

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA GEOLOGIE



Odhad velikosti domovského okrsku hraboše polního

Lenka Macháčová

Diplomová práce

Biologie–Geologie a ochrana životního prostředí
prezenční studium

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

Olomouc 2011

Prohlášení

Čestně prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně, a že veškerá použitá literatura je řádně citována.

V Olomouci 16. 5. 2011

Macháčová L. 2011. Odhad velikosti domovského okrsku hraboše polního [diplomová práce]. Olomouc: Katedra geologie PřF UP v Olomouci. 50 s.

Abstrakt

Populace hraboše polního (*Microtus arvalis*) se vyznačují cyklickou dynamikou početnosti. Díky rychlé reprodukční schopnosti a relativně krátké periodě cyklu jsou zároveň vhodným modelovým organismem pro studium mechanismů regulujících početnost populace. Prostorové chování může být jednou z příčin změn početnosti populace, a proto je u hraboše polního dlouhodobě studováno. Dosud zde ale nepanuje jednota u hlavního parametru prostorového chování – velikosti domovského okrsku.

V předložené práci jsem se zaměřila na odhady velikosti domovského okrsku v cyklické populaci na periferii Olomouce, která je studována od roku 2001. Z dat získaných metodou zpětného odchyty značkových jedinců (capture-recapture) do živolovných pastí na stacionární studijní ploše s porostem vojtěšky jsem odhadla velikost domovského okrsku 3 metodami: (1) metodou maximálního přeběhu, (2) metodou Jennricha a Turnera a (3) metoda Calhouna a Casbyho. Srovnání těchto metod naznačuje, že domovské okrsky jsou relativně malé s hodnotami pod 100 m². Zatímco domovské okrsky stanovené metodou maximálního přeběhu s hustotou populace klesaly, okrsky stanovené dvěma zbývajících metodami naopak rostly. Samci měli zpravidla větší okrsky než samice. Z použitých metod stanovení se na základě získaných výsledků jeví jako nejspolehlivější metoda maximálního přeběhu.

Klíčová slova: capture-recapture, domovský okrsek, hraboš polní, *Microtus arvalis*, prostorové chování

Macháčová L. 2011. Estimation of home range size in the common vole [diploma thesis]. Olomouc: Department of Geology, Faculty of Science. 50 p.

Abstract

Populations of the common vole (*Microtus arvalis*) exhibit cyclic population dynamics. Because of fast reproduction and fairly short period of the population cycle, the voles are suitable model organism for studying mechanisms regulating population numbers. Spacing behaviour represents one of the feasible mechanisms capable of causing population change and have long been studied in voles. However, to date there is no common agreement on the fundamental parameter of spacing behaviour – the size of home range.

In thesis, I focused on estimates of common vole home range size in a cyclic population at the periphery of Olomouc studied since 2001. Using livetrapping capture-recapture data from a study plot with growth of alfalfa, I estimated home ranges by means of three methods of calculation: (1) method of maximum movement distance, (2) Jennrich-Turner method and (3) Calhoun-Casby method. The estimated home ranges by all methods were rather small below 100 m². However, while home range sizes based on maximum movements declined with increasing density, those obtained by the latter two methods increased. In general, males had greater home ranges than females. Based on all results obtained, the method of maximum moving distance appears to be the most reliable one for the common vole.

Key words: capture-recapture, common vole, home range, *Microtus arvalis*, spacing behaviour

Obsah

Seznam tabulek	ix
Seznam obrázků	x
Poděkování.....	xi
1 Úvod.....	1
1.1 Obecná charakteristika hraboše polního	1
1.1.1 Popis druhu	1
1.1.2 Potrava.....	2
1.1.3 Nory	2
1.1.4 Areál rozšíření.....	3
1.1.5 Rozmnožování.....	3
1.2 Populační dynamika hraboše polního	3
1.2.1 Proč populace hrabošů neroste neomezeně?	4
1.2.2 Co způsobuje víceleté cyklické fluktuace?	4
1.2.3 Jakým způsobem dochází k synchronizaci populace na velkých plochách?.....	4
1.2.4 Co určuje vrcholovou hustotu populace?.....	4
1.3 Populační cykly hrabošů	4
1.3.1 Fáze růstu	4
1.3.2 Vrcholová fáze	5
1.3.3 Fáze poklesu.....	6
1.3.4 Fáze nízké početnosti	6
1.4 Teorie, snažící se vysvětlit cykly hrabošovitých.....	6
1.4.1 Teorie, která zdůrazňuje působení vnějších faktorů	6
1.4.2 Teorie, která zdůrazňuje působení vnitřních faktorů	6
1.5 Hypotézy na vysvětlení demografických změn	7
1.5.1 Potrava.....	7
1.5.2 Predátoři	7
1.5.3 Počasí	7
1.5.4 Stres.....	8
1.5.5 Chování	8
1.5.6 Genetika	8

1.6	Teritorialita.....	9
1.7	Domovský okrsek	9
1.8	Poměr pohlaví	10
1.9	Prostorové chování.....	10
1.9.1	Prostorové chování samic a samců	10
2	Cíle práce	12
3	Materiál a metody	13
3.1	Lokalita	13
3.2	Odchytová metoda	13
3.3	Data	16
3.3.1	Rok 2001	16
3.3.2	Rok 2002	16
3.3.3	Rok 2003	16
3.3.4	Rok 2004	16
3.3.5	Rok 2005	16
3.3.6	Rok 2006	17
3.3.7	Rok 2007	17
3.3.8	Rok 2008	17
3.4	Odhad velikosti domovského okrsku.....	18
3.4.1	Metoda maximální přeběhové vzdálenosti.....	18
3.4.2	Metoda Jennricha a Turnera.....	18
3.4.3	Metoda Calhouna a Casbyho	19
4	Výsledky	19
4.1	Metoda maximálního přeběhu.....	20
4.2	Metoda Jennricha a Turnera, metoda Calhouna a Casbyho.....	21
4.3	Vliv počtu odchytů.....	23
4.4	Vliv odchytové doby	25
4.5	Vliv pohlaví.....	27
4.6	Překrývání domovských okrsků.....	29
5	Diskuze.....	30
5.1	Velikosti domovských okrsků.....	30
5.2	Rozdíly mezi samci a samicemi.....	31
5.3	Závislost velikosti domovského okrsku na počtu odchytů	32

5.4	Závislost velikosti domovského okrsku na odchytové době.....	32
5.5	Prostorové chování hraboše polního.....	32
6	Závěr	34
7	Souhrn	35
8	Literatura	36
9	Přílohy	41
9.1	Příloha A	41
9.2	Příloha B	42
9.3	Příloha C:	44
9.4	Příloha D	45
9.5	Příloha E.....	46
9.6	Příloha F.....	48
9.7	Příloha G	49
9.8	Příloha H	50

Seznam tabulek

Tabulka 1: Počet odchycených samic a samců během sledovaného období (2001–2008)	19
Tabulka 2: Průměrné velikosti domovských okrsků \pm SE (velikost vzorku) hraboše polního v jednotlivých letech studovaného období. Hodnoty jsou uvedeny v m ² . Nestanovitelné hodnoty jsou označeny NA.	20
Tabulka 3: Průměrné velikosti domovských okrsků \pm SE (velikost vzorku) samců a samic hraboše polního v jednotlivých letech studovaného období stanovené metodou maximálního přeběhu. Nestanovitelné hodnoty jsou označeny NA.	28
Tabulka 4: Průměrné velikosti domovských okrsků \pm SE (velikost vzorku) samců a samic hraboše polního v jednotlivých letech studovaného období stanovené metodou Jennricha a Turnera. Nestanovitelné hodnoty jsou označeny NA.	28
Tabulka 5: Průměrné velikosti domovských okrsků \pm SE (velikost vzorku) samců a samic hraboše polního v jednotlivých letech studovaného období stanovené metodou Calhouna a Casbyho. Nestanovitelné hodnoty jsou označeny NA.	29

Seznam obrázků

Obr. 1: Hraboš polní.....	2
Obr. 2: Fáze cyklu hraboše polního	5
Obr. 3: Studijní plocha hraboše polního v areálu PřF UP v Olomouci.....	13
Obr. 4: Hraboš odchycený do živolovné pasti Ugglan	14
Obrázek 5: Letecký snímek studijní plochy v Olomouci-Holici	15
Obr. 6: Hraboš polní krátce před vážením	15
Obr. 7: Počty odchycených jedinců v jednotlivých odlovovacích akcích	17
Obr. 8: Sezónní dynamika v délce přeběhu (m) v jednotlivých letech studia. Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a jejich střední chyby (SE).....	21
Obr. 9: Sezónní dynamika velikosti domovského okrsku (m^2) v jednotlivých letech studia vypočítané metodou Jennricha a Turnera. Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a jejich střední chyby (SE).....	22
Obr. 10: Sezónní dynamika velikosti domovského okrsku (m^2) v jednotlivých letech studia vypočítané metodou Calhouna a Casbyho. Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a jejich střední chyby (SE).....	23
Obr. 11: Závislost velikosti domovského okrsku (m^2) vypočítané podle metody Jennricha a Turnera na počtu odchytů.	24
Obrázek 12: Závislost velikosti domovského okrsku (m^2) vypočítané podle metody Calhouna a Casbyho na počtu odchytů.	25
Obr. 13: Závislost velikosti domovského okrsku (m^2) vypočítané podle metody Jennricha a Turnera na odchyťové době.....	26
Obr. 14: Závislost velikosti domovského okrsku (m^2) vypočítané podle metody Calhouna a Casbyho na odchyťové době.	27

Poděkování

Za možnost vypracovat tuto diplomovou práci, za velmi obětavou pomoc při řešení problémů a za cenné připomínky děkuji zejména vedoucímu diplomové práce prof. MVDr. Emilu Tkadlecovi, CSc. Mgr. Janu Losíkovi, Ph.D. děkuji za poskytnutá data a pomoc při terénní části. Další poděkování patří Mgr. Zuzaně Martincové, která se taktéž podílela na sběru dat. Velké poděkování patří mému příteli, který mi byl nejen psychickou podporou, ale také mi, díky svým počítačovým znalostem, několikrát pomohl zjednodušit zdlouhavé zpracovávání dat. V neposlední řadě patří mé poděkování rodičům, babičce a bratrovi, kteří mi byli oporou nejen v posledním roce při psaní diplomové práce, ale také v průběhu celého mého studia a díky nim mohla tato diplomová práce vzniknout.

1 Úvod

Drobní zemní hlodavci, především hraboši rodu *Microtus*, norníci rodu *Myodes* a severští lumíci rodu *Lemmus*, jsou z ekologického hlediska velmi zajímavým modelovým organismem. Cyklická přemnožení hrabošů jsou nejen vážným ekonomickým problémem, ale jsou záhadou pro nynější populační ekology. Jejich populační změny nemůžeme úplně předpovídat. Díky nevysvětleným víceletým periodickým fluktuacím zájem o jejich studium stále roste. Nejen že jsou zajímaví z hlediska ekologie, poznatky o periodických cyklech jsou stejně tak důležité pro zemědělce a ostatní lidi z epidemiologického hlediska. Víceleté cyklické fluktuace drobných hlodavců poprvé popsal anglický ekolog Charles Elton (Elton 1924), který se zabýval periodickými migracemi lumíka norského a všiml si jejich 3 až 4leté periodicity.

Při studiu mechanismů, způsobující cyklickou populační dynamiku, se zkoumají především nejrůznější aspekty života hlodavců. K jejich určení se používá mnoho ekologických metod. Jedna z nich je analýza dat, které získáme odchytem hrabošů do multilovných živolovných pastí. Touto metodou nasbíráme mnoho dat, ze kterých získáme informace o prostorové aktivitě jedinců či celé populace. U hraboše polního je odchytová metoda obzvlášť významná, jelikož jeho populační hustoty jsou asi o řád vyšší než u jiných hrabošovitých druhů.

Termín populační cykly se v dnešní době při popisování kolísání početnosti drobných hlodavců velmi často používá, avšak přesnější je termín víceleté populační fluktuace početnosti s periodou 3 až 5 let (Tkadlec 1998).

1.1 Obecná charakteristika hraboše polního

1.1.1 Popis druhu

Hraboš polní (obr. 1) patří do čeledi myšovitých (Muridae), řádu hlodavci (Rodentia), třídy savci (Mammalia). Patří mezi malé až středně velké hraboše. Zbarvení srsti je různé u jednotlivých jedinců, od světle hnědavě šedého odstínu přes nažloutlé, narezavělé nebo skořicové až k temně hnědému nebo šedohnědému (Kratochvíl et al. 1959). Spodní část těla je zpravidla světlejší (Zapletal et al. 2000). Přední končetina má 4 prsty a zadní 5, na zadním chodidle má 6 mozolů (Zapletal et al. 2000).

1.1.2 Potrava

Hraboš polní je herbivor, hlavní složkou jeho potravy jsou byliny a širokolisté trávy (Kratochvíl et al. 1959). Spektrální složení potravy hraboše polního je také závislé na místě, na kterém se vyskytuje. Živí se nejen nadzemní částí rostlin, ale i kořeny, oddenky, hlízkami a cibulemi. Z těch si dělá zásoby na nepříznivá období. Hlavní vyhledávanou potravou hraboše polního jsou především píce, jako například tolice vojtěška.



Obr. 1: Hraboš polní

1.1.3 Nory

Hraboš polní žije v norách, které si sám vyhrabává, někdy používá při zakládání nory staré krtčí chodby nebo praskliny půdy či jiné přirozené dutiny. Jednoduché nory jsou tvořeny hnízdní komorou a jednou, nebo dvěma chodbami, podzemní chodby však mohou vytvářet velmi složité komplexy, které jsou obvykle v jedné rovině. Hloubka chodeb je různá, obvykle kolem 20–30 cm. Hnízdo hraboše bývá umístěno asi uprostřed celé podzemní soustavy, nebo může ležet i na jejím okraji či blízko vchodu. Počet hnízdních komor postupně narůstá, a to z důvodu zvyšujícího se počtu samic v systému, obvykle 5–7 samic v jednom systému. Tak postupně vzniká z jedné nory kolonie (Zapletal et al. 2000). Samice tvoří kolonie nejspíš proto, aby si zajistili zásobu jídla pro reprodukční období a pro mláďata (Löfgren 1995).

1.1.4 Areál rozšíření

Areál rozšíření pokrývá velkou část Evropy, v České republice je rozšířen na celém území (Niethammer a Krapp 1982).

1.1.5 Rozmnožování

Neobyčejně rychlá a velká reprodukční schopnost hraboše je závislá na vnějších a vnitřních činitelích, mezi něž patří délka pohlavního dospívání jedinců, délka březosti, velikost vrhu, sled vrhů za sebou, délka rozmnožovací sezóny, délka života jedinců a samozřejmě poměr pohlaví. Pokud hodnotíme populační dynamiku, to znamená, že se zaměříme na celou populaci, má významnou úlohu především hustota populace, úmrtnost jedinců a dynamika všech předchozích činitelů během roku.

Rychlost pohlavního dospívání je různá podle pohlaví a hlavně podle určité sezónní skupiny. To znamená, že jedinci narození na jaře dospívají rychleji, aby byli schopni se zapojit do rozmnožování. U některých samic byla zjištěna pohlavní dospělost už ve věku 13 dnů (Tkadlec 1997). Jedinci narození v druhé části rozmnožovacího období již v tom roce nedospívají a jsou schopni se rozmnožovat až další rok.

Velikost vrhu se určuje podle počtu vyvíjejících embryí v dělohách samic, což činí 1–14 mlád'at, obvykle však 5–6 mlád'at. Musíme ovšem vzít v úvahu úmrtnost zárodků během březosti a úmrtnost mlád'at v hnízdě, z toho vyplývá, že celkový počet mlád'at, které samice odchová, je nižší. Během jednoho rozmnožovacího období může mít samička více než 4 vrhy. Počítá se totiž, že je gravidní 21 dnů a kojí 14 dnů, což je dohromady 35 dnů. Průměrná délka rozmnožovacího období je 180 dnů, od dubna do poloviny října. V nových studiích bylo zjištěno, že se poměr pohlaví během celého roku mění (Bryja et al. 2005). Ve starších pracích bylo ukázáno, že celkově u hraboše polního převažují samice (Kratochvíl et al. 1959).

1.2 Populační dynamika hraboše polního

Pro porozumění populační dynamice hrabošů je potřeba položit si 4 základní otázky:

1. Proč populace hrabošů neroste neomezeně?
2. Co způsobuje víceleté cyklické fluktuace?
3. Jakým způsobem dochází k synchronizaci populace na velkých plochách?
4. Co určuje vrcholovou hustotu populace?

Bohužel na tyto otázky zatím neexistují odpovědi, na kterých by se většina badatelů shodla (Tkadlec 1998).

1.2.1 Proč populace hrabošů neroste neomezeně?

Abychom zjistili, proč populace neroste neomezeně, musíme zjistit, jaké byly vnitřní i vnější podmínky ve fázi růstu vrcholové fázi a fázi poklesu. Měli bychom brát v úvahu více faktorů, které ovlivňují populační dynamiku, avšak u různých druhů hrabošů nebo u hrabošů žijících v jiných částech republiky nejspíš působí na populační cykly jiné podmínky (Krebs a Myers 1974). Potrava, počasí, predace zajisté působí na populaci hrabošů, musíme však zjistit, jak tyto faktory působí vzájemně.

1.2.2 Co způsobuje víceleté cyklické fluktuace?

Tato otázka je velmi komplikovaná. Někteří badatelé tvrdí, že na víceleté cyklické fluktuace mají vliv vnější činitelé, jiní zase tvrdí, že víceleté cyklické fluktuace ovlivňují vnitřní činitelé. Více bude popsáno níže.

1.2.3 Jakým způsobem dochází k synchronizaci populace na velkých plochách?

Další nevysvětlenou otázkou je, jakým způsobem dochází k synchronizaci populace na velkých plochách? Hraboši vyskytující se na ploše několika tisíc čtverečních metrů dosahují vrcholové fáze ve stejných letech.

1.2.4 Co určuje vrcholovou hustotu populace?

Poslední nevysvětlenou otázkou je vrcholová hustota populace. V jednotlivých cyklech je totiž vrcholová hustota hrabošů rozdílná. Zatím není přesně řečeno, co ji ovlivňuje.

1.3 Populační cykly hrabošů

U hrabošovitých hlodavců existuje velká meziroční variabilita v růstu populace se signifikantním množstvím periodicity. Populační dynamika je proto značně proměnlivá s periodou přemnožování 2–4 roky. Při víceletém sledování populace můžeme rozpoznat 4 fáze populačního cyklu. Na obr. 2 můžeme vidět 4 fáze cyklu.

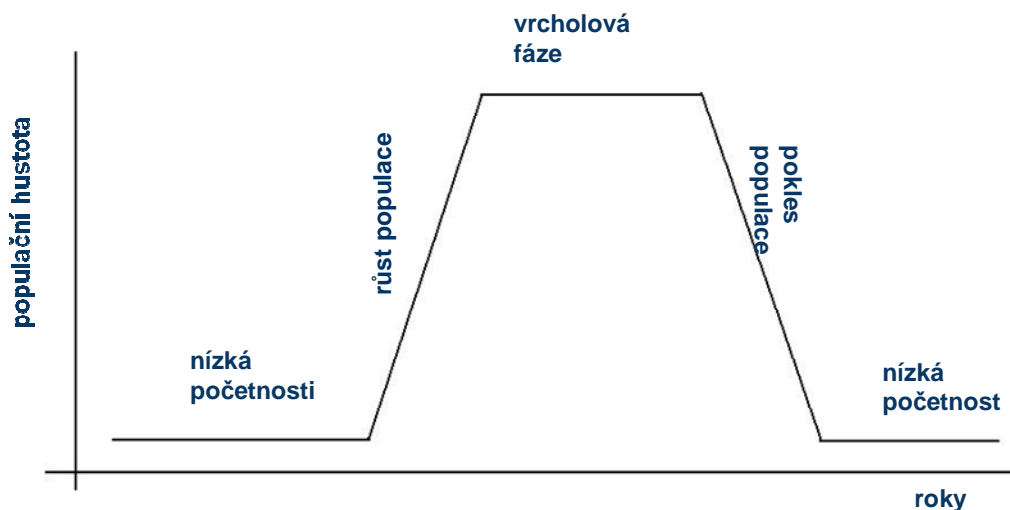
1.3.1 Fáze růstu

Fáze růstu je definována jako období velkého nárůstu počtu jedinců během jednoho roku (Chitty a Chitty 1962). Ve fázi růstu, kdy dochází k rozmnožování populace již

velmi brzy, můžeme pozorovat, že se hraboši začínají rozmnožovat již pod sněhovou pokrývkou, to znamená v lednu či únoru. Při nízké populační hustotě vstupují samice zrozené v prvních jarních vrzích do rozmnožování ještě v kojeneckém věku, to znamená, že jejich věk je zhruba 14 dnů. Na začátku jara tedy tvoří populaci jedinci relativně staří, kteří se narodili v předchozím roce a jedinci velmi mladí, kteří dospívají pohlavně velmi rychle a jsou schopni rozmnožování ve stáří 2-4 týdnů. Ve fázi růstu populace jsou vhodné klimatické i potravní podmínky, a tak se hraboši mohou rozmnožovat až do zimy. Bylo zaznamenáno, že se někdy mohou rozmnožovat i celou zimu.

1.3.2 Vrcholová fáze

Vrcholová fáze je definována jako období od jednoho jara k příštímu, kdy dochází jen k malé změně v počtu jedinců (Chitty a Chitty 1962). Vrcholovou fází jednoznačně poznáme. Populační hustota je totiž v tomto období vyšší než v jiných fázích. Vrcholová fáze je takovým populačním zlomem, kdy kvůli níže popsaným důvodům rozmnožování končí. U některých populací vrcholovou fází nemusíme poznat, protože je velmi krátká (Krebs a Myers 1974). U jiných populací je naopak dobře rozpoznatelná a v některých případech může trvat i delší dobu než jeden rok.



Obr. 2: Fáze cyklu hraboše polního

1.3.3 Fáze poklesu

Jelikož už ve vrcholové fázi dochází z mnoha důvodů k zástavě rozmnožování, po vrcholové fázi tedy musí následovat fáze poklesu. Chitty a Chitty (1962) popsal 3 typy poklesu. Typ H je postupný pokles populace během jednoho až dvou let, populace se stále rozmnožuje. Typ G je také postupný pokles populace, avšak nedochází k mírnému nárůstu díky rozmnožování. Typ M je velmi rychlý pokles populace, ke kterému dojde například během kruté zimy.

1.3.4 Fáze nízké početnosti

Populace hrabošů je skutečně velmi nízká po dobu jednoho roku až několika let. Během fáze nízké početnosti musí dojít k obnově potravních zdrojů a rozmnožování. U některých populací fáze nízké početnosti chybí a přechází z fáze poklesu rovnou do fáze růstu.

V mnoha stanovištích dochází každý rok k obrovským změnám v populacích hrabošů rodu *Microtus* nebo lumíků rodu *Lemmus*. Hrabošovité hlodavci mají totiž proměnlivou populační dynamiku, která se pravidelně opakuje ve dvou až čtyřletých cyklech. K těmto změnám většinou dochází náhle a i přes mnohaletý výzkum, který trvá více než 80 let, se nepodařilo přesně zjistit, jaké jsou příčiny změn početnosti.

1.4 Teorie, snažící se vysvětlit cykly hrabošovitých

1.4.1 Teorie, která zdůrazňuje působení vnějších faktorů

Mezi vnější faktory můžeme zahrnout především počasí, potravu, predátory a parazity. Tyto teorie poukazují na to, že k cyklické početnosti dochází v závislosti na vnějších faktorech, aniž by docházelo k vnitřním změnám hrabošovitých hlodavců (Begon et al. 1997).

1.4.2 Teorie, která zdůrazňuje působení vnitřních faktorů

Mezi vnitřní faktory patří například hormonální změny a změny v chování jedinců, genetické změny a interakce mezi jedinci. Někteří badatelé při vysvětlování populačních cyklů využívají jak působení vnějších faktorů, tak vnitřních faktorů populace. Například podle starší práce Krebse a Myersové (1974) existuje 5 hlavních

hypotéz, rozdělených podle toho, který faktor je za změnu početnosti populace zodpovědný. V následujícím textu shrnu starší hypotézy, které byly navrženy na vysvětlení demografických změn a populační dynamiky.

1.5 Hypotézy na vysvětlení demografických změn

1.5.1 Potrava

Podle Lacka (1954) drancování stanoviště hraboši, tzn. spotřeba velkého množství potravy, vede k větší explozi dravců. Proto si svůj zánik způsobují hraboši sami, kteří si zničí veškerou vegetaci, která dříve poskytovala úkryt. Pitelka (1958) tuto potravní hypotézu o pár let později přeformuloval. Navrhl více pravděpodobnou hypotézu a to, že nedostatek potravy vyvolané vysokou hustotou hrabošů vede k podvýživě, snížení reprodukce a tedy k poklesu populace. Laine a Henttonen (1983) uvedli, že výživná hodnota potravy je pro hrabošovitě velmi důležitá, a že se každým rokem v závislosti na meteorologických podmínkách mění. Následně při vysoké výživné hodnotě se populace hrabošů dostává k vrcholu, avšak po vyčerpání potravy početnost populace klesá.

Potravní hypotéza by sice mohla být jeden z důvodů kolísání početnosti populace, avšak prozatím nebyly nalezeny žádné důkazy, že množství živin a potravy způsobují cykličnost populace, a proto ji spousta badatelů odmítá.

1.5.2 Predátoři

Predátoři mohou být dalším vysvětlením, proč je populační dynamika hrabošů cyklická. Otázkou vlivu predátorů na početnosti populace hrabošů a lumíků se zabýval již Aristoteles. Hraboši i lumíci mají sice mnoho přirozených predátorů a role predace přispívá k rychlosti úbytku hrabošů, avšak nebylo přímo dokázáno, že by pouze predátoři ovlivňovali reprodukci hrabošů, a tudíž jejich populační cykly (Krebs a Myers 1974). Zajímavou otázkou je, zda dravci udržují populaci hrabošů ve fázi nízké početnosti. Martincová (2009) se zabývala ve své vědecké práci predační hypotézou, ale nepotvrdila ji. Domnívá se, že lasičky sice určitým způsobem populační cykly ovlivňují, ale změny v jejich početnosti nejsou opožděny vůči změnám v početnosti hraboše.

1.5.3 Počasí

Jak jsem již zmínila výše, meteorologické podmínky ovlivňují výživovou hodnotu a množství potravy. Fuller (1967, 1969) navrhl, že počasí může být vysvětlením

populačních cyklů hrabošů. Počasí tedy zajiště ovlivňuje cykly hrabošovitých, avšak prozatím nevíme, jak působí na synchronizaci. Doposud bylo provedeno jen pár studií během zimních období a nebyly nalezeny žádné vztahy mezi počasím a jedinci.

1.5.4 Stres

Populační dynamiku určitě jistým způsobem ovlivňují interakce mezi jednotlivými hraboši. Právě při vzájemném ovlivňování hrabošů vzniká sociální stres a díky němu můžeme předpokládat, že bude zvyšovat nebo snižovat velikost populace (Krebs a Myers 1974). Stresovou hypotézu vypracoval Christian (1950), kdy sledoval reakci hypofýzy a nadledvinek na stres. Zjistil, že v určitém případě rostoucí aktivita nadledvinek a hypofýzy může vést k vyšší citlivosti k prostředí, a tedy k vyššímu úhynu hrabošů. Avšak podle Krebse a Myersové (1974) stres působí na hrabošovité pouze tak, že ovlivní jejich reprodukční schopnost, ale nepůsobí na ostatní faktory natality, jako je například velikost vrhu. Agresivita jedinců se v jednotlivých fázích cyklu mění. Krebs (1985) konstatoval, že nejvyšší agresivita je ve fázi růstu a nízká ve fázi poklesu. Warkowska-Dratnal a Stenseth (1985) vypracovali práci, ve které tvrdí, že agresivita je nejnižší v období raného růstu populace, avšak nejvyšší při vysoké, ale klesající hustotě.

1.5.5 Chování

Jednou z příčin cyklických změn v populaci je chování a vzájemné vztahy mezi jednotlivci. Turner (1971) provedl studii, kdy sledoval roční cyklus agresivity u samců a zjistil, že jsou agresivnější na začátku reprodukčního období a na konci reprodukčního období se jejich agresivita snížila. Conley (1971) taktéž zjistil, že hraboši, jejichž cyklus byl ve vrcholové fázi, byli více agresivní, než ti, jejichž počet jedinců v populaci klesal. Podle Krebse a Myersové (1974) se behaviorální hypotéza zdá být nejlepším vysvětlením změn v rozmnožování, úmrtnosti, rozptylu a růstu.

1.5.6 Genetika

Podle Krebse a Myersové (1974) mají genetické změny vliv na populační dynamiku. Genetické předpoklady jsou ve fázi růstu důležité. V případě agresivnějšího jedince může být citlivost na selektivní faktory větší.

1.6 Teritorialita

Teritorium je definováno jako nejmenší část území určitého jedince, které je hájeno před vetřelci. Teritoriální chování je zásadním regulačním mechanismem vnitrodruhové konkurence. Patří mezi zřejmý projev konkurence, nabývá mnoha podob, u hrabošovitých se většinou jedná o agresivní chování s cílem uhájít si své teritorium. Výsledkem teritoriálního chování může být poměrně rovnoměrné rozmístění populace v krajině nebo také regulace populace. Stejně jako lidé i hlodavci mají ve svých základních instinktech zakódovanou přirozenou obranu vlastního území. Podle Burta (1943) existují dva typy teritoriality u savců, jeden se týká odchovu mláďat a druhý typ teritoriality je v důsledku ubránění potravy či nory.

1.7 Domovský okrsek

Domovský okrsek je základním parametrem pro určení prostorového chování jednotlivých hrabošů. U savců se domovský okrsek mění většinou s pohlavím, věkem, reprodukční kondicí a ročním obdobím.

Seton (1909) popsal domovské okrsky jako domovské regiony, které odpovídají velikosti zvířete. Význam domovského okrsku pak výborně objasnil Burt (1943), který popsal domovský okrsek jako území, ve kterém se jedinec pohybuje a vykonává aktivity jako je např. sběr potravy, páření, péče o potomstvo. Koncepce se zcela liší od s ní spojené teritoriální koncepce (Burt 1943). Velikost domovského okrsku se liší u různých druhů a i v rámci druhu, kde je závislá na typu prostředí, množství potravy, populační hustotě, rozmnožování, reprodukčním období či stáří jedinců. Vliv populační hustoty na velikost domovského okrsku není zcela jasný. V některých případech nebyl vliv populační hustoty na velikost domovského okrsku prokázán (Bondrup-Nielsen 1986). V jiných případech měla vysoká denzita za následek zmenšení velikosti domovského okrsku (Getz 1961). Migrační trasy obvykle nebývají započítávány do velikosti domovského okrsku.

Domovský okrsek se vypočítává podle odchytových dat. Velikosti domovských okrsků jsou nepřímo úměrné ke kvalitě a kvantitě jídla a populační hustotě (Mazurkiewicz 1971, Viitala 1977). Někdy může dojít ke zvětšování odhadů domovských okrsků kvůli velkému počtu dat.

1.8 Poměr pohlaví

Hraboš polní je již dlouhodobě zkoumán pomocí metody zpětného odchyty a je delší dobu známo, že poměr pohlaví v populaci se během roku mění. V zimě a na jaře jsou četnější samci (Stein 1953). Avšak poměr pohlaví se zjišťuje metodou, kdy z počtu odchycených samců a samic je odhadován jejich poměr v populaci. Někdy však takový odhad může být zkreslený, protože není známo, jestli se někteří jedinci, například samci, nechytají častěji (Nichols et al. 1994).

1.9 Prostorové chování

U drobných hrabošovitých savců byla pozorována velká vnitrodruhová i mezidruhová variabilita v prostorovém chování. To znamená, že u jednoho druhu je možno si všimnout několika způsobů vnitrodruhové organizace (Gliwitz 1997). U drobných hlodavců existuje mnoho vnitřních faktorů, které ovlivňují prostorové chování jedinců. Mezi základní faktory patří pohlaví a stáří jedinců. Ostfeld (1985, 1990) poukázal na to, že také populační hustota má velký význam na prostorové chování.

1.9.1 Prostorové chování samic a samců

Prostorové chování samic je vysvětlováno dvěma hypotézami podle toho, co samice brání. První hypotéza, která je založená na bránění mlád'at, předpokládá, že teritorium je bráněno proti dospělým samicím a cizím samcům. Obrana teritoria probíhá nejintenzivněji v okolí hnízda a agresivní chování samic se zesiluje v období rozmnožování (Wolff 1993). Další hypotéza vychází z vysokých energetických nákladů na mateřskou péči, proto je u reproduktivně aktivních samic prostorové chování ovlivněno především kvantitou, kvalitou a distribucí jídla (Pusenius a Viitala 1993). V případě nevhodných potravních podmínek a nízké populační hustotě se u samic vyskytuje teritoriální chování, ochrana teritoria je zaměřena proti všem dospělým jedincům živících se stejnou potravou. Přes zimu jsou hraboši v agregaci, avšak ve srovnání s norníkem je jejich agregace větší a méně stabilní, což je pravděpodobně kvůli vyčerpání zdrojů kolem agregace. Proto hraboši přežívají zimu méně než norníci (Ylönen 1993).

V opačném případě, to znamená při dostatku potravy, se mohou domovské okrsky překrývat (Pusenius a Viitala 1993). Tvorba teritorií u samic může být také podmíněna sezónními změnami v sociálním chování (Ostfeld 1990). Podle Madisona (1980) jsou

samice a jejich potomci teritoriální během reprodukčního období a Ylönen (1993) tvrdí, že samice narozené na jaře předchozího roku tvoří teritoria spolu se samicemi z posledního vrhu.

Prostorové chování samců je s největší pravděpodobností ovlivněna samicemi (Ostfeld et al. 1985). V případě, že samice jsou teritoriální, domovské krsky samců se překrývají a naopak (Ostfeld et al. 1985). V případě, že mají samice synchronizovaný reprodukční cyklus, pro samce je výhodná tvorba kolonií. V případě, že reprodukční cykly nejsou synchronizovány, je snahou samců najít co nejvíce reprodukčně aktivních samic a byla by pro ně tvorba teritorií nevýhodná (Ims 1987). Podle výzkumu Agrella et al. (1996) však pohybová aktivita samců z jeho studovaného území nebyla ovlivněna ani distribucí samic, ani jejich synchronizovanou reprodukční aktivitou. Kromě samic ovlivňuje prostorové chování samců také populační hustota, potravní nabídka, poměr pohlaví a dominance (Agrell et al. 1996). Pokud je poměr pohlaví ve prospěch samic, samci brání skupinu samic, avšak pokud je poměr ve prospěch samců, nepřátelské interakce mezi samci jsou silnější a mohou zvýšit náklady na obranu teritoria (Ostfeld 1990).

2 Cíle práce

Cílem této práce je srovnání různých metod výpočtu domovského okrsku z odchytných dat do živolovných pastí umístěných na stacionární ploše. Na základě zpracování dat získaných v jednotlivých odlovovacích akcích během roku 2001 až 2008 bude proveden odhad domovského okrsku hraboše polního 3 metodami: (1) metodou maximálního průměrného přeběhu, (2) metodou Jennricha a Turnera a (3) metodou Calhouna a Casbyho. Bude provedeno srovnání všech metod pro jednotlivé demografické třídy jedinců. Terénní část bude provedena v přírodní populaci na lokalitě oseté tolicí vojtěškou v Olomouci–Holicích. Pro odchyt jedinců bude použita metoda zpětného odchytu značkovaných jedinců.

3 Materiál a metody

3.1 Lokalita

Výzkum hrabošů probíhal v přírodní populaci na pozemku Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého na periferii Olomouce v Olomouci-Holici na poli osetém tolicí vojtěškou. Lokalita leží v nadmořské výšce 200 m n.m. Jedná se o rovinaté území, které patří do teplé klimatické oblasti. Celková studijní plocha (obr. 3 a 5) zaujímá 0,25 ha.



Obr. 3: Studijní plocha hraboše polního v areálu PŘF UP v Olomouci

3.2 Odchyťová metoda

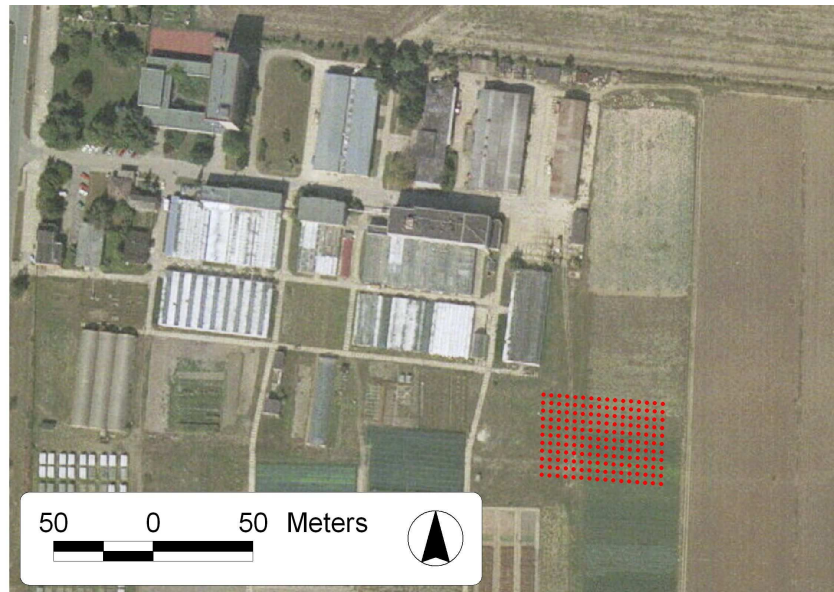
Odchyt jedinců byl prováděn pomocí metody zpětného odchytu (capture-mark-recapture) značených jedinců do multilovných živolovných pastí typu Ugglan. Metoda zpětného odchytu se velmi hojně používá k určení početnosti populace, zjišťování velikosti domovského okrsku a k určování mnoha jiných populačních parametrů. Hlavním kladem této metody je, že odchycení jedinci jsou opět vráceni do přirozeného prostředí. Aby mohla být správně vypočítána velikost domovského okrsku, musela být na studijní ploše vytvořena pravidelná síť odchytových bodů, na délku 16 a na šířku 11 odchytových bodů. Body od sebe byly vzdáleny 4 m a celkem jich tedy bylo 176. Getz (1961) pro následné správné odhady doporučuje maximální rozložení pastí 6 až 8 m. Pro správné určování byly body označeny A1-K16. Přibližně jednou za měsíc byla na

každý takový bod položená multilovná živolovná past, která musela být po dobu 5 dnů kontrolována 2× denně, vždy ráno v 8:00 a večer v době od 16:00 do 19:00. Jedinci se chytali převážně přes noc, kdy jsou aktivní. Do živolovné pasti byli nalákáni ovesnými vločkami. Ovesné vločky se musely dávat do pasti také kvůli pokrytí energetických potřeb odchytených jedinců.



Obr. 4: Hraboš odchytený do živolovné pasti Ugglan

Princip pasti je takový, že jakmile zvíře vlezde do klece a sešlápnou pohyblivou plochu, uvolní se pojistka, která uzavře dvířka a zabraňuje tak jedinci vylézt ven. Nově chycení byli označeni amputací článku prstu dle číselného kódu. Vždy byl amputován maximálně jeden prst na končetině. Jde o tradiční metodu, kterou hraboši velmi dobře snášejí, neboť jejich prsty jsou krveny minimálně. O tom svědčí opakované odchyty stejných jedinců v průběhu jednoho dne.



Obrázek 5: Letecký snímek studijní plochy v Olomouci-Holici

Každý hraboš (obr. 6) musel být následně zvážen a musely být určeny a poznačeny tyto údaje: datum a čas odchyty, identifikační číslo jedince, bod odchyty, hmotnost, pohlaví, reprodukční stav. U samců byl reprodukční stav zaznamenán jako aktivní nebo neaktivní, u samic byla určena gravidita, otevřená nebo uzavřená vagína a kojící nebo nekojící jedinec.



Obr. 6: Hraboš polní krátce před vážením

3.3 Data

Data byla analyzována z období září 2001 až do listopadu 2008. Ve fázi růstu populace a ve fázi maxima se chytalo většinou v měsíčních intervalech po dobu 5 dnů, v době reprodukčního klidu pak byly odchyťové akce zhruba jednou za 3 měsíce také po dobu 5 dnů. Od roku 2001 do roku 2008 proběhlo celkem 65 odchyťových akcí.

3.3.1 Rok 2001

V roce 2001 se populace nacházela ve fázi nízké populace, proto proběhlo pouze 5 odchyťových akcí, září, říjen, začátek listopadu, konec listopadu, prosinec. Během této doby bylo odchyceno celkem 323 hrabošů, 119 jedinců z toho 52 samic a 67 samců.

3.3.2 Rok 2002

V roce 2002 proběhlo celkem 14 odchyťových akcí, leden, únor, začátek května, konce květen, začátek červen, konec června, červenec, začátek srpna, konec srpna, září, začátek říjen, konec října, listopad, konec listopadu. Bylo odchyceno 603 hrabošů, 120 jedinců, z toho 52 samic a 68 samců.

3.3.3 Rok 2003

V roce 2003 proběhlo celkem 7 odchyťových akcí, leden, únor, duben, květen, červen, červenec, srpen. Bylo odchyceno 41 hrabošů, 9 různých jedinců z toho bylo 5 samic a 4 samci.

3.3.4 Rok 2004

V roce 2004 proběhlo celkem 13 odchyťových akcí, duben, začátek května, konec května, začátek června, konec června, červenec, srpen, září, říjen, začátek listopadu, konec listopadu, prosinec. Hraboši se chytali ve velkém počtu i v zimním období. Bylo odchyceno celkem 2632 hrabošů, 477 jedinců, 278 samic a 199 samců.

3.3.5 Rok 2005

V roce 2005 proběhlo celkem 16 odchyťových akcí, leden, únor, březen, začátek dubna, konec duben, začátek května, konec květen, začátek června, konec červen, červenec, začátek srpna, konec srpna, září, říjen, listopad, prosinec. Bylo odchyceno celkem 3415 hrabošů, 961 jedinců, 530 samic, 431 samců.

3.3.6 Rok 2006

V roce 2006 proběhly pouze 3 odchytné akce, březen, duben, květen. Bylo odchyceno 9 hrabošů, 6 jedinců, z toho 1 samice a 5 samců.

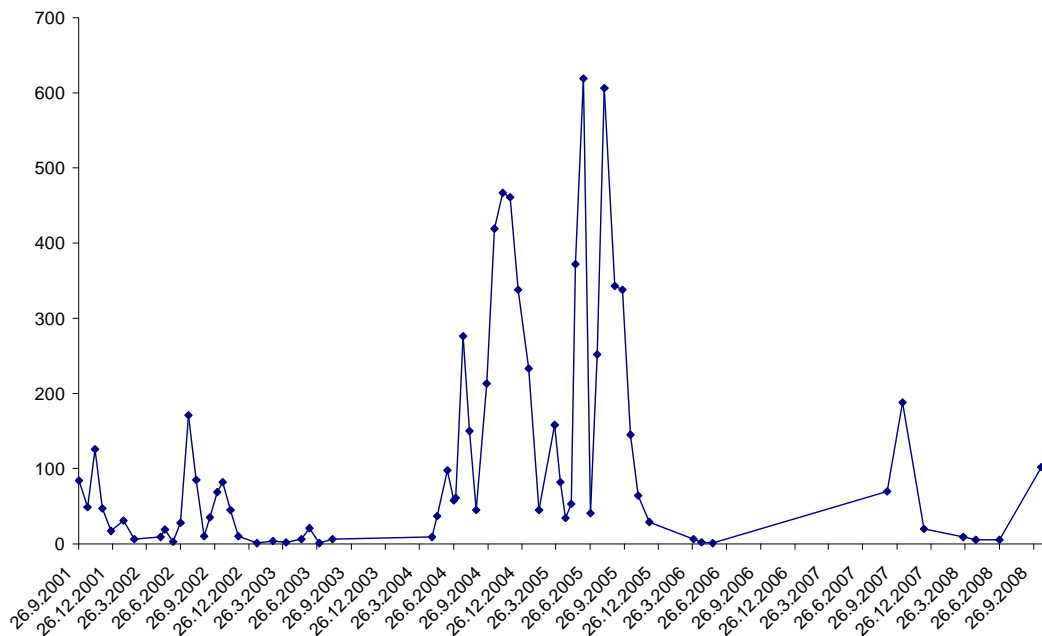
3.3.7 Rok 2007

V roce 2007 proběhly také pouze 3 odchytné akce, srpen, říjen, prosinec. Bylo odchyceno 278 hrabošů, 101 jedinců, z toho 50 samic a 51 samců.

3.3.8 Rok 2008

V roce 2008 proběhly 4 odchytné akce, březen, duben, červen, říjen. Bylo odchyceno 121 hrabošů, 69 jedinců, 25 samic, 44 samců.

V průběhu sledovaného období jsme mohli pozorovat všechna období populačního cyklu. V roce 2001–2002 období reprodukčního klidu (minimum), 2002–2004 období růstu populace a v dubnu 2004–srpnu 2005 období maxima (ang. peak). Od konce roku 2005 docházelo ke snižování abundance a během let 2006–2008 byla populace opět ve fázi nízké početnosti.



Obr. 7: Počty odchycených jedinců v jednotlivých odlovovacích akcích

3.4 Odhad velikosti domovského okrsku

Odhad velikosti domovského okrsku byl vypočítán třemi metodami, metodou maximální přeběhové vzdálenosti, metodou Jennricha a Turnera (Jennrich a Turner 1969) a metodou Calhouna a Casbyho (Calhoun a Casby 1958). Z výsledků byly následně vytvořeny různé grafy závislostí a srovnány výsledky všech metod.

3.4.1 Metoda maximální přeběhové vzdálenosti

U metody maximální přeběhové vzdálenosti je brán jako ukazatel domovského okrsku průměrná přeběhová vzdálenost jednotlivého zvířete v jednotlivé odlovovací akci. Nejprve musely být poupraveny data, protože do analýz mohli být začleněni pouze ti jedinci, kteří se chytli minimálně 2×. Hraboši, kteří během určité odlovovací akce uhynuli, byli také z analýzy vyloučeni, abychom snížili zkreslení velikosti domovského okrsku. Upravená data pak mohla být použita pro výpočet maximální přeběhové vzdálenosti. Jelikož dat bylo velké množství, pro zpracování byl použit *R* software (*R* Development Core Team 2011), ve kterém byl vytvořen speciální program. Pro každou akci byla vypočítána maximální přeběhová vzdálenost jedinců, ze které byla vypočítána průměrná přeběhová vzdálenost pro různé demografické třídy. Z maximálních přeběhových vzdáleností byl vypočítán kruhový domovský okrsek podle vzorce pro výpočet obsahu kruhu. Kritikou této metody je právě to, že domovský okrsek je předpokládán jako kruh a tím zahrneme i oblasti, kde jedinci nebyli chytáni nebo se nevyskytují (Hayne 1949).

3.4.2 Metoda Jennricha a Turnera

Pro metodu Jennricha a Turnera byly použiti pouze jedinci, kteří se chytli v jednotlivých odlovovacích akcích minimálně 3×. Stejně jako u metody maximální přeběhové vzdálenosti byli vyřazeni jedinci, kteří během odchyty uhynuli. Výsledkem metody Jennricha a Turnera, nebo-li metody konfidenčních elips, je kruhovitá nebo elipsovitá pravděpodobnost výskytu jedince (Jennrich a Turner 1969).

U této metody je problém ten, že jakmile se body jednotlivých hrabošů vyskytují v linii, podle vzorce není možné vypočítat velikost domovského okrsku. Pro tento případ jsme dále použili metodu Calhouna a Casbyho, díky které je možné domovský okrsek vypočítat, i když se body vyskytují v linii.

3.4.3 Metoda Calhouna a Casbyho

Nejprve byla poupravena data tak, abychom použili pouze jedince, kteří se během odchyťových akcí chyťili minimálně 3×. Následně byl vytvořen speciální program, který vypočítal velikost domovského okrsku jako kruh, založený na průměrném odchyťovém rádiu, což je vzdálenost od odchyťového bodu do geometrického centra (Calhoun a Casby 1958). U této metody je nevýhoda v tom, že hodnoty mají tendence narůstat s počtem odchyťů.

Diplomová práce byla zaměřena především na rozdíly přeběhových vzdáleností mezi samci a samicemi. Kromě rozdíľů mezi demografickými třídami byla zpracována a odhadnuta závislost prostorového chování na ročním období a fázi cyklu.

4 Výsledky

Během sledovaného období od září 2001 až do listopadu 2008 se populační hustota velmi měnila (obr. 7). Proto byl pro analýzu použit v různých letech různý počet jedinců (tab. 1). Celkem bylo odchyceno 7422 jedinců, z toho 4548 samic a 2874 samců. Nejvíce jedinců bylo analyzováno v roce 2005, kdy se populace nacházela ve vrcholové fázi populačního cyklu.

Tabulka 1: Počet odchycených samic a samců během sledovaného období (2001–2008)

Rok	Velikost vzorku		
	Samice	Samci	Celkem
2001	151	172	323
2002	282	321	603
2003	23	18	41
2004	1758	874	2632
2005	2118	1297	3415
2006	2	7	9
2007	159	119	278
2008	55	66	121

Velikosti domovských okrsků byly spočítány třemi metodami, metodou maximální přeběhové vzdálenosti, metodou Jennricha a Turnera a metodou Calhouna a Casbyho (tab. 2). Index maximální přeběhové vzdálenosti byl spočítán pro všechny odchycené jedince, kteří se chytli minimálně 2×, velikosti domovských okrsků metodami Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho byl vypočítán pro jedince, kteří se chytli minimálně 3×. Velikosti domovských okrsků kolísaly v jednotlivých letech, ale také sezónně a v závislosti na vnějších a vnitřních podmínkách populace. Velikosti domovských okrsků se také lišily podle použité metody.

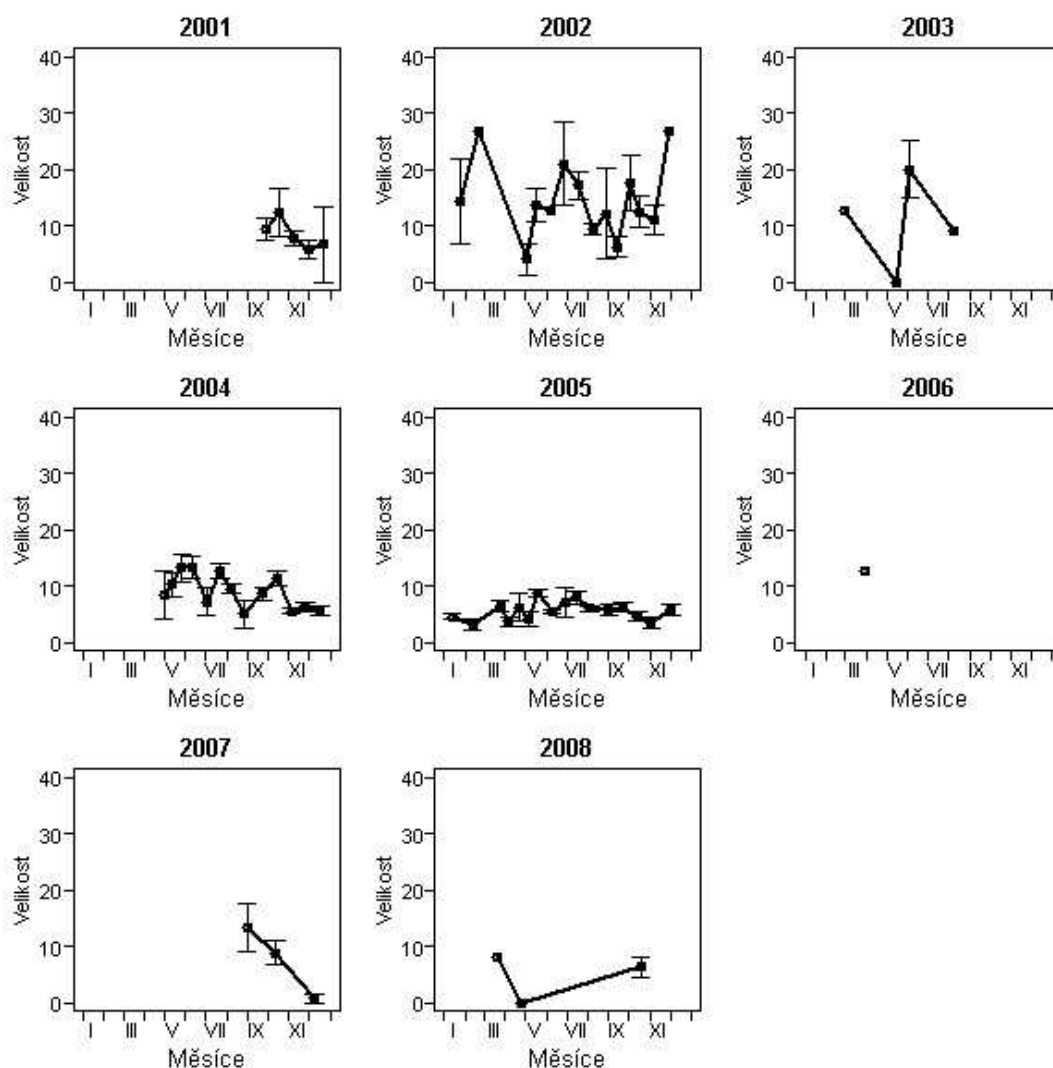
Podle metody maximálního přeběhu byly velikosti domovských okrsků větší a s nárůstem počtu jedinců, především v roce 2004 a 2005, klesly na polovinu. Naopak po spočítání velikostí domovských okrsků metodami Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho byly velikosti domovských okrsků menší a v letech vysoké a maximální hustoty byly velikosti domovských okrsků největší.

Tabulka 2: Průměrné velikosti domovských okrsků \pm SE (velikost vzorku) hraboše polního v jednotlivých letech studovaného období. Hodnoty jsou uvedeny v m². Nestanovitelné hodnoty jsou označeny NA.

Rok	Metoda maximálního přeběhu	Metoda Jennricha a Turnera	Metoda Calhouna a Casbyho
2001	66,5 \pm 1,1 (72)	14,3 \pm 1,5 (32)	19,5 \pm 1,6 (41)
2002	122,7 \pm 1,1 (124)	25,5 \pm 1,9 (54)	25,4 \pm 2,0 (61)
2003	179,1 \pm 3,8 (10)	1,9 \pm 0,5 (7)	3,6 \pm 0,7 (7)
2004	55,4 \pm 0,4 (566)	81,5 \pm 3,5 (204)	97,0 \pm 3,6 (269)
2005	30,7 \pm 0,2 (826)	83,4 \pm 3,2 (274)	108,9 \pm 3,1 (400)
2006	125,7 \pm NA (1)	NA	NA
2007	45,6 \pm 1,3 (45)	7,2 \pm 1,0 (18)	12,7 \pm 1,4 (36)
2008	40,4 \pm NA (16)	3,3 \pm 0,5 (8)	5,1 \pm 0,9 (12)

4.1 Metoda maximálního přeběhu

V roce 2001 bylo studium zahájeno až v září a skončilo v listopadu roku 2008. Podle metody maximálního přeběhu na konci reprodukčního období a v zimě byla prostorová aktivita hrabošů malá (obr. 8). Stejně tak v roce 2002 na začátku reprodukčního období. Na začátku května se velikost domovského okrsku začala výrazně zvětšovat a nabyla maxima v červnu. Koncem reprodukčního období a začátkem zimy opět klesla. Rok 2003 byl rokem minima, během celého roku proběhlo celkem 7 odchyťových akcí a po celou dobu bylo odchyceno pouze 41 hrabošů. Z těchto dat bylo možno zpracovat pouze 4 odchyťové akce. Naopak v roce 2004 a 2005 nastal velký nárůst populace. Díky velkému množství dat můžeme v těchto letech pozorovat sezónní dynamiku. V zimních a chladnějších dnech byly domovské okrsky menší, začátkem reprodukčního období velikosti domovských okrsků narostly. Avšak oproti roku 2002 byly celkově velikosti domovských okrsků menší, což bylo pravděpodobně způsobeno vyšší hustotou v letech 2004 a 2005. Rok 2006 bylo po letech vysoké hustoty rokem maximálního snížení počtu jedinců. Odchyťové akce proběhly 3, bylo odchyceno pouze 9 jedinců a prostorová aktivita mohla být analyzována pouze pro 1 akci. V letech 2007 a 2008 byla prostorová aktivita spíše menší. V reprodukčním období byly domovské okrsky větší než v chladnějším a nereprodukčním období.

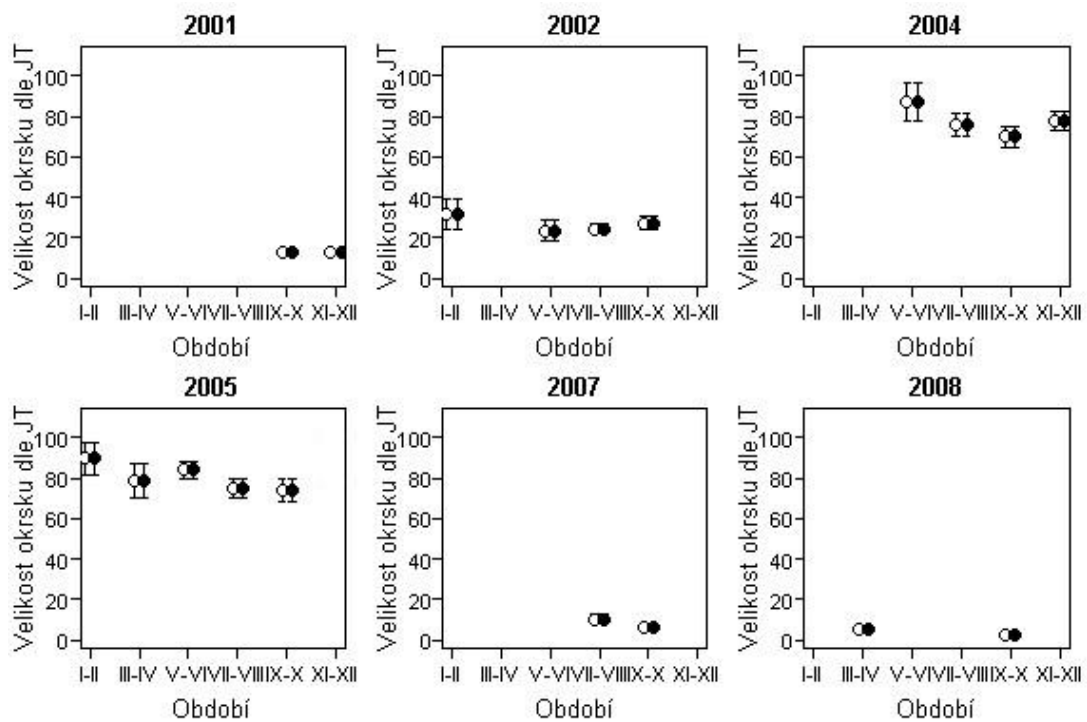


Obr. 8: Sezónní dynamika v délce přeběhu (m) v jednotlivých letech studia. Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a jejich střední chyby (SE).

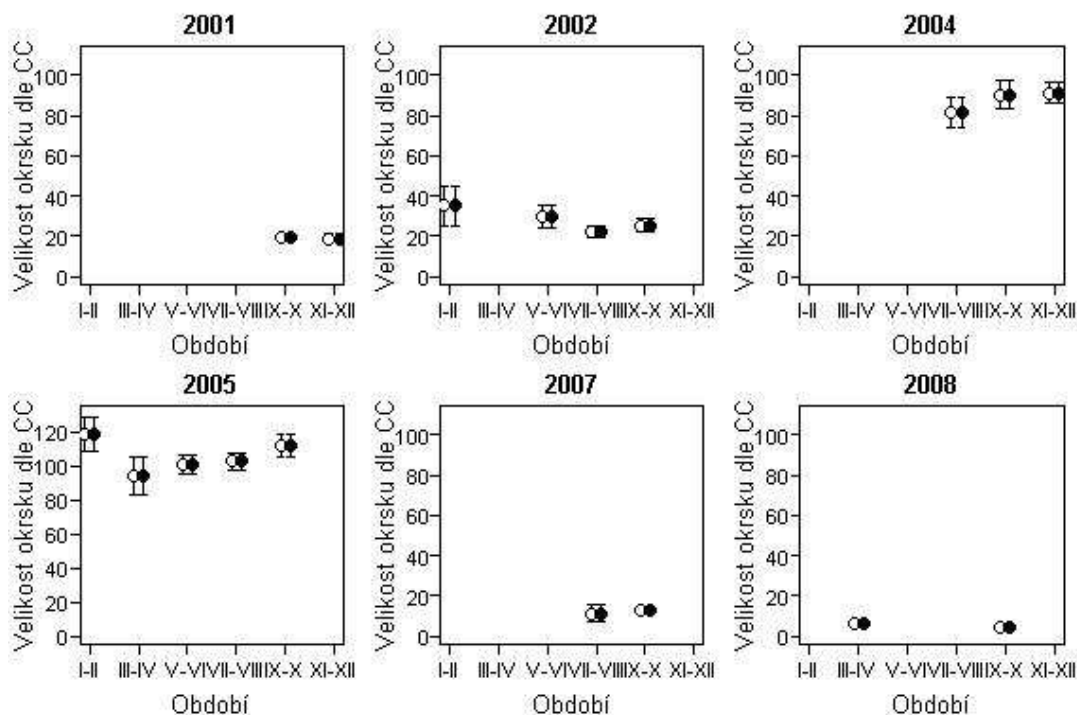
4.2 Metoda Jennricha a Turnera, metoda Calhouna a Casbyho

V roce 2001, kdy studium začalo až v září 2001, byla prostorová aktivita hrabošů celkem malá. Průměrný domovský okrsek metodou Jennricha a Turnera byl 14 m^2 a metodou Calhouna a Casbyho asi 19 m^2 . V roce 2002 byla podle těchto metod prostorová aktivita nejvyšší v zimním období, na začátku reprodukčního období mírně poklesla a v letních měsících a na začátku podzimu opět narostla. Data z roku 2003 nemohla být graficky zpracována z důvodu malého počtu údajů. Avšak výsledné velikosti domovských okrsků jsou velmi malé. V letech 2004 a 2005, kdy byla hustota hrabošů velmi vysoká, v roce 2005 dokonce maximální, můžeme pozorovat sezónní

dynamiku. Podle metody Jennricha a Turnera byl pohyb hrabošů v roce 2004 největší na začátku reprodukčního období a postupně klesal, v zimním období, to znamená v listopadu, prosinci a na začátku roku 2005 opět pohyb hrabošů mírně narostl. Na začátku reprodukčního období byla prostorová aktivita jedinců opět velmi vysoká a s narůstajícím datem mírně klesala. Podle metody Calhouna a Casbyho byl pohyb v letních měsících menší než na konci reprodukčního období a v zimních měsících, kdy byl pohyb největší. Rok 2006 byl rokem minima. Byl odchycen velmi malý počet hrabošů. Z těchto dat nemohly být zpracovány žádné zajímavé výsledky. Rok 2007 a 2008 byl taktéž rok s nižším počtem výskytu hrabošů.



Obr. 9: Sezónní dynamika velikostí domovského okrsku (m^2) v jednotlivých letech studia vypočítané metodou Jennricha a Turnera. Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a jejich střední chyby (SE).



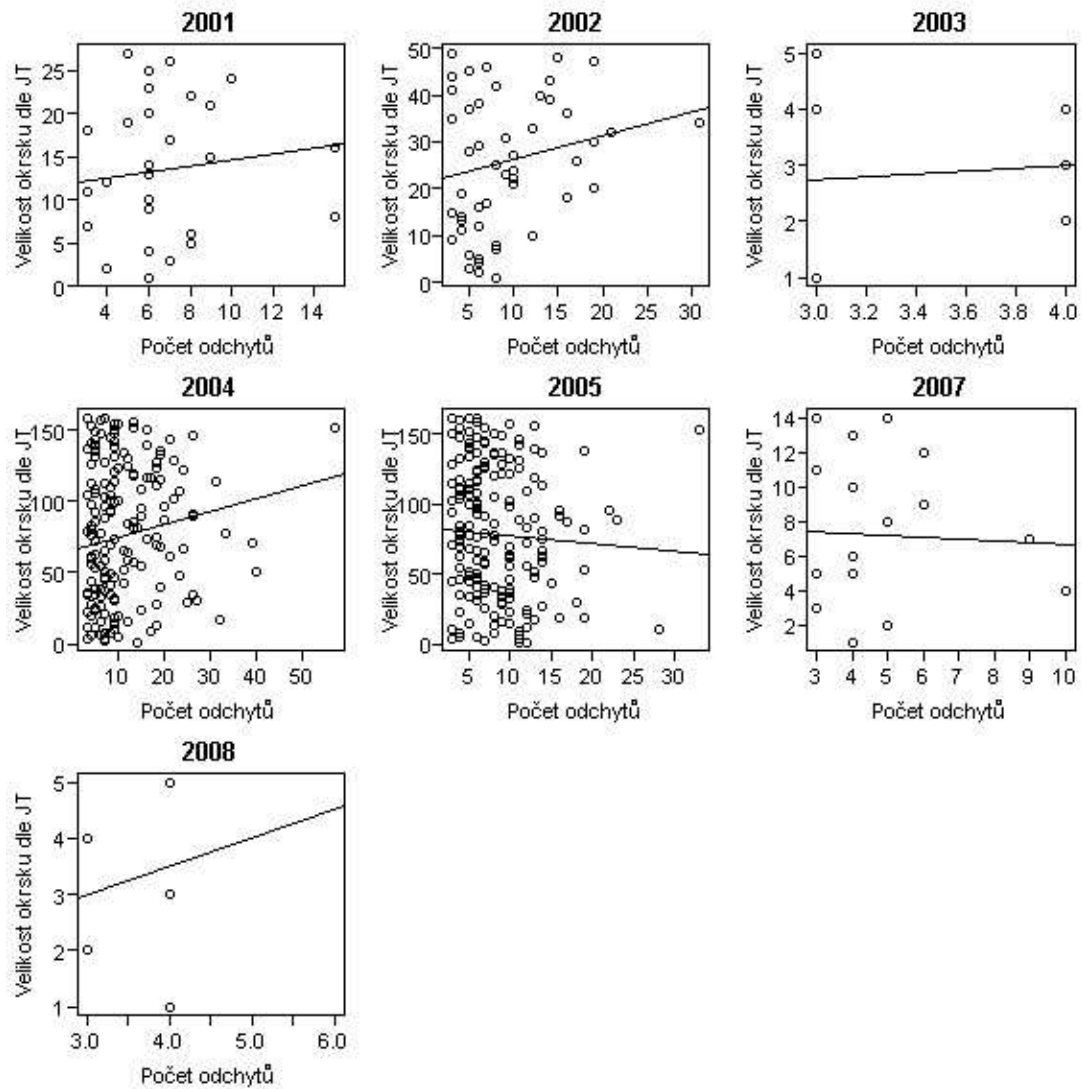
Obr. 10: Sezónní dynamika velikosti domovského okrsku (m^2) v jednotlivých letech studia vypočítané metodou Calhouna a Casbyho. Vyznačeny jsou průměrné hodnoty a jejich střední chyby (SE).

Výsledky těchto dvou metod se od metody maximálního přeběhu velmi lišily, avšak výsledky metod Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho si byly velmi podobné. Podle těchto metod byla největší prostorová aktivita hrabošů v letech 2004 a 2005, kdy byla zároveň také největší hustota jedinců. Jejich hodnoty dosahovaly až $100 m^2$. Avšak při srovnání s metodou maximálního přeběhu byly odhady velikostí domovského okrsku hlavně v letech vyšší hustoty rozdílné. Podle metody maximálního přeběhu v letech vysoké hustoty mají hraboši malé domovské okrsky kolem $30\text{--}50 m^2$, což je oproti jiným rokům až $5\times$ méně. Kdežto podle metod Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho byly domovské okrsky v letech vysoké hustoty $8\times$ větší než v jiných letech. Takové rozdíly přisuzují množství dat. Metodami Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho dochází totiž k nadhodnocování výsledků s vyšším počtem dat.

4.3 Vliv počtu odchytů

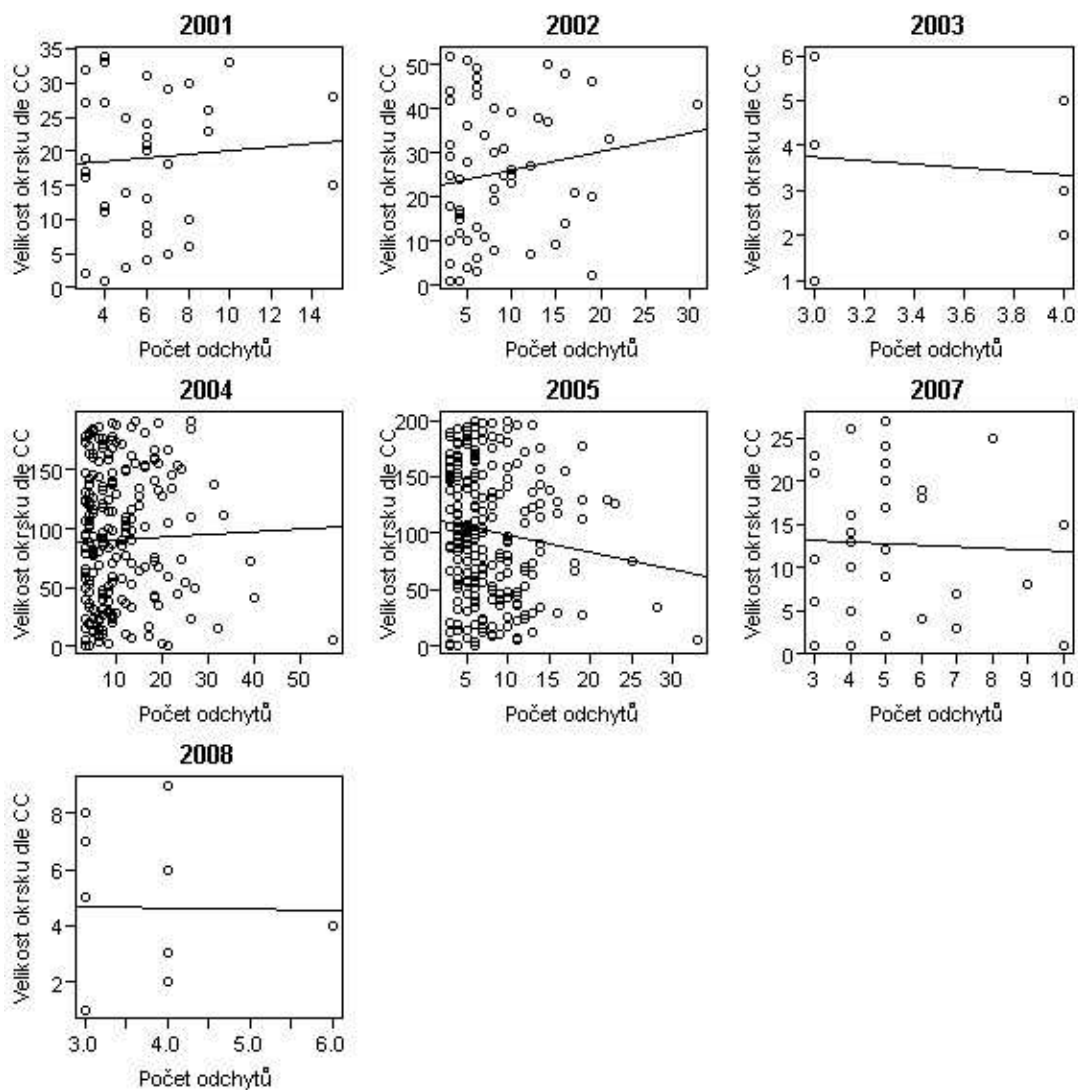
S narůstajícím počtem odchytů hrabošů by podle předpokladu měla velikost domovského okrsku narůstat. Avšak ve většině let se závislost velikosti domovského

okrsku stanoveného metodou Jennricha a Turnera na počtu odchytů nejeví. Závislost nebyla signifikantní, hodnota $p > 0,05$. Pouze v roce 2004 bylo dosaženo hladiny významnosti, kdy hodnota $p < 0,05$.



Obr. 11: Závislost velikosti domovského okrsku (m^2) vypočítané podle metody Jennricha a Turnera na počtu odchytů.

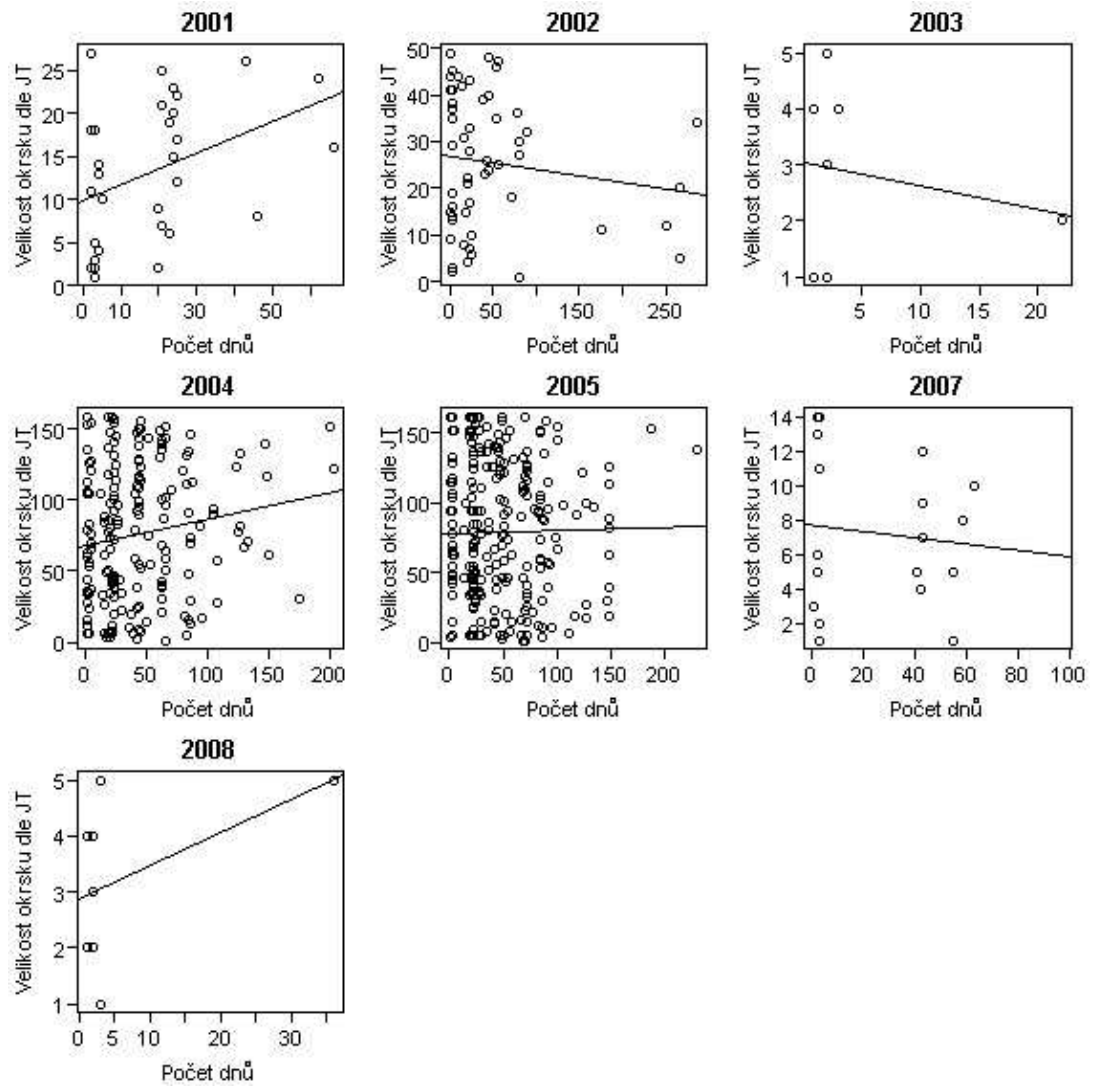
Závislost velikosti domovského okrsku podle metody Calhouna a Casbyho na počtu okrsků nebyla signifikantní. Ve všech případech hodnota $p > 0,05$.



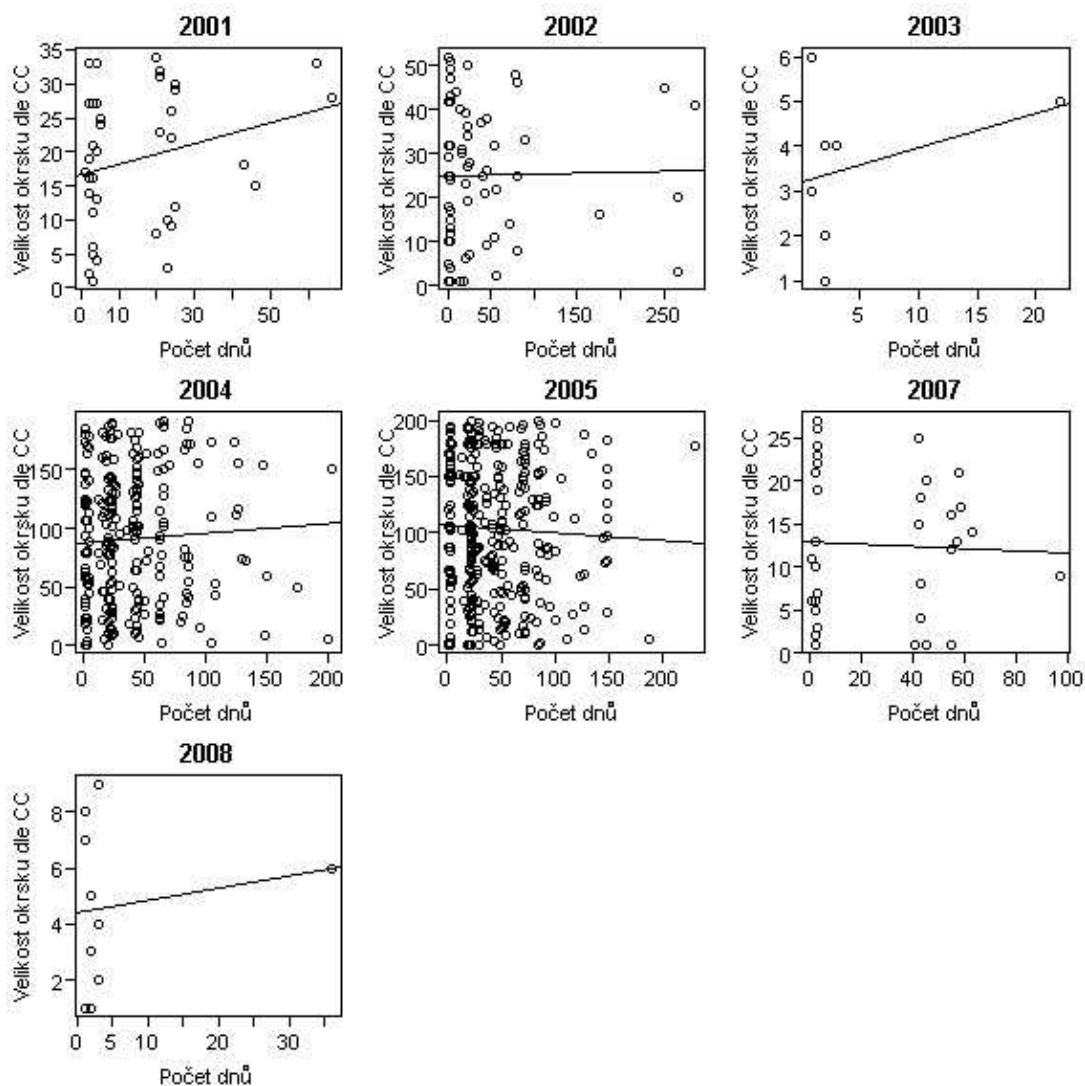
Obrázek 12: Závislost velikosti domovského okrsku (m^2) vypočítané podle metody Calhouna a Casbyho na počtu odchyťů.

4.4 Vliv odchyťové doby

S narůstajícím počtem odchyťových dnů by měla velikost domovského okrsku narůstat. Závislost není signifikantní, hodnoty $p > 0,05$.



Obr. 13: Závislost velikosti domovského okrsku (m^2) vypočítané podle metody Jennricha a Turnera na odchytové době.



Obr. 14: Závislost velikosti domovského okrsku (m^2) vypočítané podle metody Calhouna a Casbyho na odchytné době.

4.5 Vliv pohlaví

Ve většině let byla velikost domovského okrsku větší u samců než u samic. Metodou maximálního přeběhu (tab. 3) vyšly výsledky ve všech letech, kromě roku 2001, kdy byly analyzovány pouze hodnoty od září, podle předpokladu. Samice měly menší domovské okrsky než samci. To může svědčit o tom, že samice se pohybují pouze v okolí své nory, kdežto samci se pohybují více, zkoumají okolí a hledají pohlavně aktivní samice.

Tabulka 3: Průměrné velikosti domovských okrsků \pm SE (velikost vzorku) samců a samic hraboše polního v jednotlivých letech studovaného období stanovené metodou maximálního přeběhu. Nestanovitelné hodnoty jsou označeny NA.

Metoda maximálního přeběhu		
Rok	Samice	Samci
2001	70,9 \pm 1,7 (32)	62,2 \pm 1,5 (40)
2002	109,4 \pm 1,6 (58)	198,6 \pm 1,5 (66)
2003	67,9 \pm 4,0 (6)	444,9 \pm 4,9 (4)
2004	47,8 \pm 0,4 (369)	67,9 \pm 0,6 (195)
2005	25,5 \pm 0,3 (506)	33,2 \pm 0,4 (317)
2006	NA	125,7 \pm NA (1)
2007	50,4 \pm 1,6 (28)	80,9 \pm 2,1 (17)
2008	12,8 \pm 1,3 (30)	51,0 \pm 3,1 (8)

Podle metody Jennricha a Turnera byly vypočítány průměrné domovské okrsky (tab. 4) tak, že ve většině let byly větší u samců než u samic, avšak v roce 2002 a 2004 byly větší domovské okrsky u samic, to by mohlo být způsobeno výše zmiňovaným problémem s nárůstem velikosti domovského okrsku s větší velikostí vzorku.

Tabulka 4: Průměrné velikosti domovských okrsků \pm SE (velikost vzorku) samců a samic hraboše polního v jednotlivých letech studovaného období stanovené metodou Jennricha a Turnera. Nestanovitelné hodnoty jsou označeny NA.

Metoda Jennricha a Turnera		
Rok	Samice	Samci
2001	11,3 \pm 2,1 (13)	16,3 \pm 2,1 (19)
2002	26,5 \pm 2,7 (24)	24,6 \pm 2,8 (30)
2003	1,5 \pm 0,5 (4)	2,3 \pm 0,9 (3)
2004	82,7 \pm 4,3 (133)	79,4 \pm 6,0 (71)
2005	76,6 \pm 4,3 (162)	93,3 \pm 4,7 (112)
2006	NA	NA
2007	4,9 \pm 1,2 (8)	9,1 \pm 1,3 (10)
2008	2,0 \pm 0,6 (3)	4,0 \pm 0,6 (5)

Velikost domovského okrsku vypočítaná metodou Calhouna a Casbyho (tab. 5) byla větší převážně pro samce, avšak v letech 2004 a 2005 měly samice větší hodnotu domovského okrsku. Srovnáním počtu jedinců zjistíme, že se opět jedná o vyšší velikost vzorku v případech samic.

Tabulka 5: Průměrné velikosti domovských okrsků \pm SE (velikost vzorku) samců a samic hraboše polního v jednotlivých letech studovaného období stanovené metodou Calhouna a Casbyho. Nestanovitelné hodnoty jsou označeny NA.

Metoda Calhouna a Casby		
Rok	Samice	Samci
2001	16,4 \pm 2,2 (16)	21,4 \pm 2,2 (25)
2002	21,8 \pm 2,9 (28)	28,4 \pm 2,6 (33)
2003	3,3 \pm 1,1 (4)	4,0 \pm 0,6 (3)
2004	102,9 \pm 4,5 (174)	86,2 \pm 6,1 (95)
2005	110,8 \pm 3,9 (248)	105,8 \pm 5,1 (152)
2006	NA	NA
2007	10,2 \pm 1,8 (21)	16,1 \pm 1,8 (15)
2008	4,4 \pm 1,3 (5)	5,6 \pm 1,2 (7)

4.6 Překrývání domovských okrsků

Pro každé dvouměsíční odchyťové období byly graficky znázorněny jednotlivé zaznamenané přeběhy jedinců. Pro lepší viditelnost byli samci zakresleni modrou a zelenou barvou, samice červenou a fialovou. K snadnějšímu rozlišení jedinců byla navíc použita plná a přerušovaná čára. Grafické znázornění jednotlivých přeběhů jedinců najdete v Příloze A-G.

V roce 2001 nebylo z důvodu menšího počtu odchycených jedinců jasně vidět překrývání domovských okrsků. V roce 2002 byl odchycen vyšší počet jedinců, tudíž mohlo být graficky zakresleno více jedinců. V lednu až červnu byli více odchytáváni samci, můžeme u nich pozorovat velké přeběhy téměř přes celou studijní plochu. Překrývání domovských okrsků není úplně viditelné, můžeme vidět spíše jen zatoulání do cizího domovského okrsku. Červenec a srpen jsou měsíce s vyšším překryvem domovského okrsku. Překrývají se jak domovské okrsky samic, tak samců. V roce 2004 a 2005, kdy je hustota populace velmi vysoká, v roce 2005 dokonce dosahuje vrcholu, jsou překryvy domovských okrsků viditelné ve všech měsících roku. Můžeme zde pozorovat převahu samic.

5 Diskuze

Prostorové chování drobných hlodavců je stále celkem neprobádaným tématem a v poslední době se mu věnuje velká pozornost. V předložené diplomové práci jsem se zabývala prostorovým chováním hraboše polního, jež jsem studovala pomocí velikostí domovského okrsku stanovené třemi různými metodami. Data jsem získávala zpětnou odchytovou metodou na lokalitě v Olomuci-Holici od září roku 2001 do konce roku 2008.

Cílem diplomové práce bylo srovnání více metod odhadu domovského okrsku u hraboše polního. Na základě analýzy starších a vlastních odchytových údajů jsem vypočítala velikosti domovských okrsků v jednotlivých letech metodou maximálního přeběhu, metodou Jennricha a Turnera a metodou Calhouna a Casbyho. Zjistila jsem, že uvedené metody dávají velmi rozdílné odhady velikosti domovského okrsku.

5.1 Velikosti domovských okrsků

Velikosti domovských okrsků kolísají meziročně i sezónně v závislosti na vnitřních podmínkách populace, ale i na vnějších podmínkách prostředí. Velikosti domovských okrsků vypočítané metodou maximálního přeběhu kolísaly od 30,7 do 179,1 m². Roky 2002, 2003 a 2006 jsou roky nízké hustoty hrabošů, v té době byly domovské okrsky maximální, kdežto v letech 2004 a 2005, kdy byla vysoká hustota hrabošů, se velikosti domovských okrsků jednotlivých jedinců zmenšily téměř 3×. Metodou maximálního přeběhu bylo navíc zjištěno, že velikosti domovských okrsků kolísají také sezónně. V zimě byly velikosti domovských okrsků menší než na začátku jara a reprodukčního období, kdy velikost domovského okrsku postupně narůstala. Hraboši mají tendenci vytvářet v zimním období kolonie, to znamená, že mají menší domovské okrsky.

Podle metod Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho byly výsledky domovských okrsků oproti výsledkům vypočítaným podle metody maximální přeběhové vzdálenosti rozdílné. Celkově byly domovské okrsky menší a na rozdíl od výsledků výše jmenované metody byly nejvyšší v letech velké hustoty hrabošů. Na rozdíl od metody maximální přeběhové vzdálenosti, kdy výsledky z let maximální hustoty populace se 3× zmenšily, výsledky domovských okrsků vypočítané metodou Jennricha a Turnera a metodou Calhouna a Casbyho se téměř 3× zvětšily. Velikosti domovských okrsků podle metody Jennricha a Turnera se pohybovaly od 1,9 do 83,4 m² a podle metody Calhouna a Casbyho od 3,6 do 108,9 m². Podle Getze (1961) kolísaly velikosti domovských okrsků

od 380 do 820 m². Taktéž jako u metody maximálního přeběhu velikosti domovských okrsků kolísaly sezónně, avšak podle těchto metod byly velikosti domovských okrsků větší v zimním období.

Metoda maximální přeběhové vzdálenosti se zdá být přesnější pro výpočet domovského okrsku. Jak jsem zmiňovala výše, metody Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho mají ve výsledcích tendenci k nárůstu velikosti domovského okrsku s vyšším počtem odchycených jedinců. Tomu bych přisuzovala rozdíly mezi velikostmi domovských okrsků v letech vysoké populační hustoty vypočtené jednotlivými metodami. Již dříve však existovaly značné rozdíly ve výsledcích v závislosti na použité metodě výpočtu velikosti domovského okrsku.

5.2 Rozdíly mezi samci a samicemi

Samci mají větší domovské okrsky než samice. Rozdíly ve velikostech domovských okrsků u samic a samců ukazují na to, že rozmnožování má velký vliv na velikosti domovských okrsků. Samice mají menší domovské okrsky, protože pečují o mláďata, kdežto samci se aktivně podílejí na hledání reprodukčně aktivních samic, proto jsou jejich domovské okrsky větší. Getz (1961) studoval velikosti domovských okrsků na dvou různých lokalitách a podle jeho výsledků mají samci taktéž větší domovské okrsky než samice, zejména tedy na jaře a v létě. Stejně tak Brown (1956) zjistil, že domovské okrsky samic jsou menší, ale výsledky neukázaly žádnou korelaci s obdobím rozmnožování.

Dub (1969) studoval velikosti domovských okrsků v závislosti na pohlaví. V červenci byla velikost domovských okrsků 130,7 m² u samců a 33,2 m² u samic, v říjnu pak 36,3 m² a 26,4 m². Gliwitz (1997), která studovala populaci hrabošů 5 let, odhadla průměrnou velikost domovského okrsku samic na 377 m² a samců od 144 m² do 2756 m², v případě samců velikost domovského okrsku byla signifikantně závislá na tělesné hmotnosti. Zejda a Pelikán (1969) vypočetli průměrné přeběhy samců a samic. U samců činily 21,4 m a samic pouhých 5,5 m. V případě kruhovitého domovského okrsku bude velikost domovského okrsku samců 359,7 m² a u samic 23,8 m². Reichstein (1960) odhadl velikost domovského okrsku u dospělých samců asi na 1200–1500 m², u dospělých samic 300–400 m². Madison (1980) studoval 3 různé populace radiotelemetrickou metodou a odhadl velikosti domovských okrsků samců od 7,2 m² do 8,8 m² a samic od 6,7 m² do 8,1 m². Agrell (1996) analyzoval prostorové chování samců a zjistil jasné rozdíly v sociálním chování na jaře a na podzim. Rozdíly ve

velikostech sice nebyly signifikantní, ale zjistil rozdíly v překrývání domovských okrsků.

5.3 Závislost velikosti domovského okrsku na počtu odchytů

S počtem odchytů by měla narůst i velikost domovského okrsku. Podle mých výsledků byla v některých letech tato závislost vidět, avšak ve většině případů nebyla signifikantní, hodnota $p > 0,05$, pouze v roce 2004 byla závislost velikosti domovského okrsku odhadnutého metodou Jennricha a Turnera signifikantní, hodnota $p < 0,05$.

5.4 Závislost velikosti domovského okrsku na odchytové době

Čím je delší doba odchytu, tím by měla být velikost domovského okrsku podle předpokladu větší. Po zpracování dat a vytvoření závislostí jsem však zjistila, že v případě velikostí domovských okrsků zpracované metodou Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho se žádná signifikantní závislost nejeví, hodnota $p > 0,05$.

5.5 Prostorové chování hraboše polního

Podle zakreslených dat můžeme usuzovat, že samci i samice mají tendenci v zimním období vytvářet kolonie, kdežto na počátku reprodukčního období nepoukazují na tvorbu kolonií. Starší samice v tomto období obývají samostatné domovské okrsky. Mladé samice pak s postupujícím reprodukčním období mohou dospívat v blízkosti domovského okrsku matky a může dojít k překrývání domovských okrsků (Lambin 1997). Ylönen (1993) také uvádí, že samice narozené na jaře následně vytváří kolonie spolu s matkami. Naopak samci narození během reprodukčního období podle Franka (1957) opouští mateřské domovské okrsky. Samci měli jak na počátku reprodukčního období, tak i s postupujícím reprodukčním obdobím podle znázorněných údajů větší přeběhy. Zaznamenala jsem také, že byl mnohem větší výskyt samic než samců. Obzvláště v letech vyšší populační hustoty byl počet samic vyšší než samců. Například v období červenec-srpen 2004 jsem měla možnost zakreslit pouze 13 samců a 28 samic. Z toho by se dalo usuzovat, že v letech vyšší populační hustoty se rodí větší počet samic, nemůžu to však přesně určit. Tato otázka by mohla být pro další studii. Jak jsem uvedla výše, samci i samice vytvářejí v zimním období kolonie. Frank (1957) se domnívá, že jedinci na konci reprodukčního období zůstávají v mateřském domovském okrsku a vytvářejí zimní kolonie. Autor také zjistil, že tito jedinci již aktivně

nedospívají, přezimují v inaktivním stavu a do pohlavní dospělosti se dostávají až na jaře následujícího roku.

6 Závěr

Výzkum hraboše polního je velký přínosem jak pro ekology, tak pro zemědělce, i pro všechny ostatní lidi z důvodu epidemiologického ohrožení. Některé hypotézy a teorie jsou již vysvětleny a potvrzeny, existuje zde však mnoho nevysvětlených otázek, na které prozatím nebylo možné odpovědět.

V dalších studiích o populaci hraboše polního v Olomouci-Holici bych doporučovala znovu propočítat a vyzkoušet odhad domovského okrsku metodami Jennricha Turnera a Calhouna a Casbyho, protože si myslím, že ze stejných dat by neměly být takové rozdíly v odhadech.

Pro studium prostorového chování a výpočet domovského okrsku hraboše polního bych doporučila metodu maximálního přeběhu, která se mi zdá ze všech studovaných metod nejpřesnější. Metody Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho odhadují malé domovské okrsky, avšak v letech vysoké hustoty nadhodnocují. Metody Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho by neměly být používány jako jediné metody odhadu.

7 Souhrn

V předložené diplomové práci jsem se zabývala odhadem domovského okrsku hraboše polního (*Microtus arvalis*) v letech 2001–2008. Ke studiu jsem použila data získaná metodou zpětného odchytu značených jedinců pomocí multilovných živolovných pastí v přírodní populaci v Olomouci-Holici.

- 1) Stanovovala jsem velikost domovského okrsku třemi metodami, metodou maximálního průměrného přeběhu, metodou Jennricha a Turnera a metodou Calhouna a Casbyho v jednotlivých odlovovacích akcích.
- 2) Velikost domovského okrsku byla závislá na vnějších podmínkách prostředí i vnitřních podmínkách populace.
- 3) Velikosti domovských okrsků se lišili nejen v závislosti na populační hustotě, ale také sezónně a v závislosti na metodě zpracování.
- 4) Závislost na délce odchytové doby a počtu odchytů se nejevila. Signifikantní byla pouze v roce 2004.
- 5) Metoda maximálního přeběhu se jeví jako nejpřesnější metoda ze tří studovaných metod. Metody Jennricha a Turnera a Calhouna a Casbyho dávají velmi malé odhady.
- 6) Pro každé dvouměsíční odchytové období byly graficky znázorněny jednotlivé zaznamenané přeběhy jedinců.

8 Literatura

Agrell, J., Erlinge, S., Nelson, J., Sandell, M. 1996. Shifting spacing behaviour of male field voles (*Microtus agrestis*) over the reproductive season. *Ann. Zool. Fennici*. 33: 243-248.

Andrzejewski, R. 2002. The home-range concept in rodents revised. *Acta Theriologica*. 47: 81-101.

Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. 1997. *Ekologie: Jedinci, populace a společenstva*. Univerzita Palackého, Olomouc.

Bondrup-Nielsen, S. 1986. Analysis of spacing behaviour of females from a live trapping study of *Clethrionomys gapperi*. *Ann. Zool. Fennici*. 23: 261-267.

Brown, L. E. 1954. Small mammal populations at Silwood Park Field Centre, Berkshire, England. *J. Mamm.* 35: 161-176.

Bryja, J., Nesvadbová, J., Heroldová, M., Jánová, E., Losík, J., Trebatická, L., Tkadlec, E. 2005. Common vole (*Microtus arvalis*) population sex ratio: biases and process variation. *Can. J. Zool.* 83: 1391-1399.

Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammals*. 24: 346-352.

Calhoun, J. B., Casby, J. U. 1958. Calculation of home range and density of small mammals. *Public Health Monograph*. 55: 1-24.

Conley, W.H. 1971. Behavior, demography, and competition in *Microtus longicaudus* and *M. mexicanus*. Ph.D. Thesis, Texas Tech. Univ., Lubbock, Texas, 46 p.

Dub, M. 1971. Movements of *Microtus arvalis* Pall. and a method of estimating its numbers. *Zoologické listy*. 20: 1-14.

- Elton, C.S. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *J. Exp. Biol.* 2:119-163.
- Frank, F. 1957. The causality of microtine cycles in Germany. *J. Wildl. Manage.* 21: 113-121.
- Fuller, W. A. 1967. Ecologie hivernale des lemmings et fluctuations de leurs populations. *Terre Vie* 114: 97-115.
- Fuller, W. A. 1969. Changes in numbers of three species of small rodent near Great Slave Lake, N.W.T. Canada, 1964-1967, and their significance for general population theory. *Ann. 2001. Fennici* 6: 113-144.
- Getz, L. L. 1961. Home ranges, territoriality, and movement of the meadow vole. *J. Mammal.* 42: 24-36.
- Gliwicz J. 1997. Space use in the root vole: basic patterns and variability. *Ecography* 20: 383-389.
- Hayne, D. W. 1949. Calculation of size of home range. *J. Mammal.* 30: 1-18.
- Chitty, H., Chitty, D. 1962. Body weight in relation to population phase in *Microtus agrestis*. *Symp. Theriologicum, Brno.* 1960: 77-86.
- Christian, J. J. 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J. Mammal.* 31: 247-259.
- Ims, R.A. 1987. Male spacing system in microtine rodents. *Am. Nat.* 130: 475-488.
- Jennrich, R. I., Turner, F. B. 1969. Measurement of non-circular home range. *J. Theoret. Biol.* 22: 227-237.

Kratochvíl, J., Balát, F., Folk, Č., Grulich, I., Havlín, J., Holišová, V., Hudec, K., Pelikán, J., Rosický, B., Sýkora, I., Šebek, Z., Zapletal, M. 1959. Hraboš polní *Microtus arvalis*. Praha: Nakladatelství ČSAV.

Krebs, C. J., Myers, J. H. 1974. Population cycles in small mammals. Institute of animal resource ecology, University of British Columbia, Vancouver, Canada.

Lack, D. 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford Univ. Press, Oxford. 279 p.

Laine, K., Henttonen, H. 1983. The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia. *Oikos*. 40: 407-418.

Löfgren, O. 1995. Spatial organization of cyclic *Clethrionomys* females: occupancy of all available space at peak densities?. *Oikos*. 72: 29-35.

Madison, D.M. 1980. Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 65-71.

Martincová, Z. 2009. Spřažené oscilace hraboše polního a kolčavy [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci.

Mazurkiewicz, M. 1971. Shape, size and distribution of home ranges of *Clethrionomys glareous*. *Acta Theriologica*. 16: 23-60.

Niethammer, J., Krapp, F. 1982. *Microtus arvalis*. Feldmaus. Pp 284-318.

Nichols, J.D., Hines, J.E., Pollock, K.H., Hinz, R.L., and Link, W.A. 1994. Estimation of breeding proportions and testing hypothesis about costs of reproduction with capture-recapture data. *Ecology*. 75: 2052-2065.

Ostfeld, R. S., Lidicker, W. Z. Jr, Heske, J. 1985. The relationship between habitat heterogeneity, space use, and demography in a population of California vole. *Oikos* 45: 433-442.

Ostfeld, R. S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Tree* 5: 411-415.

Pitelka, F. A. 1958. Some aspects of population structure in the short-term cycle of the brown lemming in northern Alaska. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.* 22, 237-251.

Pussenius, J., Viitala, J. 1993. Varying spacing behaviour of breeding field voles, *Microtus agrestis*. *Ann. Zool. Fennici.* 30:143-152.

R Development Core Team. 2011. R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing.

Reichstein H. 1960. Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pall.). *Z. Säugetierkd.* 25: 150-169.

Seton, E. T. 1909. Life-histories of northern animals. An account of the mammals of Manitoba. New York City: Charles Scribner's Sons, vol. 1, pp. xxx + 673, illustr., vol. 2, pp. xii + 677-1267, illustr. 1929. Lives of game animals, Doubleday, Doran and Co., Inc., 4 vols., illustr.

Stein, G.H.W. 1953. Über das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei der Feldmaus, *Microtus arvalis*. *Zool. Jahrb.* 82: 137-156.

Tkadlec, E. 1997. Early age of vaginal opening in common voles (*Microtus arvalis*). *Folia Zool.* 46: 1-7.

Tkadlec, E. 1998. Praktické a teoretické aspekty populační dynamiky hrabošovitých hlodavců. Habilitační práce. Přírodovědecká fakulta, Univerzita palackého, Olomouc.

Turner, B. N. 1971. The annual cycle of aggression in male *Microtus pennsylvanicus*, and its relation to population parameters. M.Sc. Thesis, Univ. North Dakota.

Viitala, J. 1977. Social organization in cyclic subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.). Ann. Zool. Fennici. 14: 53-93.

Warkowska-Dratnal, H., Stenseth, N. C. 1985. Dispersal and the microtine cycle: comparison of two hypotheses. Oecologia. 65: 468-477.

Wolff J. O. 1993. Why are female small mammals territorial? Oikos 68: 364-370.

Ylönen, H., Mappes, T., Viitala, J. 1993. Female relatedness and microtine population dynamics: experience from cyclic populations. Ann. Zool. Fennici. 30: 77-80.

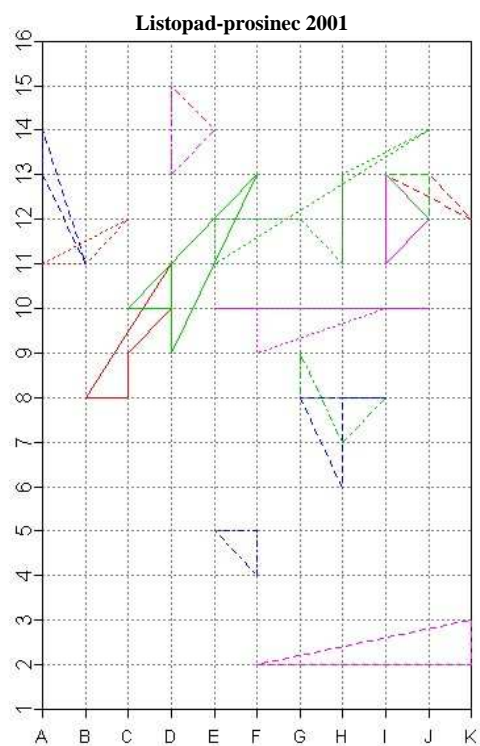
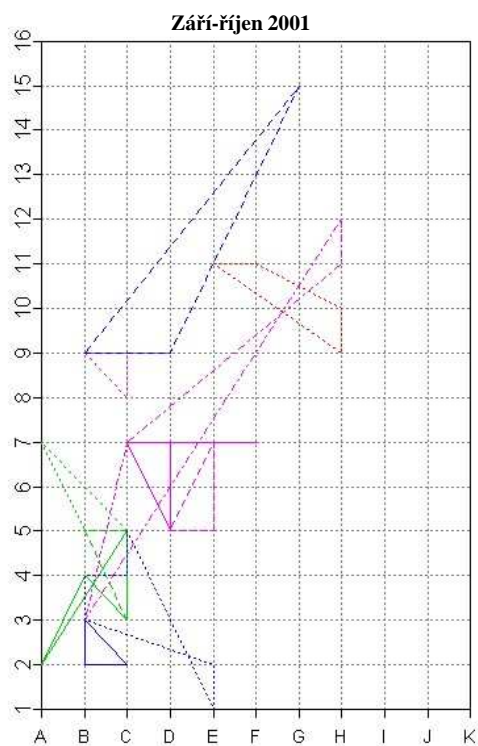
Zapletal, M. 2000. Hraboš polní, *Microtus arvalis*. Brno: CERM.

Zejda, J., Pelikán, J. 1969. Movements and home range of some rodents in lowland forests. Zoologické listy 18(2): 143-162.

9 Přílohy

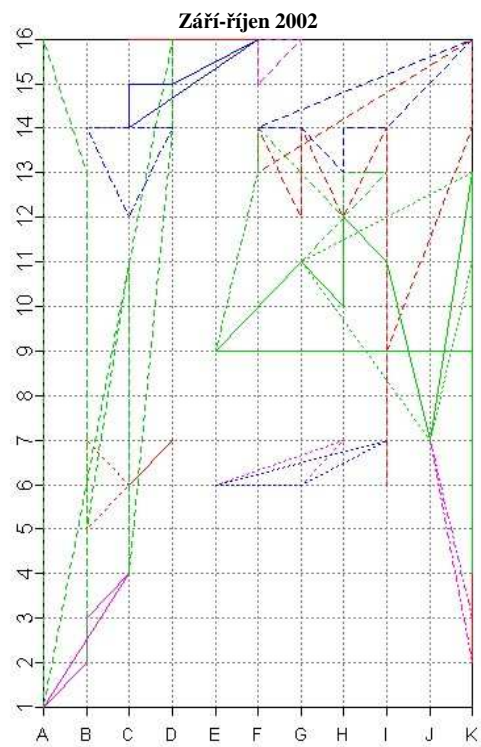
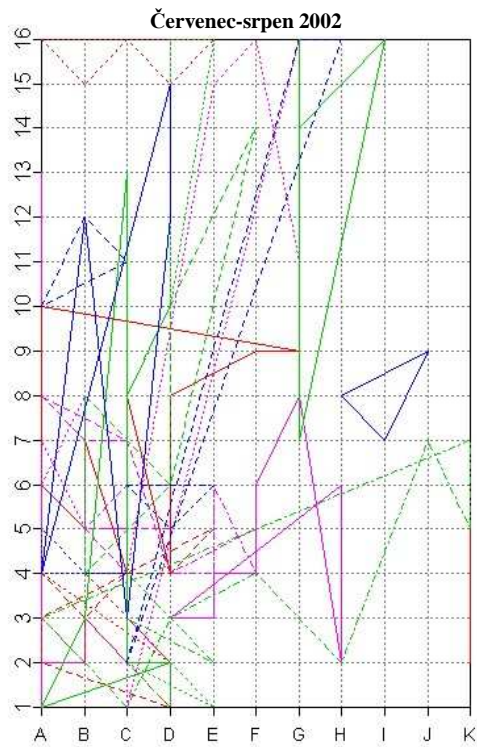
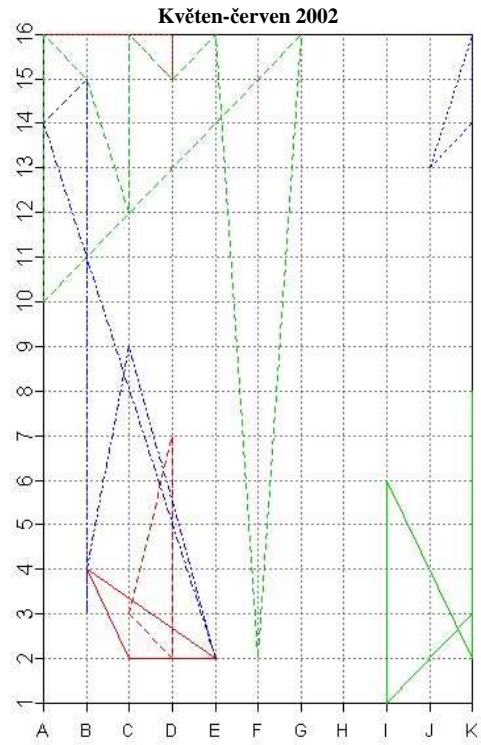
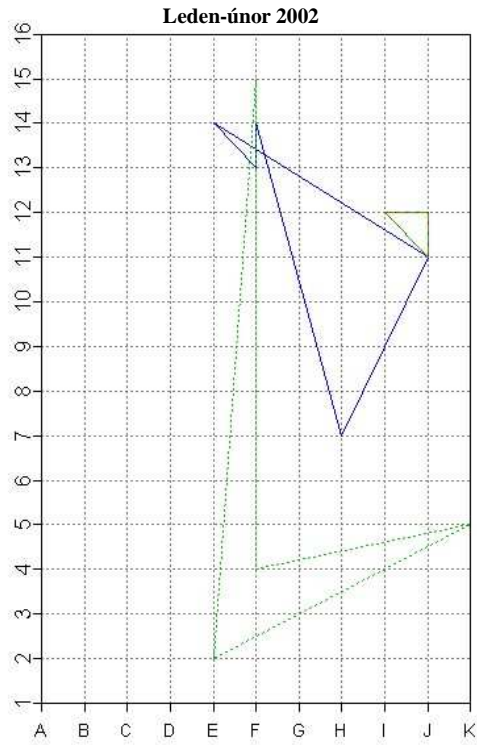
9.1 Příloha A

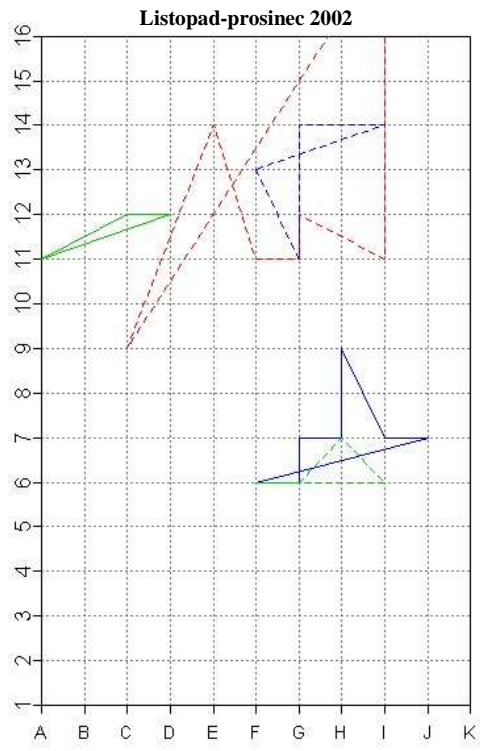
Grafické znázornění přeběhů hraboše polního na lokalitě v Olomouci-Holici v roce 2001



9.2 Příloha B

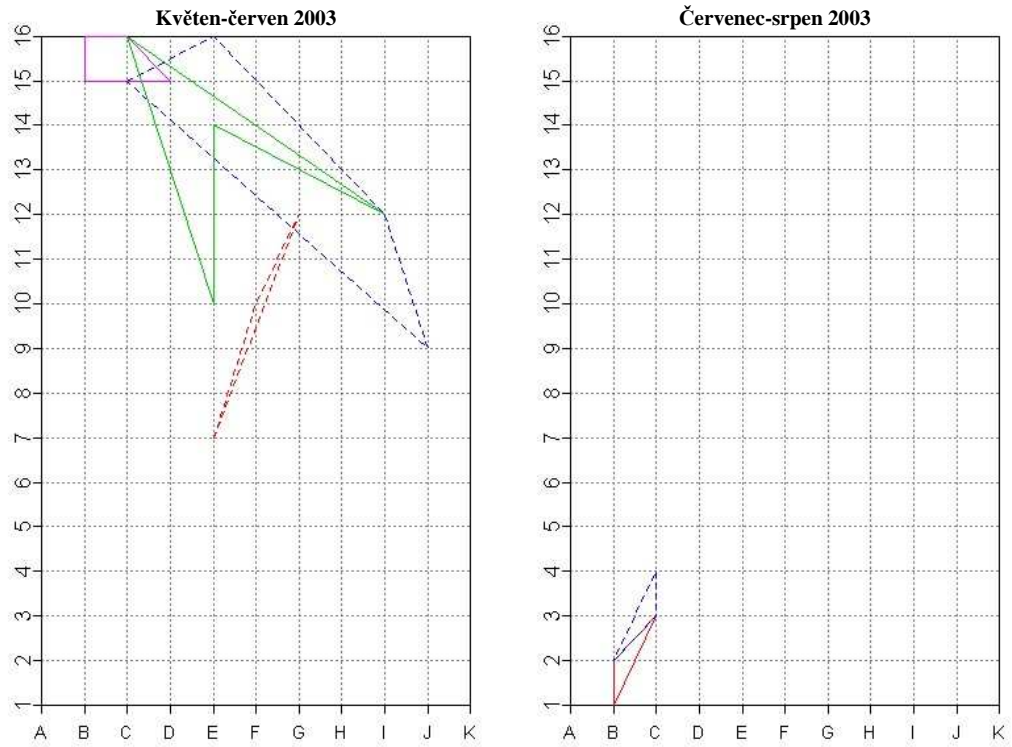
Grafické znázornění přeběhů hraboše polního na lokalitě v Olomouci-Holici v roce 2002





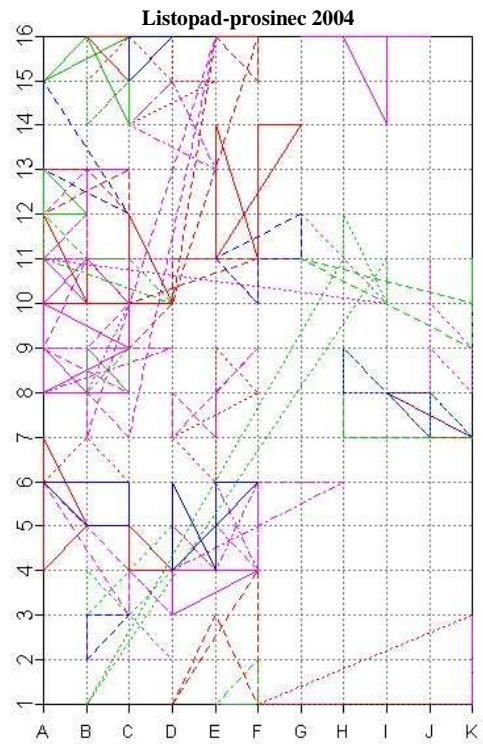
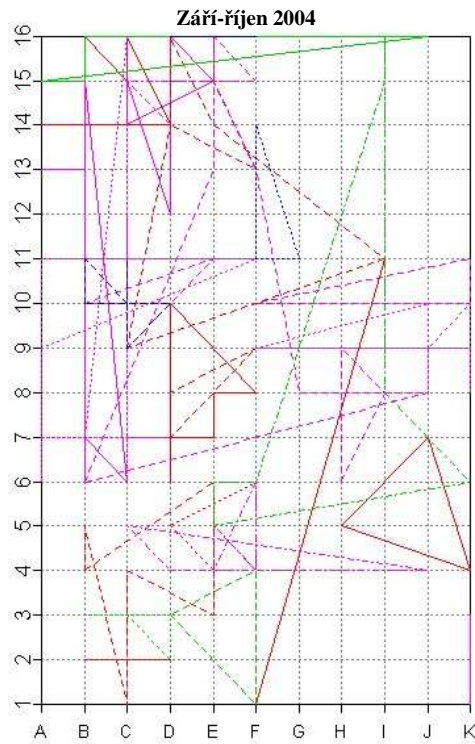
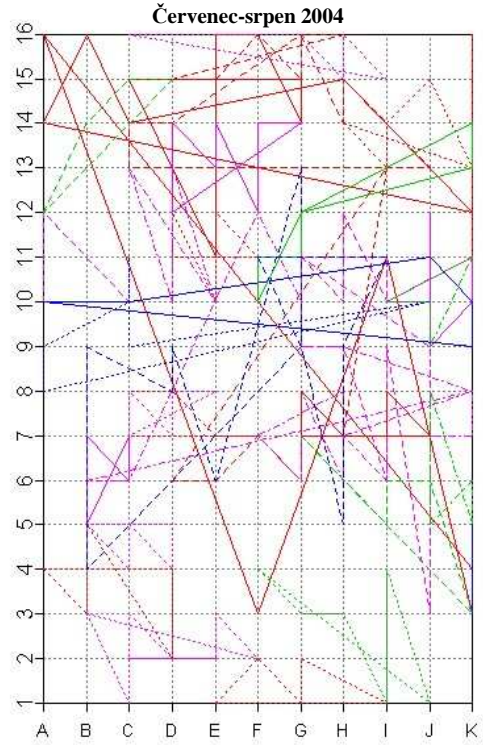
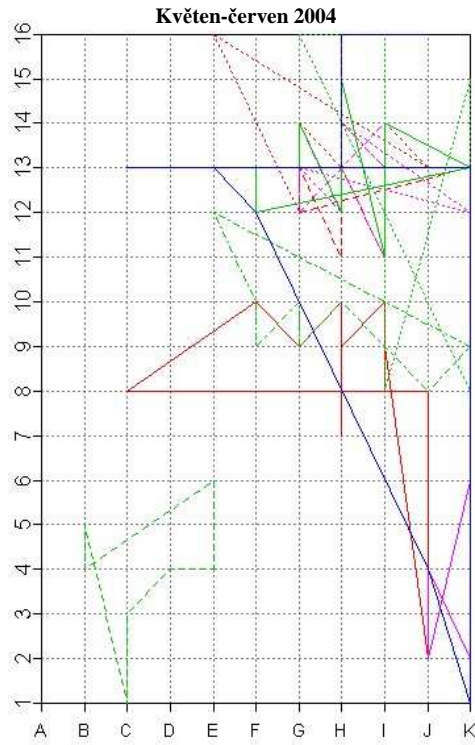
9.3 Příloha C:

Grafické znázornění přeběhů hraboše polního na lokalitě v Olomouci-Holici v roce 2003



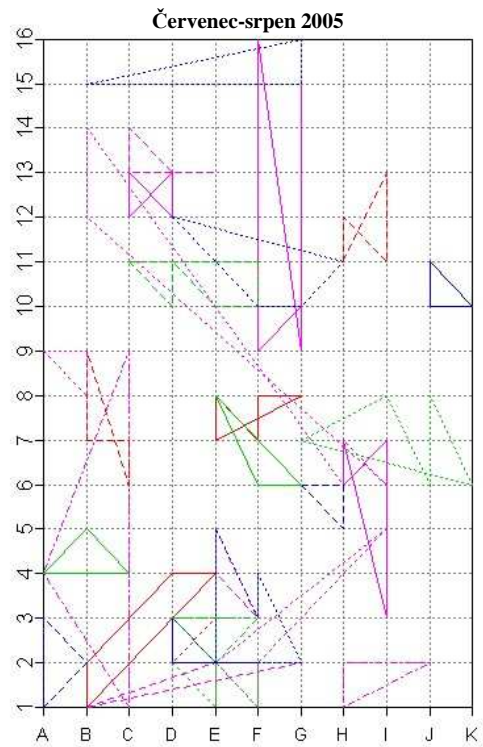
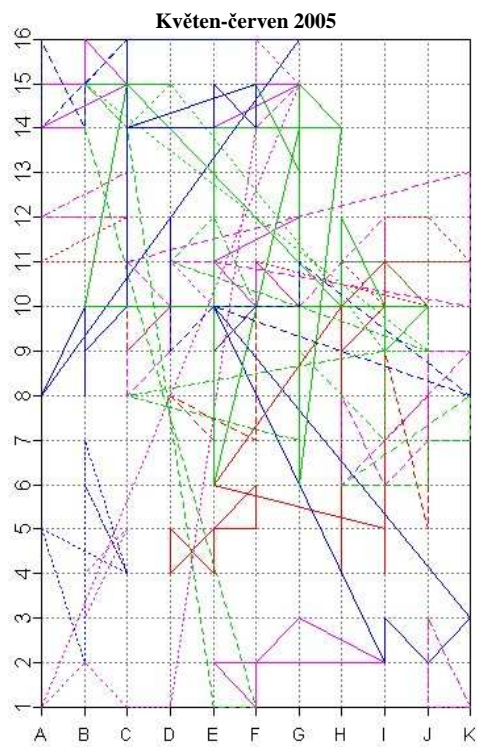
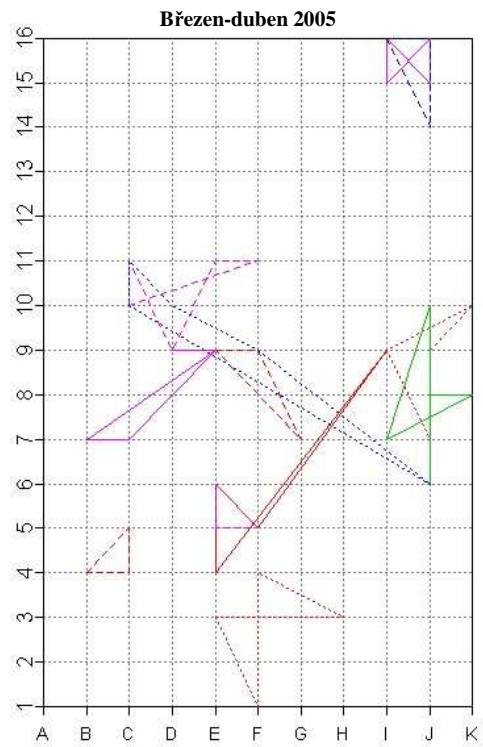
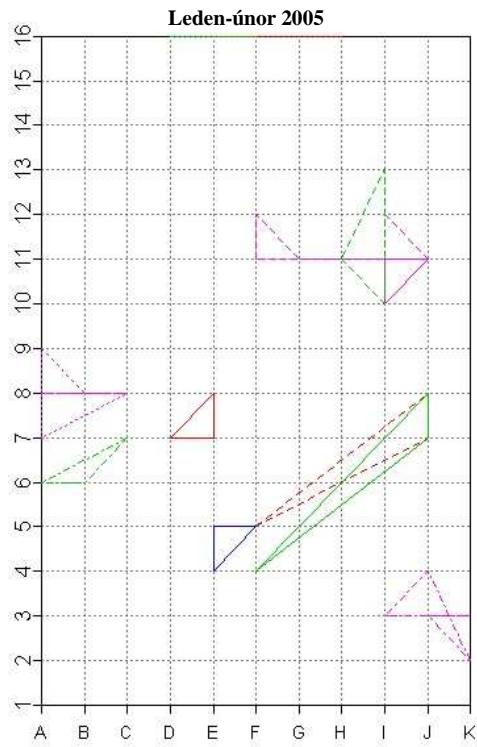
9.4 Příloha D

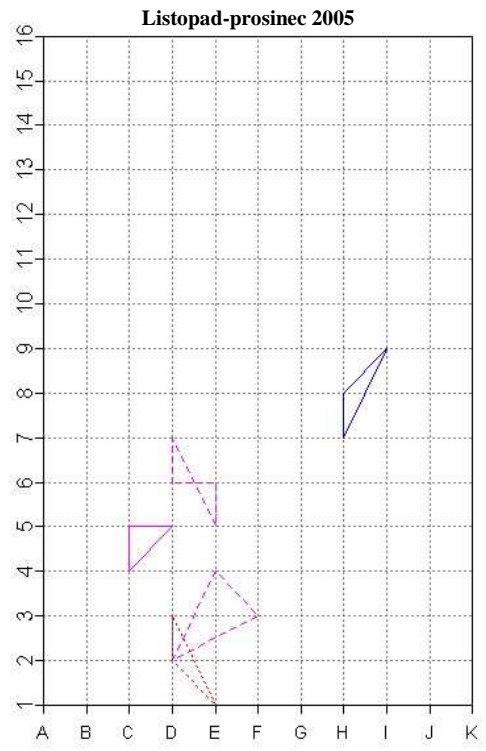
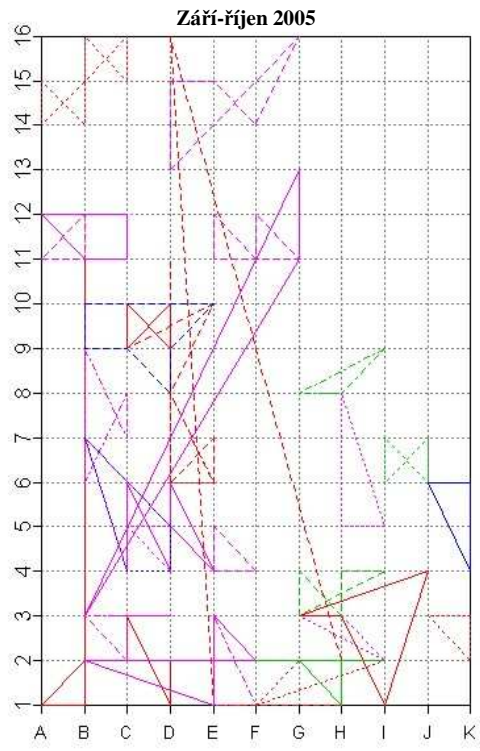
Grafické znázornění přeběhů hraboše polního na lokalitě v Olomouci-Holici v roce 2004



9.5 Příloha E

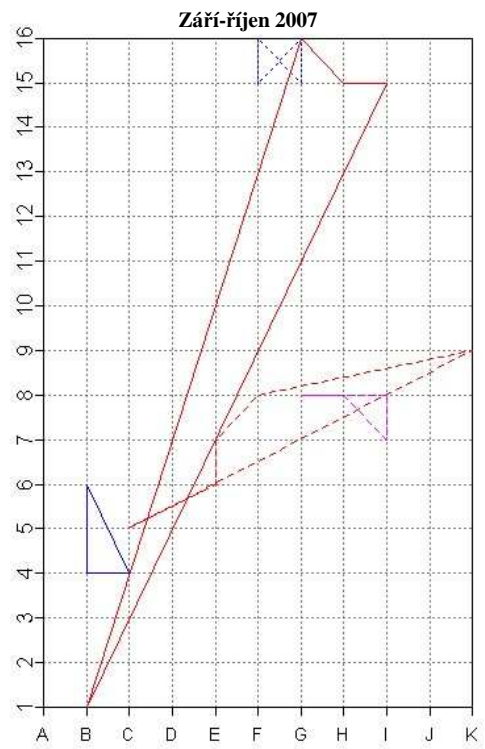
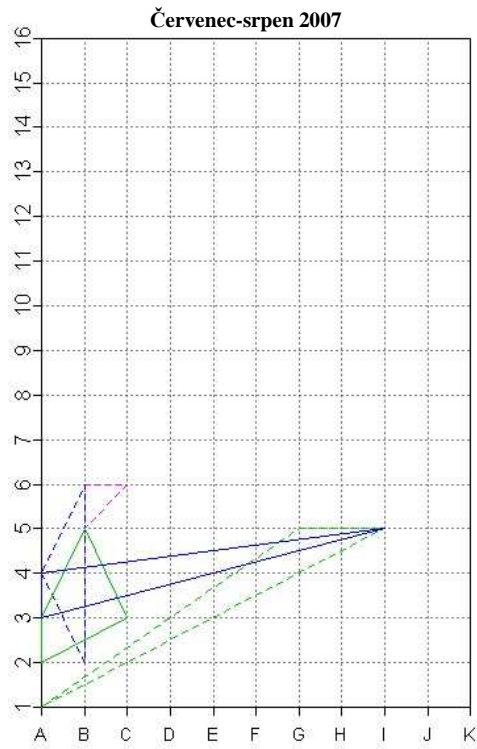
Grafické znázornění přeběhů hraboše polního na lokalitě v Olomouci-Holici v roce 2005





9.7 Příloha G

Grafické znázornění přeběhů hraboše polního na lokalitě v Olomouci-Holici v roce 2007



9.8 Příloha H

Grafické znázornění přeběhů hraboše polního na lokalitě v Olomouci-Holici v roce 2008

