

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

KATEDRA ZOOLOGIE A ORNITOLOGICKÁ LABORATOŘ



**Vybrané aspekty životní historie plcha velkého
(*Glis glis*)**

Doktorská disertační práce



Anežka Holcová Gazářková

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Olomouc 2019

Bibliografická identifikace:

Jméno a příjmení autora: Anežka Holcová Gazárková

Název práce: Vybrané aspekty životní historie plcha velkého (*Glis glis*).

Typ práce: doktorská disertační práce

Pracoviště: Katedra zoologie a Ornitológická laboratoř Přírodovědecká Fakulta UP v Olomouci

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Studijní program: P1527 Biologie

Studijní obor: Zoologie

Rok obhajoby práce: 2019

Abstrakt:

Plch velký (*Glis glis*) je obligátně hibernující, noční, arborikolní hlodavec obývající listnaté a smíšené lesy mírného pásma. Z hlediska své životní historie se dá z mnoha důvodů považovat za unikátní druh hlodavce. Má dlouhou hibernaci, s tím spojenou krátkou aktivní sezónou, pozdní nástup reprodukce, dlouhou délku dožití a vysokou míru přežívání. V závislosti na dostupnosti potravy prodélává velké fluktuace v rozmnožování. A ačkoli je plch velký dlouhodobě objektem zájmu člověka, je toho o něm velmi málo známo.

V předložené disertační práci byly studovány vybrané a málo prozkoumané aspekty životní historie plcha velkého. Byly také zaznamenány veškeré abnormality týkající se např. vzhledu či života plcha. Po velmi zajímavém recentním nálezu dvou flavisticky zbarvených jedinců, byly přezkoumány všechny dostupné záznamy (11,000) aberantně zbarvených jedinců v oblasti Evropy a Asie. Vyjma flavistických nálezů, byly nalezeny další 4 barevné varianty – melanické, albino, isabelické a s bílými pruhy v oblasti ocasu.

Jedním ze zkoumaných aspektů životní historie plcha velkého je časování vrhů v době reprodukce. Plch velký je reprodukčně závislý na plození buků, dubů a habrů. V letech, kdy stromy neplodí semena, nevstupuje do reprodukce a přeskakuje ji. Má krátkou aktivní sezónu a reprodukce je zahájena poměrně pozdě. Mláďata se rodí nejčastěji na začátku srpna a jsou kojena zhruba jeden měsíc. Po odstavení jsou pod velkým tlakem, potřebují za velmi krátkou dobu získat dostatečné množství zásob potřebných k přežití hibernace, kterou zahajují koncem září a v průběhu října. Právě i z tohoto důvodu rodí samice plcha velkého pouze jedenkrát do roka. Práce popisuje časování vrhů v České republice a dva zajímavé případy, kdy samice porodily dvakrát za sezónu. V obou případech šlo o samice, které časovaly první vrhy brzy na začátku sezóny a v průběhu laktace o mláďata přišly. Přestože druhý (náhradní) vrh porodily značně pozdě v průběhu sezóny, mláďata úspěšně odstavily.

Další velmi málo prozkoumanou problematikou, kterou se zabývala tato práce, je časování noční aktivity. Časování noční aktivity bylo zaznamenáváno neinvazivní metodou automatických monitorovacích zařízení v průběhu tří let vždy během celé sezóny a zaznamenáno bylo více než tisíc záznamů 101 individuálně značených jedinců, jejich vylézání a zalézání do budky, kterou využívali k přespávání. Bylo zjištěno, že jedinci svou aktivitou kopírují sezonní průběh fotoperiody, jehož pozitivně ovlivňuje fáze měsíce, oblačnost, rychlosť větru a sexuální aktivity. Jedinci, kteří nevstupovali do reprodukce, měli kratší noční aktivity. Překvapivě měsíční fáze oproti jiným hlodavcům ovlivňovala plcha velkého pozitivně. Za větší intenzity měsíčního svitu prodlužovala aktivitu strávenou mimo úkryt (budku). Vliv teploty, srážek na časování noční aktivity plcha nebyl prokázán.

Nakonec, práce objasňuje téma odpovídající spíše na metodické otázky. Manipulace s volně žijícími zvířaty podléhá mnoha pravidlům. Každý výzkumník by se měl snažit manipulací co nejméně zasahovat nejen do života zkoumaných druhů, aby neovlivňoval jejich chování a tím pracovní protokol. Je důležité vědět, jak živočichové reagují na běžné pracovní postupy výzkumníků a jak může svým zásahem výzkumník zatížit pracovní protokol vzorkovací chybou. Chování a pohyb individuálně značených jedinců plcha velkého po manipulaci výzkumníky bylo sledováno pomocí automatických monitorovacích zařízení, jimiž byly opatřeny budky. Bylo pozorováno především započetí noční aktivity, celkový vzorec obsazenosti budek bezprostředně po manipulaci, rozdíly v chování mezi samci, samicemi, pohlavně aktivními a neaktivními jedinci. Bylo zjištěno, že manipulace neměla prokazatelný vliv na zahájení noční aktivity. Zvířata byla negativně ovlivněna pouze několik dní (3-5 dní) bezprostředně po manipulaci, přičemž v budge s nejvyšší ochotou setrvávali pohlavně aktivní samice. Z dlouhodobějšího hlediska nebyl prokázán negativní vliv. Z uvedeného vyplývá, že týdenní nebo dvoutýdenní kontroly nejsou zatíženy chybou.

Klíčová slova: plch velký, aberantní zbarvení, flavistické zbarvení, časování vrhů, časování noční aktivity, manipulace

Počet stran: 69

Počet příloh: -

Jazyk: český a anglický

© Anežka Holcová Gazárková, 2019

Bibliographical identification:

Author's first name and surname: Anežka Holcová Gazárková

Title: Selected aspects of the life history of the edible dormouse (*Glis glis*).

Type of thesis: Ph.D. thesis

Department: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science Palacký University

Supervisor: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Study programme: P1527 Biology

Study field: Zoology

Year of presentation: 2019

Abstract:

The edible dormouse is an arboreal, nocturnal and an obligate hibernator, who lives in deciduous mixed forests of the temperate zone. It has several unusual life history traits among rodents: exceptionally long hibernation and thus relatively short activity season, late timing of reproduction, long life span and high survival rate. It has large fluctuations in reproduction, which depends on food availability and in non-masting years the entire population can skip reproduction. While the edible dormouse has been for long time an object of human interest, we still have considerable gaps in knowledge about it.

In my Ph.D. thesis I present selected and little explored aspects of the life history of the species. I collated all abnormalities related to the fur appearance of the edible. After an encounter of two flavistic individuals, all available records (11,000) of aberrantly colored individuals in Europe and Asia were reviewed. Together there were five colour variants recorded— flavistic, melanistic, albino, isabellinus and individuals with white tail stripes.

Surprisingly very little is known about the timing of breeding, one of the key life history traits. During masting years there is relatively a short time window for reproduction. Young are born mostly in early August and are weaned after about one month. There is strong time pressure to get sufficient body mass necessary for hibernation after weaning. The young-of-the-year enter hibernation from late September till October. This could be the reason, why females produce only one litter per season. I present data on timing of breeding in a population from the Czech Republic and report on two interesting cases when the female produced two litters per season. Both cases were very early breeding females which lost their first litter during suckling. The second (replacement) litters were born late in the season and nevertheless were successfully weaned. In the next chapter I describe the seasonal

patterns of timing of nocturnal activity the edible dormouse. The timing of activity was recorded by non-invasive automatic monitoring devices. During three years we obtained over a thousand records on 101 individually marked individuals of their timing of evening emergence and morning immergence from nest boxes which they regularly used as daytime den sites. Activity patterns were best explained by the seasonal progress of photoperiod, followed by weaker positive effects of moon phase, cloud cover, wind speed and sexual activity. Dormice that skipped reproduction had shorter nocturnal activity. Contrary to most studies on rodents, moon phase had positive effect on the length of nocturnal activity and emergence or immergence behaviour.

The last chapter of my thesis is more of a methodological approach. Handling of animals for data collection is a common practice. While certainly every researcher is trying to manipulate with the studied animals as little and as quick as possible, we know little how the handling modifies behaviour of the animals. Again with the use of automatic monitoring devices we recorded attendance of nest boxes by individually marked dormice, immediately after our routine handling procedures. We found that handling had a negative effect on short-term den use. Females and sexually active individuals were more likely to spend the following day in the nest box. However, handling did not have a significant effect on timing of nocturnal activity. Our findings suggest that manipulation by researchers can modify certain aspects of animal behaviour, but this effect is likely to be short term and cannot impair the routinely practiced capture-mark-recapture field protocols.

Keywords: edible dormouse, anomalous coat colour, flavism, timing of breeding, timing of nocturnal activity, manipulation, handling

Number of pages: 69

Number of appendices: -

Language: Czech and English

© Anežka Holcová Gazáková, 2019

Čestné prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně. Výjimku tvoří přiložené články a rukopis, na nichž se podíleli uvedení spoluautoři. Žádnou část této práce jsem nepředložila k dosažení jiného akademického titulu.

| V Olomouci dne 27. 4. 2019

Podpis.....

Obsah

1. Seznam přiložených příspěvků.....	1
2. Úvod.....	2
3. Cíle práce.....	3
4. Obecná charakteristika druhu.....	4
4.1. Popis druhu.....	4
4.2. Geografický výskyt.....	5
4.3. Popis průběhu sezóny.....	6
5. Časování noční aktivity plcha velkého.....	7
6. Reprodukce	10
7. Závěr.....	16
8. Seznam literatury.....	18
Curriculum vitae – Anežka Holcová Gazáková	29

Poděkování

Velmi děkuji mému vedoucímu práce Peteru Adamíkovi, za veškeré rady a to nejen při psaní práce, ale také v průběhu celého studia. Také děkuji mé rodině, moc děkuji mojí mamince za veškerou podporu a pomoc, synovi Josefovi za trpělivost, manželovi za věcné připomínky. Děkuji také všem kolegům, se kterými jsem sdílela měsíce při terénních pracích, jmenovitě Igoru Magálovi, Marušce Mozgové, Zbynovi Škráčkovi, Lucii Škvařilové, Markétě Adamíkové, Monice Tošenovské, Standovi Chlebusovi, Michaele Pupíkové, Romanovi Figurovi, Pavle Paclíkové. Marcele Veselé děkuji za poskytnutí fotky na úvodní straně. Také děkuji všem přátelům a kamarádům za podporu a životní obohacení. Na závěr moc děkuji všem plchům, nejvíce Alence a Luďkovi, moc mě toho naučili. Děkuji, že jsem mohla pracovat v tak krásném prostředí se skvělými zvířaty a fajn lidmi.

1. Seznam přiložených příspěvků

Příspěvek I.

Holcová Gazárková, A., Kryštufek, B. and Adamík, P. 2016. Anomalous coat in the fat dormouse (*Glis glis*): a review with new records. *Mammalia* 81(6) 595-600.

Příspěvek II.

Holcová Gazárková, A. and Adamík, P. 2016. Timing of breeding and second litters in edible dormouse (*Glis glis*). *Folia Zoologica* 65(2), 164-167.

Příspěvek III.

Gazárková, A. and Adamík, P. Photoperiod, moonlight and weather effects on seasonal timing of nocturnal activity in an arboreal rodent, the edible dormouse. Submitted manuscript.

Příspěvek IV.

Kukalová, M., Gazárková, A. and Adamík, P. 2013. Should I stay or should I go? The influence of handling by researchers on den use in an arboreal nocturnal rodent. *Ethology* 119(10), 848-859.

2. Úvod

Plch velký (*Glis glis*, Linnaeus, 1766) je obligátně hibernující, noční, arborikolní hlodavec, který obývá listnaté a smíšené lesy mírného pásma. V závislosti na dostupnosti potravy prodélává velké fluktuace v rozmnožování. Z hlediska své životní historie se dá považovat za unikátní druh nejen mezi plchovitými, ale mezi drobnými hlodavci vůbec. Vymyká se neobvykle dlouhou hibernací (Hoelzl et al. 2015), velmi krátkou aktivní sezónou a v případě reprodukční sezóny pozdním nástupem reprodukce (Bieber 1997, 1998, Schlund 2002, Burgess et al. 2003, Kryštufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003, Fietz et al. 2005, Ruf et al. 2006, Bieber a Ruf 2009, Lebl et al. 2011 a **Příspěvek III**). Oproti jiným drobným hlodavcům má dlouhou délku života a vysokou míru přežívání (Lebl et al. 2011). Dlouhá délka života je s největší pravděpodobností způsobena denním torporem, letní dormancí (Bieber a Ruf 2009) a hibernací. V těchto obdobích jedinci šetří metabolismus a vyhýbají se případné predaci (Beiber a Ruf 2009, Wilz 2000, Turbill 2011, Bieber et al. 2014, Hoelzl et al. 2015). Lebl et al. (2011) právě v době hibernace zaznamenali největší pravděpodobnost přežívání. Další příčinou dlouhé délky života je nižší míra reprodukce (Lebl et al. 2011). V letech, kdy je nedostatek potravy, přeskakuje reprodukci a snižuje aktivitu (Morris 1997, Bieber 1997, 1998, Schlund 2002, Burgess et al. 2003, Kryštufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003, Fietz et al. 2004, 2005, Ruf et al. 2006, Bieber a Ruf 2009, Lebl et al. 2011). V tuto dobu má významně vyšší pravděpodobnost přežívání (Lebl et al. 2011). Na rozdíl od jiných drobných hlodavců, jejichž samice mají několik vrhů za sezónu (Finn 1963, Tkadlec a Krejčová 2001), má většina samic plcha velkého pouze jeden vrh, a to pouze v případě reprodukční sezóny (Kryštufek 2010, Lebl et al. 2010). Některé samice rodí jenom jedenkrát za život (Kager a Fietz 2009). Mnohé druhy plchů jsou omnivorní či dokonce karnivorní (Gil-Delgado et al. 2010, Nowakowski et al. 2006, Nowakowski a Godlewski 2006, Holišová 1968). Avšak plch velký se chová jako typický semenný predátor, který je plně závislý na semenných letech dubů, buků a habrů, s nimiž synchronizuje reprodukci (Morris 1997, Bieber 1997, 1998, Schlund 2002, Burgess et al. 2003, Kryštufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003, Fietz et al. 2005, Ruf et al. 2006, Bieber a Ruf 2009, Lebl et al. 2011).

Unikátní životní strategie plcha velkého zaujaly řadu vědeckých týmů už v minulosti. Již Aristoteles píše o jeho přibírání na váze (Kryštufek 2007) a povědomí o jeho fyziologických a behaviorálních adaptacích využívali lidé už za starého Říma. Podobně jako je v současnosti skladováno maso v lednici, uchovávali Římané plchy ve stavu strnulosti ve studených sklepenech. V době nedostatku, je umístili do hliněných dóz s otvory tzv. gliralií, kde je vykrmili, poté je utopili a následně zkonzumovali (Morris 2004, Kryštufek 2007). Lov plcha má dodnes velkou tradici ve Slovinsku. Lovená sezóna zde začíná v srpnu, tedy v období před hibernací. Slovinci konzumují plší pečinky na několik způsobů, z tuku vytvářejí léčebné masti a kožešinu využívají např. k šití čepic s názvem plchouka, (Kryštufek 2007).

3. Cíle práce

Jak již bylo zmíněno, je plch velký dlouhodobě objektem zájmu mnoha výzkumníků, jeho životní strategie nejsou vzhledem k jeho nočnímu a stromovému způsobu života zdaleka objasněny. Plch velký je, jak bylo psáno v úvodu, zajímavý krátkou aktivní sezónou a krátkým obdobím reprodukce. O reprodukci a jejím časování je jen velmi málo známo. Hlavními cíli práce bylo tedy sesbírat, analyzovat a objasnit data k přiblížení problematiky časování reprodukce plcha velkého.

Další neobjasněnou problematikou je časování noční aktivity. Časování noční aktivity bylo a dodnes často je studováno v laboratorních podmínkách. Některé studie se zabývali srovnáním časování noční aktivity ve volné přírodě a v laboratorních podmínkách a dospěli ke zcela odlišným výsledkům (Gattermann 2008, Di Blanco et al. 2016). Z hlediska životní historie plcha velkého je nutné znát podrobnosti o faktorech, které noční aktivitu ovlivňují a studovat je právě ve volné přírodě. Mým cílem bylo sesbírat a analyzovat potřebná data k objasnění časování noční aktivity. Zjistit jak je ovlivněno sezónním postupem fotoperiody, měsíčním svitem a faktory počasí. Analyzovat, které skupiny jsou zmíněnými faktory nejvíce ovlivněny a v jakém období aktivní sezóny.

Manipulace s volně žijícími zvířaty v terénu vždy podléhá mnoha pravidlům. Každý výzkumník by se měl snažit manipulací co nejméně zasahovat nejen do života zkoumaných druhů, ale i do pracovního protokolu, kde ale existují hranice? Který

zásah je ještě „únosný“ a který ovlivní zvířata natolik, že to může mít negativní dopad na interpretaci dat? Dalším cílem mé práce bylo zjistit, jak rutinní manipulace s jedinci plcha velkého ovlivňuje jeho pobytovou aktivitu.

4. Obecná charakteristika druhu

4.1. Popis druhu

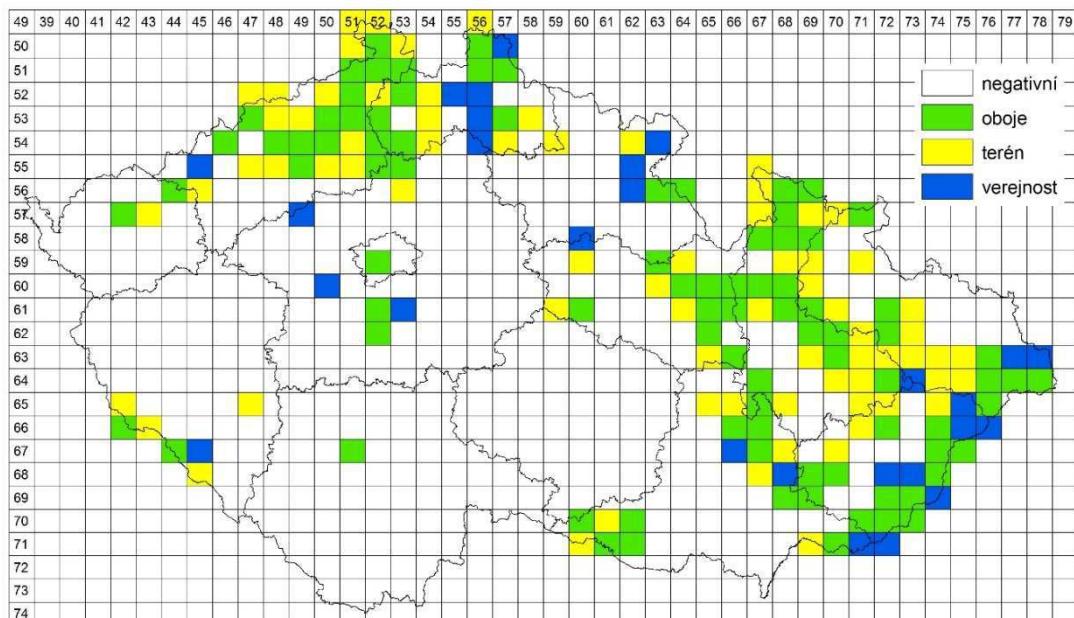
Plch velký je největší druh plcha, jehož délka těla činí 120-180 mm, přičemž celková délka zvířete včetně ocasu dosahuje až 320 mm a váha se pohybuje od 90 g do 250 g (Kryštufek 2001). Typické zbarvení plcha je šedé až šedohnědé v horních partiích těla včetně hlavy a ocasu, zbarvení spodní části těla až ke končetinám je bělavé či lehce nažloutlé. Plch velký má černě olemované okolí očí a tmavě zbarvený čenich. Zbarvení oční duhovky je černé. Ušní boltce jsou kulatě zaoblené a bez srsti (Kryštufek 2010). Melanistické, albinistické, flavistické a isabelistické aberantní zbarvení bylo popsáno u jedinců odchycených ve Slovensku a v České republice (Kryštufek 2010, **Příspěvek I**). Plch velký má dlouhý (délka se pohybuje okolo 150 mm) a velmi huňatý (ze spodní strany s absencí dlouhých chlupů) ocas, jež mu umožňuje manévrovat a vyvažovat rovnováhu při pohybu v keřovém a stromovém patře. Kůže na ocase plcha je při chycení lehce stáhnutelná, což zvyšuje pravděpodobnost úniku případnému predátorovi (Kryštufek 2010).

Plch velký (respektive celá skupina plchovití) je mimo jiné charakteristický absencí céka (Storch 1978), a proto by u něj mělo docházet k horšímu zpracování celulózní potravy. Mnoho příbuzných druhů plcha velkého je prokazatelně omnivorních či karnivorních. Například plch zahradní (*Eliomys quercinus*), plch lesní (*Dryomys nitedula*) a plch africký (*Graphiurus murinus*) se živí převážně živočišnou potravou (Juškaitis a Baltrūnaitė 2013, Nowakowski et al. 2006, Nowakowski a Godlewska, Holišová 1968). Juškaitis (2007) a Juškaitis a Baltrūnaitė (2013) u plšíka lískového (*Muscardinus avellanarius*) uvádí, že je převážně herbivorní. Živočišná potrava hraje významnější roli pozdě na jaře a brzy v létě, nebo v prostředí, které není optimální potravní nabídkou. U plcha velkého Holišová (1968) zjistila v potravním spektru převahu rostlinné potravy, živočišná potrava byla přijímána v menší míře. Adamík a Král (2008a, 2008b) uvádějí, že je plch velký v období ukončení hibernace významným ptáčím predátorem. Vysvětlují to

synchronizací ptačího hnízdění a ukončení plší hibernace z důvodu klimatických změn. Stále platí, že vstup do reprodukce plcha velkého je vázán na produkci semen buků, dubů, popřípadě a právě pozdní nástup této potravy v sezóně může zodpovídat za krátké reprodukční období a pozdní vstup do reprodukce **Příspěvek II.** Juškaitis et al. (2015) a Vehnik (2019) studující periferní populace plcha velkého uvádí, že plch je schopen nahrazovat olejnatá semena např. semeny břízy, tato potrava však není považována za optimální. Plch velký pohlavně dospívá po první hibernaci (Koenig 1960, Vietinghoff-Riesch 1960). Mezi pohlavními nebyl pozorován sexuální dimorfismus (Kryštufek 2001). Samice mají v době rozmnožování nejčastěji 12 bradavek, byly však pozorovány i asymetricky párové bradavky (Kryštufek 2004).

4.2. Geografický výskyt

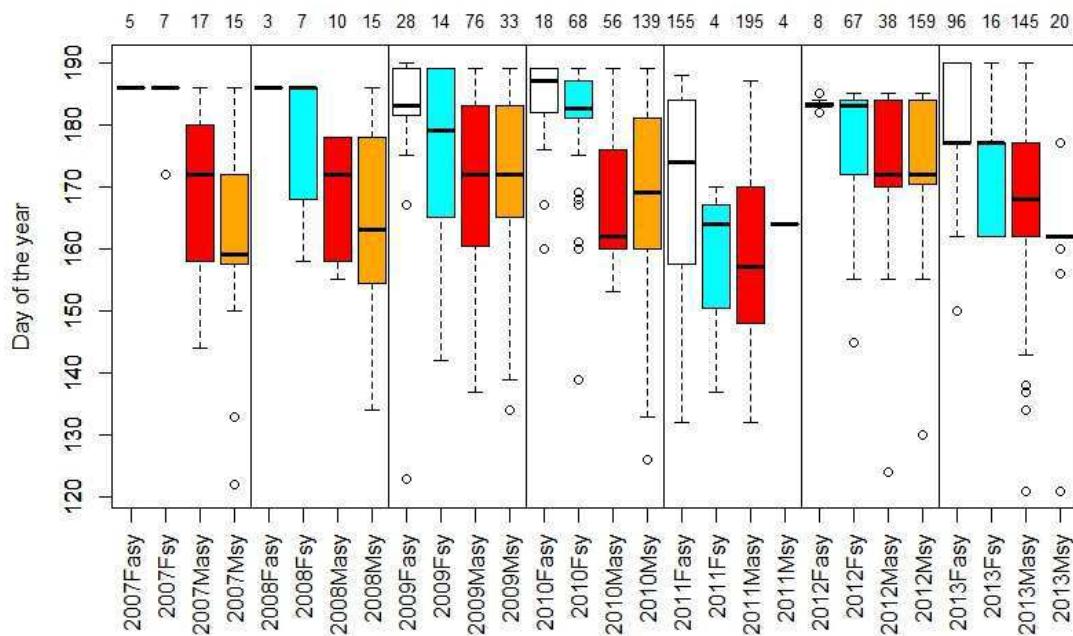
Plch velký má nesouvislý areál výskytu, obývá celou střední a jižní Evropu, severní část Turecka ke Kavkazu, severní Irán a Turkmenistán (Storch 1978, Amori et al. 2006a), na britských ostrovech proběhla v roce 1902 introdukce druhu (Morris 1997).



Obr. 1. Současný stav výskytu plcha velkého v České republice dle kombinace výsledků z nočního monitoringu (terén) v průběhu let 2015 a 2016 a dat od veřejnosti z let 2010–2016 (veřejnost). Zdroj: Adamík et al. 2016.

4.3. Průběh sezóny

Plch velký ukončuje hibernaci v závislosti na pohlaví od půlky května do půlky června. Hibernaci nejprve ukončují adultní, následně subadultní samci (samci dřívějším zahájením aktivity maximalizují v reprodukčních letech svůj reprodukční úspěch), jako poslední ukončují hibernaci samice (Beiber 1994, 1998, Kryštufek 2001, 2003, Adamík a Holcová Gazáková, nepublikované údaje (Obr. 2)).



Obr. 2: Ukončení hibernace dle věku (asy: adult, sy: subadult) a pohlaví (F: samice, M: samec) u plchů velkých na studijní lokalitě v Nízkém Jeseníku v letech 2007 až 2013. Velikost vzorku je uvedena nad krabicovým grafem každé kategorie. Zahrnutí jsou pouze jedinci odchycení do 10. července daného roku. Zdroj: Adamík a Holcová Gazáková, nepublikované údaje.

Po krátké aktivní sezóně zahajují plši hibernaci. V reprodukčních letech vstupují samci do hibernace v polovině září, samice z důvodu odchovu mláďat v průměru o 40 dní později (Kryštufek 2001). V letech, kdy nedochází k reprodukci, vstupují plši bez ohledu na pohlaví do hibernace dříve. Před hibernací zvířata intenzivně vyhledávají potravu, čímž maximalizují svou hmotnost pro následné přežití zimy (Morris 1997, Bieber 1998, Schlund 2002, Burgess et al. 2003, Kryštufek et al. 2003,

Pilastro et al. 2003, Fietz et al. 2005, Ruf et al. 2006, a Adamík a Holcová Gazárková nepublikované údaje). Hibernaci plch velký přespává nejčastěji solitérně, zahrabaný v 18-70 cm pod zemí v oválném hibernakulu (Jurczyszyn 2007). Hibernace je chápána jako adaptace na nedostatek potravy v zimním období, současně je to strategie pomocí níž se jedinci mohou velmi účinně vyhnout případné predaci (Beiber a Ruf 2009, Wilz 2000, Turbill et al. 2011, Lebl et al. 2011, Bieber et al. 2014). Lebl et al. (2011) zjistili, že nejnižší mortalita je zaznamenána právě v zimě v průběhu hibernace. Hibernace tedy zvyšuje pravděpodobnost přežívání. Ke stejnemu závěru, že nejvyšší pravděpodobnost přežívání je v průběhu hibernace došli i Beiber et al. (2012) při studiu plšíka lískového. V letech, kdy plch velký nevstupuje do reprodukce, má velmi krátkou aktivní sezónou, která dle Beiber a Ruf (2004) činí pouhé dva měsíce, dle Hoelzl et al. (2015) dokonce pouze jeden měsíc. V nesemenných letech pozorovali Bieber a Ruf (2009) u některých jedinců letní dormanci.

5. Časování noční aktivity plcha velkého

Vzorce chování živočichů jsou často ovlivněny různými fyziologickými, sociálními a ekologickými faktory. Jedinci využívají těchto faktorů k optimalizaci reprodukčního úspěchu. Aktivitu využívají k uspokojování potřeb nezbytných pro přežití: vyhledávají potravu, partnera, teritoriální druhy obraňují teritorium, přičemž v průběhu aktivního období jsou vystaveni riziku predace. Obzvláště drobní savci s vysokým metabolismem, jsou pod velkým predáčním tlakem, protože jsou nuceni trávit delší dobu vyhledáváním a příjemem potravy mimo úkryt. Často balancují mezi rozporuplnými potřebami a přizpůsobují aktivitu době, kdy je predáční riziko minimální.

Volbou doby aktivity v průběhu dne se zvířata vyhnout určitému spektru predátorů a mohou tak snížit predáční tlak (Halle a Stenseth 2000). V případě plcha velkého jde o noční aktivitu, jež může souviset se snahou vyhnout se především denním a soumráčným predátorům (Halle a Stenseth 2000, Paise a Vieira 2006, Theis et al. 2006, Everts et al. 2004, White a Geluso 2007 a Reichard et al. 2009, Gerkema 2013, **Příspěvek III**). Rodolfi (1994) pozoroval u plcha velkého i krátkou sezonné soumráčnou aktivitu. V průběhu měsíce června a srpna zaznamenal ukončení

noční aktivity cca hodinu po východu slunce. Výzkum probíhal na okraji obytných oblastí v potravně suboptimálních podmínkách, což mohlo vyvolat změnu v chování jedinců a posunout časování noční aktivity. Také zvolená metodika, mapování noční aktivity pomocí volání plchů, je pro zjištění časování noční aktivity nepřesná, nevypovídající o množství jedinců, jejich věku, kondici, pohlaví či pohlavní aktivitě. Z výsledků **Příspěveku III** je patrné, že plch velký v průběhu celé výzkumné periody vykazoval striktně noční aktivitu.

Nejvýznamnějším abiotickým faktorem, který ovlivňuje noční aktivitu plcha velkého, je sezónní průběh fotoperiody doprovázený slabě positivním vlivem měsíčního svitu, oblačnosti a silou větru. Bright et al. (1996) uvádí, že časování noční aktivity plšíka lískového kromě fotoperiody výrazně ovlivňuje také teplota a srážky. Vyšší teplota okolního prostředí prodlužuje noční aktivitu, naopak dešť noční aktivitu redukuje. Výsledy studie **Příspěvek III** nepotvrzují ani vliv teploty, a ani srážek, je nutné brát v potaz odlišné klima krajiny, kde studie probíhala (britské ostrovní klima je odlišné kontinentálnímu českému). Plšík lískový také je znatelně menší než plch velký, jeho náklady na termoregulaci jsou vyšší, a tudíž může být více ovlivněn teplotou okolního prostředí, či srážkami.

O'Farrell (1974), Vickery a Bider (1981), Price et al. (1984), Kotler et al. (2010), Hemami et al. (2011) a Upham and Hafner (2013), uvádějí, že noční aktivita drobných hlodavců je silně negativně ovlivněna měsíčním svitem. Toto chování vysvětlují jako snahu eliminovat predáční riziko, což vypovídá tzv. predation risk hypothesis. Naopak Wright (1981) a Donati a Borgognini-Tarli (2006) studující primáty tvrdí, že tyto druhy byly měsíčním svitem ovlivněny pozitivně. Za vyšší intenzity měsíčního světla jsou sice dobře viděni případným predátorem, zároveň sami dobře vidí a tak se mohou případné predaci lépe vyhnout. Prugh a Golden (2014) ve sté metaanalýze přicházejí s komplexním vysvětlením. Tvrdí, že predátoři a živočichové, kteří se orientují vizuálně, za měsíčního světla aktivitu zvyšují (sami dobře vidí), na rozdíl od nich živočichové, kteří se orientují čichem, sluchem či pomocí echolokace svou aktivitu za měsíčního světla výrazně snižují. Vzhledem k velmi velkým, do přední části hlavy postaveným očím, je možné se domnívat, že se plch velký orientuje při noční aktivitě i vizuálně (Kryšťufek 2007, 2010). Toto vede k hypotéze, že bude za vyšší intenzity měsíčního světla zvyšovat aktivitu, což bylo potvrzeno **Příspěvek III**. Bright et al. 1996 studující plšíka však ovlivnění měsíčním svitem nepotvrzují. Argumentují tím, že zvířata pohybující se v hustém zápoji

vegetace měsíčním svitem ovlivněna nejsou. Toto vysvětlení ale vyvrací Prugh and Golden (2014).

O'Farrell (1974), Vickery and Bider (1981), Orrock et al. (2004) a Orrock and Danielson (2009) a **Příspěvek III** popisují pozitivní vliv oblačnosti na noční aktivitu hlodavců. Autoři toto chování vysvětlují jako adaptaci na vyhnutí se predátorovi, který využívá vizuální detekce k predaci. Wróbel and Bogdziewicz (2015) potvrdili zvýšenou aktivitu u myšice, ale u norníka vliv nepozorovali, ten naopak zvyšoval aktivitu za čisté oblohy a za jasného úplňku. Plch velký prodlužoval noční aktivitu za úplňku a zároveň prodlužoval aktivitu za oblačné noci. Zprvu se toto chování může jevit jako protichůdné, zároveň však nesrovnatelné. Hodnotit zrakové vnímání plcha pohledem člověka, je velmi těžké, lidské a plší vizuální schopnosti se přeci jen liší. Lze předpokládat, že důvodem dřívější aktivity při oblačnosti je nástup dřívějšího setmění **Příspěvek III**.

Noční aktivita plcha velkého nebyla z dlouhodobého hlediska ovlivněna ani samotnou manipulací se zvířaty v průběhu dne. Manipulace s jedinci negativně ovlivňovala jejich chování pouze z krátkodobého hlediska (3-5 dní). Z toho vyplývá, že týdenní nebo dvoutýdenní kontroly nejsou zatíženy chybou. Pro kontrolu korektnosti výzkumu byla provedena analýza, která potvrdila, že manipulace s jedinci nijak neovlivňuje ani tzv. capture-mark-recapture protokol, ani samotná zvířata a ani dobu kdy zvířata budky opouštějí tedy ani časování noční aktivity. Samice, jež jsou teritoriální a pohlavně aktivní jedinci se do budek vraceli dříve a ochotněji **Příspěvek IV**.

Biotickým faktorem, jenž ovlivňuje noční aktivitu, je sexuální aktivita jedinců. Pohlavně aktivní samci jsou v červnu pod velkým tlakem, vyhledávají samice, zároveň potřebují pokrýt velké energetické požadavky nutné k reprodukci, a proto prodlužují dobu strávenou mimo úkryt. Pohlavně aktivní samice prodlužují noční aktivitu nejvíce v období gravidity a laktace, protože potřebují pokrýt velké energetické náklady spojené s reprodukcí **Příspěvek III**. Toto potvrzuje Everts et al. (2004) se studii na syslovi obecném. Pettitt et al. (2008) studující sysla a Sikes (1995) studující křečka tvrdí, že kojící samice tráví 2x delší čas příjemem potravy, než samice bez laktace. Obě pohlaví volí mezi dobou strávenou mimo úkryt, aby byly pokryty potřeby spojené s reprodukcí (tím se vystavují vyššímu predačnímu riziku) a setrváním v úkrytu, kde je predační riziko mnohem nižší **Příspěvek III**.

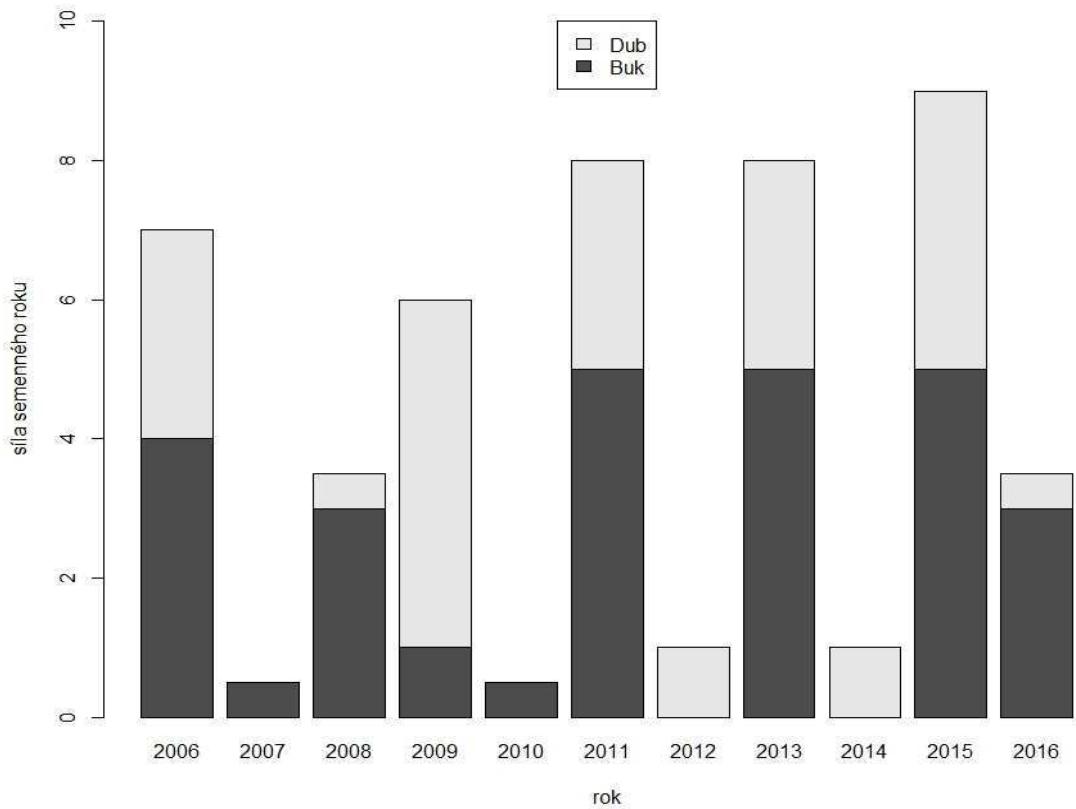
6. Reprodukce

Na reprodukci savců má vliv značné množství faktorů jako jsou dostupnost a kvalita potravy, populační hustota nebo intraspecifická kompetice (Clutton-Brock, a Harvey 1978). Všechny vyjmenované faktory ovlivňují také správné načasování reprodukce, které hraje klíčovou roli v životní historii všech savců a má velký dopad na jejich fitness. Časování reprodukce je významné obzvláště u druhů, které se rozmnožují jedenkrát do roka, jako je tomu u většiny hibernujících živočichů včetně plcha velkého (Jones et al. 2009)

Napříč Evropou jsou u populací plcha velkého pozorovány velké fluktuace v rozmnožování. Reprodukční sezóna je významně vázána na plodící stromy. Období rozmnožování probíhá začátkem července, vrhy jsou datovány začátkem srpna a odstavování mláďat začátkem září **Příspěvek II.** V letech, kdy stromy neplodí semena, plch do reprodukce nevstupuje, téměř celá populace reprodukci přeskakuje a významně snižuje aktivitu (Morris 1997, Bieber 1997, 1998, Schlund 2002, Burgess et al. 2003, Kryštufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003, Fietz et al. 2005, Ruf et al. 2006, Bieber a Ruf 2009, Lebl et al. 2011) a (Obr. 2). Reprodukce, a s tím spojená zvýšená aktivita u obou pohlaví, významně snižuje pravděpodobnost přežívání (Ruf et al. 2006, Lebl et al. 2011). Lebl et al. (2011) a stejně tak Bieber et al. (2012), kteří studovali plšíka lískového, uvádějí, že nejnižší pravděpodobnost přežívání je na začátku léta, přičemž vysoká mortalita je spojena s vysokým predačním tlakem a nenaplněnými energetickými požadavky. Vzhledem ke krátké aktivní sezóně a dlouhé době hibernace (Wilz 2000, Bieber a Ruf 2004, Turbill 2011, Bieber et al. 2014, Hoelzl et al. 2015), jsou obě pohlaví v průběhu reprodukčních let pod velkým tlakem, kdy musí za velice krátkou dobu doplnit energetické ztráty po hibernaci, získat energii k reprodukci, vyhledat sexuálního partnera, rozmnožit se a odchovat mláďata. Tento tlak se odráží také na chování jedinců po manipulaci výzkumníky - reprodukčně aktivní jedinci se vracejí zpět do budek, ve kterých přespávali, prokazatelně dříve jak pohlavně neaktivní jedinci. To může souviset s předpokladem, že pohlavně aktivní zvířata jsou více ochotna riskovat a vystavovat se případné predaci **Příspěvek IV.**

Plch velký je z hlediska časování reprodukční sezóny značně neobvyklý (Beiber a Ruf 2004, **Příspěvek II**). U naprosté většiny hibernujících savců mírného pásma je časování vrhů zahájeno většinou v květnu, popřípadě začátkem června, tedy záhy po

ukončení hibernace. Mláďata tak mají dostatečné množství času na vývoj a na akumulování předhibernačních zásob (Beiber a Ruf 2004 Beiber et al. 2012, Williams et al. 2013, 2014). Ve srovnání s ostatními hibernujícími hlodavci, dokonce i s příbuznými druhy plchů, se plch velký liší velmi pozdním časováním vrhů a velmi krátkou dobou reprodukce. Plšík lískový má dlouhou reprodukční sezónu. Časování prvních vrhů plšíka lískového bývá zahájeno podle polohy regionu (nástup prvních vrhů vykazuje latitudinální charakter) začátkem či koncem května, a celá reprodukce u něj přetrvávala většinou do září (Juškaitis 2008). Pouze u severních populací plšíka lískového byla pozorována velmi krátká aktivní sezóna, která začínala v obvyklou dobu, tzn. na jaře, končila však mnohem dříve (Juškaitis et al. 2015). U jižních populací plcha zahradního byla pozorována dlouhá aktivní sezóna. Časování vrhů spadalo do období několika měsíců v průběhu zimy a jara (Gil-Delgado et al. 2006). Zde je však nutné brát v potaz i klimatickou charakteristiku lokalit. První vrhy plcha lesního byly datovány v průběhu června (Scinski a Borowski 2006). Časování vrhů plcha velkého je zahájeno až začátkem srpna, a tak mají mláďata extrémně krátkou dobu na vývoj a vytvoření zásob před hibernací. Pozdní časování vrhů plcha velkého lze vysvětlit jeho potravní preferencí a specializací. Na rozdíl od ostatních druhů plchů je významněji vázán na semenné roky stromů. Vzhledem k četnosti vrhů si nemůže dovolit riskovat a časovat vrhy dříve. Vstupuje do reprodukce v době, kdy je zaručený dostatek semen, poté co se objeví první nezralé plody, zahajuje reprodukci. Je časově limitován, spíše investuje do velikosti vrhů na úkor jejich četnosti. Pouze ve výjimečných případech byly u plcha velkého pozorovány dva vrhy za sezónu **Příspěvek II.**



Obr. 3: Reprodukce plcha velkého kopíruje plození buků (černě) a dubů (šedě) na studijní lokalitě v Nízkém Jeseníku v letech 2006 až 2016. Intenzita semenného roku byla pro každou dřevinu odhadnuta na škále 0-5. Zdroj: Adamík a Holcová Gazárková, nepublikované údaje.

Adultní samci plcha velkého vystupují z hibernace jako první, nejčastěji v průběhu května (Bieber 1998, Bieber a Ruf 2004). Jejich reprodukční výdaje jsou velké. V reprodukčních letech potřebují získat energii na tvorbu testosteronu a spermatogenezi. Obecně platí, že tvorba testosteronu významně zvyšuje reprodukční úspěch, zároveň pravděpodobně snižuje imunosupresi (Zuk 1992). S tvorbou testosteronu rostou energetické náklady spojené s termoregulací. Testosteron znemožňuje upadání do torporu a tím nepřímo ovlivňuje šetření s energií (Fleming 1980). Fietz (2010) a Sailer a Fitez (2008) uvádí, že pohlavně aktivní samci redukují vlivem testosteronu v krvi denní torpor, čímž mají velké ztráty na termoregulaci respektive na energii (v letech bez reprodukce Fietz et al. (2009) uvádí vyšší četnost torporu než v letech s reprodukcí). V tomto období samci často sdílejí dutiny s jinými jedinci. Obecně je sdílení (vzájemné zahřívání) považováno za typ adaptace, která

snižuje ztráty tepla v chladném období a šetří energii (Hayes et al. 1992, Fietz et al. 2010, Willis a Brigham 2007). Koenig (1960) a Vietinghoff-Riesch (1960) spekulovali o tom, že plší systém je promiskuitní. Následně Naim et al. (2011) prokázal u plška mnohočetné otcovství v jednom vrhu. Weber et al. (2018), Adamík a Holcová Gazárková (nepublikované údaje) tvrdí, že z molekulárních analýz dna plcha velkého vyplývá, že plší systém je polygynadryní. Z prováděné paternity naznačují, že mláďata jednoho vrhu geneticky připadají na několik samců. Samci plcha nejsou teritoriální, musejí zvládnout kompetici s jinými samci. V období reprodukce, jehož vrchol připadá na konec června a července, vykazují pohlavně samci, ve srovnání se samicemi a samci bez reprodukce, prokazatelně větší pohyblivost po areálu (Beiber 1994, Kryštufek 2001, 2003, Jurczyszyn 2006, Jurczyszyn a Zdrabczyńska 2007), mají větší domovský okrsek (Jurczyszyn 2006, Jurczyszyn a Zdrabczyńska 2007, Scinski a Borowski 2008) a tráví prokazatelně delší dobu aktivně mimo úkryt Příspěvek III. Vše se uskutečňuje na úkor antipredačního chování (Bieber a Ruf 2009, Lebl et al. 2011). Bieber (1998) uvádí, že adultní samci, kteří vystupovali z hibernace jako první v průběhu května, měli všichni nehmatatelná varlata, a již v červnu měli všichni odchycení samci varlata sestouplá. Reprodukce samců prokazatelně redukuje jejich přežívání (Schlund 2002, Ruf et al. 2006, Lebl et al. 2011). Krátká délka dožití oproti centrálním populacím byla pozorována např. u periferní populace na východním okraji areálu rozšíření (citace). A právě krátká délka dožití a nízká pravděpodobnost přežívání mohla souviset s každoročním vstupem do reprodukce bez ohledu na množství potravy. Reprodukce byla u této populace regulována samicemi - vstřebáváním embryí. U centrálních populací během nesemenných let, kdy je nedostatek potravy, necestují samcům varlata z břišní dutiny do šourku tzv. scrotum (Kryštufek 2010), samci neinvestují do tvorby testosteronu a spermatogeneze a prokazatelně zkracují aktivní sezónu, čímž šetří energii (Bieber 1997, 1998, Burgess et al. 2002, Schlund 2002, Kryštufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003). Bieber a Ruf (2004) tvrdí, že samci vstupují do reprodukce po příjmu energeticky bohaté potravy, kterou jsou nezralé plody a pyl. Příjem na lipidy bohaté potravy na začátku sezóny naznačuje dostatek dostupné potravy do budoucna. Ta je nezbytná na vytvoření tzv. tukových zásob, nutných k přežití období hibernace. Experimenty s příkrmováním Fietz et al. (2009) poukazují na to, že samci s vyšší energetickou saturací měli signifikantně pozitivně ovlivněnou tělesnou hmotnost oproti nepříkrmovaným samcům. Lze se domnívat, že

dostupnost vysoce kvalitní potravy může být klíčovým zdrojem, jenž umožňuje samcům zahájit sexuální aktivitu, a tak synchronizovat reprodukci s plozením stromů a tím zodpovídat za fluktuace v rozmnožování plší populace (Beiber 1997, Burgess 2002, Schlund 2002, Kryštufek 2003, Pilastro 2003, Fietz et al. 2009). Sailer a Fietz (2008), Fietz et al. (2009), navíc uvádějí, že samci mohou využívat tělesnou zásobu tuku získanou z období před hibernací k pokrytí nedostatků energie v době reprodukce. Toto tvrzení by vysvětlovalo redukci měřené tělesné hmotnosti a úbytky na váze samců v období reprodukční sezóny. Samci s větší ztrátou hmotnosti měli vždy větší varlata (minimální váha obou varlat u samců musí být minimálně 550 mg, aby produkovala aktivní sperma (Joy 1980). V letech s dostatkem potravy si samci mohou dovolit určitou ztrátu energetické zásoby, neboť je saturovaná dodatečně stravou bohatou na lipidy (Sailer a Fietz 2008, Fietz et al. 2009).

Adultní samice jsou více než samci limitovány dostatkem dostupné energeticky bohaté potravy (Greenwood 1980). Vzhledem k tomu, že z hibernace vystupují mnohem později než samci, v červnu a červenci (Beiber a Ruf 2004, Kryštufek 2003), mají měsíc na graviditu a měsíc na odchov mláďat. Mláďata mají po odstavení velmi krátkou dobu na akumulování dostatečného množství energie na hibernaci **Příspěvek II.** V letech s nedostatkem potravy samice nevstupují do reprodukce. Vietinghoff-Riesch (1960) a Vekhnik (2017, 2019) reprodukční neúspěch vysvětlují vstřebáním embryí. Vekhnik (2017) studovala periferní populaci plcha velkého a zaznamenala každoroční vstup samic do reprodukce bez ohledu na množství potravy. V potravně chudých letech však pozorovala regulaci reprodukce vstřebáváním embryí samicemi. Zdá se, že periferní populace se v tomto mechanismu liší od populací centrálních a západních, u kterých jsou hlavním důvodem neúspěšné reprodukce pohlavně neaktivní samci. Gazárková (2009) uvádí, že ačkoli v jednom ze studijních let zaznamenala nástup reprodukce (samci měli hmatatelná varlata, samice byly gravidní), reprodukce skončila neúspěchem. Pravděpodobně z důvodu náhlého poklesu potravy, kdy vytvářející se semena buků a dubů z důvodu velkého sucha zaschlá, laktující samice svá mláďata zabily nebo opustily. Odchycené gravidní samice byly nalezeny bez náznaku porodu, je tedy možné se domnívat, že i u nich došlo ke vstřebání embryí. Kager a Fietz (2009) uvádějí, že mnoho samic vstupuje do reprodukce pouze jedenkrát či dvakrát za život a v průběhu velmi krátké aktivní reprodukční sezóny stihnou odchovat pouze jeden

vrh. Na druhou stranu **Příspěvek III** dokazuje, že to není pravidlem, samice v dobré kondici, které rodily na začátku sezóny, a o vrh přišly pravděpodobně z důvodu predace, byly schopny znova vstoupit do reprodukce a úspěšně vyvést mláďata. Gazárková (2009) uvádí, že samice v dobré kondici začínají rodit o 14 dní dříve jak samice v horší kondici. Toto tvrzení se shoduje s Pilastrem (1994, 1996), který pozoroval, že samice v dobré kondici rodí o 20 dní dříve, než samice v horší kondici. Pozoroval dvě reprodukční strategie. Samice v dobré kondici rodí dříve, ztrácejí v průběhu laktace na váze a odstavují mláďata v době, kdy je optimum potravy, mláďata tak po odstavení maximalizují váhu před hibernací. Samice v horší kondici rodí sice později, laktace ale probíhá v období nejvyšší dostupnosti potravy, a proto samice neztrácejí na váze, neboť velké energetické ztráty spojené s laktací jsou pokryty dostatkem potravy. Mláďata těchto samic mají vysokou váhu při odstavení, ale nemají tak vysokou váhu před hibernací, neboť jsou z hlediska růstu a získávání zásob časově limitováni.

Kager a Fietz (2009) přikrmovali samice bez ohledu na kondici a zjistili, že samice přikrmované vysoce energetickou potravou mají větší vrhy a větší mláďata v době odstavení. Přikrmované samice a jejich mláďata získaly náskok. U juvenilních jedinců byl náskok smazán a váhový rozdíl mezi přikrmovanými a nepřikrmovanými nebyl patrný.

K oplodnění samic dochází začátkem července, tedy záhy po ukončení jejich hibernace a po třiceti dnech gravidity (začátek srpna) rodí mláďata (1-12 mláďat ve vrhu). Mláďata bývají odstavena po zhruba 30 dnech (Vietinghoff-Reisch 1960, Gaisler et al. 1977, Pilastro 1992, Pilastro et al. 1994, Schlund a Schrfe 1997, Blohm a Hauf 2005). Délka laktace a tedy doba odstavení závisí na kondici samice a velikosti vrhu. V průběhu gravidity a následně laktace prodlužují (oproti samcům a sexuálně neaktivním samicím) samice dobu strávenou mimo hnízdo (úkryt). Tento čas s největší pravděpodobností tráví tím, že přijímají co největší množství potravy, aby na úkor antipredačního chování, pokryly velké energetické nároky spojené s graviditou a laktací. **Příspěvek III.** Obecně platí, že období gravidity a obzvláště období laktace je spojeno s vyššími nároky na energii, proteiny a vápník. Samice jsou nuteny kompenzovat i nepřímé požadavky spojené s reprodukcí jako je redukce termoregulace, imunity, fyzické aktivity (Sikes 1995, Speakman 2007, 2008). Vyšší ochotě samic riskovat pro pokrytí nutných požadavků nasvědčuje i jejich chování po manipulaci výzkumníky. Samice se vracejí zpět do budky prokazatelně dříve a

s prokazatelně větší pravděpodobností byly nalezeny v budce i následující den, zatímco ostatní jedinci budku na nějaký čas zcela opustili **Příspěvek IV**.

7. Závěr

Závěrečná práce studuje málo známé aspekty životní historie plcha velkého. Dosavadní studie plcha velkého se nejčastěji zaměřují např. na popis a rozšíření druhu, demografii, nástup reprodukce, a jak ji ovlivňuje dostupnost potravy, na popis průběhu sezóny či hibernaci. Ve studii disertační práce byla zrevidována rozsáhlější data popisující zbarvení plcha velkého a byly zde popsány všechny typy aberantních zbarvení plcha. Navíc byly zaznamenány dva recentní údaje o zcela novém typu zbarvení plcha velkého.

Existují práce, které se zabývají časováním vrhů v průběhu aktivní sezóny. Práce, která by zmíňovala vícečetné vrhy samice za jednu sezónu je jedna (Blohm a Hauf 2005). Zmiňovaná práce ale neuvádí detaily o metodice, samicích jejich kondici a laktaci. Disertační práce kromě časování vrhů v České republice, popisuje i dva případy, kdy samice porodily dvakrát za sezónu. V obou šlo o samice, které časovaly první vrhy brzy na začátku sezóny a v průběhu laktace o mláďata přišly. Přestože druhý (náhradní) vrh porodily značně pozdě v průběhu sezóny, mláďata úspěšně odstavily.

Je velmi mnoho studií, které se zabývají časováním aktivity drobných hlodavců a zjišťují, které faktory mohou jejich aktivitu ovlivňovat. Mnoho z nich však studuje aktivitu jedinců v nepřirozených laboratorních podmínkách. Disertační práce studuje aktivitu plcha velkého neinvazivní studijní metodou v přirozených podmínkách. Existuje jediná práce studující noční aktivitu plcha velkého (Rodolfi 1994). Výzkum probíhal na okraji obytných oblastí, zvířata se pohybovala v suboptimálních potravních podmínkách, což mohlo modifikovat jejich chování. Také zvolená metodika, mapování pomocí volání plchů, mohla být v případě sledování noční aktivity nepřesná, nicneříkající o množství jedinců, jejich kondici, pohlavním statusu. Z výsledků disertační práce jednoznačně plyne, že plši svou aktivitou kopírují sezónní průběh fotoperiody, jehož pozitivně ovlivňuje fáze měsíce, oblačnost, rychlosť větru a sexuální aktivita. Jedinci, kteří nevstupovali do reprodukce, měli kratší noční aktivitu. Překvapivě měsíční fáze oproti jiným hlodavcům ovlivňovala

plcha velkého pozitivně. Za větší intenzity měsíčního svitu prodlužoval aktivitu strávenou mimo úkryt (budku). Vliv teploty, srážek na časování noční aktivity plcha nebyl prokázán.

V disertační práci byla uvedena i metodická studie, důležitá nejen pro správnou interpretaci výsledků předchozích dvou uvedených studií. Ze studie, která se zabývá tím, do jaké míry výzkumníci manipulací se zvířaty ovlivňují chování jedinců a výzkumný protokol, plyne, že z dlouhodobějšího hlediska neměla manipulace prokazatelně negativní vliv. Manipulace neměla prokazatelný vliv ani na zahájení noční aktivity. Zvířata byla negativně ovlivněna pouze několik dní (3-5 dní) bezprostředně po manipulaci, přičemž v budge s nejvyšší ochotou setrvávali pohlavně aktivní samice. Z uvedeného vyplývá, že týdenní nebo dvoutýdenní kontroly nejsou zatíženy chybou.

8. Seznam literatury

- Adamík P. and Král M. 2008a. Climate and ressource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *Journal of Zoology*, London 275: 209-215.
- Adamík P. and Král M. 2008b. Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Gliridae, Rodentia). *Acta Theriologica* 53: 185-192.
- Adamík P., Poledníková K., Poledník L., Romportl D. a Mináriková T. 2017: Aktuální rozšíření plcha velkého (*Glis glis*) a zjištění jeho stanovištních nároků v České republice. Závěrečná zpráva z projektu MGSII-58, Program Malé grantové schéma Záchranné programy pro zvláště chráněné druhy II Programu CZ02. MŽP ČR.
- Amori, G., Hutterer, R., Kryštufek, B., Yigit, N., Mitsain, G., Muñoz, L. J. P. Meinig, H., and Juškaitis, R. 2016a (errata version published in 2017): *Glis glis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T39316A115172834. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T39316A22219944.en>. Accessed on 22 August 2017.
- Bieber C. 1997. Sexual aktivity and reproduction in three feral subpopulations of the fat dormouse (*Myoxus glis*). *Natura Croatica* 6: 205-216.
- Bieber C. 1998. Population dynamics, sexual activity, and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*). *Journal of Zoology*, London 244: 223-229.
- Beiber C. and Ruf T. 2004. Seasonal timing of reproduction and hibernation in the edible dormouse (*Glis glis*) In Life in the cold: evolution, mechanisms, adaptation, and application. Twelfth International Hibernation Symposium: 113-125.
- Beiber C. and Ruf T. 2009. Summer dormancy in edible dormice (*Glis glis*) without energetic constraints. *Naturwissenschaften* 96: 165-171.
- Beiber C. and Ruf T. 2009. Habitat differences affect life history tactics of a pulsed resource consumer, the edible dormouse (*Glis glis*). *Population Ecology* 51: 481-492.
- Bieber C., Juškaitis R., Turbill C. and Ruf T. 2012. High survival during hibernation affects onset and timing of reproduction. *Oecologia* 169 (1): 155-166.

- Beiber C., Lebl K., Stalder G., Geiser F. and Ruf T. 2014. Body mass dependent use of hibernation: why not prolong the active season, if they can? *Functional Ecology* 28: 167-177.
- Blohm T. and Hauf H. 2005: Wiederholter Nachweis von Zweitwürfen des Siebenschläfers (*Glis glis*) in der Uckermark (Nordost- Brandenburg). *Säugetierkd. Inf.* 5: 595–601.
- Bright P. W., Morris P. A. and Wiles N. J. 1996. Effects of weather and season on the summer activity of dormice *Muscardinus avellanarius*. *Journal of Zoology (London)* 238: 521-530.
- Burgess M., Morris P. and Bright P. 2003. Population dynamics of the edible dormouse (*Glis glis*) in England. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 49 (Suppl. 1): 27- 31.
- Clutton- Brock T. H. and Harvey P. H. 1978. Mammals, resources and reproductive strategies *Nature*. 273: 191-195.
- Di Blanco Y. E., Spørring K. S. and Di Bitetti M. S. 2016. Daily activity pattern of reintroduced giant anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*): effects of seasonality and experience. *Mammalia* 81: 11-21.
- Donati G. and Borgognini-Tarli S. M. 2006. Influence of abiotic factors on cathemeral activity: The case of *Eulemur fulvus collaris* in the littoral forest of Madagascar. *Folia Primatol.* 77: 104-122.
- Everts L. G., Strijkstra A. M., Hut R. A., Hoffmann I. E. and Millesi E. 2004. Seasonal Variation in Daily Activity Patterns of Free-Ranging European Ground Squirrel (*Spermophilus citellus*). *Chronobiology International* 21(1): 57-71.
- Fietz J., Schlund W., Dausmann K. H., Regelmann M. and Heldmaier G. 2004. Energetic constraints on sexual activity in the male edible dormouse (*Glis glis*). *Oecologia* 138, 202–209.

- Fietz J., Pflug M., Schlund W. and Tataruch F. 2005. Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *Journal of Comparative Physiology B* 175: 44-45.
- Fietz J., Kager T. and Schauer S. 2009. Is energy supply the trigger for reproductive activity in male edible dormice (*Glis glis*)? *Journal of Comparative Physiology B* 179: 829-837.
- Fietz J., Klose S. M. and Kalko E. K. V. 2010. Behavioural and physiological consequences of male reproductive trade-offs in edible dormouse (*Glis glis*). *Naturwissenschaften* 97: 883–890.
- Finn C. A. 1963. Reproductive capacity and litter size in mice: effect of age and environment. *J. Reprod. Fertil.* 6: 205-214.
- Fleming M. R. 1980. Thermoregulation and Torpor in the Sugar Glider, *Petaurus Breviceps* (Marsupialia:Petauridae). Article in *Australian Journal of Zoology* 28(4): 521-534.
- Gaisler J., Holas V. and Homolka M. 1997: Ecology and reproduction of Gliridae (Mammalia) in Northern Moravia. *Folia Zool.* 26: 213–228.
- Gazáková A. 2009. Reprodukční biologie plcha velkého v Nízkém Jeseníku. [Diplomová práce].
- Gattermann, R., R. E. Johnston, N. Yigit, P. Fritzsche, S. Larimer, S. Ozkurt, K. Neumann, Z. Song, E. Colak, J. Johnston, and McPhee M. E. 2008. Golden hamsters are nocturnal in captivity but diurnal in nature. *Biology Letters* 4:253–255.
- Gerkema M. P., Davies W. I. L., Foster R. G., Menaker M. and Hut R. A. 2013. The nocturnal bottleneck and the evolutionof activity patterns in mammals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280: 20130508.
- Gil-Delgado J. A., Cabaret P., Declercq S., Gómez J. and Sánchez I. 2006. Winter reproduction of *Eliomys quercinus* (Rodentia) in the orange groves of Sagunto (Valencia, Spain). *Mammalia* 70: 76-79.
- Gil-Delgado J. A., Cabaret P., Mira. Ó, Viñals A. Gómez J, Banyuls N. and Vives-Ferrañiz C. 2010. Diet of the garden dormouse (*Eliomys quercinus* Linnaeus 1766)

in orange groves: seasonal variation and use of available resources. *Mammalia* 74: 147-151.

Greenwood P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.

Joy J. E., Melnyk R. B. and Mrosovsky N. 1980. Reproductive cycles in the male dormouse (*Glis glis*). *Comp Biochem Physiol A Physiol* 67: 219-221.

Jones K. E., Bielby J., Cardillo M., Fritz S. A., O'Dell J., Orme C. D. L., Safi K., Sechrest W., Boaks E. H., Carbone C., Connolly C., Cutts M. J., Foster J. K., Grenyer R., Habib M., Plaster C. A., Price S. A., Rigby E. A., Rist J., Teacher A., Bininda-Emonds O. R. P., Gittleman J. L., Mace G. M. and Purvis A. 2009. PanTHERIA: A species-level database of life-history, ecology and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90: 2648.

Jurczyszyn M. 2006. The use of space by translocated edible dormice *Glis glis* (L.), at the site of their release: radio-tracking method applied in a reintroduction experiment. *Polish Journal of Ecology* 54: 345-350.

Jurczyszyn M. 2007. Hibernation cavities used by the edible dormouse, *Glis glis* (Gliridae, Rodentia). *Folia Zoologica* 56: 162-168.

Jurczyszyn M. and Zgrabczyńska E. 2007. Influence of population density and reproduction on space use and spatial relations in the edible dormouse. *Acta Theriologica* 52: 181-188.

Juškaitis R. 2007. Feeding by the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*): A review. *Acta Zoologica Lituanica* 17(2):151-159

Juškaitis R. 2008. The Common Dormouse *Muscardinus avellanarius*: Ecology, Population Structure and Dynamics. Institute of Ecology of Vilnius University Publishers, Vilnius, 163 pp. 978-9986-443-40-7.

Juškaitis R. and Baltrūnaitė L. 2013. Feeding on the edge: the diet of the hazel dormouse *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus 1758) on the northern periphery of its distributional range. *Mammalia* 77(2):149-155

Juškaitis R. and Baltrūnaitė L. 2013. Seasonal variability in the diet of the forest dormouse, *Dryomys nitedula*, on the north-western edge of its distributional range. *Folia Zoologica* 62(4):311-318.

Juškaitis R., Balčiauskas L., Baltrūnaitė L. and Augutė V. 2015. Dormouse (Gliridae) populations on the northern periphery of their distributional ranges: a review. *Folia zoologica* 64: 302-309.

Juškaitis R., Baltrūnaitė L. and Augutė V. 2015. Diet of the fat dormouse (*Glis glis*) on the northern periphery of its distributional range. *Mammal Res* 60:155–161.

Halle S. and Stensen N. C. 2000. Activity Patterns in Small Mammals. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Hayes J. P., Speakman J. R. and Racey P. A. 1992. The contributions of local heating and reducing exposed surface area to the energetic benefits of huddling by short-tailed voles (*Microtus agrestis*). *Physiol Zool* 65:742–762

Hemami M.-R., Naderi G., Karami M. and Mohammadi S. 2011. Nocturnal activity of Iranian jerboa, *Allactaga firouzi* (Mammalia: Rodentia: Dipodidae). *Mammalia* 75: 31-34.

Holišová V. 1968. Notes on the food of dormice (Gliridae). *Zoologické listy* 17: 109-114.

Hoelzl F., Bieber C., Cornils J. S., Gerritsmann H., Stalder G. L., Walzer CH. and Ruf T. 2015. How to spend the summer? Free-living dormice (*Glis glis*) can hibernate for 11 months in non reproductive years. *J Comp Physiol B* 185: 931–939

Kager T. and Fietz J. 2009. Food availability in spring influences reproductive output in the seed-preying edible dormouse (*Glis glis*). *Can. J. Zool.* 87: 555-565.

Koenig L. 1960. Das Aktionssystem des Siebenschläfers (*Glis glis* L.). *Zeitschrift Tierphysiologie* 17: 427-505.

- Kotler B. P., Brown J., Mukherjee S., Berger-Tal O. and Bouskila A. 2010. Moonlight avoidance in gerbils reveals a sophisticated interplay among time allocation, vigilance and state-dependent foraging. *Proc Biol Sci.* 277(168): 1469-1474.
- Kryštufek B. 2001 Compartmentalization of body of a fat dormouse *Glis glis*. *Trakya University Journal of Scientific Research* 2: 95-106.
- Kryštufek B., Hudoklin A. and Pavlin D. 2003. Population biology of the edible dormouse *Glis glis* in a mixed montane forest in central Slovenia over three years. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 49: 85-97.
- Kryštufek B. and Zavodnik M. 2003. Autumn Population density of the edible dormouse (*Glis glis*) in the mixed montane forest of central Slovenia over 33 years. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 49: 98-108.
- Kryštufek B. 2004. Nipple in the edible dormouse *Glis glis*. *Folia Zoologica* 53(1): 107-111.
- Kryštufek B. and B. Flajšman. 2007. Polh in človek. *Ekološki forum LDS, Ljubljana*. pp. 248.
- Kryštufek B. 2010. *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). *Mammalian Species* 42(865): 195-206.
- Lebl K., Kürbisch K., Bieber C. and Ruf T. 2010. Energy or information? The role of seed availability for reproductive decisions in edible dormice. *J. Comp. Physiol.B* 180, 447–456.
- Lebl K., Bieber C., Adamík P., Feitz J., Morris P., Pilastro A. and Ruf T. 2011. Survival rates in small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. *Ecography* 34: 683-692.
- Marin G. and Pilastro A. 1994. Communally breeding dormice, *Glis glis*, are close kin. *Animal Behaviour* 47: 1485-1487.
- Morris P. A. 1997. A review of the fat dormouse (*Glis glis*) in Britain. *Natura Croatica* 6: 163-176.
- Morris P. 2011. Dormice. Whittet Books Ltd, Standsted, Essex. pp. 144.

Naim D. M., Telfer S., Sanderson S., Kemp S. J. and Watts P. C. 2011. Prevalence of multiple mating by female common dormice, *Muscardinus avellanarius*. Conserv. Genet. 12, 971–979.

Nowakowski W. K., Remisiewicz M. and Kosowska J. 2006. Food preferences of *Glis glis* (L.), *Dryomys nitedula* (Pallas) and *Graphiurus murinus* (Smuts) kept in captivity. Polish Journal of Ecology 54: 369-378.

Nowakowski W. K. and Godlewska M. 2006. The importance of animal food for *Dryomys nitedula* (Pallas) and *Glis glis* (L.) in Białowieża forest (East Poland): analysis of faeces. Polish Journal of Ecology 54: 359-367.

O'Farell M. J. 1974. Seasonal activity patterns of rodents in a sagebrush community. Journal of Mammalogy 55: 811-823.

Orrock, J. L., Danielson B. J. and Brinkerhoff R. J. 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. Behavioral Ecology 15:433–437.

Orrock, J. L. and Danielson B. J. 2009. Temperature and cloud cover, but not predator urine, affect winter foraging of mice. Ethology 115:641–648.

Paise C. and Viera E. M. 2006. Daily activity of a neotropical rodent (*Oxymycterus nasutus*): seasonal changes and influence of environmental factors Journal of Mammalogy 87: 733-739.

Pettitt B. A., Waterman J. M. and Wheaton C. J. 2008. Assessing the effects of resource availability and parity on reproduction in female Cape ground squirrels: resources do not matter. Journal of Zoology 276:291–298.

Pilastro A. 1992. Communal nestling between breeding females in a free-living population of fat dormouse (*Glis glis* L.). Bolletino di Zoologia 59: 63-68.

Pilastro A., Gomiero T. and Marin G. 1994. Factors affecting body mass of young fat dormouse (*Glis glis*) at weaning and by hibernation. Journal of Zoology, London 234: 13-23.

- Pilastro A., Missiaglia E. and Marin G. 1996. Age-related reproductive success in solitary and communally nesting female dormice (*Glis glis*). Journal of Zoology, London 239: 601-608.
- Pilastro A., Tavecchia G. and Marin G. 2003. Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. Ecology 84: 1784-1792.
- Price M. V., Waser N. M. and Bass T. A. 1984. Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodents. Journal of Mammalogy 65(2): 353-356.
- Prugh L. R. and Golden C. D. 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. Journal of Animal Ecology. 83(2): 504-514.
- Reaichard J. D., Gonzales L. E., Casey C. M., Allen L. C., Hristov N. I. and Kunz T. H. 2009. Evening emergence behaviour and seasonal dynamics in large colonies of Brazilian free-tailed bats. Journal of Mammalogy 90: 1478-1486.
- Rodolfi, G. 1994. Dormice *Glis glis* activity and hazelnut consumption. Acta Theriologica 39:215–220.
- Ruf T., Fietz J., Schlund W. and Bieber C. 2006. High survival in poor years: Life history tactics adapted to mast seeding in the edible dormouse. Ecology 87: 372-381.
- Sailer M. M. and Fietz J. 2008. Seasonal differences in the feeding ecology and behavior of male edible dormouse (*Glis glis*). Mammalian Biology 74: 114-124.
- Sikes, R. S. 1995. Costs of lactation and optimal litter size in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*). Journal of Mammalogy 76:348–357.
- Scinski M. and Borowski Z. 2006. Home ranges, nest sites and population dynamics of the forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas) in an oak-horbeam forest: a live-trapping and radio-tracking study. Polish Journal of Ecology 54: 391-396.
- Scinski M. and Borowski Z. 2008. Spatial organisation of the fat dormouse (*Glis glis*) in an oak-hornbeam forest during the masting and post-mating season. Mammalian Biology 73: 119-127.

- Schlund W. 1997. Length of tibia as a measure of body size and for determining the age of edible dormice (*Myoxus glis* L.). Zeitschrift für Säugetierkunde 62: 187-190.
- Schlund W. and Scharfe F. 1997: Unterschiede zweier Siebenschläfer-Populationen (*Myoxus glis* L.) im Schönbuch in Abhängigkeit des Lebensraumes. Veröff. Nat.schutz Landsch.pfl. Baden-Württ. 71: 459–484.
- Schlund W., Scharfe F. and Ganzhorn J. U. 2002. Long-term comparison of food availability and reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). Mammalian Biology 67: 219-232.
- Speakman J. R. 2007. The energy cost of reproduction in small rodents. Acta Theriologica Sinica 27(1): 1-13
- Speakman J. R. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. Phil. Trans. R. Soc. B. 363: 375–398.
- Storch G. 1978. *Glis glis* (Linnaeus, 1766) – Siebenschläfer. In: Niethammer J. & Krapp F. (eds), Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1, Rodentia 1. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden: 243–258.
- Theis W., Kalko E. K. V. and Schnitzler H.-U. 2006. Influence of environment and resource availability on activity patterns of *Carollia castanea* (Phyllostomidae) in Panama. Journal of Mammalogy 87: 331-338.
- Tkadlec E. and Krejčová P. 2001. Age-specific effect of parity on litter size in the common vole (*Microtus arvalis*). Journal of Mammalogy 2: 545-550.
- Turbil Ch., Beiber C. and Ruf T. 2011. Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals. Proceedings of the royal society B 278(1723):3355-63
- Upham N. S. and Hafner J. C. 2013. Do nocturnal rodents in the Great Basin Desert avoid moonlight? Journal of Mammalogy 94: 59-72.

Vekhnik V. A. 2017. The Edible Dormouse (*Glis glis*, Gliridae, Rodentia) in the Periphery of Its Distribution Range: Body Size and Life History Parameters. *Biology Bulletin* 44(9):1123-1133.

Vekhnik V. A. 2019. Effect of food availability on the reproduction in edible dormice (*Glis glis* L., 1766) on the eastern periphery of the range. *Mammal research*. pp 1-12.

Vickery W. L. and Bider J. R. 1981. The influence of weather on rodent activity. *Journal of Mammalogy* 62: 140-145.

Vietinghoff-Riesch A. 1960. Der Siebenschläfer (*Glis glis* L.). Gustav Fischer Verlag, Jena: 1-196.

Weber K., Hoelzl F., Cornils J. S., Smith S., Bieber C., Balint B. and Ruf T. 2018. Multiple paternity in a population of free-living edible dormice (*Glis glis*). *Mammalian Biology* 93 (2018): 45–50.

White J. A. and Geluso K. 2007. Seasonal differences in onset of surface activity of ord's kangaroo rat (*Dipodomys ordii*). *Journal of Mammalogy* 88: 234-240.

Williams C. T., Barnes B. M., Kenagy G. J. and Buck C. L. 2013. Phenology of hibernation and reproduction in squirrels: integration of environmental cues with endogenous programming. *J Zool.* 292(2): 1-13.

Williams T. C., J. E. Lane, M. M. Humphries, A. G. McAdam and Boutin S. 2014. Reproductive phenology of a food-hoarding mast-seed consumer: resource- and density dependent benefits of early breeding in red squirrels. *Oecologia* 174: 777–788.

Willis C. K. and Brigham R. M. 2007. Social thermoregulation exerts more influence than microclimate on forest roost preferences by a cavity-dwelling bat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 97–108.

Wilz M. and Heldmaier G. 2000. Comparison of hibernation, estivation and daily torpor in the edible dormouse, *Glis glis*. *Journal of Comparative Physiology B* 170: 511-521.

- Wright P. C. 1981. The night monkeys, genus *Aotus*. In Coimbra-Filho, A. F. and Mittermeier, R. A. (eds.), Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 1, Acad. Bras. Cien., Rio de Janeiro, pp. 211–240.
- Wróbel A. and Bogdziewicz M. 2015. It is raining mice and voles: which weather conditions influence the activity of *Apodemus flavicollis* and *Myodes glareolus*? European Journal of Wildlife Research 61:475–478.
- Zuk M. 1992. The Role of Parasites in Sexual Selection: Current Evidence and Future Directions. Advances in the Study of Behavior 21: 39–68.

Curriculum vitae – Anežka Holcová Gazáková

Datum a místo narození: 22. září. 1984, Rýmařov, Česká republika,

Vzdělání:

2009-2019 probíhající Ph.D. studium, obor Zoologie, Přírodovědecká fakulta UP v Olomouci, téma: Vybrané aspekty životní historie plcha velkého (*Glis glis*).

2009-2014 způsobilost k výuce předmětu biologie na středních školách,

2007-2009 magisterské studium, obor Zoologie, Přírodovědecká fakulta UP v Olomouci, téma: Reprodukční biologie plcha velkého (*Glis glis*) v Nízkém Jeseníku.

2004-2007 bakalářské studium obor Systematická biologie a ekologie, Přírodovědecká fakulta UP v Olomouci, téma: Mutační screening TSC2 genu.

2000-2004 Gymnázium Bruntál

Pracovní zkušenosti:

2016-dosud - mateřská a rodičovská dovolená

2015-2016 - odborná asistentka Katedra biologie, PdF UP, výuka předmětů Zoologie strunatců (přednáška, cvičení), Seminář k bakalářské práci, Zoologické cvičení v terénu, Cvičení v terénu komplexní,

2015-2016 - výuka Zoologie strunatců (přednáška, cvičení) Katedra ekologie, PřF UP

2012-2016 - vědecký pracovník, Katedra zoologie a Ornitológická laboratoř, PřF UP, výuka Systém a fylogeneze strunatců, Zoogeografie, sdílená výuka Mammaliologie,

2007-2016 - terénní práce: odchyt, manipulace a značení (čipování a tetování) výzkumných druhů, metoda CMR, odběrem a izolací DNA

2005-2007 - práce v genetické laboratoři Fakultní nemocnice Olomouc, Oddělení genetiky: práce s PCR, DGGE, sekvenčními metodami

Publikační činnost:

Holcová Gazárková, A., Kryštufek, B. and Adamík, P. 2016. Anomalous coat in the fat dormouse (*Glis glis*): a review with new records. *Mammalia* 81(6) 595-600.

Holcová Gazárková, A. and Adamík, P. 2016. Timing of breeding and second litters in edible dormouse (*Glis glis*). *Folia Zoologica* 65(2), 164-167.

Gazárková, A. and Adamík, P. Photoperiod, moonlight and weather effects on seasonal timing of nocturnal activity in an arboreal rodent, the edible dormouse. Submitted manuscript.

Kukalová, M., Gazárková, A. and Adamík, P. 2013. Should I stay or should I go? The influence of handling by researchers on den use in an arboreal nocturnal rodent. *Ethology* 119(10), 848-859.

Konference:

Adamík P., Gazárková A. & Škráček Z. 2008: Denning ecology of the edible dormouse (*Glis glis*). The 7th International Dormouse Conference, Shipham, Somerset, U.K., 25.9.-1.10.2008.

Gazárková, A. & Adamík, P. 2011: Timing of nocturnal activity in the edible dormouse: seasonal patterns and influential factors. The 8th International Dormouse Conference, Ostritz, Německo. 22.-27.9.2011.

Kukalová, M., Gazárková, A. & Adamík, P. 2011: The influence of handling on the denning activity in the edible dormouse. The 8th International Dormouse Conference, Ostritz, Německo. 22.-27.9.2011. (poster)

Odborné zahraniční stáže:

2010 - Summer School in Ecology and Biodiversity in Bielowieza, Polsko

2011 - práce v genetické laboratoři na fakultě Institute of biodiversity studies, Univesity of Primorska in Koper, Slovinsko (profesor Boris Kryštufek)

2013 - terénní práce na universitě Kuala Belalong Field Studies Center, Brunei

Příspěvek I.

Holcová Gazárková, A., Kryštufek, B. and Adamík, P. 2016. Anomalous coat in the fat dormouse (*Glis glis*): a review with new records. *Mammalia* 81(6) 595–600.

Anežka Holcová-Gazářková*, Boris Kryštufek and Peter Adamík

Anomalous coat colour in the fat dormouse (*Glis glis*): a review with new records

DOI 10.1515/mammalia-2016-0122

Received August 30, 2016; accepted October 25, 2016

Abstract: We reviewed the available records on aberrantly coloured fat dormice *Glis glis* and are reporting on two recent cases of flavistic males. We identified five colour variants among nearly 11,000 dormice from throughout their range in Europe and Asia (of these 6174 from Slovenia and Croatia, and 3493 from the Czech Republic). Flavistic dormice come from Slovenia and Czechia (two cases each) while all the remaining colour variants were recorded in Slovenia between 1860 and 2012: melanistic (20 inds.), albino (7 inds.), isabellinus (4 inds.), and individuals with white tail stripes (five cases). The two flavistic individuals from Czechia were captured during a demographic study. Interestingly, the aberrant pelage was gained by both males later in life as in the years of first encounter they had the typical greyish coat colouration.

Keywords: albinism; edible dormouse; flavism; melanism; small mammal.

Introduction

Pelage colour provides a series of functions for mammals and is likely to be under strong selection pressure. Colouration is caused by the presence or absence of melanin pigment in hairs, the skin and an iris of the eye (Searle 1968). Melanin is synthesised in melanocytes and its synthesis is controlled by several genes. Their mutation causes decreased function of the tyrosinase enzyme, which catalyses the first step necessary in melanin synthesis, oxidation of tyrosine to dopaquinone. This mutation

of the tyrosinase gene is associated with albinism (Barsh 2001). There are three different types of albinotic phenotype – complete albinism with red eyes and pink skin, leucism with unchanged colour of eyes and white skin, and partial albinism. The red or yellow hair colouration, known as flavism, is associated with the production of pheomelanin. The appearance of a dark phenotype with an increased quantity of eumelanin in melanocytes is determined as melanistic (Kingsley et al. 2009; Barsh 2001). Melanocytes could switch between the synthesis of the two types of pigments.

The reason for the low prevalence of albinotic, flavistic or melanistic phenotypes in natural populations is caused by an autosomal recessive pattern of inheritance. The probability of the expression of recessive alleles is higher in small, isolated, inbred populations with low genetic variability and in populations restricted in size after a bottleneck or founder effect (Stangl et al. 1995; Bensch et al. 2000). Some authors claim, for example, that in water voles *Arvicola Laceyde 1799* or in common hamsters *Cricetus cricetus Linnaeus 1758* the frequency of pelage anomalies is linked to stressful conditions or population abundance (Potapov et al. 1998; Kayser and Stubbe 2000). Animals with aberrant pelage are likely to be under strong pressure from predators (Jehl 1985; Brewer et al. 1993). For example, albinotic fat dormice *Glis glis Linnaeus 1766* do not survive their first year, which contrasts with survival in naturally coloured individuals (Kryštufek and Flajšman 2007; Lebl et al. 2011). Typical fat dormouse pelage is grey to greyish-brown on upperparts including the head and the tail, while the underparts and the inner surface of legs are whitish (Kryštufek 2010). The iris of the eye is black. Here we review cases of colour aberrations in fat dormice and report on two recent cases of flavism from the east Czech Republic.

*Corresponding author: Anežka Holcová-Gazářková, Department of Zoology, Faculty of Science, Palacký University, tř. 17. listopadu 50, Olomouc, CZ-771 46, Czech Republic; and Department of Biology, Faculty of Education, Palacký University, Purkrabská 2, Olomouc, CZ-771 40, Czech Republic, e-mail: pepina.gazarkova@seznam.cz
Boris Kryštufek: Slovenian Museum of Natural History, Prešernova 20, SI-1000 Ljubljana, Slovenia
Peter Adamík: Department of Zoology, Faculty of Science, Palacký University, tř. 17. listopadu 50, Olomouc, CZ-771 46, Czech Republic; and Museum of Natural History, nám. Republiky 5, Olomouc, CZ-771 73, Czech Republic

Materials and methods

The review of cases of coat colour anomalies was based on checking museum skins (see Acknowledgements for museum collections) and catalogues of the Slovenian Museum of Natural History (hereafter PMS), examinations of dormice captured by traditional hunters in hunting areas south of Ljubljana in Slovenia and adjacent

Croatia, their records and private collections of taxidermic mounts, and dormice individually marked during population monitoring in montane forests of European beech (*Fagus sylvatica*) and fir (*Abies alba*) in the area around Kočevje, Slovenia (1998–2015; n = 1256) and in a deciduous forest on the Island of Cres, Croatia (2011–2013; n = 298). Whenever possible, individuals were classified into one of two age categories: juvenile (before the first hibernation) and adult (after the first hibernation). We supplement these records with two recent cases recorded in the Czech Republic. Since 2005 we have been intensively studying fat dormice occupying nest boxes near Dlouhá Loučka, Nízký Jeseník (49°49'N, 17°12'E) in NE Czechia. The study site represents a managed mixed deciduous forest with the dominant tree species being sessile oak (*Quercus petraea*) and European beech. All newly captured dormice were individually marked with subcutaneously injected passive integrated transponders (Trovan, ID 162 Isonorm). For details on field procedures see Lebl et al. (2011), Kukalová et al. (2013), and Holcová Gazářková and Adamík (2016).

Results

In total we checked nearly 11,000 edible dormice: 127 samples from Western Europe (England, France, Spain, Switzerland), 3798 from Central Europe (Austria, Czech Republic, Germany, Hungary, Moldova, Poland, Romania, Slovakia), 53 from Eastern Europe (Ukraine, Russia), 7147 samples from southeastern Europe (Bosnia and Herzegovina, Bulgaria, Croatia, Greece, Kosovo, Macedonia, Montenegro, Serbia, Slovenia, European part of Turkey), and 68 from southwestern Asia, including the Caucasus (Armenia, Azerbaijan, Daghestan, Georgia, Iran, Turkey in Asia, Kabardino-Balkaria in Russia). Aberrant pelage in dormice was found in samples from Slovenia and the Czech Republic. There are 20 records of melanistic individuals, seven records of albinos, four records of isabellinus dormice (Figure 1), four flavistic records and five cases of individuals with ordinary pelage but white tail stripes. Melanistic dormice were captured between 1860 and 2012 in south-central Slovenia. Four individuals originate from the 19th century, and the remaining were obtained during



Figure 1: (A) Museum skin of a melanistic fat dormouse in dorsal and ventral view. Juvenile female (body mass = 133 g), captured on 2 October 2011 in Mt. Hrušica, Slovenia (45°52' N, 14°11' E). Slovenian Museum of Natural History PMS 19183. Photo courtesy of Ciril Mlinar. (B) Taxidermic mount of an albino dormouse. Juvenile male (body mass = 52 g), captured 24 September 1999 in Polom, Slovenia (45°44' N, 14°51' E). The patch on the hip is due to dirt. Private collection. Photo courtesy of Alenka Kryštufek. (C) Taxidermic mount of an isabelline dormouse. Juvenile male (body mass = 109.5 g) capture in autumn 1999 in south-central Slovenia. Exposed to light, photographed in 2016. Private collection. Photo courtesy of Alenka Kryštufek.

and after the 1990s. We saw 14 skins, seven of which are deposited in PMS (collection # 18441, 18775, 19183, 21954, 21955, 22001, 24369). The dorsal side is typically the darkest, and the belly is greyish black. Ears are light grey, the snout, lips, manus and fingers of the hind foot are whitish. Typically, there was a white chin stripe of variable size (Figure 1A). The body mass of eight melanistic dormice was 70–189 g, hence the material includes both the juveniles in their first year and the individuals which overwintered at least once. All melanistic individuals are from beech and fir forests from an area of <2000 km²; the exact origins of the two individuals collected before 1860 (documented in PMS) and another pelt from a fur market is not known with certainty.

Albinistic dormice were obtained between 1861 and 2011 from the same area as the melanistic animals. Six albino were seen, four of them before they were skinned, and they all had pink eyes. All animals were entirely white (Figure 1B). The body mass of two individuals was 52 and 118 g, respectively, suggesting that they were both less than a year old. The remaining albinos were also classified with certainty as juveniles.

Four individuals were light grey washed buffy and are classified as *isabellinus* (Figure 1C). They were all captured in the last decades of the 20th century in the same area as the melanistic animals. Three of them were juveniles while the age of the remaining animal could not be ascertained. Five male skulls in PMS (collection nos. 11866, 11872, 12125, 12126, 12299) bear a label note that tails had oblique white stripes on the tail. At least some of them were adults (body mass 120.5–184.2 g). These animals were from the same area as the melanistic ones.

Four dormice are classified as flavistic, although they were not of exactly the same colour. Two flavistic dormice from Mt. Krim, central Slovenia (45°55' N, 14°28' E) were examined in August 2000 after being exposed to light for decades. They were yellowish but lacked the grey tone of the *isabellinus* type. Both specimens were in a private collection and could no longer be traced as of 2016. In any case, they were lighter in colour than the two Czech animals. Two additional cases of flavism were recorded in Czechia during long-term population monitoring of the fat dormouse. Between 2005 and 2015 we marked 3493 individual dormice (juvenile numbers not included). Only two of the captured dormice had aberrant colouration. Both individuals showed signs of flavism when the entire coat was golden (Figure 2). Skin and eye colouration were the same as in typical fat dormice. The first male was captured as a juvenile in 2011. In 2012 it was recaptured with ordinary grey pelage. In 2013 it was again recaptured but this time with aberrant pelage (Table 1). The second male was

first captured in 2014 with ordinary grey pelage after its first hibernation. It was in the next year when this individual was found in aberrant gold pelage. Interestingly both individuals were caught in the same nest box.

In conclusion, all colour variants were recorded among 6310 dormice from Slovenia and 3493 dormice from Czechia. No variants were observed among the 1313 dormice from the rest of Europe and 68 skins from southwestern Asia. This material also included insular dormice, specifically 401 individuals from the small Adriatic islands of Croatia, 16 from Sicily and Sardinia, and 41 from England. We also asked colleagues who ran field studies on dormice in Austria, Germany and Lithuania for records of aberrantly coloured individuals (C. Bieber, J. Fietz, and R. Juškaitis, pers comm) but none of them recorded any such cases.

Discussion

Aberrantly coloured individuals were observed in a wide range of mammalian taxa such as rodents, insectivores, bats and carnivores (e.g. Little 1958, Pucek 1964, Borowski 1973, Michałak 1986, Baláž et al. 2007, Acevedo et al. 2009, Lopucki and Mróz 2010). Across the different species of mammals such as bats, insectivores, rodents or seals, the most commonly observed colouration anomalies were partial albinism or leucism (Pucek 1964, Michałak 1986, Acevedo et al. 2009, Lopucki and Mróz 2010, Abreu et al. 2013, Nedválkov et al. 2014). For example, leucism in common hamsters *Cricetus cricetus* (Kayser and Stubbe 2000), and in field mice *Apodemus flavicollis* Melchior 1834 and *Apodemus agrarius* Pallas 1771 (Lopucki and Mróz 2010), or partial albinism in mice (Čanády 2015) were observed most often. Abreu et al. (2013) recorded 198 cases of pelage anomalies in their review of Neotropical mammals. Among them albinos or partial albinos (piebaldism) were reported most often. The most common records of melanistic individuals were reported for common hamsters, bank vole *Myodes glareolus* Schreber 1780, common vole *Microtus arvalis* Pallas 1778 (Bobek and Bartke 1967, Mäkelä and Viro 1980, Kocian and Žiák 1992, Baláž et al. 2007, Lopucki and Mróz 2010, Krystufek et al. 2016), and rarely for the bicoloured white-toothed shrew *Crocidura leucodon* Hermann 1780 (Baláž et al. 2007). Interestingly, in the common hamster some populations were reported to have an unusually high proportion of melanistic individuals – up to 50% in Thuringia (Zimmermann 1969) and around 80% in Ukraine and Bashkortostan, Russia (Berdyugin and Bolshakov 1998). Albinism seems to be



Figure 2: Two aberrantly coloured fat dormice males found in Nízký Jeseník, Czech Republic. The upper two figures are of a male recorded in 2013 (photo courtesy of Igor Magál), the lower two figures are for a male recorded in 2015 (photo courtesy of Vladislav Holec).

Table 1: Capture histories of the two fat dormice with aberrant colour.

Individual ID	Date	Reproductive activity	Tibia (mm)	Weight (g)	Age	Colour
2219110	11.10.2011	Non-active	38	121	1	Typical
2219110	28.8.2012	Active	39	125	2	Typical
2219110	20.8.2013	Active	39	122	3	Golden
4099911	23.7.2014	Active	36	72	2	Typical
4099911	13.7.2015	Active	36	72	3	Golden

Age classes: 1 – juvenile, 2 – after first hibernation, 3 – after second hibernation.

less often reported than melanism. Frequent reports on albinism occur in moles *Talpa europea* Linnaeus 1758 (Lopucki and Mróz 2010, Nedylkov et al. 2014). Judging from the scarcity of reports on flavistic individuals it seems that this anomaly is probably least frequent in nature. The few observations, for example, report on one case each of a lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* (Pilyavskii and Abelenstsev 1979, Juškaitis and Büchner

Bechstein 1800 (Zamolo et al. 2013) stripped field mouse *A. agrarius* (Čanády 2016), and steppe mouse *Mus spicilegus* Petényi 1882 (Čanády et al. 2008). In the common *Muscardinus avellanarius* Limnaeus 1758 and forest dormouse *Dryomys nitedula* Pallas 1778 only melanistic individuals were observed, but with unknown frequencies

(Pilyavskii and Abelenstsev 1979, Juškaitis and Büchner

2013, Augustin 2016). In addition, in common dormouse individuals with white-tipped tails occur in low frequency but across multiple sites in Europe (Juškaitis 2014). At one Lithuanian site up to 19% of common dormice had white tail tips (Juškaitis 2001). Lang et al. (2016) recorded one partial albino common dormouse in Hesse, Germany.

Our review of cases shows that it is most likely that melanistic fat dormice occur with the highest frequency. No colour variants were observed among 458 insular dormice. Our results therefore do not support the generalisation on the higher probability of the expression of the recessive alleles responsible for colour variants in a population which has lost genetic variability due to the founder effect (cf. Stangl et al. 1995, Bensch et al. 2000).

However, we have a lack of samples for other colour variants in this species. It is perhaps not surprising that nearly all the cases of colour variants originate from the area of traditional dormice hunting in south-central Slovenia, where tens of thousands animals are trapped during years when dormice reproduce (Kryštufek and Flajšman 2007). Similarly, our knowledge of colour polymorphism in the common hamster also benefited from pelt markets which were annually supplied by hundreds of thousands of skins (cf. Kryštufek et al. 2016).

Our two cases of flavistic individuals which changed their pelage later during their life add to the diversity of pelage types. To date such a change in pelage was described in fruit bats *Artibeus jamaicensis* Leach 1821 from Yucatan, Mexico (MacSwiney et al. 2012). We do not know whether in our case the dormice fed on a particular diet that could have led to a change in pelage after moult as was the case in fruit bats.

Acknowledgements: We wish to thank Igor Magál, Mária Mozgová, Stanislav Chlebus, Monika Kukalová, Vladislav Holec and Michaela Pupíková for their help with field work in Czechia and to Andrej Hudoklin, Stane Kumej, Marian Zavodnik, Andrej Zavodnik, and other traditional dormice hunters in Slovenia for providing information and specimens. Claudia Bieber, Joanna Fietz, and Rimvydas Juškaitis kindly shared their observations on pelage in their study populations. Access to museum collections was granted by (abc) Petr Benda (National Museum, Prague, Czech Republic), Alexandra N. Davydova (Zoological Institute and Zoological Museum, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia), Linda Gordon (National Museum of Natural History, Washington DC, USA), Barbara Herzig-Straschil (Naturhistorisches Museum Wien, Vienna, Austria), Rainer Hutterer (Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Bonn, Germany), Paula Jenkins (Natural History Museum London, UK), Richard

Kraft (Zoologisches Staatsammlung München, Munich, Germany), Katrin Krohmann (Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum Frankfurt a. M., Germany), Milan Paunović (Natural History Museum of Serbia, Belgrade, Serbia), and †William Stanley (Field Museum of Natural History, Chicago, USA). Karolyn Close improved English and style. This study was partly supported by grant scheme for graduate students (IGA PrF) of Palacký University.

References

- Abreu, M.S.L., R. Machado, F. Barbieri, N.S. Freitas and L.R. Oliveira. 2013. Anomalous colour in Neotropical mammals: a review with new records for *Didelphis* sp. (Didelphidae, Didelphimorphia) and *Antechinus australis* (Otariidae, Carnivora). *Braz. J. Biol.* 73: 185–194.
- Acevedo, J., D. Torres and A. Aguayo-Lobo. 2009. Rare piebald and partially leucistic Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, at Cape Shirreff, Livingston Island, Antarctica. *Polar Biol.* 32: 41–45.
- Augustin, G. 2016. Schwarze Haselmäuse in Schleswig Holstein bei Eutin. *Säugetierkundliche Informationen* 10: 172–174.
- Baláz, I., Z. Bridžová and M. Ambros. 2007. Records of melanistic forms of the Bicoloured White-toothed Shrew (*Crocidura leucodon*) and the Common Vole (*Microtus arvalis*) in Podunajská nížina (Danube Lowland, southern Slovakia). *Lynx*, n. s. (Praha) 38: 99–102.
- Bash, G.S. 2001. Coat color mutations, animals. In: (S. Brenner and J. Miller, eds.) *Encyclopedia of genetics*. Academic Press, London. pp. 397–401.
- Bensch, S., B. Hansson, D. Hasselquist and B. Nielsen. 2000. Partial albinism in a semi-isolated population of great reed warblers. *Heredity* 133: 167–170.
- Berdyugin, K.I. and V.N. Bolishakov. 1998. The common hamster (*Cricetus cricetus* L.) in the eastern part of the area. In: (M. Stubbe and A. Stubbe, eds.) *Ecology and protection of the common hamster. Wissenschaftliche Beiträge Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg*, Halle, Germany. pp. 43–79.
- Bobek, B. and A. Bartke. 1967. A bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) of extreme non-agouti phenotype. *Acta Theriologica* 12: 175–177.
- Borowski, S. 1973. Variations in coat and colour in representatives of the genera *Sorex* L. and *Neomys* Kaup. *Acta Theriologica* 18: 247–279.
- Brewer, S.R., M.F. Lucas, J.A. Mugnano, J.D. Peles and G.W. Barrett. 1993. Inheritance of partial albinism in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*). *Am. Midl. Nat.* 130: 393–396.
- Čanády, A. 2015. Records of partial albinism in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*). *Zool. Ecol.* 25: 199–202.
- Čanády, A. 2016. First record of a flavistic black-striped field mouse (*Apodemus agrarius*) in Slovakia. *Turk. J. Zool.* 40: 1–4.
- Čanády, A., L. Mošanský and M. Stanko. 2008. First record of the anomalously coloured of *Mus spicilegus* (Mammalia: Rodentia) from Slovakia. *Natura Carpatica* 49: 229–232. (In Slovak)

- Jehl, J. 1985. Leucism in eared grebes in western North America. *Condor* 87: 439–441.
- Holcová Gazáková, A. and P. Adamík. 2016. Timing of breeding and second litters in fat dormouse (*Glis glis*). *Folia Zoologica* 65: 165–168.
- Juškaitis, R. 2001. Frequency and demographic parameters of white-tipped common dormice *Muscardinus avellanarius*. *Acta Theriologica* 46: 385–392.
- Juškaitis, R. 2014. The common dormouse *Muscardinus avellanarius*: ecology, population structure and dynamics, 2nd edition. Nature Research Centre Publishers, Vilnius. pp. 196.
- Juškaitis, R. and S. Büchner. 2013. The Hazel Dormouse. Die Neue Brehm-Bücherei. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben. pp. 173.
- Kayser, A. and M. Stubbé. 2000. Colour variation in the common hamster *Cricetus cricetus* in the north-eastern foot-hills of the Harz Mountains. *Acta Theriologica* 45: 377–383.
- Kingsley, E.P., M. Manceau, C.D. Wiley and H.E. Hoekstra. 2009. Melanism in *Peromyscus* is caused by independent mutations in agouti. *PLoS One* 4: e6435.
- Kocián, L. and D. Žiak. 1992. Occurrence of a melanistic Common vole, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) in Slovakia. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 57: 181–182.
- Kryštufek, B. 2010. *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). *Mamm. Species* 42: 195–206.
- Kryštufek, B. and B. Flajšman. 2007. Polh in človeku. *Ekološki forum LDS, Ljubljana*. pp. 248.
- Kryštufek, B., A. Pozdnyakov, D. Ivainič and F. Janžekovič. 2016. Low phenotypic variation in eastern common hamsters *Cricetus cricetus*. *Folia Zoologica* 65: 148–156.
- Kukalová, M., A. Gazáková and P. Adamík. 2013. Should I stay or should I go? The influence of handling by researchers on den use in an arboreal nocturnal rodent. *Ethology* 119: 848–859.
- Lang, J., J. Leonhardt and A. Möller. 2016. Ein ungewöhnlich gefärbtes Exemplar der Hasenmaus (*Muscardinus avellanarius*) aus Hessen. *Säugetierkundliche Informationen* 10: 175–178.
- Lebl, K., C. Bieber, P. Adamík, J. Fietz, P. Morris, A. Pilastro and T. Ruf. 2011. Survival rates in a small hibernator, the fat dormouse: a comparison across Europe. *Ecography* 34: 683–692.
- Little, C.C. 1958. Coat color genes in rodents and carnivores. *Q. Rev. Biol.* 33: 103–137.
- Lopucki, R. and I. Mróz. 2010. Case of colouration anomalies in small mammals of Poland and reasons for their incidence. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska Lublin – Polonia* 65: 67–76.
- MacSwiney, M.C.G., B. Bolívar-Cimé, F.M. Clarke and P.A. Racey. 2012. Transient yellow colouration of the bat *Artibeus jamaicensis* coincides with pollen consumption. *Mamm. Biol.* 77: 221–223.
- Mäkelä, A. and P. Viro. 1980. Two colour mutants of the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) in Central Finland. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 46: 264–265.
- Michałak, I. 1986. Variation in colour patterns of the belly in *Neomys anomalus*. *Acta Theriologica* 31: 167–171.
- Nedyalkov, N., Y. Koshev, I. Raykov and G. Bardarov. 2014. Color variation of small mammals's (Mammalia: Rodentia and Insectivora) coats from Bulgaria. *N. West. J. Zool.* 10: 314–317.
- Pilyavskii, B.R. and V.I. Abelentsev. 1979. On finding of melanistic forest dormouse *Dryomys nitedula* Pall. (Mammalia, Rodentia). *Vestnik Zoologii* 4: 74–75. (in Russian).
- Potapov, M.A., V.G. Rogov and V.I. Evsikov. 1998. Effects of population stress on the frequency of white-spotted water voles (*Arvicola terrestris* L.). *Dokl. Akad. Nauk.* 358: 713–715. (in Russian)
- Pucek, M. 1964. Cases of white spotting in shrews. *Acta Theriologica* 9: 367–368.
- Searle, A.G. 1968. Comparative Genetics of Coat Colour in Mammals. Logos Press/Academic Press, London. pp. 308.
- Stangl, F.B., T.S. Dellizio and W.E. Hinds. 1995. Spatial and temporal distribution of the polymorphism for tail-tip albinism in the Hairy Pocket Mouse, *Chaetodipus hispidus* (Rodentia: Heteromyidae). *Am. Mid. Nat.* 134: 185–192.
- Zamolo, A., S. Zidar, T. Mihelič and J. Kotnik. 2013. First record of a flavistic lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800) in Slovenia. *Natura Sloveniae* 15: 47–49.
- Zimmermann, W. 1969. Die gegenwärtige Verbreitung melanistischer Hamster (*Cricetus c. cricetus* L.) in Thüringen und Bemerkungen zu deren Morphologie. *Hercynia* 6: 80–89.

Příspěvek II.

Holcová Gazárková, A. and Adamík, P. 2016. Timing of breeding and second litters in edible dormouse (*Glis glis*). *Folia Zoologica* 65(2), 164-167.

Timing of breeding and second litters in edible dormouse (*Glis glis*)

Anežka HOLCOVÁ GAZÁRKOVÁ^{1,2*} and Peter ADAMÍK¹

¹ Department of Zoology, Faculty of Science, Palacký University, tř. 17. listopadu 50, 771 46 Olomouc, Czech Republic

² Department of Biology, Faculty of Education, Palacký University, Purkrabská 2, 771 40 Olomouc, Czech Republic; e-mail: pepina.gazarkova@seznam.cz

Received 12 April 2016; Accepted 2 June 2016

Abstract. In temperate zone the edible dormouse (*Glis glis*) is an obligate hibernator with a relatively short activity season during the summer. Young are born in seed-masting years, mostly in early August and there is a time constraint as they have to reach independence and sufficient body mass prior to hibernation into which they enter from late September to October. Given the seasonal time constraints, only one litter per year is known to occur in this rodent. Here we report on the timing of breeding in a Czech population of edible dormouse and on two proven cases when females produced two litters per season. Both cases concern very early breeding females which had lost their first litters prior to weaning. The second (replacement) litters were born late in the season and they were successfully weaned. We discuss that probably several factors like female condition, field research design or current phenological trends in extended growing seasons could lead to multiple breeding events in this species.

Key words: breeding season, fat dormouse, multiple breeding, reproductive failure

Introduction

Rodents have on average two litters (mean 2.54 ± 1.76 SD, median = 2, n = 330 taxa) per season (Jones et al. 2009). The edible dormouse is an obligate hibernator and in contrast to other glirids with an unusually short active period and profound reproductive strategy. Its reproduction is tightly linked to the production of seeds of trees like beech and oaks and in non-masting years an entire population usually skips reproduction. Only one litter per season is produced (Kryštufek 2010). The births occur from mid July to mid September, with a peak in the first two weeks of August but rarely, late births were also reported in early September (Vietinghoff-Riesch 1960, Gaisler et al. 1977, Pilastro 1992, Pilastro et al. 1994, Schlund & Scharfe 1997, Burgess et al. 2003, but see Blohm & Hauf 2005). Here we report on the timing of breeding in a Czech population of edible dormouse and on two proven cases when females produced two litters per season. Both cases concern very early breeding females which had lost their first litters prior to weaning.

Material and Methods

We conducted this study in Eastern Sudetes near Dlouhá Loučka (49°49' N, 17°12' E) in the NE Czech

Republic. The study site represents a mosaic of managed mixed forest stands with an average age of 90 years and with the dominant tree species being sessile oak (*Quercus petraea*) and European beech (*Fagus sylvatica*). Since 2005 we have been regularly checking nest boxes throughout the entire vegetation period for a presence of dormice. All newly captured dormice were individually marked with subcutaneously injected PIT-tags (Trovan, ID 162 Isonorm). For details on field procedures see Kukalová et al. (2013) and Lebl et al. (2011). The study population does not live in close vicinity to urban areas which excludes the possibility that the dormice could feed on an artificial food supply. Since 2011 we tried to estimate exact parturition dates in our study population. Those females that looked to be close to their parturition day were more frequently monitored in nest boxes by quick daytime checks. However, due to logistic and time constraints we could not obtain parturition dates for all females. In addition, some females gave birth to young in natural cavities and later moved their young to the nest boxes. In 2011 we recorded exact parturition dates in 40 out of 137 litters. During 2013 we recorded 174 litters and out of them parturition date was exactly known for 91 litters. In 2015 we recorded exact parturition dates in

* Corresponding Author

68 out of 126 litters. As we tried to evenly spread the nest box checks throughout the study site and season we believe that the sub sample of exact parturition dates is not systematically biased from the pool of all reproducing females. In this study we considered only those litters for which we knew exactly their parturition dates. However, for one of the females with two litters per season we did not know her exact birth date of the second litter. In this case we estimated the parturition date based on the body mass of young (see details below). In all other cases the parturition dates were assessed based on intervals of nest box checks, external marks on young according to Koenig (1960), Vietinghoff-Riesch (1960) and our own experience gained over the years.

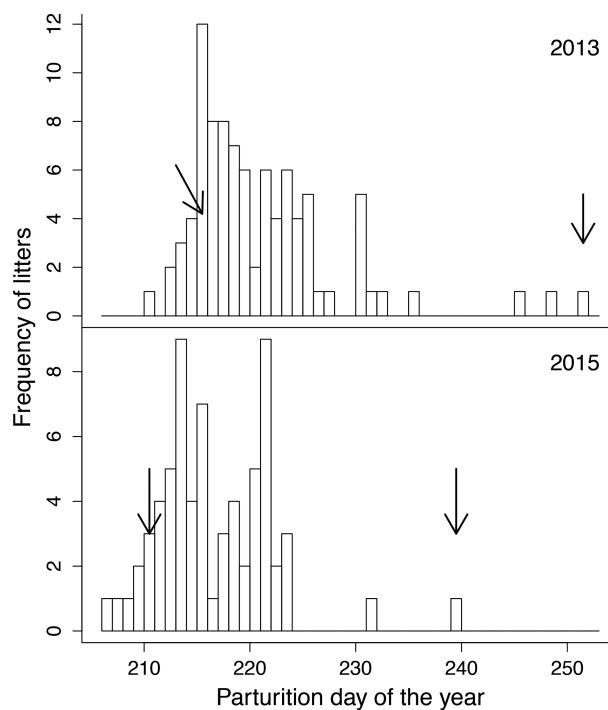


Fig. 1. Seasonal patterns of daily parturition dates in edible dormouse over two reproductive years. The arrows point at parturition dates for the two females which gave two births within one season. August 1 = day 213, sample sizes 2013 = 91, 2015 = 68.

Results

In 2011 the mean parturition date was 213.25 ± 3.4 SD (expressed as day of the year; median 214 = 2 August, range 204-223, n = 40). In 2013 the mean parturition date was 221.6 ± 7.3 (median 220 = 8 August, range 211-252, n = 91). In 2015 the mean birth date was 217.2 ± 5.5 (median 216 = 4 August, range 207-240, n = 68; Fig. 1). The seasons 2012 and 2014 were non-masting years, although locally some trees were weakly masting which resulted in 16 and 9 litters, respectively.

The first case of a second litter within one season refers to a female in 2013. She was caught for the first time as an adult on 12 June, then on 27 June, 10 July with body mass 101 g, 24 July when pregnant and body mass of 112 g. On 6 August she was with nine pups (average mass 5 g) born on 4 August and her body mass 115 g. Next encounter was on 4 September, pregnant with body mass 170 g. The interior of the nest box smelled of decaying pup bodies but the bodies were not found in the nest. On 19 September we found the female (mass 136 g) with nine pups with their average body mass 17.1 g. If we take the average birth mass in our population at 3.8 g and average daily mass gain 1.3 g (according to Bieber & Ruf 2004) the parturition date was probably on 9 September – hence for this female the second parturition date is only an estimate. On 30 September the female was with nine young. On 10 October there were nine young (average mass 32.3 g) with the female obviously in the process of weaning as only some tits showed signs of lactation. Last encounter was on 29 October when only one young (mass 84 g) was found in the nest box. One of the young survived hibernation and was recaptured on 5 September 2014.

Interestingly, in 2013 we recorded two more late litters with parturition dates on 3 and 6 September. Both females were one year old (after their first hibernation) and with low body mass but they successfully weaned young from these late litters.

The second case refers to a female in 2015. She was marked for the first time in 2008 as an adult. In 2015 we found her for the first time on 30 July 2015 right after the birth when she had five pups (mass 2.9 g) and her body weight 108 g. The female was encountered again on 12 August, obviously pregnant with body mass 131 g. Interior of the nest box smelled of decaying pup bodies but the bodies were again not found in the nest. Next check was on 24 August, female pregnant with body mass 156 g. On 1 September the female (mass 137 g) was with seven pups (mass 6.2 g) which were estimated to be born on 28 August. Next check was on 8 September when the female was with the young. On 12 October the female was with weaned young (average body mass 50.5 g) as there were no signs of lactation.

Discussion

We present detailed data on the timing of breeding in a central European edible dormouse population along with evidence for two litters per season in a species that is widely known, due to seasonal constraints, to have only one litter per year. In both documented

cases the females lost their first litters and the second litters can be considered as replacement broods. Koenig (1960) reports, without further details, that when mortality occurs in the litters during the first two weeks of pups' life, the female is capable of two litters per season. However, it is not clear if Koenig was referring to wild dormice or those kept in captivity. Dormice kept in captivity have much longer breeding activity (Koenig 1960, Vietinghoff-Riesch 1960) which makes it difficult to compare with data on wild animals. To the best of our knowledge, only Blohm & Hauf (2005) reported on six cases of double or replacement litters (out of 184 litters) in a wild population of edible dormouse in beech-oak forest in NE Germany. However, the authors do not provide comprehensive details on their field methods and there is also absence of any remarks on adult female body masses and signs of lactation. We also cannot exclude the possibility of presence of artificial sources of food (e.g. in cottages or hunters' shelters) in their study which could alter the timing of breeding.

The edible dormouse strictly relies, both for reproduction and pre-hibernation fattening, on tree seeds (beech nuts and acorns) which are not fully ripen before midsummer (Kager & Fietz 2009, Lebl et al. 2010). Hence, they are tightly adapted with their timing of reproduction to coincide with available seeds. Having the young too early in the summer carries the risk for mothers of not having enough ripe seeds for milk production. Hence we think that the species evolved its timing of breeding to coincide with seasonal seed production and its ripeness. Currently there is strong evidence that due to ongoing climate change the plant growing seasons are extending (Linderholm 2006). Theoretically, this might be beneficial for those mammals who time their activity seasons with the available green vegetation. In central Europe we have also good evidence that both oak and beech are also advancing the dates when their fruits are available. Kolářová et al. (2014) documented that both tree species advanced their seed ripening dates by more than 8 to 9 days during 1976–2010 (phenological shifts: -0.24 day per year in beech and -0.27 day per year in oak). Hence, it is possible that the seasonal shifts in available food might mirror in advanced timing of reproduction. This could lead to a broader time window for dormice to rear their young and in the case of a failed attempt a second replacement litter might be produced. Therefore, we suggest that it might be the combination of shifting plant phenology and early breeding females that might lead to second litters within the same season. In

fact, climate-induced shifts in hibernation phenology have been documented in this species in central Europe. The timing of dormice spring emergence after hibernation has been advancing at our and a German study site (Koppmann-Rumpf et al. 2003, Adamík & Král 2008). Thus birth date could be another trait that plastically mirrors changing external stimuli (Boutin & Lane 2014).

Other factors like female condition or age, territory quality but also an intensity of field work might explain the occurrence of replacement litters in this species. It might be the case that only females in good condition or those close to their last investment (one case refers to an extremely old female) could afford to produce a second brood. Also it is possible that the occurrence of replacement litters is more common but depending on the field research design (e.g. frequency of field checks) it might be overlooked. One issue that remains unclear is whether a monoestrous species is physiologically capable of a switch to polyestrous cycle. According to Airapetyants (1983) edible dormouse is a monoestrous species. Hence, this issue calls for further research.

While the edible dormouse has only one litter per year, other dormice species were reported to be more variable. Especially southern populations of garden *Eliomys quercinus* and forest dormouse *Dryomys nitedula* were found to have two to three (in the latter species) litters per season and the timing of breeding is shifted towards climatologically favourable conditions outside the hot summer (Nevo & Amir 1964, Moreno 1988, Gil-Delgado et al. 2006). In contrast, northern populations have usually one litter per year and very short breeding period (Juškaitis et al. 2015). The common dormouse *Muscardinus avellanarius* has one to two litters per season and in exceptional cases even three litters (Juškaitis 2014). The length of its breeding season, but not the number of litters per year, seems to be latitudinally driven. Interestingly, the occurrence of late litters in Lithuanian common dormice was associated with their low population densities (Juškaitis 2003). For edible dormouse the available studies report a range of parturition dates between mid July until mid September (Pilastro 1992, Pilastro et al. 1994, Schlund & Scharfe 1997, Burgess et al. 2003, Kager & Fietz 2009, Juškaitis & Augutė 2015). The widest range was recorded in Turkey from 14 July until 16 September (Özkan 2006), while the narrowest from 28 July until 13 August at the northern limit of its distributional range in Lithuania (Juškaitis & Augutė 2015). When reviewing the reported breeding dates we found an inconsistency across

studies in reported statistics. Some studies provided only the range of dates and others report detailed measures of the breeding period. Hence, as has been suggested by Juškaitis & Büchner (2013), we encourage that further studies on dormice should pay attention to the occurrence of late-born young and to the length of the breeding season. Detailed reports on

timing of breeding could be useful for assessments of latitudinal or climate-driven clines in breeding traits.

Acknowledgements

We thank I. Magál, M. Mozgová, S. Chlebus, M. Král, M. Kukalová, M. Pupíková and L. Škvářilová for their help with field work and two reviewers for helpful comments. This study was supported by Palacký University grant scheme to graduate students (IGA PrF).

Literature

- Adamík P. & Král M. 2008: Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *J. Zool. Lond.* 275: 209–215.
- Airapetyants A.E. 1983: Dormice. *Izdavatel'stvo Lenindgradskogo Universiteta, Leningrad.* (in Russian)
- Bieber C. & Ruf T. 2004: Seasonal timing of reproduction and hibernation in the edible dormouse (*Glis glis*). In: Barnes M.M. & Carey H.V. (eds.), *Life in the cold: evolution, mechanisms, adaptation and application. Fairbanks, Alaska:* 113–125.
- Blohm T. & Hauf H. 2005: Wiederholter Nachweis von Zweitwürfen des Siebenschläfers (*Glis glis*) in der Uckermark (Nordost-Brandenburg). *Säugetierkd. Inf.* 5: 595–601.
- Boutin S. & Lane J.E. 2014: Climate change and mammals: evolutionary versus plastic responses. *Evol. Appl.* 7: 29–41.
- Burgess M., Morris P. & Bright P. 2003: Population dynamics of the edible dormouse (*Glis glis*) in England. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 49 (Suppl 1): 27–31.
- Gaisler J., Holas V. & Homolka M. 1997: Ecology and reproduction of Gliridae (Mammalia) in Northern Moravia. *Folia Zool.* 26: 213–228.
- Gil-Delgado J.A., Cabaret P., Declercq S. et al. 2006: Winter reproduction of *Eliomys quercinus* (Rodentia) in the orange groves of Sagunto (Valencia, Spain). *Mammalia* 70: 76–79.
- Jones K.E., Bielby J., Cardillo M. et al. 2009: PanTHERIA: a species-level database of life-history, ecology and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90: 2648.
- Juškaitis R. 2003: Late breeding in two common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) populations. *Mamm. Biol.* 68: 244–249.
- Juškaitis R. 2014: The common dormouse *Muscardinus avellanarius*: ecology, population structure and dynamics, 2nd edition. *Nature Research Centre Publishers, Vilnius.*
- Juškaitis R. & Augutė V. 2015: The fat dormouse, *Glis glis*, in Lithuania: living outside the range of the European beech, *Fagus sylvatica*. *Folia Zool.* 64: 310–215.
- Juškaitis R., Balčiauskas L., Baltrunaitė L. & Augutė V. 2015: Dormouse (Gliridae) populations on the northern periphery of their distributional ranges: a review. *Folia Zool.* 64: 302–309.
- Juškaitis R. & Büchner S. 2013: The hazel dormouse. *Die Neue Brehm-Bücherei, Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben.*
- Kager T. & Fietz J. 2009: Food availability in spring influences reproductive output in the seed-preying edible dormouse (*Glis glis*). *Can. J. Zool.* 87: 555–565.
- Koenig L. 1960: Das Aktionssystem des Siebenschläfers (*Glis glis* L.). *Z. Tierpsychol.* 17: 427–505.
- Kolářová E., Nekovář J. & Adamík P. 2014: Long-term temporal changes in central European tree phenology (1946–2010) confirm the recent extension of growing seasons. *Int. J. Biometeorol.* 58: 1739–1748.
- Koppmann-Rumpf B., Heberer C. & Schmidt K.H. 2003: Long-term study of the reaction of the edible dormouse *Glis glis* to climatic changes and its interactions with hole-breeding passerines. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 49 (Suppl. 1): 69–76.
- Kryštufek B. 2010: *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). *Mamm. Species* 42: 195–206.
- Kukalová M., Gazárková A. & Adamík P. 2013: Should I stay or should I go? The influence of handling by researchers on den use in an arboreal nocturnal rodent. *Ethology* 119: 848–859.
- Lebl K., Bieber C., Adamík P. et al. 2011: Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. *Ecography* 34: 683–692.
- Lebl K., Kürbisch K., Bieber C. & Ruf T. 2010: Energy or information? The role of seed availability for reproductive decisions in edible dormice. *J. Comp. Physiol. B* 180: 447–456.
- Linderholm H.W. 2006: Growing season changes in the last century. *Agric. For. Meteorol.* 137: 1–14.
- Moreno S. 1988: Reproduction of garden dormouse *Eliomys quercinus lusitanicus*, in southwest Spain. *Mammalia* 52: 401–408.
- Nevo E. & Amir E. 1964: Geographic variation in reproduction and hibernation patterns of the forest dormouse. *J. Mammal.* 45: 69–87.
- Özkan B. 2006: An observation on the reproductive biology of *Glis glis* (Linnaeus, 1766) (Rodentia; Gliridae) and body weight gaining of pups in the Istranca Mountains of Turkish Thrace. *Int. J. Zool. Res.* 2: 129–135.
- Pilastro A. 1992: Communal nesting between breeding females in a free-living population of fat dormouse (*Glis glis* L.). *Ital. J. Zool.* 59: 63–68.
- Pilastro A., Gomiero T. & Marin G. 1994: Factor affecting body mass of young fat dormice (*Glis glis*) at weaning and by hibernation. *J. Zool. Lond.* 234: 13–23.
- Schlund W. & Scharfe F. 1997: Unterschiede zweier Siebenschläfer-Populationen (*Myoxus glis* L.) im Schönbuch in Abhängigkeit des Lebensraumes. *Veröff. Nat.schutz Landsch.pfl. Baden-Württ.* 71: 459–484.
- Vietinghoff-Riesch A. 1960: Der Siebenschläfer (*Glis glis* L.). *Gustav Fischer Verlag, Jena.*

Příspěvek III.

Gazáková, A. and Adamík, P. Photoperiod, moonlight and weather effects on seasonal timing of nocturnal activity in an arboreal rodent, the edible dormouse.
Submitted manuscript.

Photoperiod, moonlight and weather effects on seasonal timing of nocturnal activity in an arboreal rodent, the edible dormouse

Running head: Nocturnal activity in an arboreal rodent

Anežka Holcová Gazárková and Peter Adamík*

Department of Zoology, Faculty of Science, Palacký University, tř. 17. listopadu 50, Olomouc, CZ-771 46, Czech Republic (AHG, PA)

Museum of Natural History, Olomouc, Czech Republic (PA)

Department of Biology, Faculty of Education, Palacký University, Purkrabská 2, Olomouc, CZ-771 40, Czech Republic (AHG)

*Correspondent: peter.adamik@upol.cz

We used non-invasive automatic monitoring devices to study the seasonal patterns of timing of nocturnal activity in an arboreal cavity-dwelling rodent, the edible dormouse *Glis glis*. During three years we obtained over a thousand records on 101 PIT-tagged individuals of their timing of evening emergence and morning immergence from nest boxes which they regularly use as daytime den sites. We found that activity patterns were best explained by the seasonal progress of photoperiod, followed by weaker positive effects of moon phase, cloud cover, wind speed and sexual activity. Dormice that skipped reproduction had shorter nocturnal activity. Contrary to most studies on rodents, moon phase had positive effect on the length of nocturnal activity and emergence or immergence behaviour. Our findings are in line with the visual acuity and habitat-mediated predation risk hypotheses which predict that species relying primarily on vision during the night or occupying dense habitat are to positively respond to moonlight illumination.

Key words: activity patterns, behaviour, biologging, clock, diel activity, *Glis glis*, timing

In small mammals the timing of activity is influenced by a variety of ecological, social and physiological factors. Individuals have to optimize their activity patterns according to own needs and actual environmental conditions. External cues like photoperiod, weather and predation risk are traditionally recognized as having the greatest impact on activity patterns of small mammals (Vickery and Bider 1981; Halle and Stenseth 2000; Bradshaw and Hozapfel 2010). This is because given their small body size and fast metabolism they have to carefully balance food intake and activity levels.

Nocturnality is the most common type of activity cycle among small-bodied mammals (Jones et al. 2009). Nocturnal mammals have to balance the onset and offset of activities around the sunset/sunrise according to prevailing predation risk (Lima and Bednekoff 1999) but also weather conditions (Halle and Stenseth 2000). Cold and rainy weather is likely to increase metabolism which forces animals to increase activities during the night or shift them towards the twilight period. Increased predation risk is known to suppress or delay activities to more secure parts of the night (Jones and Rydell 1994; Lima and Bednekoff 1999). Traditionally, the bright moonlight has been widely thought to decrease nocturnal activity in mammals by increasing the ability of predators to detect prey. However, field studies often brought mixed results and Prugh and Golden (2014) showed that the behavioural response to nocturnal illumination depends on life-history traits of focal species. For example, species relying primarily on vision during the night or those occupying habitat with good cover are more likely to extend their activities with increasing moon illumination.

Here we present field data on timing of nocturnal activity in an arboreal nocturnal rodent, the edible dormouse (known also as fat dormouse *Glis glis*) collected over three seasons. Edible dormouse is an obligate hibernator with activity season, in central Europe, usually from May–June until September–October. During the summer season, they use tree holes as daytime den sites. The main sources of food are beechnuts and acorns and in non-masting years they commonly skip reproduction (Ruf et al. 2006; Lebl et al. 2011). During moderate masting years a mixture of reproductively active and quiescent individuals occurs. By installing a set of automatic transponder reading devices at the entrance holes of their daytime den sites we followed the timing of nocturnal activity of PIT-tagged animals throughout

their entire active summer season. We aim at an assessment of the role of photoperiod, weather, moon phase and reproductive status on timing of onset, offset and length of nocturnal activity. To date, such a comprehensive, individual-based study on either dormice or any arboreal nocturnal rodent is lacking, as previous studies were done only on a sample of few animals (Laufens 1975; Duma and Giurgiu 2012), in captivity (Walhovd 1971; Alagaili et al. 2014) or did not track individual animals (Bright et al. 1996). We hypothesize that the seasonal pattern of activities will track photoperiod. In line with this, we expect that weather status associated with overcast sky will advance the activities, while for rain and temperature we predict negative effects. In addition, we hypothesize, that reproductively active individuals will have longer activity periods and similarly positive effect is expected with moon phase.

MATERIALS AND METHODS

Study site. – We conducted this study during 2007–2009 in Eastern Sudetes near Dlouhá Loučka (49°49'N, 17°12'E) in the NE Czech Republic. The study site represents a managed mixed deciduous forest with the dominant tree species being sessile oak (*Quercus petraea*) and European beech (*Fagus sylvatica*). Several years prior to the study on dormice we installed wooden nest boxes on tree trunks at a height of 1.5 to 2 m. The nest boxes, with an entrance-hole diameter of 3.2 cm and internal nest box dimensions 12 cm x 12 cm for floor and 22.5 cm for height, were distributed in a grid at a density of ca 4 nest boxes per ha. Dormice willingly accept nest boxes as den sites and regularly give birth to their young in them (Adamík and Král 2008; Holcová Gazáková and Adamík 2016).

Field procedures. – Field work was conducted annually between June and October on a semi-weekly basis. During each control we checked the nest boxes for presence of dormice. All newly captured animals were sexed, aged, weighted and individually marked in the inter-scapular region with a PIT-tag microchips (Trovan Ltd, Douglas, UK, type ID 162 Isonorm, length 11.5 mm, diameter 2 mm). Reproductive status (either active or quiescent, i.e. skipping reproduction) in a given year was assessed in males based on tangible, visible testes or in females based on visibly perforated vulva, signs of gestation or lactation. The age was assigned either as yearlings (after

first hibernation) or adults (after their second hibernation). Juveniles were not considered in this study as there were too few of them PIT-tagged. For further details see Lebl et al. (2011) and Kukalová et al. (2013). Our field procedures were conducted in compliance with the ethical standards in the Czech Republic, under the approval of Krajský úřad Olomouckého kraje (KUOK 21797/2006 and 114798/2007), Ethical Committees of Palacký University and Czech Ministry of Education (5525/2008-30), and followed guidelines of the American Society of Mammalogists.

Automated data sampling. – Throughout the entire activity season we equipped a subset of nest boxes within the core study area with automatic transponder reading devices (19 nest boxes in 2007, 26 in 2008 and 33 in 2009). The device consisted of a circular antenna attached to the entrance hole, an OEM decoder (LID 650, EID Aalten B.V., The Netherlands) attached on a tree trunk 4–5m above ground and a 12V battery. The antenna was equipped with an infrared movement detector. The reader recorded a unique code of all PIT-tagged animals, time and date either when they entered or left the nest box.

Data analysis. – After downloading the data files we filtered all observations that were related only to timing of entering or leaving the nest box. Usually the animals entered the nest boxes multiple times during the night (e.g. lactating females or prospecting males). To filter out those observations that were not related to the onset or end of nocturnal activity we defined the onset of nocturnal activity as a time when a given individual on a given day left the den for the first time, i.e. the individual had to rest in the nest box during the day ($n = 1099$ observations of 101 individuals). As the end of nocturnal activity we considered those observations ($n = 991$ observations of 98 individuals) that were the very last entering of the nest box during the night for a given individual. In those cases ($n = 877$ observations of 92 individuals) when we had both onset and end of activity data for the animal we estimated the length of nocturnal activity as a difference between them.

To assess which variables are driving the onset, end and seasonal pattern of nocturnal activity we considered the local sunrise and sunset available from US Naval Oceanography Portal <http://www.usno.navy.mil/>. Further, we included daily rainfall, temperature (measured at 7:00 and 21:00) wind speed (Beaufort scale measured at 21:00 h, range of values during our study 0–9), and cloudiness (fraction

of the sky covered by clouds recorded on an 11-grade scale 0–10; measured at 21:00 h). Weather data from the nearby meteorological station in Paseka (distance 2 km from our study site) were kindly provided by the Czech Hydrometeorological Institute in Ostrava. Moonlight illumination on a given day was estimated indirectly on a 15-grade scale (1 – new moon, 15 – full moon and vice versa for the declining phases). We ran a set of three linear mixed-effects models (LMM) with animal identity as a random effect. The first model assessed factors driving the onset of nocturnal activity. The explanatory variables were time of sunset, temperature at 21:00, wind speed, cloudiness, rainfall, moon phase, sex, age and reproductive status (binary). The second model with end of nocturnal activity as a response variable contained the same set of explanatory variables except for temperature which was taken at 7:00 and sunset which was replaced by sunrise. The last model evaluated the length of nocturnal activity. Here we again used the same set of variables as in the second model but sunrise was replaced by estimated night length (the interval between sunset and sunrise). For all models we checked for multicollinearity (VIFs were always < 2) and model validation followed Zuur et al. (2013). Initially we started with a more complex set of models that involved a priori set interactions e.g. between cloudiness and moon phase or cloudiness and rainfall. Non-significant terms were removed at $\alpha = 0.1$ from the models, stopping at the minimum adequate models. All analyses were run in the R-package lme4 (Bates et al. 2015).

RESULTS

Throughout the study the dormice were strictly nocturnal. Evening activity started on average 38.7 ± 18.7 SD ($n = 1099$) min after sunset while morning activity ended 62.3 ± 20.9 ($n = 991$) min before sunrise. Nocturnal activity lasted on average 8.07 ± 1.17 hours ($n = 877$) but it tracked the seasonal progress of photoperiod (Fig. 1). For example during July the duration of nocturnal activity was $6.5 \text{ h} \pm 0.6$ ($n = 158$), while in September it was 9.3 ± 0.7 h ($n = 230$).

The onset of nocturnal activity was strongly influenced by the seasonal progress of sunset (LMM with animal ID as random effect; $b = 0.918 \pm 0.015$ SE, $t = 60.2$, $P < 0.001$), moon phase ($b = -0.011 \pm 0.001$, $t = 5.9$, $P < 0.0001$), cloudiness ($b = -0.006 \pm 0.002$, $t = 3.0$, $P = 0.002$), wind speed ($b = -0.012 \pm 0.005$, $t = 2.4$, $P = 0.016$) and reproductive status ($b = 0.118 \pm 0.033$, $t = 3.6$, $P < 0.001$), where individuals that skipped reproduction were on average 7 min later on emergence. The termination of nocturnal activity was again strongly affected by photoperiod, when timing of sunrise had the strongest effect in the model ($b = 1.031 \pm 0.022$, $t = 46.3$, $P < 0.0001$). Dormice delayed the end of activity with increasing moon illumination ($b = 0.011 \pm 0.002$, $t = 5.1$, $P < 0.0001$) with the estimated difference of 10 min between new and full moon. Similarly, cloudiness delayed the end of activity ($b = 0.008 \pm 0.002$, $t = 3.3$, $P = 0.001$) but with a weaker effect of over 5 min across the cloudiness scale. Reproductively quiescent individuals were terminating the activity by nearly 9 min earlier ($b = -0.144 \pm 0.037$, $t = 3.9$, $P < 0.001$).

The overall length of nocturnal activity was strongly tracking the estimated duration of night ($b = 0.971 \pm 0.016$, $t = 60.9$, $P < 0.0001$). Moon phase had also a positive effect, when the model estimated ca 21 min difference in length of activity between a new and full moon ($b = 0.024 \pm 0.004$, $t = 6.7$, $P < 0.0001$). Both cloudiness and wind extended nocturnal activity by 9 min and nearly 12 min, respectively (cloudiness: $b = 0.014 \pm 0.004$, $t = 3.6$, $P < 0.001$; wind: $b = 0.020 \pm 0.009$, $t = 2.3$, $P = 0.002$). Reproductively quiescent individuals had by ca 14 min shorter activity ($b = -0.227 \pm 0.063$, $t = 3.58$, $P < 0.001$).

DISCUSSION

We found edible dormouse to be strictly nocturnal and the seasonal pattern of photoperiod had the strongest effect on timing of nocturnal activity. The latter comes as no surprise since photoperiod is widely recognized as the primary Zeitgeber across vertebrate taxa (Helm et al. 2013). The strict nocturnal activity is in line with the earlier findings of Rodolfi (1994). Moon phase had also a strong positive effect on timing of activity. The closer to full moon the earlier dormice emerged from den sites and the latter immerged into them before the end of the night. Thus on nights with

high moon illumination there was longer overall time spent outside the den sites. At first impression this is a contradictory result as rodents usually negatively respond to moon illumination (Prugh and Golden 2014). However, we think this depends on the pool of rodent species on which such studies were done. Studies on rodent nocturnal activities were mostly on species relying on non-visual cues and almost no data for species from forest habitat are available (but see Wróbel and Bogdziewicz 2015). But as Prugh and Golden (2014) showed, mammal species in dense habitat cover respond positively to moon illumination, also many prey species increase activity with moon illumination. The edible dormouse fits with its traits to this category. Obviously one has to critically consider life history traits of a particular species. We also stress that we consider field studies only as data on laboratory-reared animals might show different patterns (Gattermann et al. 2008).

Of less importance on influencing the timing of activity were cloud cover and wind speed. The positive effect of cloud cover was found in several rodent taxa (O'Farrell 1974; Vickery and Bider 1981; Orrock et al. 2004; Orrock and Danielson 2009; Wróbel and Bogdziewicz 2015). This behaviour is commonly explained as an adaptation to avoid predators which use visual cues to detect prey. In our study species, we think that increased cloud cover extends the night length/twilight period by naturally mimicking changing photoperiod. Our data only show the start and end of activity, thus they do not allow us to access the level of activity during the entire night. Interestingly and in contrast to our expectations, we found wind speed to extend the activity period but rainfall did not have an effect. Usually the rain increases the activity (Vickery and Bider 1981; LaHaye 2004). In contrast, the only similar study on hazel dormouse showed rainfall to reduce the timing of activity (Bright et al. 1996). We hypothesize that in our study system the elevated wind speeds might impair detection skills of predators, thus allowing the dormice not to be heard.

We did not find effect of temperature on timing of activity. In most studies on rodents, lower temperatures lead to higher activity due to thermoregulatory costs. However, our focal species activates during the summer months when night temperatures are quite high. Also the study site receives relatively mild continental climate. This is in contrast to a British hazel dormouse population, where Bright et al. (1996) found strong positive effect of temperature on timing of dormice activity. We think that the much lower body mass in hazel dormouse (approx. 20 vs 100g)

and the prevailing rainy weather at the British site is behind the temperature- and rain-dependent relationship.

Little is known about the role of sexual activity on timing of activities. With the advancement of new technologies like camera traps we can access activity patterns for a range of small arboreal species (e.g. Oliveira-Santos et al. 2008; Di Cerbo and Biancardi 2013; Suzuki and Ando 2017), but what we still miss is the information on individual animals and their reproductive status. Our study on PIT-tagged dormice clearly shows that reproductive status also plays significant role in activity patterns. Edible dormouse is well known for its pronounced seed mast-dependent patterns of reproduction (Kryštufek 2010). Depending on the local availability of seeds either the entire or part of the population can skip reproduction. This was the case during the course of our study. We had in the population a mixture of sexuality active and quiescent individuals. We found that sexually active individuals left the den sites earlier and similarly, extended the activity more towards the sunrise. As reproduction is costly, the higher energetic needs of sexually active individuals are likely behind this pattern (Sikes 1995; Everts et al. 2004; Pettitt et al. 2008). In addition, non-reproducing individuals were found to have low recapture rates and unusually short summer active period, frequently accompanied with torpor (Lebl et al. 2011, Hoelzl et al. 2015). Interestingly, in bats the onset of nocturnal activity is usually delayed in gravid females, as this impairs their flying activity and increases the risk of being depredated (Hayssen and Kunz 1996). We did not find short-term alterations in onset of activity in gravid dormice. To summarize our study brought quite a rare field data on a robust dataset on the timing of activity in an arboreal rodent. Such data are still missing for many small arboreal species as most datasets come from intensively studied primates.

ACKNOWLEDGMENTS

For help during various parts of this project we thank S. Bureš, B. Kryštufek, M. Král, J. Petrů, Z. Škráček, L. Škvářilová, the Vaňák family, V. Vohralík, J. Opatrný and K. Weidinger. Financial support was provided by Czech Science Foundation (GACR 206/07/0483) and Palacký University (IGA_PrF_2019_019).

LITERATURE CITED

- Adamík, P., and M. Král. 2008: Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *Journal of Zoology* 275:209–215.
- Alagaili, A. N., O. B. Mohammed, N. C. Bennett, and M. K. Oosthuizen. 2014. Now you see me, now you don't: The locomotory activity rhythm of the Asian garden dormouse (*Eliomys melanurus*) from Saudi Arabia. *Mammalian Biology* 79:195–201.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1–48.
- Bradshaw, W. E., and C. M. Holzapfel. 2010. Light, time, and the physiology of biotic response to rapid climate change in animals. *Annual Review of Physiology* 72:147–166.
- Bright, P. W., P. A. Morris, and N. J. Wiles. 1996. Effects of weather and season on the summer activity of dormice *Muscardinus avellanarius*. *Journal of Zoology* 238:521–530.
- Di Cerbo, A. R., and C. M. Biancardi. 2013. Monitoring small and arboreal mammals by camera traps: effectiveness and applications. *Acta Theriologica* 58:279–283.
- Duma, I. I., and S. Giurgiu. 2012. Circadian activity and nest use of *Dryomys nitedula* as revealed by infrared motion sensor cameras. *Folia Zoologica* 61:49–54.
- Everts, L. G., Strijkstra, A. M., Hut, R. A., Hoffmann, I. E., and E. Millesi. 2004. Seasonal variation in daily activity patterns of free-ranging European ground squirrels (*Spermophilus citellus*). *Chronobiology International* 21:57–71.
- Gattermann, R., R. E. Johnston, N. Yigit, P. Fritzsche, S. Larimer, S. Ozkurt, K. Neumann, Z. Song, E. Colak, J. Johnston, and M. E. McPhee. 2008. Golden hamsters are nocturnal in captivity but diurnal in nature. *Biology Letters* 4:253–255.
- Halle, S., and N. C. Stenseth. 2000. Activity Patterns in Small Mammals. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

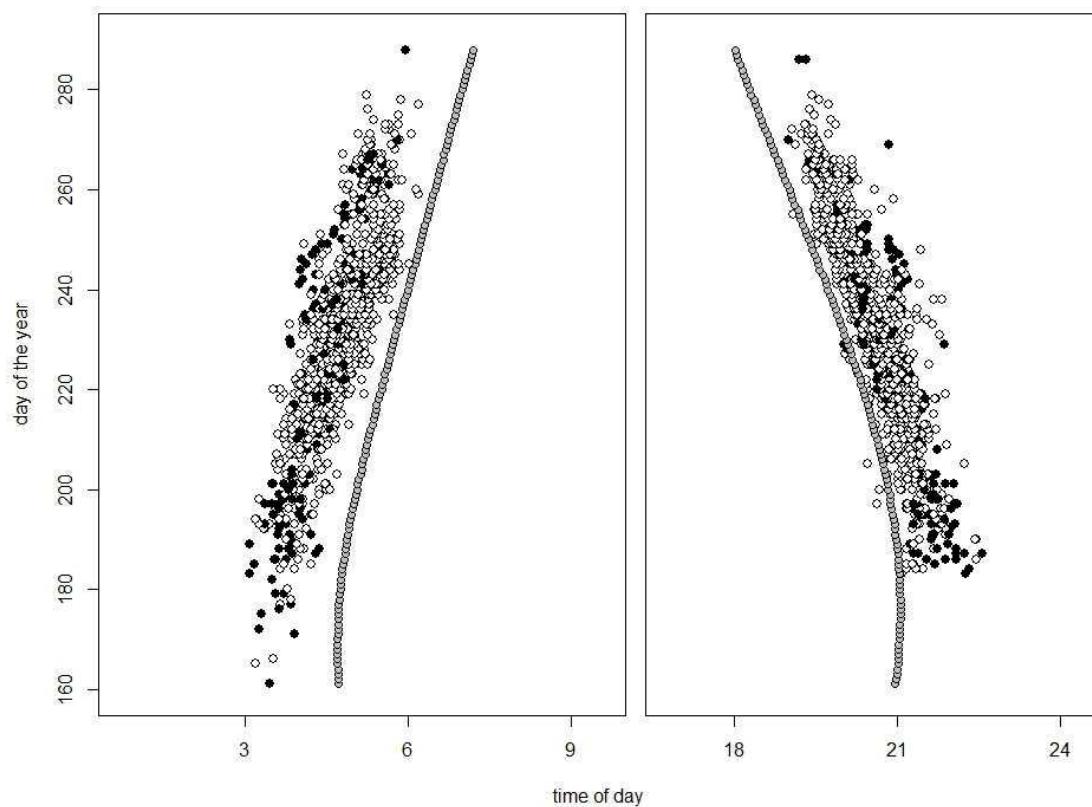
- Hayssen, V., and T. H. Kunz. 1996. Allometry of litter mass in bats: comparisons with respect to maternal size, wing morphology, and phylogeny. *Journal of Mammalogy* 77:476–490.
- Helm, B., R. Ben-Shlomo, M. J. Sheriff, R. A. Hut, R. Foster, B. M. Barnes, and D. Dominoni. 2013. Annual rhythms that underlie phenology: biological time-keeping meets environmental change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 280:20130016.
- Holcová Gazárková, A., and P. Adamík. 2016. Timing of breeding and second litters in edible dormouse (*Glis glis*). *Folia Zoologica* 65:165–168
- Hoelzl, F., C. Bieber, J. S. Cornils, H. Gerritsmann, G. L. Stalder, CH. Walzer, and R. Thomas. 2015. How to spend the summer? Free-living dormice (*Glis glis*) can hibernate for 11 months in non reproductive years. *Journal of Comparative Physiology B* 185:931–939.
- Jones, G., and J. Rydell. 1994. Foraging strategy and predation risk as factors influencing emergence time in echolocating bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 346:445–455.
- Jones, K. E., J. Bielby, M. Cardillo, S. A. Fritz, J. O'Dell, C. D. L. Orme, K. Safi, W. Sechrest, E. H. Boaks, C. Carbone, C. Connolly, M. J. Cutts, J. K. Foster, R. Grenyer, M. Habib, C. A. Plaster, S. A. Price, E. A. Rigby, J. Rist, A. Teacher, O. R. P. Bininda-Emonds, J. L. Gittleman, G. M. Mace, and A. Purvis. 2009. PanTHERIA: A species-level database of life-history, ecology and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90:2648.
- Kukalová, M., A. Gazárková, and P. Adamík. 2013. Should I stay or should I go? The influence of handling by researchers on den use in an arboreal nocturnal rodent. *Ethology* 119:848–859.
- Kryštufek, B. 2010. *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). *Mammalian Species* 42(865):195–206.
- LaHaye, W. S., G. S. Zimmerman, and R. J. Gutierrez. 2004. Temporal variation in the vital rates of an insular population of spotted owls (*Strix occidentalis occidentalis*): contrasting effects of weather. *Auk* 121:1056–1069.

- Laufens, G. 1975. Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Haselmäuse (*Muscardinus avellanarius* L.) und Siebenschläfer (*Glis glis* L.). Zeitschrift für Säugetierkunde 40:74–89.
- Lebl, K., C. Bieber, P. Adamík, J. Fietz, P. Morris, A. Pilastro, and T. Ruf. 2011. Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. *Ecography* 34: 683–692.
- Lima, S. L., and P. A. Bednekoff. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist* 153:649–659.
- Pettitt, B. A., J. M. Waterman, and C. J. Wheaton. 2008. Assessing the effects of resource availability and parity on reproduction in female Cape ground squirrels: resources do not matter. *Journal of Zoology* 276:291–298.
- Prugh, L. R., and C. D. Golden. 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *Journal of Animal Ecology* 83:504–514.
- O'Farrell, M. J. 1974. Seasonal activity patterns of rodents in a sagebrush community. *Journal of Mammalogy* 55:811–823.
- Oliveira-Santos, L. G. R., M. A. Tortato, and M. E. Graipel. 2008. Activity pattern of Atlantic Forest small arboreal mammals as revealed by camera traps. *Journal of Tropical Ecology* 24:563–567.
- Orrock, J. L., B. J. Danielson, and R. J. Brinkerhoff. 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. *Behavioral Ecology* 15:433–437.
- Orrock, J. L., and B. J. Danielson. 2009. Temperature and cloud cover, but not predator urine, affect winter foraging of mice. *Ethology* 115:641–648
- Rodolfi, G. 1994. Dormice *Glis glis* activity and hazelnut consumption. *Acta Theriologica* 39:215–220.
- Ruf, T., J. Fietz, W. Schlund, and C. Bieber. 2006. High survival in poor years: Life history tactics adapted to mast seeding in the edible dormouse. *Ecology* 87:372–381.

- Sikes, R. S. 1995. Costs of lactation and optimal litter size in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*). *Journal of Mammalogy* 76:348–357.
- Suzuki, K. K., and M. Ando. 2017. Seasonal changes in activity patterns of Japanese flying squirrel *Pteromys momonga*. *Behavioural Processes* 143:13–16.
- Vickery, W. L. and J. R. Bider. 1981. The influence of weather on rodent activity. *Journal of Mammalogy* 62:140–145.
- Walhovd, H. 1971. The activity of a pair of common dormice *Muscardinus avellanarius* in conditions of captivity. *Oikos* 22:358–365.
- Wróbel, A., and M. Bogdziewicz. 2015. It is raining mice and voles: which weather conditions influence the activity of *Apodemus flavicollis* and *Myodes glareolus*? *European Journal of Wildlife Research* 61:475–478.
- Zuur, A. F., J. M. Hilbe, and E. N. Ieno. 2013. *A Beginner's Guide to GLM and GLMM with R*. Highland Statistics, Newburgh.

Figure legends

Fig. 1. Seasonal pattern of timing of nocturnal activity of edible dormouse. Grey circles – timing of local sunset and sunrise, black circles – data on emergence and immergence of individual reproductively quiescent dormice from/to their denning sites, empty circles – reproductively active individuals. Time axis represents Central European Summer Time (UTC + 02:00).



Příspěvek IV.

Kukalová, M., Gazáková, A. and Adamík, P. 2013. Should I stay or should I go? The influence of handling by researchers on den use in an arboreal nocturnal rodent. Ethology 119(10), 848-859.



Should I Stay or Should I go? The Influence of Handling by Researchers on Den use in an Arboreal Nocturnal Rodent

Monika Kukalová*, Anežka Gazářková* & Peter Adamík*†

* Faculty of Science, Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Palacký University, Olomouc, Czech Republic

† Museum of Natural History, Olomouc, Czech Republic

Correspondence

Monika Kukalová, Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacký University, Olomouc, tř. 17. Listopadu 50, CZ-2771 46, Czech Republic.
E-mail: KukalovaMonika@seznam.cz

Received: February 21, 2013

Initial acceptance: April 15, 2013

Final acceptance: July 10, 2013

(T.Tregenza)

doi: 10.1111/eth.12126

Abstract

Understanding how animals respond to disturbance by investigators is essential for a fair assessment of the presence of bias in routinely used research protocols. It is also an essential prerequisite for anyone interested in animal welfare and ethically sound research. Here, we utilize an automatic logging system to monitor nest box use by PIT-tagged edible dormice, *Glis glis*, after standard handling procedures applied during a regular nest-box monitoring programme. The edible dormouse is an arboreal nocturnal rodent that relies on tree hollows as daytime den sites. We assessed the effect of disturbance on dormice in two ways: whether it affected the decision of an individual to stay in the same den site for a subsequent day and whether it affected the timing of the individual's nocturnal emergence from the den site. We found handling had a strong negative effect on short-term den use. In addition, females and sexually active individuals were more likely to spend the following day in the nest box. Individuals that had left the den site after our handling returned to them after an average of 4 d. Handling did not have a significant effect on the period of absence, but reproductively active animals returned on average after 3 d, while reproductively quiescent animals returned after more than 5 d. Manipulation did not have a significant effect on the initiation of nocturnal activity. Our study suggests that disturbance by investigators may modify certain aspects of animal behaviour, but this effect is likely to be short term and does not appear to impair the efficacy of routinely practiced capture-mark-recapture field protocols.

Introduction

Researchers often have to repeatedly catch and manipulate animals owing to the nature of their studies. Handling animals in this fashion imposes questions about animal welfare and requires a careful consideration of potential biases in data collected (Saraux et al. 2011; Sikes & Gannon 2011; McMahon et al. 2012). It is also important to provide objective data for regulatory authorities on animal welfare, which control compliance with national laws and regulations of performed research.

Most studies that have evaluated the impact and bias induced by investigators' activity on animals have focused on evaluation of the effects of marking

techniques. In contrast, routinely applied field protocols that include only catching and measuring were seldom assessed (Murray & Fuller 2000; Wilson & McMahon 2006; Casper 2009; Carlson & Langkilde 2013). Among those studies that evaluated catching and measuring, negative effects have been reported for bird behavioural responses (e.g. foraging activity, reduced recapture rates) and body condition as well as elevated physiological responses and predation risk (e.g. Müller et al. 2006; Lynn & Porter 2008; Kendall et al. 2009; Sharpe et al. 2009; Linhart et al. 2012). The extent of influences of handling seems to vary with different species, even for closely related species as has been shown on a range of physiological parameters between two species of ground squirrels (Boonstra

et al. 2001; Delehayn & Boonstra 2009). On the other hand, other researchers have shown positive effects of investigator disturbance, for example, reduced nest predation patterns in birds (Weidinger 2008; Ibáñez-Álamo & Soler 2010). Studies referring to the impact of scientific handling on animals, including mammals under natural conditions are quite rare. There is some evidence based on observing mammals that live trapping (including nest-box monitoring) and manipulation with animals are invasive, induce short-term physiological stress response and even can negatively influence the animals' behaviour and condition (Kenagy and Place 2000; Pearson et al. 2003; Fletcher and Boonstra 2006; Delehayn & Boonstra 2009; Moore et al. 2010, for a list of examples see Table 1). The need for a more comprehensive evaluation of animal responses under various settings is also evident from the new and growing use of bio-logging techniques (Ropert-Coudert et al. 2009; Saraux et al. 2011). While these new technologies bring us closer to a better understanding of animal ecology, physiology or behavioural habits, we must also have a fair assessment of their potentially negative effects. Some innovative remote monitoring methods are recommended, for example, using temperature dataloggers, which provide remote monitoring of nest-box occupancy with minimal disturbance (Moore et al. 2010). Nevertheless, not all surveys can rely on these non-invasive methods. Some physiological, ecological or behavioural parameters of the animals need to be measured, which require physical handling.

In this study, we aim to assess how a routine and widely adopted handling protocol for studying small mammal species (catching and measuring) affects the short-term behavioural responses in den use in an arboreal rodent, the edible dormouse. We focused on two behavioural aspects. First, does the handling of animals affect their subsequent timing of nocturnal emergence from their daytime den sites? Second, are animals more likely to abandon their daytime den sites after a handling procedure? If so, how long does it take for them to return?

Methods

Study Site

The edible dormouse *Glis glis* is a nocturnal arboreal rodent, which occupies mature deciduous woodlands. This species is an obligate hibernator that may also exhibit torpor during the active summer period (Fietz et al. 2004, 2010). In central Europe, dormice hiber-

nate from mid-September/October until May–June (Schlund et al. 2002; Kager & Fietz 2009; Morris & Morris 2010). The body mass ranges from 60 g at weaning to 270 g before hibernation in adults, resulting in an adult summer weight of approximately 120–150 g (Morris 2008; Kryštufek 2010). During the active summer season, they use tree holes or nest boxes as daytime den sites for resting. Approximately 40 min after sunset, they leave their den sites and go foraging into tree canopies; we observed that nocturnal activity ends about 1 h prior to sunrise. The dormice are territorial animals with a home range size of around 3.5–7 ha in males and less than 1 ha in females (Morris & Hoodless 1992; Jurczyśyn & Zgrabczyńska 2007; Ściński & Borowski 2008). During their life, they show high fidelity to den sites/nest boxes within their home ranges and the females commonly raise offspring in the nest boxes (Lebl et al. 2011; P. Adamík pers. obs.). The mating season follows after their arousal from hibernation, usually during early July (Ruf et al. 2006; Kager & Fietz 2009). Depending on the masting years of beech and oak, dormice may skip reproduction, an unusual behaviour for a rodent (Bieber 1998; Pilastro et al. 2003; Ruf et al. 2006; Bieber & Ruf 2009; Morris & Morris 2010). Birth occurs after 30–32 d of gestation (Vieltinghoff-Riesch 1960; Ruf et al. 2006). In central Europe, they have only one litter per year (Ruf et al. 2006; Kager & Fietz 2009). Litter size varies from 1 to 13, most commonly 7. Communal breeding occurs occasionally (Pilastro et al. 1996). The offspring are weaned after 30 d (Ruf et al. 2006). The main sources of food are acorns, beechnuts, hazelnuts, various fruits, buds and leaves. However, they can feed on bark, insects, fungi, carion, bird eggs or nestlings as well (Vieltinghoff-Riesch 1960; Fietz et al. 2005; Adamík & Král 2008a; Morris 2008; Kryštufek 2010).

Study Site

This study was conducted in the Eastern Sudetes near Dlouhá Loučka, NE Czech Republic (49°49'N, 17°12'E, altitude 300–450 m a.s.l.), in an area of large mixed woodland. The study site is dominated by sessile oak *Quercus petraea* and European beech *Fagus sylvatica*, with a mixture of Norway spruce *Picea abies*, European hornbeam *Carpinus betulus* and small-leaved lime *Tilia cordata*. At the study site, more than 500 wooden nest boxes have been provided primarily for ornithological studies dating back to 1973 (Adamík & Král 2008a). These boxes have an entrance hole 32 mm in diameter. The boxes have been installed on tree trunks approximately 1.5–2 m above the ground

Table 1: Examples of available evidence on effects of handling and marking by researchers on various mammal species

Study species	Field procedure	Observed impact on	Observed effect	Reference
21 species of Rodentia (Muridae, Heteromyidae, Sciuridae), 2 species of Leporidae	Catching measuring + marking + anaesthesia + blood/saliva collection vs. catching + measuring + marking	Future trapability	Different sensitivity to handling between species First capture occasion has largest negative effect More extensive handling does not increase mortality	Parmenter et al. 1998
Douglas's squirrel <i>Tamiasciurus douglasii</i>	Handling with a cone-shaped bag	Heart rate Injuries Mortality	No injuries Extremely low mortality rate	Koprowski 2002 ^a
Abert's squirrel <i>Sciurus aberti</i>				
Western grey squirrel <i>S. griseus</i>				
Mexican fox squirrel <i>S. nayaritensis</i>				
Eastern fox squirrel <i>S. niger</i>				
Eastern grey squirrel <i>S. carolinensis</i>	Effects of extended capture + handling during 30 min vs. initial handling only	Glucocorticosteroids (GCs)	GCs increase during 30 min after handling GCs increase depends on season and reproductive state	Kenagy & Place 2000 ^a
Yellow-pine chipmunk <i>Tamias amoenus</i>	PTT tagging	Incidence of infection Survival	No effect of marking on survival Little evidence of infection risk caused by marking	Schooley et al. (1993)
Townsend's ground squirrel <i>Spermophilus townsendii</i>	Capture in five trap models	Cortisol levels White blood cell counts	Physiological response is related to duration of capture Different trap models induce different level of physiological response	Bosson et al. (2012) ^a
North American red squirrel <i>Tamiasciurus hudsonicus</i>				
Deer mouse <i>Peromyscus maniculatus</i>	Handling + radiotransmitter implants	Survival	Duration of capture influences the level of physiological response	Koehler et al. (1987)
Montane vole <i>Microtus montanus</i>				
Ord's kangaroo rat <i>Dipodomys ordii</i>				
Townsend's ground squirrel <i>Spermophilus townsendii</i>				
Deer mouse <i>Peromyscus maniculatus</i>	Live trapping	Body mass	Implants slightly lowered survival	Pearson et al. (2003) ^a
Southern red-backed vole <i>Clethrionomys gapperi</i>			Body mass decline after life trapping differs by species, age and sex	
Red-tailed chipmunk <i>Tamias ruficaudus</i>			Length of intervals between captures may affect the body mass decline	
Old-field mice <i>Peromyscus polionotus</i>	Live trapping	Body mass	Body mass decline may induce trap mortality and reduce survival	Suazo & Delong (2007) ^a
Prairie deer mouse <i>Peromyscus maniculatus</i>	Live trapping	Body mass	Live trapping causes body mass loss Body mass loss depends on season and sex	Kaufman & Kaufman (1994) ^a
			Live trapping does not affect feeding behaviour	
			Short-term losses in body mass caused by capture	
			Changes in body mass are affected by age, sex, season, reproductive condition and abiotic factors	

Table I. (Continued)

Study species	Field procedure	Observed impact on	Observed effect	Reference
Wood mouse <i>Apodemus sylvaticus</i>	Routine trapping + handling (determining sex and breeding condition) + anaesthesia vs. anaesthesia without prior handling	Physiology using the Leucocyte Cytokine Capacity technique (LCC)	Even short-term handling causes elevated physiological response. Different sensitivity to handling between species	Gelling (2009) ^a
Bank vole <i>Clethrionomys glareolus</i>	Catching + measuring + toe clipping vs. catching + measuring	Body weight	Decline in body weight after marking Cumulative negative effect of recapture on body weight	Korn (1987)
Wood mouse <i>Apodemus sylvaticus</i>				
Highveld gerbil <i>Tatera brantsii</i>				
Bushveld gerbil <i>T. leucogaster natalensis</i>	Ear tattooing	Recapture rates Weight loss	Marking method affects recapture rates Trap avoidance after marking diminishes with recapture events	Lindner & Fuelling (2002)
Grey-sided vole <i>Clethrionomys rufocanus</i>				
Western pygmy-possum <i>Cercartetus concinnus</i>	Injecting ultraviolet fluorescent tattoo ink	Survival during handling Health	No effect of marking on body weight Improved survival during handling when compared to conventional methods No physical injury caused by marking	Petit et al. (2012)
Stripe-faced Dunnart <i>Sminthopsis macroura</i>				
Central short-tailed mouse <i>Leggadina forresti</i>				
House mouse <i>Mus musculus alexis</i>	Spinifex hopping mouse <i>Natomys alexis</i>	Body weight Survival	No significant differences in condition after marking Sex-specific negative effect of marking on life span	Pavone & Boonstra (1985)
Plains mouse <i>Pseudomys australis</i>				
Bolam's mouse <i>P. bolami</i>				
Sandy inland mouse <i>P. hermannsburgensis</i>	Catching + measuring + ear tagging + toe clipping vs. catching + measuring + ear tagging	Owl predation rate	No effect of marking on predation rate Live trapping causes elevated physiological response No effect of duration of live trapping on physiological response	Ambrose (1972), Fletcher & Boonstra (2006) ^a
Meadow vole <i>Microtus pennsylvanicus</i>	Toe clipping	Corticosterone and glucose concentrations Haematoцит levels	Animals appear to get used to repeated handling	
Meadow vole <i>Microtus pennsylvanicus</i>	Live trapping		Marking method affects capture frequency, somatic growth and site fidelity	
Meadow vole <i>Microtus pennsylvanicus</i>	The effect of repeated captures			
Prairie vole <i>Microtus ochrogaster</i>	Toe clipping vs. ear tagging	Capture frequency Rates of movement Somatic growth Site fidelity Body mass	Wood & Slade (1990)	
Hipid cotton rat <i>Sigmodon hispidus</i>	Recapture rates		Repeated capture causes loss of body mass	Slade (1991) ^a
Prairie vole <i>Microtus ochrogaster</i>			Short-term as well as long-term changes in body mass and survival depend on species, condition, capture frequency and season	

Table 1: (Continued)

Study species	Field procedure	Observed impact on	Observed effect	Reference
Root vole <i>Microtus oeconomus</i>	Radiotracking	Survivorship	No effect of marking on survivorship	Johannessen et al. (1997)
Water vole <i>Arvicola terrestris</i>	Radiotracking	Sex ratio	Sex ratio male-skewed after marking	Moorhouse & MacDonald (2005)
Naked mole-rat <i>Heterocephalus glaber</i>	Toe clipping vs. PIT tag marking	Survival	No injuries after marking Different survival after different marking methods	Braude & Ciszek (1998)
Brown antechinus <i>Antechinus stuartii</i>	Short- and long-term effects of toe clipping Effect of number of toes clipped	Growth Survival Recapture probability	No observed infections induced by marking No effect of extended marking on growth	Fisher & Blomberg (2009)
Hairy-nosed wombat <i>Lasiorhinus krefftii</i>	Short- and long-term effects of trapping events	Weight loss Movement patterns	No effect of extended marking on survival and recapture probability Repeated trapping causes weight loss Small difference in weight loss according to the interval between repeated trapping	Hoyle et al. (1995) ^a
European badger <i>Meles meles</i>	Trapping in cage traps vs. trapping in cage traps + transport	The leucocyte coping capacity (LCC)	Likely change in movement patterns of trapped animals Transporting causes elevated physiological response	McLaren et al. (2003) ^a
African wild dog <i>Lycaon pictus</i>	Handling anaesthetizing + fitting radio collars + blood sampling	Survivorship	No effect of handling including marking on longevity	Ginsberg et al. (1995)
Eurasian lynx <i>Lynx lynx</i>	Radiotelemetry	Probability of returning to capture patch Time elapsed before return to the capture patch Frequency of return to the capture patch relative to random patches	Lower probability of returning to capture patch Similar frequencies of returns to the capture patch relative to random patches Longer time elapsed before return to the capture patch compared to patches selected randomly	Noa et al. (2001)
Grizzly bear <i>Ursus arctos</i> American black bear <i>U. americanus</i>	Long-term (≥ 1 mo) effects of captures and handling Captures by leghold snare Helicopter darting Barrel trapping The effect of repeated captures	Blood serum levels to assess muscle injury Movement rates Body mass Probability of recapture Mobility during a 100-d period after capture	Capture method affects incidence of injuries Capture decreases movement rates Capture negatively affects body condition The impact of capture depends on repeating events and the age of animals Probability of recapture is not affected by the condition of animals	Cattet et al. (2008) ^a
European roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	Capture + handling + GPS collaring	Movement patterns Presence in focal habitat Distance to a source of human disturbance Activity level	Handling affects movements of animals Handling causes seeking a den and delayed return to the place of capture Handling reduces activity of animals	Morell et al. (2009)

Table I. (Continued)

Study species	Field procedure	Observed impact on	Observed effect	Reference
African buffalo <i>Synacerus caffer</i>	Capture Chemical immobilizing Fitting radiocollars	Survival	No effect of capture on survival Long-term effects are unlikely No physical injury caused by marking	Oosthuizen et al. (2009)
Weddell seal <i>Leptonychotes weddelli</i>	Handling (anaesthesia + weighing + blood sampling)	Blood and faecal indicators of inflammation and stress Survival Migration Condition	No measurable effects of multiple anaesthesia events No acute impact of repeated handling Capture probability only slightly reduced by marking No significant differences in migration and condition after handling No injuries after handling	Mellish (2010) ^a
Monk seal <i>Monachus schauinslandi</i>	Handling (blood sampling + tagging + instrumentation with telemetry devices) vs. not handling		Capture probability not affected by duration of marking	Baker (2002)

^aDenotes studies where the effect of marking was not assessed.

in several clusters, at a density of 4–6 nest boxes per hectare. Data for this study were taken from the core area with approximately 200 nest boxes. Nest boxes were annually equipped with automatic transponder reading devices. The number varied during the study year (19 in 2007, 26 in 2008, 33 in 2009, and 33 in 2010). The reading device consisted of a circular antenna attached to the entrance hole of the nest box, an OEM decoder (LID 650, EID Aalten B.V. The Netherlands) and a 12V battery. Both the battery and the decoder were attached to the tree trunk approximately 4–5 m from the ground, and they were connected to the antenna by a cable. The antenna was equipped with an infrared movement detector. Any time a PIT-tagged animal entered or left the nest box, its unique code, the day and time were recorded to the memory of the reader.

Field Procedures

We checked the nest boxes for the presence of dormice on a semi-weekly basis from approximately the end of June till the end of October, 2007–2010. Prior to the end of June, the nest boxes were checked more often to study the nesting birds. On each control, a half of the nest boxes was randomly assigned to a control group and another one to a handled group. Control group animals were only remotely checked for their identity by a hand-held portable PIT-tag reader. These animals were not disturbed in any way in their nest boxes, and in subsequent analyses, they were treated as non-disturbed. All the other dormice were handled—captured, determined for their age, sex,

sexual activity and measured, so they were referred to as 'manipulated'. The dormice were captured manually with the aid of a leather glove. On the first encounter, each individual was marked (subcutaneously in the interscapular region) with a passive integrative transponder (Trovan Ltd., Douglas, UK, type ID 162 FDX-B, diameter 2 mm, length 11.5 mm). In this study, we included only those animals that had been marked prior to this study (in previous years). The age was estimated based on size, fur colour and the length of tibia (Vetinghoff-Riesch 1960; Schlund 1997). We recorded three age categories: juveniles (before first hibernation), yearlings (after first hibernation) and adults (after their second hibernation). The condition of sexual organs was ascertained. We classified males with developed tangible or visible testes and females with visibly perforated vulva, with signs of gestation or visible mammae as reproductively active. Each individual was put into a special cone-shaped cotton bag for easier handling and taking measurements (weighing and measuring the tibia length). We tried to minimize the handling to the shortest possible time, and after taking the measurements, the animals were immediately returned into their nest box. The time the animals were outside the nest box did not exceed 3 min. All field procedures were conducted during daytime hours. Afterwards, we observed the dormice activity based on the records from the automatic transponder reading devices attached to the nest boxes. The reading devices recorded the time of leaving (shortly after sunset) and entering (shortly prior to sunrise) the nest boxes by individual dormice.

Data Analyses

We assessed the potential disturbance effect of our field handling procedure on the dormice in two ways. First, we evaluated whether the procedure affected the decision of the animal to remain in the nest box for another day. As explanatory factors, we considered the effect of sexual activity (sexually active vs. quiescent), age (yearlings vs. adults; we do not consider juveniles in this study), sex, time of year (as there is pronounced seasonal pattern in nest-box occupancy, see Fig. 1), cumulative number of how many times a given animal was handled over the study period (to control for habituation) and manipulation/non-manipulation of the animals (manipulated animals were removed from the nest box and weighed, non-manipulated animals were remotely checked with a portable transponder reader). The response variable was a binary datum (dormice that remained in the nest box the next day after our visit vs. dormice which left the nest box). We used a generalized linear mixed-effects model (GLMM, binomial error, logit link function) with an animal identity as a random factor (random intercept, dispersion parameter 1.01, $n = 193$ observations of 80 individuals). Additionally, for those individuals that had not stayed in the nest box the day after our nest checks, we calculated how many days (return days) it took them

to return to their 'home' nest box (the nest box where they were repeatedly captured during the season). A linear mixed-effects model (LMM) with an animal identity as a random factor was used to analyse the variation in return days.

Second, we evaluated whether the procedure affected the timing of the initiation of the nocturnal activity (the time when the animals left their nest box). The response variable 'initiation of nocturnal activity' was defined as the difference between the time the animals left their den site on the day of nest-box checks and the time when they left their den on the day prior to the nest-box check date. As explanatory factors, we considered the effect of sexual activity, age, sex, date of the year and manipulation/non-manipulation of the animals. An LMM with an animal identity as a random factor was used to analyse the variation in the timing of nocturnal emergence ($n = 122$ observations of 80 individuals). Originally, we started with more complex models that involved only biologically relevant interactions. Non-significant terms were removed at $\alpha = 0.1$ from the model, stopping at the minimum adequate models. For focal variables 'handling', 'reproductive activity' and 'sex', we present the test statistics in all cases. These three variables were retained simultaneously in all final models. All analyses were run in SAS 9.2 (PROC GLIMMIX and MIXED, SAS Institute, Cary, NC, USA).

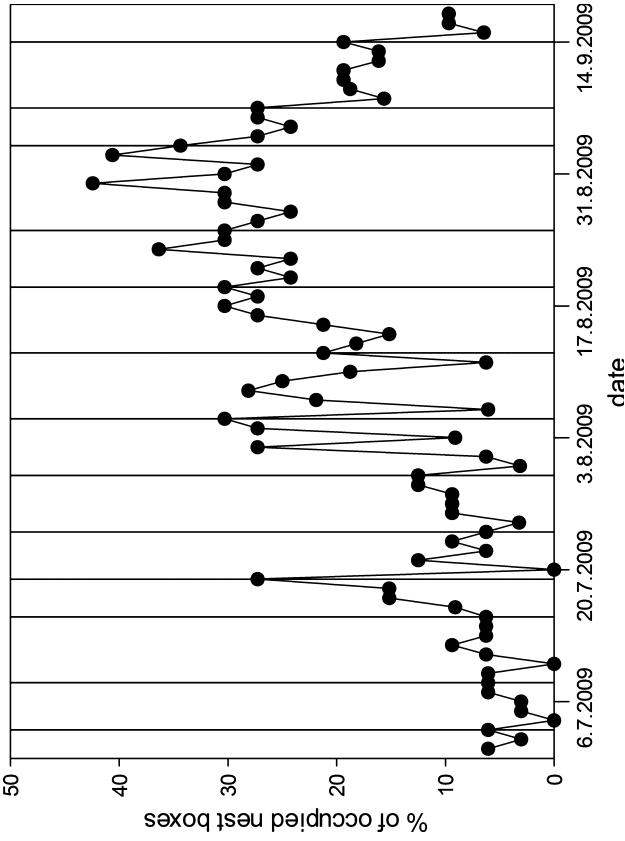


Fig. 1: An example of the seasonal pattern of daytime occupancy of nest boxes by edible dormice in 2009. Data are extracted from automatic recordings of PIT-tagged animals in 33 nest boxes equipped with reading devices. Note that only PIT-tagged animals are considered and that the true occupancy rates might be higher due to the presence of non-tagged animals within the study population. Horizontal bars denote days when all nest boxes were checked.

Results

Both male and female dormice that had been handled were less likely to stay in their nest box on the subsequent day compared with the control group ($F_{1,189} = 6.6$, $p = 0.011$; Fig. 2a). Furthermore, females were more likely to choose the same nest box for a subsequent day than males (effect of sex: $F_{1,61.1} = 7.1$, $p = 0.009$; Fig. 2b) and reproductively active animals remained more often in the nest box than reproductively quiescent individuals ($F_{1,86.9} = 4.2$, $p = 0.044$; Fig. 2c).

After our field work, those animals that had left the nest box on the next day returned to it after 3.8 ± 2.9 d ($\bar{x} \pm SD$, $n = 57$, range 1–15 d). Within this group of animals, there was no significant effect of handling (LMM on number of days to return into nest box; $F_{1,46.9} = 0.1$, $p = 0.716$) and sex ($F_{1,27.9} = 0.0$, $p = 0.971$) on the number of days that elapsed to the day of their return. Handled individuals returned after 4.1 ± 3.15 (n = 44) days, while those who were not handled after 2.9 ± 1.9 d (n = 15). Return days for males were 3.3 ± 3.1 (n = 27), while for females, they were 4.2 ± 2.7 (n = 30). Sexually active individuals returned into their den site significantly earlier (2.9 ± 1.9 d, n = 35) than quiescent individuals (5.3 ± 3.5 d, n = 23; $F_{1,27.6} = 6.5$, $p = 0.017$).

Handling dormice did not have a significant effect on the initiation of their nocturnal activity (GLMM, $F_{1,105} = 0.31$, $p = 0.575$). Initiation of nocturnal activity for handled animals 0.74 ± 14.5 min (n = 103) was not different from that of non-handled animals -0.07 ± 12.3 min (n = 68). None of the considered factors (age, sex and sexual activity) had a detectable effect on the initiation of the nocturnal activity.

Discussion

Our study revealed that the dormouse decision whether to remain in its den site for a subsequent day was influenced by the type of field procedure (manipulation having an adverse effect on nest-box occupancy), sex and sexual activity. We found that females were more likely to choose the same nest box for a subsequent day in contrast to males. Similarly, sexually active individuals remained more often in the den than sexually quiescent animals. These results fit nicely into the available theory. Females of mammalian species are well known to be more territorial than males (Ims 1987; Wolff 1993; Solomon & Keane 2007; Waterman 2007; Ściński & Borowski 2008). Hence, this territoriality along with smaller

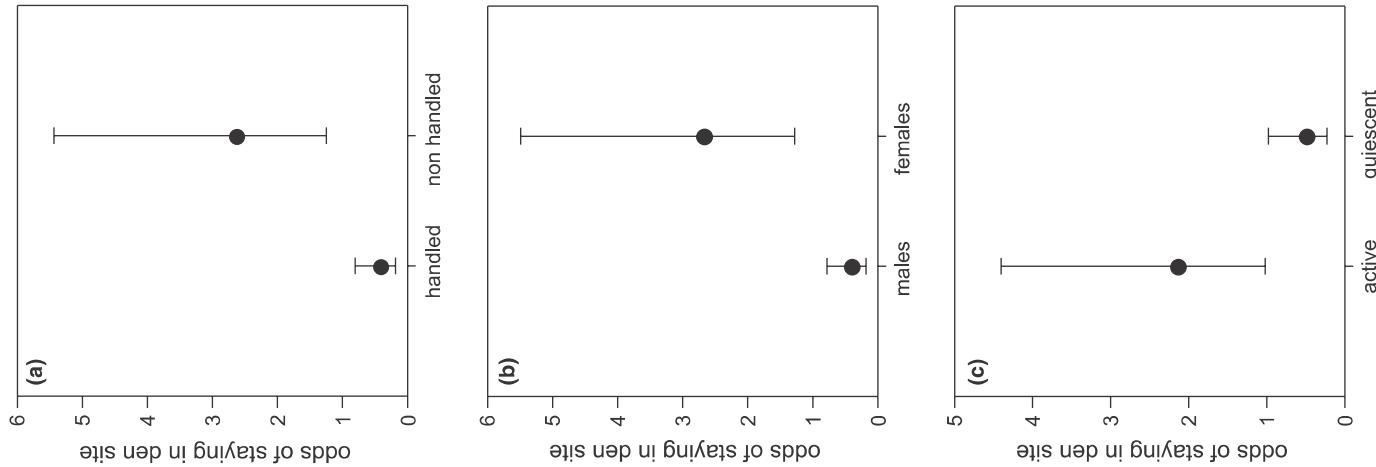


Fig. 2: Factors influencing the decision of edible dormice to use or to abandon daytime den sites (nest boxes) after researchers' visit. The response variable is the presence or absence of the animal on the subsequent day after our nest-box checks. (a) the effect of routine field handling protocol vs. remote controls (no disturbance); (b) differences between males and females; (c) differences between reproductively active vs. quiescent animals. Presented are $\bar{x} \pm 95\%$ CI of odds ratios from a generalized linear mixed model. Number of observations: 115 handled vs. 78 non-handled, 57 males vs. 136 females, and 131 sexually active vs. 62 quiescent animals.

home ranges imposes a limit for the female on the number of available cavities within her territory. This likely increases the willingness to risk and to defend a cavity in a given territory (Wolff 1993). Moreover, some of the females are bound to the nest boxes because they have to nurse their offspring in them.

Furthermore, we have found that sexually active animals, irrespective of their sex, were not affected by the manipulation and remained in the nest boxes more often than sexually quiescent individuals. Interestingly, sexually active individuals also returned more quickly to their den sites after they had left them following our nest-box checks. This pattern is likely to be a consequence of the fact that sexually active animals are known to take higher risks in predation and social conflicts (Waterman 2007).

Interestingly, at a population level, the recapture rates for edible dormice are much higher in reproductive (when seed masting occurs) than in non-reproductive years (Lehl et al. 2011). Here, we see that this also mirrors on an individual level when the reproductive status of an animal within a given field season affects its pattern of den site usage following our nest-box checks. Among other field studies on mammals, similar results of temporary emigration from a patch and a subsequent return were observed in roe deer and Eurasian lynx (Moa et al. 2001; Morellet et al. 2009).

The timing of nocturnal activity, that is, evening emergence from the nest box, was not affected by our field protocol. Originally, we thought that the level of disturbance to the animals by investigators' manipulation is similar to the threat the animals perceive when they encounter a natural predator. Available studies, performed in semi-natural settings, show mixed results on this issue. For example, Abramsky et al. (1996) have found that gerbils exposed to barn owl flights and owl hunger calls have responded by reducing their activity, but this response disappeared shortly after removing the source of risk and within the same night the gerbils' activity returned to its normal level. In contrast, Kotler et al. (1992) have shown that normal levels of activity appeared not until 1–5 or more nights after the removal of predators. Hence, we expected that if the dormice are under a tight diurnal schedule, they would time their emergence activity adaptively as a trade-off between the risk of predation (late emergence) and foraging needs (early emergence). Therefore, if our activity was perceived as a predator attack, one would expect that on the day of manipulation the dormice would delay their onset of nocturnal activity. However, we did not find any support for this hypothesis. It might be the case that

the length of the night is well over the foraging needs of dormice and in contrast to other rodents: they might not be under tight clock pressure. Edible dormice emerge from their dens on average 40 min after sunset at our study site (P. Adamík & A. Gazárková unpubl. data). Nevertheless, it is also possible that the emergence time in relation to our handling protocol and nest-box checks is an irrelevant variable for dormice and that they might put more weight into the decision of whether to stay or leave the den instead of the timing of leaving the den.

Some authors suggest that animals perceive humans as potential predators and respond accordingly to this (Frid & Dill 2002; Beale & Monaghan 2004). Given the design of our study, we cannot make any conclusions on the behavioural mechanisms behind the observed patterns of dormice behaviour. But certainly from what we can see, our field protocol temporarily affects the animals and for a few days they avoid the place where the manipulation was held.

From a methodological point of view if animals avoid their den sites for longer following a routinely practiced field protocol for small mammals, this could influence a series of parameters (e.g. in demographic studies or in estimates of animal abundance based on CMR data). The level of bias might depend on the level of territoriality of a given species. For example, territorial species (including the edible dormouse) that are live trapped for study are more likely to return to the same place again because of a defended resource in the centre of their territory. Another source of bias might be present due to animal personalities. Animals on the continuum of boldness-shyness might respond differently to our disturbance (e.g. Réale et al. 2000). In addition, it is possible that when a 'stressor' is predictable, it becomes less 'stressful' (Parmentier et al. 1998; Lindner & Fuelling 2002; Pearson et al. 2003; Fletcher & Boonstra 2006; but see also opposite results in Table 1). Simply, the animals might get habituated to the disturbance (Weiss 1970). If nest boxes are checked at frequent but predictable times, it might be better for the animals under study. But this does not seem to be the case for the edible dormouse as the number of handlings did have any explanatory power in our analyses. Given that in most cases dormice are studied in weekly or fortnight intervals (e.g. Lehl et al. 2011), and the drop in den occupancy is short lasting (see Fig. 1), we suggest that routine nest checks are unlikely to impair the reliability of the commonly practised capture-mark-recapture field protocol, which is also extensively used for other small mammals.

Acknowledgements

We are grateful to Lucie Škvářilová, Marcela Veselá and Zbyněk Škráček for their help with fieldwork. Two reviewers provided very valuable comments on the earlier version of this manuscript. Financial support was provided by Palacký University internal grants (IGA UP PFE_2013_007, 2012_021, 2011_012, 2010_027), Czech Science Foundation (206/07/0483) and Ministry of Education (MSM 6198959212). The permission to study dormice was issued by Krajský úřad Olomouckého kraje (KUOK 21797/2006 and KUOK 14798/2007). Field study protocols were approved by Ethical Committees of Palacký University (1/2008) and Ministry of Education (5525/2008-30).

Literature Cited

- Abramsky, Z., Strauss, E., Subach, A., Kotler, B. P. & Riechman, A. 1996: The effect of barn owls (*Tyto alba*) on the activity and microhabitat selection of *Gerbillus alleni* and *G. pyramidum*. *Oecologia* **105**, 313—319.
- Adamík, P. & Král, M. 2008a: Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *J. Zool.* **275**, 209—215.
- Adamík, P. & Král, M. 2008b: Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Giridae, Rodentia). *Acta Theriologica* **53**, 185—192.
- Ambrose, H. W. 1972: Effect of habitat familiarity and toe-clipping on rate of owl predation in *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mammal.* **53**, 909—912.
- Baker, J. D. 2002: Effects of research handling on the endangered Hawaiian monk seal. *Mar. Mammal Sci.* **18**, 500—512.
- Beale, C. M. & Monaghan, P. 2004: Human disturbance: people as predation-free predators? *J. Appl. Ecol.* **41**, 335—343.
- Bieber, C. 1998: Population dynamics, sexual activity, and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*). *J. Zool.* **244**, 223—229.
- Bieber, C. & Ruf, T. 2009: Habitat differences affect life history tactics of a pulsed resource consumer, the edible dormouse (*Glis glis*). *Popul. Ecol.* **51**, 481—492.
- Boonstra, R., Hubbs, A. H., Lacey, E. A. & McColl, C. J. 2001: Seasonal changes in glucocorticoid and testosterone concentrations in free-living arctic ground squirrels from the boreal forest of the Yukon. *Can. J. Zool.* **79**, 49—58.
- Bosson, C. O., Islam, Z. & Boonstra, R. 2012: The impact of live trapping and trap model on the stress profiles of North American red squirrel. *J. Zool.* **288**, 159—169.
- Braude, S. & Ciszek, D. 1998: Survival of naked mole-rats marked by implantable transponders and toe-clipping. *J. Mammal.* **79**, 360—363.
- Carlson, B. E. & Langkilde, T. 2013: A common marking technique affects tadpole behavior and risk of predation. *Ethology* **119**, 167—177.
- Casper, R. M. 2009: Guidelines for the instrumentation of wild birds and mammals. *Anim. Behav.* **78**, 1477—1483.
- Cattet, M., Boulangier, J., Stenhouse, G., Powell, R. A. & Reynolds-Hogland, M. J. 2008: An evaluation of long-term capture effects in Ursids: implications for wildlife welfare and research. *J. Mammal.* **89**, 973—990.
- Delehanty, B. & Boonstra, R. 2009: Impact of live trapping on stress profiles of Richardson's ground squirrel (*Spermophilus richardsonii*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **160**, 176—182.
- Fietz, J., Schlund, W., Dausmann, K., Regelmann, M. & Heldmaier, G. 2004: Energetic constraints on sexual activity in the male edible dormouse (*Glis glis*). *Oecologia* **138**, 202—209.
- Fietz, J., Pflug, M., Schlund, W. & Tataruch, F. 2005: Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *J. Comp. Physiol. B* **175**, 45—55.
- Fietz, J., Klose, S. M. & Kalko, E. K. V. 2010: Behavioural and physiological consequences of male reproductive trade-offs in edible dormice (*Glis glis*). *Naturwissenschaften* **97**, 883—890.
- Fisher, D. O. & Blomberg, S. P. 2009: Toe-clipping of juvenile small marsupials for ecological field research: no detectable negative effects on growth or survival. *Austral. Ecol.* **34**, 858—865.
- Fletcher, Q. E. & Boonstra, R. 2006: Impact of live trapping on the stress response of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*). *J. Zool.* **270**, 473—478.
- Frid, A. & Dill, L. M. 2002: Human caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conserv. Ecol.* **6**, 11.
- Gelling, M. 2009: Impact of trapping and handling on Leukocyte Coping Capacity in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) and wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Anim. Welf.* **18**, 1—7.
- Ginsberg, J. R., Alexander, K. A., Creel, S., Kat, P. W., McNutt, J. W. & Mills, M. G. L. 1995: Handling and survivorship of African wild dog (*Lycaon pictus*) in five ecosystems. *Conserv. Biol.* **9**, 665—674.
- Hoyle, S. D., Horsup, A. B., Johnson, C. N., Crossman, D. G. & McCallum, H. 1995: Live-trapping of the northern hairy-nosed wombat (*Lasiorhinus krefftii*): population size estimates and effects on individuals. *Wild. Res.* **22**, 741—755.
- Ibáñez-Álamo, J. D. & Soler, M. 2010: Investigator activities reduce nest predation in blackbirds *Turdus merula*. *J. Avian Biol.* **41**, 208—212.
- Ims, R. A. 1987: Male spacing systems in microtine rodents. *Am. Natural.* **130**, 475—484.
- Johannesen, E., Andreassen, H. P. & Særen, H. 1997: Effect of radiocollars on survival of root vole. *J. Mammal.* **78**, 638—642.

- Jureczsyn, M. & Zgrabczynska, E. 2007: Influence of population density and reproduction on space use and spatial relations in the edible dormouse. *Acta Theriologica* **52**, 181—188.
- Kager, T. & Fietz, J. 2009: Food availability in spring influences reproductive output in the seed-preying edible dormouse (*Glis glis*). *Can. J. Zool.* **87**, 555—565.
- Kaufman, G. A. & Kaufman, D. W. 1994: Changes in body mass related to capture in the prairie deer mouse (*Peromyscus maniculatus*). *J. Mammal.* **75**, 681—691.
- Kenagy, G. J. & Place, N. J. 2000: Seasonal changes in plasma glucocorticosteroids of free living female yellow-pine chipmunks: effects of reproduction and capture and handling. *Gen. Comp. Endocrinol.* **117**, 189—199.
- Kendall, W. L., Converse, S. J., Doherty, P. F., Naughton, M. B., Anders, A., Hines, J. E. & Flint, E. 2009: Sampling design considerations for demographic studies: a case of colonial seabirds. *Ecol. Appl.* **19**, 55—68.
- Koehler, D. K., Reynolds, T. D. & Anderson, S. H. 1987: Radio transmitter implants in 4 species of small mammals. *J. Wildl. Manag.* **51**, 105—108.
- Koprowski, J. L. 2002: Handling tree squirrels with a safe and efficient restraint. *Wildl. Soc. Bull.* **30**, 101—103.
- Korn, H. 1987: Effects of live-trapping and toe-clipping on body weight of European and African rodent species. *Oecologia* **71**, 597—600.
- Kotler, B. P., Blaustein, L. & Brown, J. S. 1992: Predator facilitation: the combined effect of snakes and owls on the foraging behavior of gerbils. *Ann. Zool. Fenn.* **29**, 199—206.
- Kryšťulek, B. 2010: *Glis glis*. *Mammal. Spec.* **42**, 195—206.
- Lebl, K., Bieber, C., Adamík, P., Fietz, J., Morris, P., Pilastro, A. & Ruf, T. 2011: Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. *Ecoigraphy* **34**, 683—692.
- Lindner, E. & Fuelling, O. 2002: Marking methods in small mammals: ear-tattoo as an alternative to toe-clipping. *J. Zool.* **256**, 159—163.
- Linhart, P., Fuchs, R., Poláková, S. & Slabbekoop, H. 2012: Once bitten twice shy: long-term behavioural changes caused by trapping experience in willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *J. Avian Biol.* **43**, 186—192.
- Lynn, S. E. & Porter, A. J. 2008: Trapping initiates stress response in breeding and non-breeding house sparrows *Passer domesticus*: implications for using unmonitored traps in field studies. *J. Avian Biol.* **39**, 87—94.
- McLaren, G. W., Macdonald, D. W., Georgiou, C., Mathews, F., Newman, C. & Mian, R. 2003: Leukocyte coping capacity: a novel technique for measuring the stress response in vertebrates. *Exp. Physiol.* **88**, 541—546.
- McMahon, C. R., Hindell, M. A. & Harcourt, R. G. 2012: Publish or perish: why it's important to publicise how, and if, research activities affect animals. *Wildl. Res.* **39**, 375—377.
- Mellish, J. E. 2010: A preliminary assessment of the impact of disturbance and handling on Weddell seals of McMurdo Sound, Antarctica. *Antarct. Sci.* **22**, 25—29.
- Moa, P., Negard, A., Overskaug, K. & Kvam, T. 2001: Possible effects of the capture event on subsequent space use of Eurasian lynx. *Wildl. Soc. Bull.* **29**, 86—90.
- Moore, T., de Tores, P. & Fleming, P. A. 2010: Detecting, but not affecting, nest-box occupancy. *Wildl. Res.* **37**, 240—248.
- Moorhouse, T. P. & MacDonald, D. W. 2005: Indirect negative impacts of radio-collaring: sex ratio variation in water voles. *J. Appl. Ecol.* **42**, 91—98.
- Morellet, N., Verheyden, H., Angibault, J. M., Cargnelutti, B., Louret, B. & Hewison, M. A. J. 2009: The effect of capture on ranging behaviour and activity of the European roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildl. Biol.* **15**, 278—287.
- Morris, P. A. 2008: Genus *Glis*. In: *Mammals of the British Isles*, 4th edn (Harris, S. & Yalden, D. W., eds). Mammal Society, Southampton, pp. 82—85.
- Morris, P. A. & Hoodless, A. 1992: Movements and hibernaculum site in the fat dormouse (*Glis glis*). *J. Zool.* **228**, 685—687.
- Morris, P. A. & Morris, M. J. 2010: A 13-year population study of the edible dormouse *Glis glis* in Britain. *Acta Theriologica* **55**, 279—288.
- Müller, C., Jenni-Eiermann, S., Blondel, J., Perret, P., Caro, S. P., Lambrechts, M. & Jenni, L. 2006: Effect of human presence and handling on circulating corticosterone levels in breeding blue tits (*Parus caeruleus*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **148**, 163—171.
- Murray, D. L. & Fuller, M. R. 2000: A critical review of the effects of marking on the biology of vertebrates. In *Research Techniques in Animal Biology: Controversies and Consequences*. (Boitani, L., Fuller, T. K., eds). Columbia Univ. Press, New York, pp. 15—64.
- Oosthuizen, W. C., Cross, P. C., Bowers, J. A., Hay, C., Ebinger, M. R., Buss, P., Hofmeyr, M. & Cameron, E. Z. 2009: Effects of chemical immobilization on survival of African Buffalo in the Kruger National Park. *J. Wildl. Manag.* **73**, 149—153.
- Parmenter, C. A., Yates, T. L., Parmenter, R. R., Mills, J. N., Childs, J. E., Campbell, M. L., Dunnun, J. L. & Milner, J. 1998: Small mammal survival and trapability in mark-recapture monitoring programs for hantavirus. *J. Wildl. Dis.* **34**, 1—12.
- Pavone, L. V. & Boonstra, R. 1985: The effects of toe clipping on the survival of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*). *J. Zool.* **63**, 499—501.
- Pearson, E., Ortega, Y. K. & Ruggiero, L. F. 2003: Trap-induced mass declines in small mammals: mass as a population index. *J. Wildl. Manag.* **67**, 684—691.
- Petit, S., Waudby, H. P., Walker, A. T., Zanker, R. & Rau, G. 2012: A non-mutilating method for marking small wild mammals and reptiles. *Aust. J. Zool.* **60**, 64—71.

- Pilastro, A., Missaglia, E. & Marin, G. 1996: Age-related reproductive success in solitarily and communally nesting female dormice (*Glis glis*). *J. Zool.* **239**, 601–608.
- Pilastro, A., Tavecchia, G. & Marin, G. 2003: Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology* **84**, 1784–1792.
- Réale, D., Gallant, B. Y., Leblanc, M. & Festa-Bianchet, M. 2000: Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Anim. Behav.* **60**, 589–597.
- Robert-Coudert, Y., Beaulieu, M., Hanuse, N. & Kato, A. 2009: Diving into the world of biologging. *Endang. Spec. Res.* **10**, 21–27.
- Ruf, T., Fietz, J., Schlund, W. & Bieber, C. 2006: High survival in poor years: life history tactics adapted to mast seeding in the edible dormouse. *Ecology* **87**, 372–381.
- Saraux, C., Le Bohec, C., Durant, J. M., Viblanc, V. A., Gauthier-Clerc, M., Beaune, D., Park, Y. H., Yoccoz, N. G., Stenseth, N. C. & Le Maho, Y. 2011: Reliability of flipper banded penguins as indicators of climate change. *Nature* **469**, 203–206.
- Schlund, W. 1997: Die Tibialänge als Maß für Körpergröße und als Hilfsmittel zur Altersbestimmung bei Siebenschläfern (*Myoxus glis* L.). *Zeitschrift für Säugetierkunde* **62**, 187–190.
- Schlund, W., Scharfe, F. & Ganzhorn, J. U. 2002: Long-term comparison of food availability and reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *Mammal. Biol.* **67**, 219–232.
- Schooley, R. L., van Horne, B. & Burnham, K. P. 1993: Passive integrated transponders for marking free-ranging Townsend's Ground Squirrels. *J. Mammal.* **74**, 480–484.
- Ściński, M. & Borowski, Z. 2008: Spatial organization of the fat dormouse (*Glis glis*) in an oak-hornbeam forest during the mating and post-mating season. *Mammal. Biol.* **73**, 119–127.
- Sharpe, F., Bolton, M., Sheldon, R. & Ratcliffe, N. 2009: Effects of color banding, radio tagging, and repeated handling on the condition and survival of Lapwing chicks and consequences for estimates of breeding productivity. *J. Field Ornithol.* **80**, 101–110.
- Sikes, R. S. & Gannon, W. L. 2011: The animal care and use committee of the American society of mammalogists. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild animals in research. *J. Mammal.* **92**, 235–253.
- Slade, N. A. 1991: Loss of body mass associated with capture of *Sigmodon* and *Microtus* from northeastern Kansas. *J. Mammal.* **72**, 171–176.
- Solomon, N. G. & Keane, B. 2007: Reproductive strategies in female rodents. In: *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective* (Wolf, J. O. & Sherman, P. W., eds). Univ. of Chicago Press, Chicago, pp. 42–56.
- Suazo, A. A. & Delong, A. T. 2007: Responses of old-field mice (*Peromyscus polionotus*) to consecutive days of live trapping. *Am. Mid. Nat.* **158**, 395–402.
- Vietinghoff-Riesch, A. 1960: Der Siebenschläfer (*Glis glis* L.). Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Waterman, J. 2007: Male mating strategies in rodents. In: *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective* (Wolf, J. O. & Sherman, P. W., eds). Univ. of Chicago Press, Chicago, pp. 27–41.
- Weidinger, K. 2008: Nest monitoring does not increase nest predation in open-nesting songbirds: inference from continuous nest-survival data. *Auk* **125**, 859–868.
- Weiss, J. M. 1970: Somatic effects of predictable and unpredictable shock. *Psychosom. Med.* **32**, 397–408.
- Wilson, R. P. & McMahon, C. R. 2006: Measuring devices on wild animals: what constitutes acceptable practice? *Front. Ecol. Environ.* **4**, 147–154.
- Wolff, J. O. 1993: Why are female small mammals territorial? *Oikos* **68**, 364–370.
- Wood, M. D. & Slade, N. A. 1990: Comparison of ear-tagging and toe-clipping in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *J. Mammal.* **71**, 252–255.

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

KATEDRA ZOOLOGIE A ORNITOLOGICKÁ LABORATOŘ



Vybrané aspekty životní historie plcha velkého (*Glis glis*)

Anežka Holcová Gazáková

AUTOREFERÁT

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Olomouc 2019

Autor: Anežka Holcová Gazáková

Studijní program: P1527 Biologie

Studijní obor: Zoologie

Název práce: Vybrané aspekty životní historie plcha velkého (*Glis glis*).

Školitel: Mgr. Peter Adamík Ph.D.

Oponenti:

Obhajoba disertační práce se koná dne..... v..... na učebně číslo.....
Katedry zoologie a ornitologické laboratoře, Přírodovědecké fakulty Univerzity
Palackého, 17 listopadu 50, Olomouc.

Uložení práce: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta
Univerzity Palackého v Olomouci.

Abstrakt:

Plch velký (*Glis glis*) je obligátně hibernující, noční, arborikolní hlodavec obývající listnaté a smíšené lesy mírného pásma. Z hlediska své životní historie se dá z mnoha důvodů považovat za unikátní druh hlodavce. Má dlouhou hibernaci, s tím spojenou krátkou aktivní sezónou, pozdní nástup reprodukce, dlouhou délku dožití a vysokou míru přežívání. V závislosti na dostupnosti potravy prodělává velké fluktuace v rozmnožování. A ačkoli je plch velký dlouhodobě objektem zájmu člověka, je toho o něm velmi málo známo.

V předložené disertační práci byly studovány vybrané a málo prozkoumané aspekty životní historie plcha velkého. Byly také zaznamenány veškeré abnormality týkající se např. vzhledu či života plcha. Po velmi zajímavém recentním nálezu dvou flavisticky zbarvených jedinců, byly přezkoumány všechny dostupné záznamy (11,000) aberantně zbarvených jedinců v oblasti Evropy a Asie. Vyjma flavistických nálezů, byly nalezeny další 4 barevné varianty – melanické, albino, isabelické a s bílými pruhy v oblasti ocasu.

Jedním ze zkoumaných aspektů životní historie plcha velkého je časování vrhů v době reprodukce. Plch velký je reprodukčně závislý na plození buků, dubů a habrů. V letech, kdy stromy neplodí semena, nevstupuje do reprodukce a přeskakuje ji. Má krátkou aktivní sezónu a reprodukce je zahájena poměrně pozdě. Mláďata se rodí nejčastěji na začátku srpna a jsou kojena zhruba jeden měsíc. Po odstavení jsou pod velkým tlakem, potřebují za velmi krátkou dobu získat dostatečné množství zásob potřebných k přežití hibernace, kterou zahajují koncem září a v průběhu října. Právě i z tohoto důvodu rodí samice plcha velkého pouze jedenkrát do roka. Práce popisuje časování vrhů v České republice a dva zajímavé případy, kdy samice porodily dvakrát za sezónu. V obou případech šlo o samice, které časovaly první vrhy brzy na začátku sezóny a v průběhu laktace o mláďata přišly. Přestože druhý (náhradní) vrh porodily značně pozdě v průběhu sezóny, mláďata úspěšně odstavily. Další velmi málo prozkoumanou problematikou, kterou se zabývala tato práce, je časování noční aktivity. Časování noční aktivity bylo zaznamenáváno neinvazivní metodou automatických monitorovacích zařízení v průběhu tří let vždy během celé sezóny a zaznamenáno bylo více než tisíc záznamů 101 individuálně značených jedinců, jejich vylézání a zalézání do budky, kterou využívali k přespávání. Bylo zjištěno, že jedinci svou aktivitou kopírují sezonné průběh fotoperiody, jehož pozitivně ovlivňuje fáze měsíce, oblačnost, rychlosť větru a sexuální aktivita. Jedinci, kteří nevstupovali do reprodukce, měli kratší noční aktivitu. Překvapivě měsíční fáze oproti jiným hlodavcům ovlivňovala plcha velkého pozitivně. Za větší intenzity měsíčního svitu prodlužoval aktivitu strávenou mimo úkryt (budku). Vliv teploty, srážek na časování noční aktivity plcha nebyl prokázán. Nakonec, práce objasňuje téma odpovídající spíše na metodické otázky. Manipulace s volně žijícími zvířaty podléhá mnoha pravidlům. Každý výzkumník by se měl snažit manipulací co nejméně zasahovat nejen do života zkoumaných druhů, aby neovlivňoval jejich chování a tím pracovní protokol. Je důležité vědět, jak živočichové reagují na běžné pracovní postupy výzkumníků a jak může svým zásahem výzkumník zatížit pracovní protokol vzorkovací chybou. Chování a pohyb individuálně značených jedinců plcha velkého po manipulaci výzkumníky bylo sledováno pomocí automatických monitorovacích zařízení, jimž byly opatřeny budky. Bylo pozorováno především započetí noční aktivity, celkový vzorec obsazenosti budek bezprostředně po manipulaci, rozdíly v chování mezi samci, samicemi, pohlavně aktivními a neaktivními jedinci. Bylo zjištěno, že manipulace neměla prokazatelný

vliv na zahájení noční aktivity. Zvířata byla negativně ovlivněna pouze několik dní (3-5 dní) bezprostředně po manipulaci, přičemž v budec s nejvyšší ochotou setrvávali pohlavně aktivní samice. Z dlouhodobějšího hlediska nebyl prokázán negativní vliv. Z uvedeného vyplývá, že týdenní nebo dvoutýdenní kontroly nejsou zatíženy chybou.

Klíčová slova: plch velký, aberantní zbarvení, flavistické zbarvení, časování vrhů, časování noční aktivity, manipulace

Abstract:

The edible dormouse is an arboreal, nocturnal and an obligate hibernator, who lives in deciduous mixed forests of the temperate zone. It has several unusual life history traits among rodents: exceptionally long hibernation and thus relatively short activity season, late timing of reproduction, long life span and high survival rate. It has large fluctuations in reproduction, which depends on food availability and in non-masting years the entire population can skip reproduction. While the edible dormouse has been for long time an object of human interest, we still have considerable gaps in knowledge about it.

In my Ph.D. thesis I present selected and little explored aspects of the life history of the species. I collated all abnormalities related to the fur appearance of the edible. After an encounter of two flavistic individuals, all available records (11,000) of aberrantly colored individuals in Europe and Asia were reviewed. Together there were five colour variants recorded—flavistic, melanistic, albino, isabellinus and individuals with white tail stripes. Surprisingly very little is known about the timing of breeding, one of the key life history traits. During masting years there is relatively a short time window for reproduction. Young are born mostly in early August and are weaned after about one month. There is strong time pressure to get sufficient body mass necessary for hibernation after weaning. The young-of-the-year enter hibernation from late September till October. This could be the reason, why females produce only one litter per season. I present data on timing of breeding in a population from the Czech Republic and report on two interesting cases when the female produced two litters per season. Both cases were very early breeding females which lost their first litter during suckling. The second (replacement) litters were born late in the season and nevertheless were successfully weaned. In the next chapter I describe the seasonal patterns of timing of nocturnal activity the edible dormouse. The timing of activity was recorded by non-invasive automatic monitoring devices. During three years we obtained over a thousand records on 101 individually marked individuals of their timing of evening emergence and morning immerscence from nest boxes which they regularly used as daytime den sites. Activity patterns were best explained by the seasonal progress of photoperiod, followed by weaker positive effects of moon phase, cloud cover, wind speed and sexual activity. Dormice that skipped reproduction had shorter nocturnal activity. Contrary to most studies on rodents, moon phase had positive effect on the length of nocturnal activity and emergence or immerscence behaviour.

The last chapter of my thesis is more of a methodological approach. Handling of animals for data collection is a common practice. While certainly every researcher is trying to manipulate with the studied animals as little and as quick as possible, we know little how the handling

modifies behaviour of the animals. Again with the use of automatic monitoring devices we recorded attendance of nest boxes by individually marked dormice, immediately after our routine handling procedures. We found that handling had a negative effect on short-term den use. Females and sexually active individuals were more likely to spend the following day in the nest box. However, handling did not have a significant effect on timing of nocturnal activity. Our findings suggest that manipulation by researchers can modify certain aspects of animal behaviour, but this effect is likely to be short term and cannot impair the routinely practiced capture-mark-recapture field protocols.

Keywords: edible dormouse, anomalous coat colour, flavism, timing of breeding, timing of nocturnal activity, manipulation, handling

Obsah

1. Seznam přiložených příspěvků.....	1
2. Úvod.....	2
3. Cíle práce.....	3
4. Obecná charakteristika druhu.....	4
4.1. Popis druhu.....	4
4.2. Geografický výskyt.....	5
4.3. Popis průběhu sezóny.....	6
5. Časování noční aktivity plcha velkého.....	7
6. Reprodukce	10
7. Závěr.....	16
8. Seznam literatury.....	18
Curriculum vitae – Anežka Holcová.....	29

1. Seznam přiložených příspěvků

Příspěvek I.

Holcová Gazárková, A., Kryštufek, B. and Adamík, P. 2016. Anomalous coat in the fat dormouse (*Glis glis*): a review with new records. *Mammalia* 81(6) 595-600.

Příspěvek II.

Holcová Gazárková, A. and Adamík, P. 2016. Timing of breeding and second litters in edible dormouse (*Glis glis*). *Folia Zoologica* 65(2), 164-167.

Příspěvek III.

Gazárková, A. and Adamík, P. Photoperiod, moonlight and weather effects on seasonal timing of nocturnal activity in an arboreal rodent, the edible dormouse. Submitted manuscript.

Příspěvek IV.

Kukalová, M., Gazárková, A. and Adamík, P. 2013. Should I stay or should I go? The influence of handling by researchers on den use in an arboreal nocturnal rodent. *Ethology* 119(10), 848-859.

2. Úvod

Plch velký (*Glis glis*, Linnaeus, 1766) je obligátně hibernující, noční, arborikolní hlodavec, který obývá listnaté a smíšené lesy mírného pásma. V závislosti na dostupnosti potravy prodělává velké fluktuace v rozmnožování. Z hlediska své životní historie se dá z mnoha důvodů považovat za unikátní druh nejen mezi plchovitými, ale mezi drobnými hlodavci vůbec. Vymyká se neobvykle dlouhou hibernaci (Hoelzl et al. 2015), velmi krátkou aktivní sezónou a v případě reprodukční sezóny pozdním nástupem reprodukce (Bieber 1997, 1998, Schlund 2002, Burgess et al. 2003, Kryštufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003, Fietz et al. 2005, Ruf et al. 2006, Bieber a Ruf 2009, Lebl et al. 2011 a **Příspěvek III**). Oproti jiným drobným hlodavcům má dlouhou délku života a vysokou míru přežívání (Lebl et al. 2011). Dlouhá délka života je způsobena denním torporem, letní dormancí (Bieber a Ruf 2009) a hibernací. V těchto obdobích jedinci šetří metabolismus a vyhýbají se případné predaci (Bieber a Ruf 2009, Wilz 2000, Turbill 2011, Bieber et al. 2014, Hoelzl et al. 2015). Lebl et al. (2011) právě v době hibernace zaznamenali největší pravděpodobnost přežívání. Další přičinou dlouhé délky života je nižší míra reprodukce (Lebl et al. 2011). V letech, kdy je nedostatek potravy, přeskakuje reprodukci a snižuje aktivitu (Morris 1997, Bieber 1997, 1998, Schlund 2002, Burgess et al. 2003, Kryštufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003, Fietz et al. 2005, Ruf et al. 2006, Bieber a Ruf 2009, Lebl et al. 2011). V tuto dobu má významně vyšší pravděpodobnost přežívání (Lebl et al. 2011). Na rozdíl od jiných drobných hlodavců, jejichž samice mají několik vrhů za sezónu (Finn 1963, Tkadlec a Krejčová 2001), má, a to jen v případě reprodukční sezóny, většina samic plcha velkého pouze jeden vrh. Některé samice rodí jenom jedenkrát za život (Kager a Fietz 2009).

Mnohé druhy plchů jsou omnivorní či dokonce karnivorní (Gil-Delgado et al. 2010, Nowakowski et al. 2006, Nowakowski a Godlewski 2006, Holíšová 1968). Avšak plch velký se chová jako typický semenný predátor, který je plně závislý na semenných letech dubů, buků a habrů, s nimiž synchronizuje reprodukci (Morris 1997, Bieber 1997, 1998, Schlund 2002, Burgess et al. 2003, Kryštufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003, Fietz et al. 2005, Ruf et al. 2006, Bieber a Ruf 2009, Lebl et al. 2011).

Unikátní životní strategie plcha velkého zaujaly řadu vědeckých týmů už v minulosti. Již Aristoteles píše o jeho přibírání na váze (Kryštufek 2007) a povědomí o jeho fyziologických a behaviorálních adaptacích využívali lidé už za starého Říma. Podobně jako je v současnosti skladováno maso v lednici, uchovávali Římané plchy ve stavu strnulosti ve studených sklepeních. V době nedostatku, je umístili do hliněných dóz s otvory tzv. glirálií, kde je vykrmili, poté je utopili a následně zkonzumovali (Morris 2004, Kryštufek 2007). Lov plcha má dodnes velkou tradici ve Slovensku. Lovná sezóna zde začíná v srpnu, tedy v období před hibernací. Slovinci konzumují plší pečinky na několik způsobů, z tuku vytvářejí léčebné masti a kožešinu využívají např. k šití čepic s názvem plchouka, (Kryštufek 2007).

3. Cíle práce

Jak již bylo zmíněno, je plch velký dlouhodobě objektem zájmu mnoha výzkumníků, jeho životní strategie nejsou vzhledem k jeho nočnímu a stromovému způsobu života z daleka objasněny. Plch velký je, jak bylo psáno v úvodu, zajímavý krátkou aktivní sezónou a krátkým obdobím reprodukce. O reprodukci a jejím časování je jen velmi málo známo. Hlavními cíli práce bylo tedy sesbírat, analyzovat a objasnit data k přiblížení problematiky časování reprodukce plcha velkého.

Další neobjasněnou problematikou je časování noční aktivity. Časování noční aktivity bylo a dodnes často je studováno v laboratorních podmínkách. Některé studie se zabývali srovnáním časování noční aktivity ve volné přírodě a v laboratorních podmínkách a dospěli ke zcela odlišným výsledkům (Gattermann 2008, Di Blanco et al. 2016). Z hlediska životní historie plcha velkého je nutné znát podrobnosti o faktorech, které noční aktivitu ovlivňují a studovat je právě ve volné přírodě. Mým cílem bylo sesbírat a analyzovat potřebná data k objasnění časování noční aktivity. Zjistit jak je ovlivněno sezónním postupem fotoperiody, měsíčním svitem a faktory počasí. Analyzovat, které skupiny jsou zmíněnými faktory nejvíce ovlivněny a v jakém období aktivní sezóny.

Manipulace s volně žijícími zvířaty v terénu vždy podléhá mnoha pravidlům. Každý výzkumník by se měl snažit manipulací co nejméně zasahovat nejen do života zkoumaných druhů, ale i do pracovního protokolu, kde ale existují hranice? Který zásah je ještě „únosný“ a který ovlivní zvířata natolik, že to může mít negativní dopad na interpretaci dat? Dalším cílem mé práce bylo zjistit, jak rutinní manipulace s jedinci plcha velkého ovlivňuje jeho pobytovou aktivitu.

4. Obecná charakteristika druhu

Plch velký je největší druh plcha, jehož délka těla činí 120-180 mm, přičemž celková délka zvířete včetně ocasu dosahuje až 320 mm a váha se pohybuje od 90 g do 250 g (Kryštufek 2001). Typické zbarvení plcha je šedé až šedohnědé v horních partiích těla včetně hlavy a ocasu, zbarvení spodní části těla až ke končetinám je bělavé či lehce nažloutlé. Plch velký má černě olemované okolí očí a tmavě zbarvený čenich. Zbarvení oční duhovky je černé. Ušní boltce jsou kulaté zaoblené a bez srsti (Kryštufek 2010). Melanistické, albinistické, flavistické a isabelistické aberantní zbarvení bylo popsáno u jedinců odchycených ve Slovensku a v České republice (Kryštufek 2010, **Příspěvek I**). Plch velký má dlouhý (délka se pohybuje okolo 150 mm) a velmi huňatý (ze spodní strany s absencí dlouhých chlupů) ocas, jež mu umožňuje manévrovat a vyvažovat rovnováhu při pohybu v keřovém a stromovém patře. Kůže na ocase plcha je při chycení lehce stáhnutelná, což zvyšuje pravděpodobnost úniku případnému predátorovi (Kryštufek 2010).

Plch velký (respektive celá skupina plchovití) je mimo jiné charakteristický absencí céka (Storch 1978), a proto by u něj mělo docházet k horšímu zpracování celulózní potravy. Mnoho příbuzných druhů plcha velkého je prokazatelně omnivorních či karnivorních. Například plch zahradní (*Eliomys quercinus*), plch lesní (*Dryomys nitedula*) a plch africký

(*Graphiurus murinus*) se živí převážně živočišnou potravou (Juškaitis a Baltrūnaitė 2013, Nowakowski et al. 2006, Nowakowski a Godlewska, Holišová 1968). Juškaitis (2007) a Juškaitis a Baltrūnaitė (2013) u plšíka lískového (*Muscardinus avellanarius*) uvádí, že je převážně herbivorní. Živočišná potrava hraje významnější roli pozdě na jaře a brzy v létě, nebo v prostředí, které není optimální potravní nabídkou. U plcha velkého Holišová (1968) zjistila v potravním spektru převahu rostlinné potravy, živočišná potrava byla přijímána v menší míře. Adamík a Král (2008a, 2008b) uvádějí, že je plch velký v období ukončení hibernace významným ptačím predátorem. Vysvětlují to synchronizací ptačího hnízdění a ukončení plší hibernace z důvodu klimatických změn. Stále platí, že vstup do reprodukce plcha velkého je vázán na produkci semen buků, dubů, popřípadě a právě pozdní nástup této potravy v sezóně může zodpovídat za krátké reprodukční období a pozdní vstup do reprodukce **Příspěvek II.** Juškaitis et al. (2015) a Vehnik (2019) studující periferní populace plcha velkého uvádí, že plch je schopen nahrazovat olejnata semena např. semeny břízy, tato potrava však není považována za optimální. Plch velký pohlavně dospívá po první hibernaci (Koenig 1960, Vietinghoff-Riesch 1960). Mezi pohlavními nebyl pozorován sexuální dimorfismus (Kryštufek 2001). Samice mají v době rozmnožování nejčastěji 12 bradavek, byly však pozorovány i asymetricky párové bradavky (Kryštufek 2004).

5. Časování noční aktivity plcha velkého

Vzorce chování živočichů jsou často ovlivněny různými fyziologickými, sociálními a ekologickými faktory. Jedinci využívají těchto faktorů k optimalizaci reprodukčního úspěchu. Aktivitu využívají k uspokojování potřeb nezbytných pro přežití: vyhledávají potravu, partnera, teritoriální druhy obraňují teritorium, přičemž v průběhu aktivního období jsou vystaveni riziku predace. Obzvláště drobní savci s vysokým metabolismem, jsou pod velkým predáčním tlakem, protože jsou nutni trávit delší dobu vyhledáváním a příjemem potravy mimo úkryt. Často balancují mezi rozporuplnými potřebami a přizpůsobují aktivitu době, kdy je predáční riziko minimální.

Volbou doby aktivity v průběhu dne se zvýšata vyhnout určitému spektru predátorů a mohou tak snížit predáční tlak (Halle a Stenseth 2000). V případě plcha velkého jde o noční aktivitu, jež může souviset se snahou vyhnout se především denním a soumráčným predátorům (Halle a Stenseth 2000, Paise a Vieira 2006, Theis et al. 2006, Everts et al. 2004, White a Geluso 2007 a Reichard et al. 2009, Gerkema 2013, **Příspěvek III**). Rodolfi (1994) pozoroval u plcha velkého i krátkou sezonné soumráčnou aktivitu. V průběhu měsíce června a srpna zaznamenal ukončení noční aktivity cca hodinu po východu slunce. Výzkum probíhal na okraji obytných oblastí v potravně suboptimálních podmínkách, což mohlo vyvolat změnu v chování jedinců a posunout časování noční aktivity. Také zvolená metodika, mapování noční aktivity pomocí volání plchů, je pro zjištění časování noční aktivity nepřesná, nevypovídající o množství jedinců, jejich věku, kondici, pohlaví či pohlavní aktivitě. Z výsledků **Příspěvku III** je patrné, že plch velký v průběhu celé výzkumné periody vykazoval striktně noční aktivitu.

Nejvýznamnějším abiotickým faktorem, který ovlivňuje noční aktivitu plcha velkého, je sezonné průběh fotoperiody doprovázený slabě positivním vlivem měsíčního svitu,

oblačnosti a silou větru. Bright et al. (1996) uvádí, že časování noční aktivity plšíka lískového kromě fotoperiody výrazně ovlivňuje také teplota a srážky. Vyšší teplota okolního prostředí prodlužuje noční aktivitu, naopak déšť noční aktivitu redukuje. Výsledy studie **Příspěvek III** nepotvrzují ani vliv teploty, a ani srážek, je nutné brát v potaz odlišné klima krajiny, kde studie probíhala (britské ostrovní klima je odlišné kontinentálnímu českému). Plšík lískový také je znatelně menší než plch velký, jeho náklady na termoregulaci jsou vyšší, a tudíž může být více ovlivněn teplotou okolního prostředí, či srážkami.

O'Farrell (1974), Vickery a Bider (1981), Price et al. (1984), Kotler et al. (2010), Hemami et al. (2011) a Upham and Hafner (2013), uvádějí, že noční aktivita drobných hlodavců je silně negativně ovlivněna měsíčním svitem. Toto chování vysvětlují jako snahu eliminovat predáční riziko, což vypovídá tzv. predation risk hypothesis. Naopak Wright (1981) a Donati a Borgognini-Tarli (2006) studující primáty tvrdí, že tyto druhy byly měsíčním svitem ovlivněny pozitivně. Za vyšší intenzity měsíčního světla jsou sice dobře viděni případným predátorem, zároveň sami dobře vidí a tak se mohou případné predaci lépe vyhnout. Prugh a Golden (2014) ve sté metaanalýze přicházejí s komplexním vysvětlením. Tvrdí, že predátoři a živočichové, kteří se orientují vizuálně, za měsíčního světla aktivitu zvyšují (sami dobře vidí), na rozdíl od nich živočichové, kteří se orientují čichem, sluchem či pomocí echolokace svou aktivitu za měsíčního světla výrazně snižují. Vzhledem k velmi velkým, do přední části hlavy postaveným očím, je možné se domnívat, že se plch velký orientuje při noční aktivitě i vizuálně (Kryštufek 2007, 2010). Toto vede k hypotéze, že bude za vyšší intenzity měsíčního světla zvyšovat aktivitu, což bylo potvrzeno **Příspěvek III**. Bright et al. 1996 studující plšíka však ovlivnění měsíčním svitem nepotvrzují. Argumentují tím, že zvířata pohybující se v hustém zápoji vegetace měsíčním svitem ovlivněna nejsou. Toto vysvětlení ale vyvrací Prugh and Golden (2014).

O'Farrell (1974), Vickery and Bider (1981), Orrock et al. (2004) a Orrock and Danielson (2009) a **Příspěvek III** popisují pozitivní vliv oblačnosti na noční aktivitu hlodavců. Autoři toto chování vysvětlují jako adaptaci na vyhnutí se predátorovi, který využívá vizuální detekce k predaci. Wróbel and Bogdziewicz (2015) potvrdili zvýšenou aktivitu u myšice, ale u norníka vliv nepozorovali, ten naopak zvyšoval aktivitu za čisté oblohy a za jasného úplňku. Plch velký prodlužoval noční aktivitu za úplňku a zároveň prodlužoval aktivitu za oblačné noci. Zprvu se toto chování může jevit jako protichůdné, zároveň však nesrovnatelné. Hodnotit zrakové vnímání plcha pohledem člověka, je velmi těžké, lidské a plší vizuální schopnosti se přeci jen liší. Lze předpokládat, že důvodem dřívější aktivity při oblačnosti je nástup dřívějšího setmění **Příspěvek III**.

Noční aktivita plcha velkého nebyla z dlouhodobého hlediska ovlivněna ani samotnou manipulací se zvířaty v průběhu dne. Manipulace s jedinci negativně ovlivňovala jejich chování pouze z krátkodobého hlediska (3-5 dní). Z toho vyplývá, že týdenní nebo dvoutýdenní kontroly nejsou zatíženy chybou. Pro kontrolu korektnosti výzkumu byla provedena analýza, která potvrdila, že manipulace s jedinci nijak neovlivňuje ani tzv. capture-mark-recapture protokol, ani samotná zvířata a ani dobu kdy zvířata budky opouštějí tedy ani časování noční aktivity. Samice, jež jsou teritoriální a pohlavně aktivní jedinci se do budek vraceli dříve a ochotněji **Příspěvek IV**.

Biotickým faktorem, jenž ovlivňuje noční aktivitu, je sexuální aktivita jedinců. Pohlavně aktivní samci jsou v červnu pod velkým tlakem, vyhledávají samice, zároveň potřebují pokrýt velké energetické požadavky nutné k reprodukci, a proto prodlužují dobu strávenou mimo úkryt. Pohlavně aktivní samice prodlužují noční aktivitu nejvíce v období gravidity a laktace, protože potřebují pokrýt velké energetické náklady spojené s reprodukcí **Příspěvek III**. Toto potvrzuje Everts et al. (2004) se studii na syslovi obecném. Pettitt et al. (2008) studující sysla a Sikes (1995) studující křečka tvrdí, že kojící samice tráví 2x delší čas příjemem potravy, než samice bez laktace. Obě pohlaví volí mezi dobou strávenou mimo úkryt, aby byly pokryty potřeby spojené s reprodukcí (tím se vystavují vyššímu predačnímu riziku) a setrváním v úkrytu, kde je predační riziko mnohem nižší **Příspěvek III**.

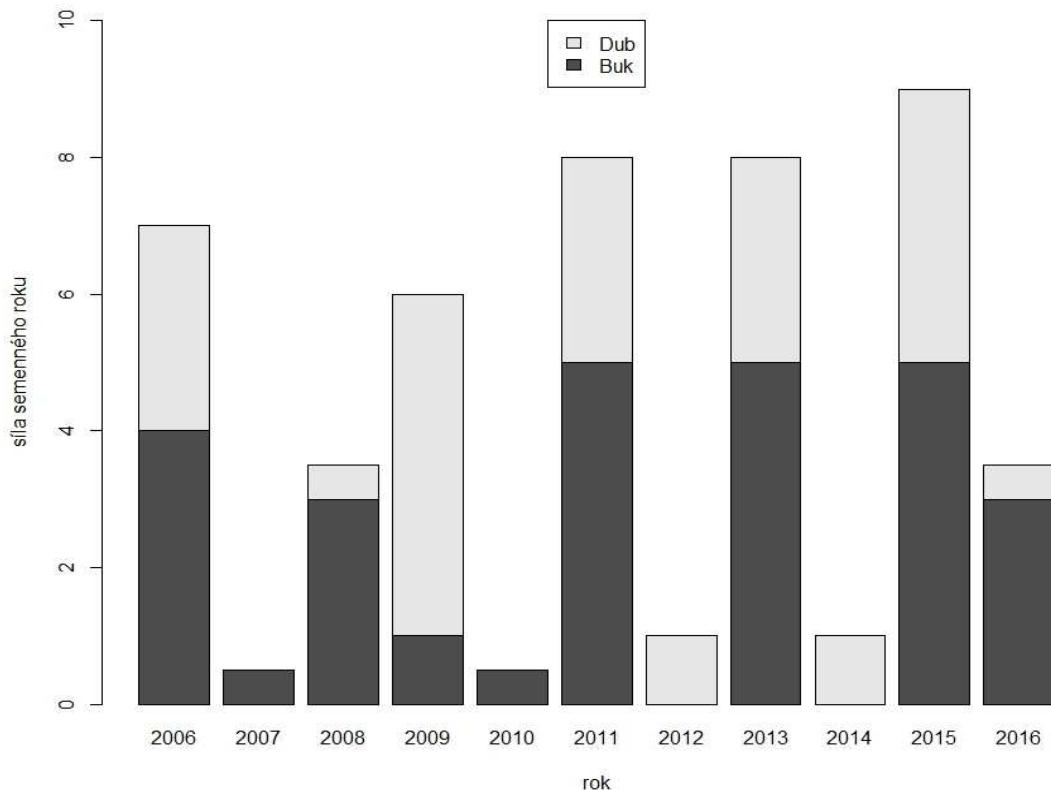
6. Reprodukce

Na reprodukci savců má vliv značné množství faktorů jako jsou dostupnost a kvalita potravy, populační hustota nebo intraspecifická kompetice (Clutton-Brock, a Harvey 1978). Všechny vyjmenované faktory ovlivňují také správné načasování reprodukce, které hraje klíčovou roli v životní historii všech savců a má velký dopad na jejich fitness. Časování reprodukce je významné obzvláště u druhů, které se rozmnožují jedenkrát do roka, jako je tomu u většiny hibernujících živočichů včetně plcha velkého (Jones et al. 2009)

Napříč Evropou jsou u populací plcha velkého pozorovány velké fluktuace v rozmnožování. Reprodukční sezóna je významně vázána na plodící stromy. Období rozmnožování probíhá začátkem července, vrhy jsou datovány začátkem srpna a odstavování mláďat začátkem září **Příspěvek II**. V letech, kdy stromy neplodí semena, plch do reprodukce nevstupuje, téměř celá populace reprodukci přeskakuje a významně snižuje aktivitu (Morris 1997, Bieber 1997, 1998, Schlund 2002, Burgess et al. 2003, Kryštufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003, Fietz et al. 2005, Ruf et al. 2006, Bieber a Ruf 2009, Lebl et al. 2011) a (Obr. 2). Reprodukce, a s tím spojená zvýšená aktivita u obou pohlaví, významně snižuje pravděpodobnost přežívání (Ruf et al. 2006, Lebl et al. 2011). Lebl et al. (2011) a stejně tak Bieber et al. (2012), kteří studovali plška lískového, uvádějí, že nejnižší pravděpodobnost přežívání je na začátku léta, přičemž vysoká mortalita je spojena s vysokým predačním tlakem a nenaplněnými energetickými požadavky. Vzhledem ke krátké aktivní sezóně a dlouhé době hibernace (Wilz 2000, Bieber a Ruf 2004, Turbill 2011, Bieber et al. 2014, Hoelzl et al. 2015), jsou obě pohlaví v průběhu reprodukčních let pod velkým tlakem, kdy musí za velice krátkou dobu doplnit energetické ztráty po hibernaci, získat energii k reprodukci, vyhledat sexuálního partnera, rozmnožit se a odchovat mláďata. Tento tlak se odráží také na chování jedinců po manipulaci výzkumníky - reprodukčně aktivní jedinci se vracejí zpět do budek, ve kterých přespávali, prokazatelně dříve jak pohlavně neaktivní jedinci. To může souviset s předpokladem, že pohlavně aktivní zvířata jsou více ochotna riskovat a vystavovat se případné predaci **Příspěvek IV**.

Plch velký je z hlediska časování reprodukční sezóny značně neobvyklý (Beiber a Ruf 2004, **Příspěvek II**). U naprosté většiny hibernujících savců mírného pásma je časování vrhů zahájeno většinou v květnu, popřípadě začátkem června, tedy záhy po ukončení hibernace. Mláďata tak mají dostatečné množství času na vývoj a na akumulování předhibernačních zásob (Beiber a Ruf 2004 Beiber et al. 2012, Williams et al. 2013, 2014). Ve srovnání

s ostatními hibernujícími hlodavci, dokonce i s příbuznými druhy plchů, se plch velký liší velmi pozdním časováním vrhů a velmi krátkou dobou reprodukce. Plšik lískový má dlouhou reprodukční sezónu. Časování prvních vrhů plšíka lískového bývá zahájeno podle polohy regionu (nástup prvních vrhů vykazuje latitudinální charakter) začátkem či koncem května, a celá reprodukce u něj přetrvávala většinou do září (Juškaitis 2008). Pouze u severních populací plšíka lískového byla pozorována velmi krátká aktivní sezóna, která začínala v obvyklou dobu, tzn. na jaře, končila však mnohem dříve (Juškaitis et al. 2015). U jižních populací plcha zahradního byla pozorována dlouhá aktivní sezóna. Časování vrhů spadalo do období několika měsíců v průběhu zimy a jara (Gil-Delgado et al. 2006). Zde je však nutné brát v potaz i klimatickou charakteristiku lokalit. První vrhy plcha lesního byly datovány v průběhu června (Scinski a Borowski 2006). Časování vrhů plcha velkého je zahájeno až začátkem srpna, a tak mají mláďata extrémně krátkou dobu na vývoj a vytvoření zásob před hibernací. Pozdní časování vrhů plcha velkého lze vysvětlit jeho potravní preferencí a specializací. Na rozdíl od ostatních druhů plchů je významněji vázán na semenné roky stromů. Vzhledem k četnosti vrhů si nemůže dovolit riskovat a časovat vrhy dříve. Vstupuje do reprodukce v době, kdy je zaručený dostatek semen, poté co se objeví první nezralé plody, zahajuje reprodukci. Je časově limitován, spíše investuje do velikosti vrhů na úkor jejich četnosti. Pouze ve výjimečných případech byly u plcha velkého pozorovány dva vrhy za sezónu **Příspěvek II.**



Obr. 3: Reprodukce plcha velkého kopíruje plození buků (černě) a dubů (šedě) na studijní lokalitě v Nízkém Jeseníku v letech 2006 až 2016. Intenzita semenného roku byla pro každou dřevinu odhadnutá na škále 0-5. Zdroj: Adamík a Holcová Gazárková, nepublikované údaje.

Adultní samci plcha velkého vystupují z hibernace jako první, nejčastěji v průběhu května (Bieber 1998, Bieber a Ruf 2004). Jejich reprodukční výdaje jsou velké. V reprodukčních letech potřebují získat energii na tvorbu testosteronu a spermatogenezi. Obecně platí, že tvorba testosteronu významně zvyšuje reprodukční úspěch, zároveň pravděpodobně snižuje imunosupresi (Zuk 1992). S tvorbou testosteronu rostou energetické náklady spojené s termoregulací. Testosteron znemožňuje upadání do torporu a tím nepřímo ovlivňuje šetření s energií (Fleming 1980). Fietz (2010) a Sailer a Fitez (2008) uvádí, že pohlavně aktivní samci redukují vlivem testosteronu v krvi denní torpor, čímž mají velké ztráty na termoregulaci respektive na energii (v letech bez reprodukce Fietz et al. (2009) uvádí vyšší četnost torporu než v letech s reprodukcí). V tomto období samci často sdílejí dutiny s jinými jedinci. Obecně je sdílení (vzájemné zahřívání) považováno za typ adaptace, která snižuje ztráty tepla v chladném období a šetří energii (Hayes et al. 1992, Fietz et al. 2010, Willis a Brigham 2007). Koenig (1960) a Vietinghoff-Riesch (1960) spekulovali o tom, že plší systém je promiskuitní. Následně Naim et al. (2011) prokázal u plška mnohočetné otcovství v jednom vrhu. Weber et al. (2018), Adamík a Holcová Gazárková (nepublikované údaje) tvrdí, že z molekulárních analýz dna plcha velkého vyplývá, že plší systém je polygynadryní. Z prováděné paternity naznačují, že mláďata jednoho vrhu geneticky připadají na několik samců. Samci plcha nejsou teritoriální, musejí zvládnout kompetici s jinými samci. V období reprodukce, jehož vrchol připadá na konec června a července, vykazují pohlavně samci, ve srovnání se samicemi a samci bez reprodukce, prokazatelně větší pohyblivost po areálu (Beiber 1994, Kryštufek 2001, 2003, Jurczyszyn 2006, Jurczyszyn a Zdrabczyńska 2007), mají větší domovský okrsek (Jurczyszyn 2006, Jurczyszyn a Zdrabczyńska 2007, Scinski a Borowski 2008) a tráví prokazatelně delší dobu aktivně mimo úkryt Příspěvek III. Vše se uskutečňuje na úkor antipredačního chování (Bieber a Ruf 2009, Lebl et al. 2011). Bieber (1998) uvádí, že adultní samci, kteří vystupovali z hibernace jako první v průběhu května, měli všichni nehmataelná varlata, a již v červnu měli všichni odchycení samci varlata sestouplá. Reprodukce samců prokazatelně redukuje jejich přežívání (Schlund 2002, Ruf et al. 2006, Lebl et al. 2011). Krátká délka dožití oproti centrálním populacím byla pozorována např. u periferní populace na východním okraji areálu rozšíření (citace). A právě krátká délka dožití a nízká pravděpodobnost přežívání mohla souviset s každoročním vstupem do reprodukce bez ohledu na množství potravy. Reprodukce byla u této populace regulována samicemi - vstřebáváním embryí. U centrálních populací během nesemenných let, kdy je nedostatek potravy, nesestupují samcům varlata z břišní dutiny do šourku tzv. scrotum (Kryštufek 2010), samci neinvestují do tvorby testosteronu a spermatogeneze a prokazatelně zkracují aktivní sezónu, čímž šetří energii (Bieber 1997, 1998, Burgess et al. 2002, Schlund 2002, Kryštufek et al. 2003, Pilastro et al. 2003). Bieber a Ruf (2004) tvrdí, že samci vstupují do reprodukce po příjmu energeticky bohaté potravy, kterou jsou nezralé plody a pyl. Příjem na lipidy bohaté potravy na začátku sezóny naznačuje dostatek dostupné potravy do budoucna. Ta je nezbytná na vytvoření tzv. tukových zásob, nutných k přežití období hibernace. Experimenty s příkrmováním Fietz et al. (2009) poukazují na to, že samci s vyšší energetickou saturací měli signifikantně pozitivně ovlivněnou tělesnou hmotnost oproti nepříkrmovaným samcům. Lze se domnívat, že dostupnost vysoce kvalitní potravy může být klíčovým zdrojem, jenž umožňuje samcům zahájit sexuální aktivitu, a tak synchronizovat reprodukci s plozením stromů a tím zodpovídat za fluktuace v rozmnožování plší populace

(Beiber 1997, Burgess 2002, Schlund 2002, Kryštufek 2003, Pilastro 2003, Fietz et al. 2009). Sailer a Fietz (2008), Fietz et al. (2009), navíc uvádějí, že samci mohou využívat tělesnou zásobu tuku získanou z období před hibernací k pokrytí nedostatků energie v době reprodukce. Toto tvrzení by vysvětlovalo redukci měřené tělesné hmotnosti a úbytky na váze samců v období reprodukční sezóny. Samci s větší ztrátou hmotnosti měli vždy větší varlata (minimální váha obou varlat u samců musí být minimálně 550 mg, aby produkovala aktivní sperma (Joy 1980). V letech s dostatkem potravy si samci mohou dovolit určitou ztrátu energetické zásoby, neboť je saturovaná dodatečně stravou bohatou na lipidy (Sailer a Fietz 2008, Fietz et al. 2009).

Adultní samice jsou více než samci limitovány dostatkem dostupné energeticky bohaté potravy (Greenwood 1980). Vzhledem k tomu, že z hibernace vystupují mnohem později než samci, v červnu a červenci (Beiber a Ruf 2004, Kryštufek 2003), mají měsíc na graviditu a měsíc na odchov mláďat. Mláďata mají po odstavení velmi krátkou dobu na akumulování dostatečného množství energie na hibernaci **Příspěvek II.** V letech s nedostatkem potravy samice nevstupují do reprodukce. Vietinghoff-Riesch (1960) a Vekhnik (2017, 2019) reprodukční neúspěch vysvětlují vstřebáním embryí. Vekhnik (2017) studovala periferní populaci plcha velkého a zaznamenala každoroční vstup samic do reprodukce bez ohledu na množství potravy. V potravně chudých letech však pozorovala regulaci reprodukce vstřebáváním embryí samicemi. Zdá se, že periferní populace se v tomto mechanismu liší od populací centrálních a západních, u kterých jsou hlavním důvodem neúspěšné reprodukce pohlavně neaktivní samci. Gazárková (2009) uvádí, že ačkoli v jednom ze studijních let zaznamenala nástup reprodukce (samci měli hmatatelná varlata, samice byly gravidní), reprodukce skončila neúspěchem. Pravděpodobně z důvodu náhlého poklesu potravy, kdy vytvářející se semena buků a dubů z důvodu velkého sucha zaschlala, laktující samice svá mláďata zabily nebo opustily. Odchycené gravidní samice byly nalezeny bez náznaku porodu, je tedy možné se domnívat, že i u nich došlo ke vstřebání embryí. Kager a Fietz (2009) uvádějí, že mnoho samic vstupuje do reprodukce pouze jedenkrát či dvakrát za život a v průběhu velmi krátké aktivní reprodukční sezóny stihnou odchovat pouze jeden vrh. Na druhou stranu **Příspěvek III** dokazuje, že to není pravidlem, samice v dobré kondici, které rodily na začátku sezóny, a o vrh přišly pravděpodobně z důvodu predace, byly schopny znova vstoupit do reprodukce a úspěšně vyvést mláďata. Gazárková (2009) uvádí, že samice v dobré kondici začínají rodit o 14 dní dříve jak samice v horší kondici. Toto tvrzení se shoduje s Pilastrem (1994, 1996), který pozoroval, že samice v dobré kondici rodí o 20 dní dříve, než samice v horší kondici. Pozoroval dvě reprodukční strategie. Samice v dobré kondici rodí dříve, ztrácejí v průběhu laktace na váze a odstavují mláďata v době, kdy je optimum potravy, mláďata tak po odstavení maximalizují váhu před hibernací. Samice v horší kondici rodí sice později, laktace ale probíhá v období nejvyšší dostupnosti potravy, a proto samice neztrácejí na váze, neboť velké energetické ztráty spojené s laktací jsou pokryty dostatkem potravy. Mláďata těchto samic mají vysokou váhu při odstavení, ale nemají tak vysokou váhu před hibernací, neboť jsou z hlediska růstu a získávání zásob časově limitováni. Kager a Fietz (2009) přikrmovali samice bez ohledu na kondici a zjistili, že samice přikrmované vysoce energetickou potravou mají větší vrhy a větší mláďata v době odstavení.

Příkrmované samice a jejich mláďata získaly náskok. U juvenilních jedinců byl náskok smazán a váhový rozdíl mezi příkrmovanými a nepříkrmovanými nebyl patrný.

K oplodnění samic dochází začátkem července, tedy záhy po ukončení jejich hibernace a po třiceti dnech gravidity (začátek srpna) rodí mláďata (1-12 mláďat ve vrhu). Mláďata bývají odstavena po zhruba 30 dnech (Vietinghoff-Reisch 1960, Gaisler et al. 1977, Pilastro 1992, Pilastro et al. 1994, Schlund a Schrfe 1997, Blohm a Hauf 2005). Délka laktace a tedy doba odstavení závisí na kondici samice a velikosti vrhu. V průběhu gravidity a následně laktace prodlužují (oproti samcům a sexuálně neaktivním samicím) samice dobu strávenou mimo hnizdo (úkryt). Tento čas s největší pravděpodobností tráví tím, že přijímají co největší množství potravy, aby na úkor antipredačního chování, pokryly velké energetické nároky spojené s graviditou a laktací. **Příspěvek III.** Obecně platí, že období gravidity a obzvláště období laktace je spojeno s vyššími nároky na energii, proteiny a vápník. Samice jsou nuceny kompenzovat i nepřímé požadavky spojené s reprodukcí jako je redukce termoregulace, imunity, fyzické aktivity (Sikes 1995, Speakman 2007, 2008). Vyšší ochotě samic riskovat pro pokrytí nutných požadavků nasvědčuje i jejich chování po manipulaci výzkumníky. Samice se vracely zpět do budky prokazatelně dříve a s prokazatelně větší pravděpodobností byly nalezeny v budce i následující den, zatímco ostatní jedinci budku na nějaký čas zcela opustili **Příspěvek IV.**

7. Závěr

Závěrečná práce studuje málo známé aspekty životní historie plcha velkého. Dosavadní studie plcha velkého se nejčastěji zaměřují např. na popis a rozšíření druhu, demografii, nástup reprodukce, a jak ji ovlivňuje dostupnost potravy, na popis průběhu sezóny či hibernaci. Ve studii disertační práce byla zrevidována rozsáhlejší data popisující zbarvení plcha velkého a byly zde popsány všechny typy aberantních zbarvení plcha. Navíc byly zaznamenány dva recentní údaje o zcela novém typu zbarvení plcha velkého.

Existují práce, které se zabývají časováním vrhů v průběhu aktivní sezóny. Práce, která by zmíňovala vícečetné vrhy samice za jednu sezónu je jedna (Blohm a Hauf 2005). Zmiňovaná práce ale neuvádí detaily o metodice, samicích jejich kondici a laktaci. Disertační práce kromě časování vrhů v České republice, popisuje i dva případy, kdy samice porodily dvakrát za sezónu. V obou šlo o samice, které časovaly první vrhy brzy na začátku sezóny a v průběhu laktace o mláďata příšly. Přestože druhý (náhradní) vrh porodily značně pozdě v průběhu sezóny, mláďata úspěšně odstavily.

Je velmi mnoho studií, které se zabývají časováním aktivity drobných hlodavců a zjišťují, které faktory mohou jejich aktivitu ovlivňovat. Mnoho z nich však studuje aktivitu jedinců v nepřirozených laboratorních podmínkách. Disertační práce studuje aktivitu plcha velkého neinvazivní studijní metodou v přirozených podmínkách. Existuje jediná práce studující noční aktivitu plcha velkého (Rodolfi 1994). Výzkum probíhal na okraji obytných oblastí, zvídala se pohybovala v suboptimálních potravních podmínkách, což mohlo modifikovat jejich chování. Také zvolená metodika, mapování pomocí volání plchů, mohla být v případě sledování noční aktivity nepřesná, nicneříkající o množství jedinců, jejich kondici, pohlavním statusu. Z výsledků disertační práce jednoznačně plyne, že plši svou aktivitou kopírují sezónní průběh

fotoperiody, jehož pozitivně ovlivňuje fáze měsíce, oblačnost, rychlosť větru a sexuální aktivita. Jedinci, kteří nevstupovali do reprodukce, měli kratší noční aktivitu. Překvapivě měsíční fáze oproti jiným hlodavcům ovlivňovala plcha velkého pozitivně. Za větší intenzity měsíčního svitu prodlužoval aktivitu strávenou mimo úkryt (budku). Vliv teploty, srážek na časování noční aktivity plcha nebyl prokázán.

V disertační práci byla uvedena i metodická studie, důležitá nejen pro správnou interpretaci výsledků předchozích dvou uvedených studií. Ze studie, která se zabývá tím, do jaké míry výzkumníci manipulací se zvířaty ovlivňují chování jedinců a výzkumný protokol, plyne, že z dlouhodobějšího hlediska neměla manipulace prokazatelně negativní vliv. Manipulace neměla prokazatelný vliv ani na zahájení noční aktivity. Zvířata byla negativně ovlivněna pouze několik dní (3-5 dní) bezprostředně po manipulaci, přičemž v budce s nejvyšší ochotou setrvávali pohlavně aktivní samice. Z uvedeného vyplývá, že týdenní nebo dvoutýdenní kontroly nejsou zatíženy chybou.

8. Seznam literatury

- Adamík P. and Král M. 2008a. Climate and ressource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *Journal of Zoology*, London 275: 209-215.
- Adamík P. and Král M. 2008b. Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (Gliridae, Rodentia). *Acta Theriologica* 53: 185-192.
- Adamík P., Poledníková K., Poledník L., Romportl D. a Mináriková T. 2017: Aktuální rozšíření plcha velkého (*Glis glis*) a zjištění jeho stanovištních nároků v České republice. Závěrečná zpráva z projektu MGSII-58, Program Malé grantové schéma Záchranné programy pro zvláště chráněné druhy II Programu CZ02. MŽP ČR.
- Amori, G., Hutterer, R., Kryštufek, B., Yigit, N., Mitsain, G., Muñoz, L. J. P. Meinig, H., and Juškaitis, R. 2016a (errata version published in 2017): *Glis glis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T39316A115172834. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T39316A22219944.en>. Accessed on 22 August 2017.
- Bieber C. 1997. Sexual aktivity and reproduction in three feral subpopulations of the fat dormouse (*Myoxus glis*). *Natura Croatica* 6: 205-216.
- Bieber C. 1998. Population dynamics, sexual activity, and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*). *Journal of Zoology*, London 244: 223-229.
- Beiber C. and Ruf T. 2004. Seasonal timing of reproduction and hibernation in the edible dormouse (*Glis glis*) In Life in the cold: evolution, mechanisms, adaptation, and application. Twelfth International Hibernation Symposium: 113-125.
- Beiber C. and Ruf T. 2009. Summer dormancy in edible dormice (*Glis glis*) without energetic constraints. *Naturwissenschaften* 96: 165-171.
- Beiber C. and Ruf T. 2009. Habitat differences affect life history tactics of a pulsed resource consumer, the edible dormouse (*Glis glis*). *Population Ecology* 51: 481-492.
- Bieber C., Juškaitis R., Turbill C. and Ruf T. 2012. High survival during hibernation affects onset and timing of reproduction. *Oecologia* 169 (1): 155-166.
- Beiber C., Lebl K., Stalder G., Geiser F. and Ruf T. 2014. Body mass dependent use of hibernation: why not prolong the active season, if they can? *Functional Ecology* 28: 167-177.
- Blohm T. and Hauf H. 2005: Wiederholter Nachweis von Zweitwürfen des Siebenschläfers (*Glis glis*) in der Uckermark (Nordost- Brandenburg). *Säugetierkd. Inf.* 5: 595–601.
- Bright P. W., Morris P. A. and Wiles N. J. 1996. Effects of weather and season on the summer activity of dormice *Muscardinus avellanarius*. *Journal of Zoology* (London) 238: 521-530.

Burgess M., Morris P. and Bright P. 2003. Population dynamics of the edible dormouse (*Glis glis*) in England. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 49 (Suppl. 1): 27- 31.

Clutton- Brock T. H. and Harvey P. H. 1978. Mammals, resources and reproductive strategies *Nature*. 273: 191-195.

Di Blanco Y. E., Spørring K. S. and Di Bitetti M. S. 2016. Daily activity pattern of reintroduced giant anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*): effects of seasonality and experience. *Mammalia* 81: 11-21.

Donati G. and Borgognini-Tarli S. M. 2006. Influence of abiotic factors on cathemeral activity: The case of *Eulemur fulvus collaris* in the littoral forest of Madagascar. *Folia Primatol.* 77: 104-122.

Everts L. G., StrijkstraCorrespondence A. M., Hut R. A., Hoffmann I. E. and Millesi E. 2004. Seasonal Variation in Daily Activity Patterns of Free-Ranging European Ground Squirrel (*Spermophilus citellus*). *Chronobiology International* 21(1): 57-71.

Fietz J., Schlund W., Dausmann K. H., Regelmann M. and Heldmaier G. 2004. Energetic constraints on sexual activity in the male edible dormouse (*Glis glis*). *Oecologia* 138, 202–209.

Fietz J., Pflug M., Schlund W. and Tataruch F. 2005. Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *Journal of Comparative Physiology B* 175: 44-45.

Fietz J., Kager T. and Schauer S. 2009. Is energy supply the trigger for reproductive aktivity in male edible dormice (*Glis glis*)? *Journal of Comparative Physiology B* 179: 829-837.

Fietz J., Klose S. M. and Kalko E. K. V. 2010. Behavioural and physiological consequences of male reproductive trade-offs in edible dormouse (*Glis glis*). *Naturwissenschaften* 97: 883–890.

Finn C. A. 1963. Reproductive capacity and litter size in mice: effect of age and environment. *J. Reprod. Fertil.* 6: 205-2014.

Fleming M. R. 1980. Thermoregulation and Torpor in the Sugar Glider, *Petaurus Breviceps* (Marsupialia:Petauridae). Article *in* *Australian Journal of Zoology* 28(4): 521-534.

Gaisler J., Holas V. and Homolka M. 1997: Ecology and reproduction of Gliridae (Mammalia) in Northern Moravia. *Folia Zol.* 26: 213–228.

Gazáková A. 2009. Reprodukční biologie plcha velkého v Nízkém Jeseníku. [Diplomová práce].

Gattermann, R., R. E. Johnston, N. Yigit, P. Fritzsche, S. Larimer, S. Ozkurt, K. Neumann, Z. Song, E. Colak, J. Johnston, and McPhee M. E. 2008. Golden hamsters are nocturnal in captivity but diurnal in nature. *Biology Letters* 4:253–255.

Gerkema M. P., Davies W. I. L., Foster R. G., Menaker M. and Hut R. A. 2013. The nocturnal bottleneck and the evolution of activity patterns in mammals. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 280: 20130508.

Gil-Delgado J. A., Cabaret P., Declercq S., Gómez J. and Sánchez I. 2006. Winter reproduction of *Eliomys quercinus* (Rodentia) in the orange groves of Sagunto (Valencia, Spain). Mammalia 70: 76-79.

Gil-Delgado J. A., Cabaret P., Mira. Ó, Viñals A. Gómez J, Banyuls N. and Vives-Ferrañdiz C. 2010. Diet of the garden dormouse (*Eliomys quercinus* Linnaeus 1766) in orange groves: seasonal variation and use of available resources. Mammalia 74: 147-151.

Greenwood P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal Behaviour 28: 1140-1162.

Joy J. E., Melnyk R. B. and Mrosovsky N. 1980. Reproductive cycles in the male dormouse (*Glis glis*). Comp Biochem Physiol A Physiol 67: 219-221.

Jones K. E., Bielby J., Cardillo M., Fritz S. A., O'Dell J., Orme C. D. L., Safi K., Sechrest W., Boaks E. H., Carbone C., Connolly C., Cutts M. J., Foster J. K., Grenyer R., Habib M., Plaster C. A., Price S. A., Rigby E. A., Rist J., Teacher A., Bininda-Emonds O. R. P., Gittleman J. L., Mace G. M. and Purvis A. 2009. PanTHERIA: A species-level database of life-history, ecology and geography of extant and recently extinct mammals. Ecology 90: 2648.

Jurczyszyn M. 2006. The use of space by translocated edible dormice *Glis glis* (L.), at the site of their release: radio-tracking method applied in a reintroduction experiment. Polish Journal of Ecology 54: 345-350.

Jurczyszyn M. 2007. Hibernation cavities used by the edible dormouse, *Glis glis* (Gliridae, Rodentia). Folia Zoologica 56: 162-168.

Jurczyszyn M. and Zgrabczyńska E. 2007. Influence of population density and reproduction on space use and spatial relations in the edible dormouse. Acta Theriologica 52: 181-188.

Juškaitis R. 2007. Feeding by the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*): A review. Acta Zoologica Lituanica 17(2):151-159

Juškaitis R. 2008. The Common Dormouse *Muscardinus avellanarius*: Ecology, Population Structure and Dynamics. Institute of Ecology of Vilnius University Publishers, Vilnius, 163 pp. 978-9986-443-40-7.

Juškaitis R. and Baltrūnaitė L. 2013. Feeding on the edge: the diet of the hazel dormouse *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus 1758) on the northern periphery of its distributional range. Mammalia 77(2):149-155

Juškaitis R. and Baltrūnaitė L. 2013. Seasonal variability in the diet of the forest dormouse, *Dryomys nitedula*, on the north-western edge of its distributional range. *Folia Zoologica* 62(4):311-318.

Juškaitis R., Balčiauskas L., Baltrūnaitė L. and Augutė V. 2015. Dormouse (Gliridae) populations on the northern periphery of their distributional ranges: a review. *Folia zoologica* 64: 302-309.

Juškaitis R., Baltrūnaitė L. and Augutė V. 2015. Diet of the fat dormouse (*Glis glis*) on the northern periphery of its distributional range. *Mammal Res* 60:155–161.

Halle S. and Stensen N. C. 2000. Activity Patterns in Small Mammals. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Hayes J. P., Speakman J. R. and Racey P. A. 1992. The contributions of local heating and reducing exposed surface area to the energetic benefits of huddling by short-tailed voles (*Microtus agrestis*). *Physiol Zool* 65:742–762

Hemami M.-R., Naderi G., Karami M. and Mohammadi S. 2011. Nocturnal activity of Iranian jerboa, *Allactaga firozzi* (Mammalia: Rodentia: Dipodidae). *Mammalia* 75: 31-34.

Holišová V. 1968. Notes on the food of dormice (Gliridae). *Zoologické listy* 17: 109-114.

Hoelzl F., Bieber C., Cornils J. S., Gerritsmann H., Stalder G. L., Walzer CH. and Ruf T. 2015. How to spend the summer? Free-living dormice (*Glis glis*) can hibernate for 11 months in non reproductive years. *J Comp Physiol B* 185: 931–939

Kager T. and Fietz J. 2009. Food availability in spring influences reproductive output in the seed-preying edible dormouse (*Glis glis*). *Can. J. Zool.* 87: 555-565.

Koenig L. 1960. Das Aktionssystem des Siebenschlafers (*Glis glis* L.). *Zeitschrift Tierphysiologie* 17: 427-505.

Kotler B. P., Brown J., Mukherjee S., Berger-Tal O. and Bouskila A. 2010. Moonlight avoidance in gerbils reveals a sophisticated interplay among time allocation, vigilance and state-dependent foraging. *Proc Biol Sci.* 277(168): 1469-1474.

Kryštufek B. 2001 Compartmentalization of body of a fat dormouse *Glis glis*. *Trakya University Journal of Scientific Research* 2: 95-106.

Kryštufek B., Hudoklin A. and Pavlin D. 2003. Population biology of the edible dormouse *Glis glis* in a mixed montane forest in central Slovenia over three years. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 49: 85-97.

Kryštufek B. and Zavodnik M. 2003. Autumn Population density of the edible dormouse (*Glis glis*) in the mixed montane forest of central Slovenia over 33 years. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 49: 98-108.

- Kryštufek B. 2004. Nipple in the edible dormouse *Glis glis*. Folia Zoologica 53(1): 107-111.
- Kryštufek B. and B. Flajšman. 2007. Polh in človek. Ekološki forum LDS, Ljubljana. pp. 248.
- Kryštufek B. 2010. *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). Mammalian Species 42(865): 195-206.
- Lebl K., Kürbisch K., Bieber C. and Ruf T. 2010. Energy or information? The role of seed availability for reproductive decisions in edible dormice. J. Comp. Physiol.B 180, 447–456.
- Lebl K., Bieber C., Adamík P., Feitz J., Morris P., Pilastro A. and Ruf T. 2011. Survival rates in small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. Ecography 34: 683-692.
- Marin G. and Pilastro A. 1994. Communally breeding dormice, *Glis glis*, are close kin. Animal Behaviour 47: 1485-1487.
- Morris P. A. 1997. A review of the fat dormouse (*Glis glis*) in Britain. Natura Croatica 6: 163-176.
- Morris P. 2011. Dormice. Whittet Books Ltd, Standsted, Essex. pp. 144.
- Naim D. M., Telfer S., Sanderson S., Kemp S. J. and Watts P. C. 2011. Prevalence of multiple mating by female common dormice, *Muscardinus avellanarius*. Conserv. Genet. 12, 971–979.
- Nowakowski W. K., Remisiewicz M. and Kosowska J. 2006. Food preferences of *Glis glis* (L.), *Dryomys nitedula* (Pallas) and *Graphiurus murinus* (Smuts) kept in captivity. Polish Journal of Ecology 54: 369-378.
- Nowakowski W. K. and Godlewska M. 2006. The importance of animal food for *Dryomys nitedula* (Pallas) and *Glis glis* (L.) in Białowieża forest (East Poland): analysis of faeces. Polish Journal of Ecology 54: 359-367.
- O'Farell M. J. 1974. Seasonal activity patterns of rodents in a sagebrush community. Journal of Mammalogy 55: 811-823.
- Orrock, J. L., Danielson B. J. and Brinkerhoff R. J. 2004. Rodent foraging is affected by indirect, but not by direct, cues of predation risk. Behavioral Ecology 15:433–437.
- Orrock, J. L. and Danielson B. J. 2009. Temperature and cloud cover, but not predator urine, affect winter foraging of mice. Ethology 115:641–648.
- Paise C. and Viera E. M. 2006. Daily activity of a neotropical rodent (*Oxymycterus nasutus*): seasonal changes and influence of environmental factors Journal of Mammalogy 87: 733-739.
- Pettitt B. A., Waterman J. M. and Wheaton C. J. 2008. Assessing the effects of resource availability and parity on reproduction in female Cape ground squirrels: resources do not matter. Journal of Zoology 276:291–298.
- Pilastro A. 1992. Communal nestling between breeding females in a free-living population of fat dormouse (*Glis glis* L.). Bolletino di Zoologia 59: 63-68.

- Pilastro A., Gomiero T. and Marin G. 1994. Factors affecting body mass of young fat dormouse (*Glis glis*) at weaning and by hibernation. *Journal of Zoology*, London 234: 13-23.
- Pilastro A., Missianglia E. and Marin G. 1996. Age-related reproductive success in solitary and communally nesting female dormice (*Glis glis*). *Journal of Zoology*, London 239: 601-608.
- Pilastro A., Tavecchia G. and Marin G. 2003. Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology* 84: 1784-1792.
- Price M. V., Waser N. M. and Bass T. A. 1984. Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodents. *Journal of Mammalogy* 65(2): 353-356.
- Prugh L. R. and Golden C. D. 2014. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *Journal of Animal Ecology*. 83(2): 504-514.
- Reaichard J. D., Gonzales L. E., Casey C. M., Allen L. C., Hristov N. I. and Kunz T. H. 2009. Evening emergence behaviour and seasonal dynamics in large colonies of Brazilian free-tailed bats. *Journal of Mammalogy* 90: 1478-1486.
- Rodolfi, G. 1994. Dormice *Glis glis* activity and hazelnut consumption. *Acta Theriologica* 39:215–220.
- Ruf T., Fietz J., Schlund W. and Bieber C. 2006. High survival in poor years: Life history tactics adapted to mast seeding in the edible dormouse. *Ecology* 87: 372-381.
- Sailer M. M. and Fietz J. 2008. Seasonal differences in the feeding ecology and behavior of male edible dormouse (*Glis glis*). *Mammalian Biology* 74: 114-124.
- Sikes, R. S. 1995. Costs of lactation and optimal litter size in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*). *Journal of Mammalogy* 76:348–357.
- Scinski M. and Borowski Z. 2006. Home ranges, nest sites and population dynamics of the forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas) in an oak-hornbeam forest: a live-trapping and radio-tracking study. *Polish Journal of Ecology* 54: 391-396.
- Scinski M. and Borowski Z. 2008. Spatial organisation of the fat dormouse (*Glis glis*) in an oak-hornbeam forest during the masting and post-mating season. *Mammalian Biology* 73: 119-127.
- Schlund W. 1997. Length of tibia as a measure of body size and for determining the age of edible dormice (*Myoxus glis* L.). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 62: 187-190.
- Schlund W. and Scharfe F. 1997: Unterschiede zweier Siebenschläfer-Populationen (*Myoxus glis* L.) im Schönbuch in Abhängigkeit des Lebensraumes. Veröff. Nat.schutz Landsch.pfl. Baden-Württ. 71: 459–484.

Schlund W., Scharfe F. and Ganzhorn J. U. 2002. Long-term comparison of food availability and reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *Mammalian Biology* 67: 219-232.

Speakman J. R. 2007. The energy cost of reproduction in small rodents. *Acta Theriologica Sinica* 27(1): 1-13

Speakman J. R. 2008. The physiological costs of reproduction in small mammals. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363: 375–398.

Storch G. 1978. *Glis glis* (Linnaeus, 1766) – Siebenschläfer. In: Niethammer J. & Krapp F. (eds), *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. 1, Rodentia 1. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden: 243–258.

Theis W., Kalko E. K. V. and Schnitzler H.-U. 2006. Influence of environment and resource availability on activity patterns of *Carollia castanea* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Mammalogy* 87: 331-338.

Tkadlec E. and Krejčová P. 2001. Age-specific effect of parity on litter size in the common vole (*Microtus arvalis*). *Journal of Mammalogy* 2: 545-550.

Turbil Ch., Bieber C. and Ruf T. 2011. Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals. *Proceedings of the royal society B* 278(1723):3355-63

Upham N. S. and Hafner J. C. 2013. Do nocturnal rodents in the Great Basin Desert avoid moonlight? *Journal of Mammalogy* 94: 59-72.

Vekhnik V. A. 2017. The Edible Dormouse (*Glis glis*, Gliridae, Rodentia) in the Periphery of Its Distribution Range: Body Size and Life History Parameters. *Biology Bulletin* 44(9):1123-1133.

Vekhnik V. A. 2019. Effect of food availability on the reproduction in edible dormice (*Glis glis* L., 1766) on the eastern periphery of the range. *Mammal research*. pp 1-12.

Vickery W. L. and Bider J. R. 1981. The influence of weather on rodent activity. *Journal of Mammalogy* 62: 140-145.

Vietinghoff-Riesch A. 1960. *Der Siebenschläfer (Glis glis L.)*. Gustav Fischer Verlag, Jena: 1-196.

Weber K., Hoelzl F., Cornils J. S., Smith S., Bieber C., Balint B. and Ruf T. 2018 Multiple paternity in a population of free-living edible dormice (*Glis glis*). *Mammalian Biology* 93 (2018): 45–50.

White J. A. and Geluso K. 2007. Seasonal differences in onset of surface activity of ord's kangaroo rat (*Dipodomys ordii*). *Journal of Mammalogy* 88: 234-240.

Williams C. T., Barnes B. M., Kenagy G. J. and Buck C. L. 2013. Phenology of hibernation and reproduction in squirrels: integration of environmental cues with endogenous programming. *J Zool.* 292(2): 1-13.

Williams T. C., J. E. Lane, M. M. Humphries, A. G. McAdam and Boutin S. 2014. Reproductive phenology of a food-hoarding mast-seed consumer: resource- and density dependent benefits of early breeding in red squirrels. *Oecologia* 174: 777–788.

Willis C. K. and Brigham R. M. 2007. Social thermoregulation exerts more influence than microclimate on forest roost preferences by a cavity-dwelling bat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 97–108.

Wilz M. and Heldmaier G. 2000. Comparison of hibernation, estivation and daily torpor in the edible dormouse, *Glis glis*. *Journal of Comparative Physiology B* 170: 511-521.

Wright P. C. 1981. The night monkeys, genus *Aotus*. In Coimbra-Filho, A. F. and Mittermeier, R. A. (eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, Vol. 1, Acad. Bras. Cien., Rio de Janeiro, pp. 211–240.

Wróbel A. and Bogdziewicz M. 2015. It is raining mice and voles: which weather conditions influence the activity of *Apodemus flavicollis* and *Myodes glareolus*? *European Journal of Wildlife Research* 61:475–478.

Zuk M. 1992. The Role of Parasites in Sexual Selection: Current Evidence and Future Directions. *Advances in the Study of Behavior* 21: 39–68.