metrů nad mořem).

Dále jsem diferencovala časové řady, abych odstranila z časových řad trend. Trend v delším časovém úseku může odrážet např. klimatické změny. Detrendizaci jsem provedla tak, že jsem hodnoty abundancí  $N_t$  zlogaritovala. Poté jsem řadu  $\ln N_t$  převedla v programu Excel na řadu rozdílů  $z_t$  mezi sousedními hodnotami (tj. na  $z_t = \ln N_t - \ln N_{t-1}$ ). Tyto rozdíly představují realizované míry růstu populace, a korelace tak měří synchronnost v populační změně (Tkadlec 2008). Pro analýzu těchto dat jsem



Obr. 1 Analyzované okresy České republiky, pro které bylo k dispozici minimálně 8 hodnot, jsou vyznačeny šedě.

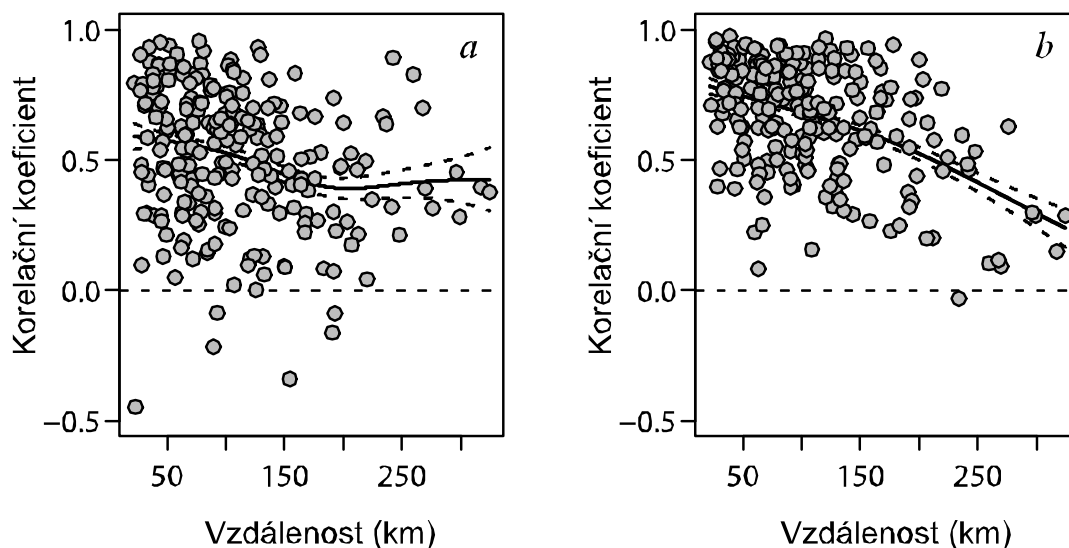
použila pouze 20 okresů, neboť u některých okresů chyběly údaje a tudíž nebylo možné vypočítat všechny rozdíly mezi sousedními hodnotami. Opět jsem vytvořila grafy pro všechna data a grafy pro hodnoty z jarního a podzimního období. K modelování vztahu neparametrickou regresí byl použit generalizovaný aditivní model.

Pro zlogaritmování dat a pro výpočty Pearsonova korelačního koeficientu mezi okresy jsem použila program R.

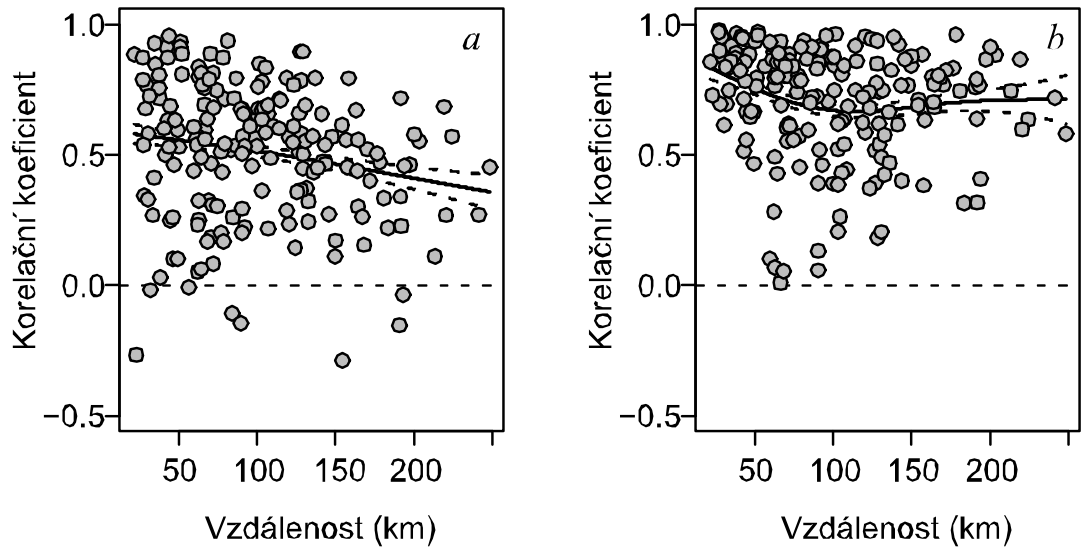
## 4. Výsledky

Prostorová korelace mezi populacemi hraboše je vysoká. Populace jsou synchronní na velké vzdálenosti. V jarních měsících synchronnost téměř neklesá a populace jsou značně synchronní po více než 250 km (obr. 2 a) . V podzimních měsících synchronnost klesá jen minimálně. Populační růsty jsou na podzim více synchronní než na jaře. Synchronnost mezi populacemi neklesá do vzdálenosti 150 km jak v okresech nacházejících se v nížinách, tak v okresech ve vyšších polohách. K určení synchronnosti populací hraboše polního na větší vzdálenosti neexistují data.

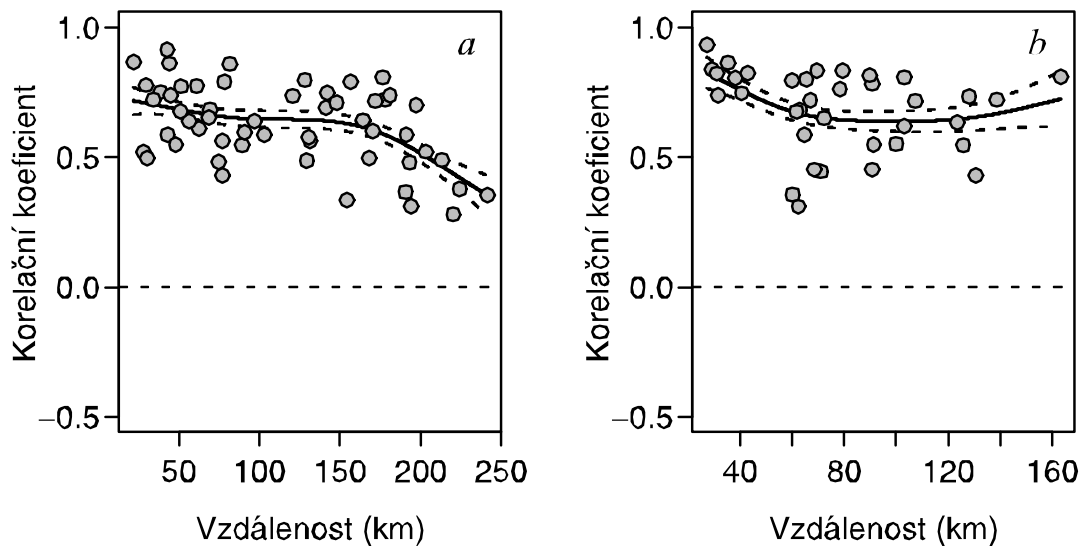
Nejvíce nízkých a záporných korelačních koeficientů vykazovaly tyto okresy: Litoměřice, Louny, Ústí nad Orlicí, Nymburk a Hradec Králové. Všechny okresy se nacházejí v průměrné nadmořské výšce do 300 metrů, pouze Ústí nad Orlicí má průměrnou nadmořskou výšku 335 metrů. Záporný korelační koeficient se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



Obr. 2. Závislost korelačního koeficientu, kterým se měří synchronnost populací hraboše polního, na vzdálenosti mezi okresy v jarních měsících (a) a v podzimních měsících (b) během let 2000–2008. Korelační koeficient byl vypočítán z logaritmovaných abundancí.



Obr. 3. Závislost korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi okresy. Korelační koeficient byl vypočítán z populačních růstů v jarních měsících (a) a populačních růstů v podzimních měsících (b) v letech 2000–2008.



Obr. 4. Závislost korelačního koeficientu, kterým se měří synchronnost populací hraboše polního, na vzdálenosti mezi okresy s průměrnou nadmořskou výškou pod 300 m (a) a nad 300 m (b) během let 2000–2008. Korelační koeficient byl vypočítán z logaritmovaných abundancí.

## 5. Diskuse

Prostorová synchronnost populací byla zaznamenána u mnoha taxonů. Ačkoli se synchronností mezi populacemi téhož druhu i mezi populacemi různých druhů zabývalo mnoho vědců, dosud se nepodařilo zcela vysvětlit příčiny a mechanismy tohoto všudypřítomného jevu. U hraboše polního tento jev zatím studován nebyl. V předložené bakalářské práci jsem analyzovala synchronnost populačních dynamik v České republice na úrovni okresů. Korelační analýzou na datech z 25 okresů jsem zjistila, že synchronnost dynamik je velká a u podzimních populací zpravidla neklesá pod hodnotu 0,6 ani na vzdálenosti větší než 200 km. Tyto výsledky jsou typické zejména pro cyklické dynamiky a naznačují působení mechanismů operujících na větší prostorové škále, jako jsou environmentální korelace způsobované klimatickou variabilitou nebo trofické interakce způsobované vlivem mobilních predátorů. Pokud by populace hraboše polního byly synchronní na krátkou vzdálenost, znamenalo by to, že se na vzniku synchronnosti nejvíce podílí rozptyl jedinců mezi populacemi. Ale rozptylová vzdálenost hrabošů je jen několik desítek metrů. Samice se zdržují většinou v blízkosti nor (Zapletal et al. 2000). Na vzdálenosti stovek kilometrů tedy nemohou jedinci migrovat z jedné populace do druhé a musí zde tedy působit jiný faktor, který způsobuje synchronnost mezi populacemi hraboše polního na velké vzdálenosti. Jakým způsobem se na vzniku synchronnosti mezi populacemi na velké vzdálenosti podílí klimatické vlivy a vlivy predátorů nejspíš bude předmětem dalších výzkumů.

Teoretické studie a různé modely přispěly k ujasnění, jak endogenní a exogenní vlivy spolu působí v populacích v přírodě. Ukazují, že je velmi pravděpodobné, že ve srovnání s exogenními vlivy rozptyl mezi subpopulacemi spíše způsobuje negativní vztah mezi synchronností a vzdáleností mezi subpopulacemi (Ranta et al. 1999). Také bylo dokázáno, že sympatrické populace různých druhů se někdy vyznačují synchronností, aniž by měly mezi sebou jakékoliv přímé trofické interakce. Stochastické vlivy tedy mohou vyvolat synchronnost. Otázkou bylo, jaká proměnná v počasí hraje hlavní roli v působení na populační růst a navození synchronnosti. Koenig (2002) porovnával vliv teploty a srážek na prostorovou synchronnost. Použil k tomu meteorologická data naměřená ve stanicích na celém světě. Zjistil, že modely prostorové synchronnosti se jen málo liší mezi kontinenty. Tato uniformita působení klimatu na synchronnost by mohla být vysvětlením, proč se setkáme s prostorovou synchronností mezi taxony po celém světě (Liebhold et al. 2004a).

Synchronností mezi populacemi určitého druhu živočicha či synchronností populací různých druhů se zabývalo několik vědců. Někteří se věnovali sledování synchronnosti mezi populacemi hmyzu. Například Koenig (2006) studoval synchronnost populací monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus*). Zjistil, že prostorová synchronnost byla vyšší u letních populací ve východní Americe a u západních přezimujících populací než u letních populací v západní Americe. U letních populací východní části Severní Ameriky a u přezimujících populací vyskytujících se podél Pacifického pobřeží byla naměřena synchronnost na vzdálenost více než 1000 km. U letních populací monarchy v západní části Severní Ameriky byla synchronnost zjištěna na vzdálenost kolem 100 km. Raimondo a kolektiv (2004) zjišťovali synchronnost populací motýlů v Americe v závislosti na počasí, fylogenezi a fenologii larev. Kromě jednoho druhu všechny vykazovaly intraspecifickou synchronnost na rozsáhlém území. S největší pravděpodobností byly populace stejného druhu synchronizovány vlivem klimatu. Interspecifická synchronnost byla nalezena u 17 z 45 druhů *Lepidoptera*, přičemž nejvyšší synchronnost byla prokázána mezi druhy, jejichž larvy se vyskytovaly současně. Synchronnost mezi populacemi motýlů závisí rovněž na vzdálenosti mezi populacemi a na mobilitě jedinců (Sutcliffe et al. 1996). Populace sedentárních druhů byly vysoce synchronní do vzdálenosti 1 km, do vzdálenosti 4 km synchronnost prudce klesala a poté již synchronní již nebyly. Populace mobilních druhů byly synchronní do vzdálenosti 9 km. Předmětem studia byl pro Williamse a Liebholda (2000) také obaleč (*Choristoneura fumiferana*) nacházející se ve východní části Severní Ameriky. U tohoto živočicha synchronnost mezi populacemi klesala do vzdálenosti 2000 km. Korelace do vzdálenosti 200 km byla na stejném areálu větší než u molů (Hanski a Woiwod 1993) a u motýlů (Sutcliffe et al. 1996). Dynamika populací obaleče v Severní Americe byla zřejmě způsobena vlivem klimatu spolu s rozptylem jedinců.

Dalšími zkoumanými druhy byli například ptáci. Koenig a Liebhold (2005) se zaměřili na vliv fluktuací populací cikád (*Magicicada spp.*) na synchronnost populací 24 druhů ptáků ve východní části USA. Vysledovali, že periodické výskyty cikád mají na populace ptáků, kteří se jimi živí, značný vliv. U 12 druhů se abundance populací měnila během cyklu cikády, u ostatních druhů docházelo ke změně abundancí před nebo hned následně po vylihnutí cikád. Je evidentní, že přemnožení hmyzu může synchronizovat populace ptáků na krátké vzdálenosti (Jones et al. 2003). U všech druhů byla synchronnost naměřena od 100 do 250 km. U 15 druhů ptáků, které byly zjevně ovlivněny výskytem cikád, synchronnost neklesala do vzdálenosti 100 km. Engen a



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

Pozornost byla věnována také savcům. Dynamika kanadského rysa (*Lynx canadensis*) byla zkoumána Rantou a jeho spolupracovníky (1997). Populační cyklus rysa kanadského má periodu 9–11 let. Stupeň synchronnosti na vzdálenosti mezi srovnávanými provinciemi vykazoval tvar písmene U. Populace rysa byly také (Elton a Nicholson 1942) evidentně synchronní s populacemi zajíce měnivého (*Lepus americanus*). Dynamika malých hlodavců rovněž vědce zaujala. Za zdroj synchronnosti u populací skandinávských hlodavců byli považováni pohybliví predátoři, zejména ptáci (Ydenberg 1987; Ims a Steen 1990). Tito predátoři však nepůsobili na hlodavce na ostrově Hokkaido (Henttonen et al. 1992). Bjørnstad a kolektiv (1999c) tedy usoudili, že na synchronnost populací hlodavců v této oblasti mají pravděpodobně vliv klimatické změny působící na demografii populací přímo (Royama 1992; Sinclair et al. 1993; Ranta et al. 1995a,b) nebo nepřímo skrze synchronizaci vegetace a zdrojů (Selås 1997). Populace norníka a myšice na ostrově Hokkaido byly korelované, přičemž dynamiky myšice byly synchronní na vzdálenost 20–30 km a dynamiky norníka byly synchronní na vzdálenost asi 50 km.

Z výsledků je zřejmé, že populace hraboše polního jsou synchronní na velkou vzdálenost. Většinou synchronnost neklesá do vzdálenosti 150 km. To jednoznačně naznačuje vliv mechanismů spojených s klimatickou variabilitou nebo vlivem

mobilních predátorů (např. dravců), neboť na regionální úrovni působí hlavně exogenní vlivy, tedy klima a trofické vazby (Engen et al. 2002a,b; Lande et al. 2003). Určitým problémem zůstává, jak tyto dvě alternativní hypotézy testovat. Obě předpovídají synchronnost na velké vzdálenosti. Mají tyto hypotézy vůbec specifické predikce? Jednou z možností, jak tyto hypotézy odlišit by mohla být přesnost regrese korelací na vzdálenosti. Zatímco mobilní predátoři mohou stejně dobře synchronizovat sousední populace s odlišným klimatem, environmentální korelace budou vždy silně závislé na klimatických vlivech. Dvě sousední populace s odlišným klimatem budou proto vykazovat nízkou synchronnost. Korelogram proto bude méně přesný s větším rozptylem bodů kolem křivky v závislosti na prostorové proměnlivosti v klimatických vlivech. Tento přístup vyžaduje ale větší množství prostorových údajů o dynamice hraboše polního, a bude proto až předmětem diplomové práce.

## 6. Literatura

- ANDERSON RM, MAY RM. 1980. Infection disease and population cycles of forest insects. *Science* 210: 658–661.
- BERRYMAN AA. 2002. Population cycles. Causes and analysis. In Berryman AA, ed. *Population cycles: the case for trophic interactions*. Oxford: Oxford University Press. P. 3–28.
- BJØRNSTAD ON, FROMENTIN J-M, STENSETH NC, GJØSETER J. 1999a. Cycles and trends in cod populations. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA* 96: 5066–5071.
- BJØRNSTAD ON, IMS RA, LAMBIN X. 1999b. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 427–432.
- BJØRNSTAD ON, STENSETH NC, SAITOH T. 1999c. Synchrony and scaling of dynamics of voles and mice in northern Japan. *Ecology* 80: 622–637.
- BOONSTRA R. 1994. Population cycles in microtines: the senescence hypothesis. *Evolutionary Ecology* 2: 196–219.
- BUONACCORSI JP, ELKINTON JS, EVANS SR, LIEBHOLD AM. 2001. Measuring and testing for spatial synchrony. *Ecology* 82: 1668–1679.
- CONNEL JH, SOUSA WP. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist* 121: 789–824.
- COULSON T, CATCHPOLE EA, ALBON SD, MORGAN JT, PEMBERTON J, CLUTTON-BROCK TH, CRAWLEY MJ, GREENFELL BT. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292: 1528–1531.
- CRAWLEY MJ, LONG CR. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology* 83: 683–696.
- CRAWLEY MJ. 1990. The population dynamics of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 330: 125–140.
- ELTON CS. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *British Journal of Experimental Biology* 2: 119–163.
- ELTON CS, NICHOLSON M. 1942. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology* 11: 215–244.

- ENGEN S, LANDE R, SÆTHER BE. 2002a. Migration and spatio-temporal variation in population dynamics in a heterogeneous environment. *Ecology* 83: 570–579.
- ENGEN S, LANDE R, SÆTHER BE. 2002b. The spatial scale of population fluctuations and quasi-extinction risk. *American Naturalist* 160: 439–451.
- ENGEN S, LANDE R, SÆTHER BE, BREGNBALLE T. 2005. Estimating the pattern of synchrony in fluctuating populations. *Journal of Animal Ecology* 74: 601–611.
- FAIRWEATHER PG. 1988. Predation can increase variability in the abundance of prey on seashore. *Oikos* 53: 87–92.
- GASTON KJ, LAWTON JH. 1988a. Patterns in the distribution and abundance of insect populations. *Nature* 331: 709–712.
- GASTON KJ, LAWTON JH. 1988b. Patterns in body size, population dynamic, and regional distribution of bracken herbivores. *American Naturalist* 132: 662–680.
- GASTON KJ. 1988. Patterns in the local and regional dynamics of moth populations. *Oikos* 53: 49–57.
- GINZBURG LR, TANEYHILL DE. 1994. Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 63: 79–92.
- GRENFELL BT, WILSON K, FINKENSTÄDT BF, COULSON TN, MURRAY S, ALBON S, PEMBERTON JM, CLUTTON-BROCK TH, CRAWLEY MJ. 1998. Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature* 394: 674–677.
- HANSKI I, HANSSON L, HENTTONEN H. 1991. Specialist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology* 60: 353–367.
- HANSKI I, WOIWOD IP. 1993. Spatial synchrony in the dynamics of moth and aphid populations. *Journal of Animal Ecology* 62: 656–668.
- CHARNOV EL, FINERTY JP. 1980. Vole population cycles: a case for kin-selection? *Oecologia* 45: 1–2.
- CHITTY D. 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proceedings of the Ecological Society of Australia* 2: 51–78.
- CHRISTIAN JJ. 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *Journal of Mammalogy* 31: 247–259.
- CHRISTIAN JJ. 1959. The role of endocrine and behavioral factors in the growth of mammalian population. In: Brobman (ed.; 1959) *Symp. on compar. endocrinology*. Wiley & Sons, New York, 7–97.
- CHRISTIAN JJ, DAVIS DE. 1964. Endocrines, behavior and populations. *Science* 146: 1550–1560.

- IMS RA, ANDREASSEN HP. 2000. Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. *Nature* 408: 194–196.
- IMS RA, STEEN H. 1990. Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos* 57: 381–387.
- JOHNSON DM, LIEBHOLD AM, BJØRNSTAD ON, McMANUS ML. 2005. Circumpolar variation in periodicity and synchrony among gypsy moth populations. *Journal of Animal Ecology* 74: 882–892.
- JONES J, DORAN PJ, HOLMES RT. 2003. Climate and food synchronize regional forest bird abundances. *Ecology* 84: 3024–3032.
- KENDALL BE, PRENDERGAST J, BJØRNSTAD ON. 1998. The macroecology of population dynamics: taxonomic and biogeographic patterns in population cycles. *Ecology Letters* 1: 160–164.
- KOENIG WD. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* 25: 283–288.
- KOENIG WD. 2006. Spatial Synchrony of Monarch Butterflies. *The American Midland Naturalist* 155: 39–49.
- KOENIG WD, LIEBHOLD AM. 2005. Effects of periodical cicada emergences on abundance and synchrony of avian populations. *Ecology* 86: 1973–1882.
- KREBS CJ. 1996. Population cycles revisited. *Journal of Mammalogy* 77: 8–24.
- KREBS CJ, MYERS JH. 1974. Population cycles in small mammals. *Advances in Ecological Research* 8: 267–399.
- LACK D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford: Clarendon Press.
- LANDE R, ENGEN S, SÆTHER BE. 2003. *Stochastic population dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford University Press. Oxford.
- LIEBHOLD A, KOENIG W, BJØRNSTAD ON. 2004a. Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 467–490.
- LIEBHOLD A, SORK V, PELTONEN M, KOENIG W, BJØRNSTAD ON, WESTFALL R, ELKINTON J, KNOPS JMH. 2004b. Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks. *Oikos* 104: 156–164.
- MacLULICH DA. 1937. *Fluctuations in the numbers of the varying hare (Lepus americanus)*. University of Toronto Studies Biological Series 43. Toronto: University of Toronto Press.

- MORAN PA. 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology. *Australian Journal of Zoology* 1: 291–298.
- MOSS R, WATSON A. 1991. Population cycles and kin selection in red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Ibis (Suppl 1)*: 113–120.
- MOUSSEAUX T, DINGLE H. 1991. Maternal effects in insect life histories. *Annual Review of Entomology* 36: 511–534.
- MOUSSEAUX T, FOX CW. 1998a. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 403–407.
- MOUSSEAUX TA, FOX CW, EDS. 1998b. *Maternal effects as adaptations*. New York: Oxford University Press.
- MYERS JH. 1998. Synchrony of outbreaks of forest Lepidoptera: a possible example of the Moran effect. *Ecology* 79: 1111–1117.
- NORRDAHL K, KORPIMÄKI E. 1996. Do nomadic avian predators synchronize population fluctuations of small mammals? A field experiment. *Oecologia* 107: 478–483.
- ODUM EP. 1977. *Základy ekologie*. 1. vyd. Praha: Academia. 733 s.
- PARADIS E, BAILLIE SR, SUTHERLAND WJ, GREGORY RD. 1999. Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecology Letters* 2: 114–120.
- PEARSON OP. 1966. The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. *Journal of Animal Ecology* 35: 217–233.
- PITELKA FA. 1957. Some aspects of population structure in the short-term cycle of the brown lemming in northern Alaska. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 22: 237–251.
- PITELKA FA. 1964. The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles. I. Introduction. In: Crisp DJ, ed. *Grazing in marine and terrestrial environments*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p. 55–56.
- RAIMONDO S, LIEBHOLD AM, STRAZANAC JS, BUTLER L. 2004. Population synchrony within and among Lepidoptera species in relation to weather, phylogeny, and larval phenology. *Ecological Entomology* 29: 96–105.
- RANTA E, LINDSTRÖM J, LINDÉN H. 1995a. Synchrony in tetranoid population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 64: 767–776.
- RANTA E, KAITALA V, LINDSTRÖM J, LINDÉN H. 1995b. Synchrony in population dynamics. *Proceeding of the Royal Society London B* 262: 113–118.

- RANTA E, KAITALA V, LINDSTRÖM J. 1997. Dynamics of Canadian lynx populations in space and time. *Ecography* 20: 454–460.
- RANTA E, KAITALA V, LINDSTRÖM J. 1999. Spatially autocorrelated disturbances and patterns in population synchrony. *Proceeding of the Royal Society London B* 266: 1851–1856.
- RANTA E, KAITALA V, LUNDBERG P. 1998. Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations. *Oikos* 83: 376–382.
- REDFEARN A, PIMM SL. 1988. Population variability and polyphagy in herbivorous insect communities. *Ecological Monographs* 58: 39–55.
- ROSENZWEIG ML, ABRAMSKY Z. 1980. Microtine cycles: the role of habitat heterogeneity. *Oikos* 34: 141–146.
- ROSSITER MC. 1994. Maternal effects hypothesis of herbivore outbreak. *BioScience* 44: 752–763.
- ROYAMA T. 1992. *Analytical population dynamics*. London: Chapman & Hall.
- SELÅS V. 1997. Cyclic population fluctuation of herbivores as an effect of cyclic seed cropping of plants: the mast depression hypothesis. *Oikos* 80: 257–268.
- SCHULTZ AM. 1964. The nutrient-recovery hypothesis for Arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to Arctic microtine cycles. In: Crisp DJ, ed. *Grazing in marine and terrestrial environments*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p. 57–68.
- SINCLAIR ARE, GOSLINE JM, HOLDSWORTH G, KREBS CJ, BOUTIN S, SMITH JNM, BOONSTRA R, DALE M. 1993. Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada? Evidence from tree rings and ice cores. *American Naturalist* 141: 173–198.
- SINERVO B, SVENSSON E, COMENDANT T. 2000. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature* 406: 985–988.
- SPITZER K., REJMÁNEK M, SOLDÁN T. 1984. The fecundity and long-term variability in abundance of noctuid moths (Lepidoptera, Noctuidae). *Oecologia* 62: 91–93.
- STEEN H. 1994. Low survival of long distance dispersers of the root vole (*Microtus oeconomus*). *Annales Zoological Fennici* 31: 271–274.
- STENSETH NC, OTTERSEN G, HURRELL JW, MYSTERUD A, LIMA M, KUNGSIK CHAN, YOCCOZ NG, ADLANDSVIK B. 2003. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño

- Southern Oscillation and beyond. Proceedings of the Royal Society London B 270: 2087–2096.
- SUTCLIFFE OL, THOMAS CD, MOSS D. 1996. Spatial synchrony and asynchrony in butterfly population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 65: 85–95.
- SZACKI J, BABINSKA-WERKA J, LIRO A. 1993. The influence of landscape spatial structure on small mammal movements. *Acta Theriologica* 38: 113–123.
- TKADLEC E. 2008. Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací. Olomouc: UP v Olomouci.
- TKADLEC E, ZEJDA J. 1998. Small rodent population fluctuations: the effects of age structure and seasonality. *Evolutionary Ecology* 12: 191–210.
- WELLINGTON WG. 1957. Individual differences as a factor in population dynamics: the development of a problem. *Canadian Journal of Zoology* 35: 293–323.
- WHITE TCR. 1974. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia* 16: 279–301.
- YDENBERG R. 1987. Nomadic predators and geographic synchrony in microtine population cycles. *Oikos* 50: 270–272.
- ZAPLETAL M, OBRDŽÁLKOVÁ D, PIKULA J, ZEJDA J, PIKULA JI, BEKLOVÁ M, HEROLDOVÁ M. 2000. Common Vole *Microtus arvalis*: fundamentals of biology, ecology and population control. Brno: Státní rostlinolékařská správa.
- ZEJDA J. 1967. Mortality of a population of *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a bottomland forest in 1964. *Zoologické Listy* 16: 221–238.