

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a ŽP



**NÁKLADY NA REPRODUKCI U SAVČÍCH
SAMCŮ**

Bakalářská práce

Lucie Škvařilová

B1601 – Ochrana a tvorba životního prostředí
Prezenční studium

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

Olomouc 2010

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Petera Adamíka Ph.D. a za použití uvedených zdrojů a literatury.

V Olomouci dne 7. 5. 2010

.....
Podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému vedoucímu Peteru Adamíkovi za rady, čas a neocenitelnou trpělivost při terénním výzkumu a následném zpracování dat. Také bych chtěla poděkovat Anežce Gazárkové za společnou práci v terénu a všem ostatním, kteří se na práci v terénu podíleli.

Abstrakt

Náklady na reprodukci u savčích samců jsou často srovnatelné nebo dokonce větší než náklady samic. Projevují se na přežívání, budoucí reprodukci a nepřímo se dají sledovat na hmotnostních změnách samců. U různých druhů se tyto náklady projevují jinou měrou. Důležitý je věk a celková kondice, ve které samci do reprodukce vstupují. V této práci jsem se zaměřila na literární rešerši přežívání a sezónní změny hmotnosti samců.

Rešerši doplňuji vlastními terénními daty na plchu velkém (*Glis glis*) studovaném v Nížkém Jeseníku. Metodou pravidelné kontroly ptačích budek a odchytu jsme sledovali sezónní změny hmotnosti u samců v závislosti na reprodukční aktivitě a stáří jedince. V červenci jsem pozorovala pokles váhy u pohlavně aktivních samců starších dvou let. Mladší samci začali ihned po probuzení z hibernace nabývat na váze.

Klíčová slova: náklady na reprodukci, samci, ploutvonožci, mortalita, hmotnostní změny, kopytníci, plch velký (*Glis glis*)

Abstract

Costs of reproduction in mammalian males are often comparable or even higher than those of the females. They are reflected in male survival, future reproduction and indirectly they can be observed by mass changes. These costs have often species-specific patterns. Among important variables, the effect of age and general condition of male at the beginning of breeding season are listed as the most common. In my thesis I focused on literature review of survival costs and seasonal changes in mass of males.

This review is accompanied by my preliminary field study on edible dormouse (*Glis glis*) at the locality in Nízky Jeseník Mts. We regularly checked nest boxes and captured animals for observing seasonal mass changes in males in relation to their sexual activity and age. In July we observed decline of mass in sexually active males older than 2 years. Younger males did not show this decline, instead their mass started steadily increasing immediately after emergence from hibernation.

Key words: cost of reproduction, males, ungulates, pinnipeds, mortality, mass changes, edible dormouse (*Glis glis*)

Obsah

Seznam tabulek.....	vii
Seznam obrázků.....	viii
1. Úvod.....	1
2. Náklady na reprodukci u samců	3
2.1. Income breeders	6
2.2. Capital breeders.....	7
2.3. Kopytníci	8
2.4. Ploutvonožci	10
2.5. Drobní savci.....	11
3. Sezónní změny hmotnosti u samců plcha velkého	13
3.1. Charakteristika druhu	13
3.2. Metodika.....	14
3.3. Výsledky	16
3.4. Diskuze	17
4. Závěr	20
5. Literatura	21

Seznam tabulek

Tab. 1. Odhadované energetické náklady na reprodukci savčích samců v závislosti na partnerském systému a reprodukční hmotnosti samců (kg).	5
Tab. 2. Tělesná velikost a energetické náklady rozmnožujících se samců ploutvonožců.	11
Tab. 3. Průměrné hmotnosti pohlavně aktivních samců plcha velkého v jednotlivých měsících sezóny 2009.	17

Seznam obrázků

Obr. 1. Pohlavní dospělost u savců a několika druhů ptáků.	4
Obr. 2. Křivky mortality pro samce rypouše severního.	8
Obr. 3. Věkově typická mortality a míra páření všech samců daňka skvrnitého (n = 318 ve věku 0).	9
Obr. 4. Průběh sezónních změn hmotnosti u pohlavně aktivních samců plcha velkého.	16
Obr. 5. Měření hmotnosti (n = 61) samců plcha velkého (n = 38) během aktivního období v roce 2006 v Německu.	18
Obr. 6. Průměrná hmotnost a SE samců plcha velkého (pouze jedinci ve věkové kategorii asy) v roce 1992 a 1993 na lokalitě v Německu.	18
Obr. 7. Hmotnosti samců plcha asy a sy během (šedá oblast) a po dokrmování.	19

1. Úvod

Náklady na reprodukci mají zásadní význam na evoluci životních historií (Harshman a Zera 2006). Pokud by neexistovaly náklady na reprodukci, pak by fitness byla znásobena maximalizací reprodukce až k fyziologicky dosažitelné hranici. Vždy bude existovat selekce směřovaná k vyšší plodnosti a žádná populace nikdy nebude v rovnováze. Avšak pokud zde jsou náklady na reprodukci, pak v určitém bodě mohou tyto náklady převážit nad výhodami. Tj. reprodukce v jisté míře může snížit fitness jedince kvůli jejímu negativnímu vlivu na přežívání (Bell 1980). Nejvýznamnější trade-off v životní historii zahrnuje náklady na reprodukci, do nichž je investována energie na úkor růstu, budoucí reprodukce nebo tělesné kondice. Tyto mají dvě důležité složky, cenu placenou v přežívání a cenu placenou v budoucí reprodukci (Stearns 1989).

Náklady na reprodukci u samců hrály vždy menší roli v terénním výzkumu i ve vývoji teorií než náklady u samic (Galimberti et al. 2007). U kopytníků jsou samice důležitější částí pro dynamiku populace, protože rodí a vychovávají mláďata. Z tohoto důvodu se nedávno průzkumy životní historie kopytníků soustředily výhradně na samice, ale obecně životní historii samců bylo věnováno méně pozornosti (Mysterud 2004). U samic jsou náklady na reprodukci snáze určitelné, protože jsou spojené s obdobím březosti, kojení a doby výchovy mláďat, o která se také většinou stará pouze samice. Energetické náklady, které jsou vloženy do reprodukce samci, mohou být stejné nebo dokonce překonat náklady samic (Lane et al. 2010). Například u rodu vačnatců *Antechinus* dochází po krátkém období rozmnožování k úmrtí samců. Toto je způsobeno účinkem vysokých úrovní volného testosteronu a kortisolu na orgánové soustavy (Naylor et al. 2008). V části svojí bakalářské práce pojaté jako literární rešerše se zabývám právě náklady na reprodukci u savčích samců spojenými s přežíváním a sezónními hmotnostními změnami. Přičemž právě ztráta hmotnosti během období rozmnožování se dá brát jako přímé měřítko reprodukčního úsilí a je nepřímým měřítkem nákladů na reprodukci (Mysterud et al. 2004).

V druhé části práce se zabývám sezónními změnami hmotnosti u samců plcha velkého (*Glis glis*). Plch velký patří mezi hlodavce. Je to náš největší plch. Vyskytuje se téměř v celé střední a jižní Evropě mimo Pyrenejského poloostrova, nalézt ho lze i v evropské části Ruska a i dále na východ (Anděra a Horáček, 2005). Zimu přečkává ve stavu hibernace. Období aktivity je mezi měsíci květnem a říjnem. Doba aktivity

může být 4 až 6 měsíců, délka tohoto období závisí na klimatických podmínkách a frekvenci výskytů semenných roků u buků a dubů. Během této doby musí plch velký stihnout reprodukci a nabrání dostatečné hmotnosti pro přečkání hibernace. Tělesná hmotnost plcha velkého vykazuje velké sezónní změny, se zřetelným nárůstem počínaje srpnem (Fietz et al. 2005). V letech, kdy neplodí buky ani duby, velká část nebo dokonce celá populace plcha velkého může přeskočit reprodukci (Pilastro et al. 2003, Ruf et al. 2006). V těchto letech konzumují pupeny, květy a plody (Fietz et al. 2005), což jim umožňuje nabrat hmotnost během léta, ale není to dostačující k pokrytí nákladů na reprodukci (Bieber 1998). U reprodukčně aktivních samců dochází k významné redukci tělesné kondice mezi červnem a červencem, což je období zvýšené pohlavní aktivity, zatímco u sexuálně neaktivních samců nedochází k žádné ztrátě hmotnosti (Fietz et al. 2004).

Při zjišťování sezónních hmotnostních změn u samců vycházím z dat získaných během sezóny 2009. Cílem je popsat tyto změny a ověřit zda se vyskytuje závislost na pohlavní aktivitě a čase odchytu. Zjistit, zda se vyskytují rozdíly mezi reprodukčně aktivními a neaktivními samci a jestli se dají pozorovat rozdíly mezi různě starými jedinci. Výsledky budou porovnány s literaturou zabývající se stejným problémem.

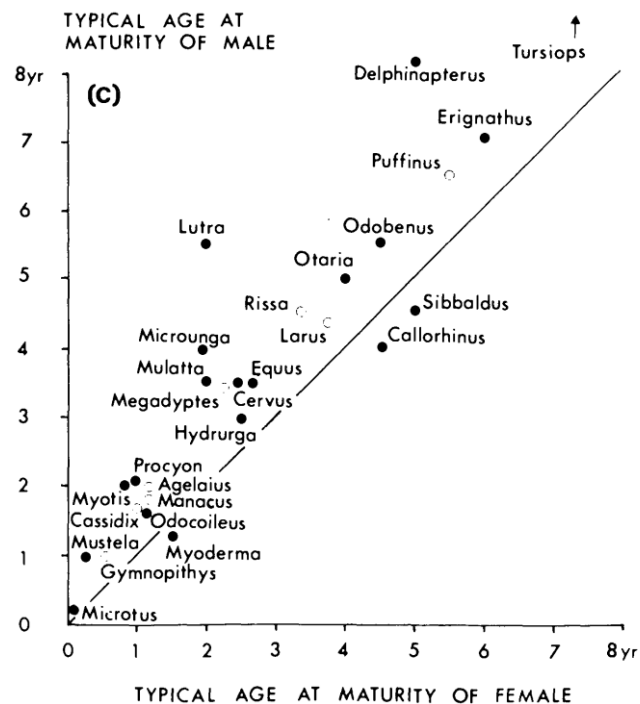
2. Náklady na reprodukci u samců

Náklady na reprodukci patří do skupiny fyziologických trade-off, které jsou způsobeny rozhodnutím mezi dvěma a více procesy, které si navzájem konkurují v přístupu k omezeným zdrojům v rámci jednoho jedince (Stearns 1992). Náklady na reprodukci mohou být fyziologické, pokud pramení z vnitřních mezí organismu nebo ekologické, pokud vycházejí z vlivu prostředí, například reprodukce je doprovázena zvýšeným vystavením jedinců nebezpečí predace (Calow 1979 in Partridge 1987). Zvýšení plodnosti nebo rodičovských investic způsobuje snížení délky života rodiče nebo snížení schopnosti budoucí reprodukce. Ideální životní historie vyvažuje náklady a výhody těchto trade-off vůči zdrojům úmrtnosti z prostředí takovým způsobem, který maximalizuje tempo růstu populace (Reznick 1985). Náklady na reprodukci se dají sledovat přímo na sníženém přežívání a budoucí reprodukci. Nepřímým způsobem sledování nákladů na reprodukci je měření ztrát hmotnosti. Ztráta hmotnosti je také přímým měřítkem reprodukčního úsilí. Náklady na reprodukci a reprodukční úsilí jsou jaksi zastřené pojmy, různí autoři používají různé, někdy neslučitelné, definice (Tuomi et al. 1983). Z toho důvodu je občas složité orientovat se v literatuře zaměřené na toto téma. Williams (1966) definoval náklady na reprodukční funkci jako jakýkoliv kvantitativní pokles v efektivnosti jiné funkce nebo pravděpodobnosti přežití a vykonání této funkce či obojího.

Každý organismus se snaží snížit náklady na reprodukci, protože tyto může využít na růst nebo zajištění přežití. Galef (1983) a King a Murphy (1985) zdůrazňovali schopnost rozmnožujícího se organismu snížit energetické a demografické náklady na reprodukci pomocí fyziologického přizpůsobení a přizpůsobení chování. Nejčastěji využívají jednu ze dvou následujících možností. Za první, organismus navýší příjem potravy před reprodukcí a nashromážděné zásoby přemostí dobu mezi pastvou a spotřebou uskladněného jídla. Za druhé, organismus navýší míru příjmu potravy jako odpověď na zvýšené energetické požadavky (Jönsson 1997).

Pohlavní výběr u samců způsobuje nárůst nákladů na reprodukci. Oddálení pohlavní dospělosti u samců je nejspíše strategie na minimalizaci těchto nákladů (Clinton a Le Boeuf 1993). Tato strategie se objevuje u většiny ptáků a savců (Obr. 1.) a souvisí také s úspěšností samců při rozmnožování. Úspěšnost samců závisí na věku,

velikosti a zkušenostech, obzvláště to platí u druhů s harémovým partnerským systémem reprodukce (Bell 1980).



Obr. 1. Pohlavní dospělost u savců a několika druhů ptáků.
Plné kroužky = savci, prázdné kroužky = ptáci
Zdroj: Bell 1980

Studie nákladů na reprodukci u savčích samců se dají rozdělit do několika skupin. Nejvíce studií je zaměřeno na kopytníky a ploutvonožce, dále se dají rozdělit podle toho, zda studované druhy savců přijímají potravu během reprodukce – „income breeder“ nebo nepřijímají potravu a energii čerpají ze zásob nastřádaných před reprodukcí – „capital breeder“. Studií zabývajících se náklady na reprodukci samců u drobnějších savců není tolik. Každé z těchto skupin se budu věnovat v této práci. Některé studie spadají pod více než jednu skupinu z těch, které jsem vymezila. Například studie Mysterud et al. (2005) spadá jak pod kapitolku capital breeders, tak i pod kapitolku kopytníci.

Náklady na reprodukci u samců se liší mezi jednotlivými partnerskými systémy a závisí také na hmotnosti samců, kterou mají na počátku reprodukce. Několik studií, které se zabývaly přímo náklady na reprodukci samců, byly zaměřeny na kopytníky a ploutvonožce s harémovým systémem. V těchto studiích se ukazuje, že energetické náklady samců jsou poměrně vysoké (Tab. 1.) (Lane et al. 2010).

Tab. 1. Odhadované energetické náklady na reprodukci savčích samců v závislosti na partnerském systému a reprodukční hmotnosti samců (kg).

Druh	Partnerský systém	Reprodukční hmotnost samců	RMR ^a (kJ den ⁻¹)	Samčí reprodukční DEE ^{b,c} (kJ den ⁻¹)	Samčí reprodukční susMS
Rypouš sloní (<i>Mirounga leonina</i>)	Harémový ^d	2092 ^e	128 968 ^f	324 506 ^{b,e}	2,52
Rypouš severní (<i>Mirounga angustirostris</i>)	Harémový ^d	1441 ^e	93 246 ^f	207 363 ^{b,e}	2,22
Tuleň kuželozubý (<i>Halichoerus grypus</i>)	Harémový ^d	298 ^e	23 668 ^f	103 414 ^{b,e}	4,37
Jelen lesní (<i>Cervus elaphus</i>)	Harémový ^g	200 ^h	18 614 ⁱ	63 000 ^{b,h}	3,38
Lachtan antarktický (<i>Arctocephalus gazella</i>)	Harémový ^d	92 ^e	8 513 ^f	54 560 ^{b,e}	3,44
Svišť žlutobřichý (<i>Marmota flaviventris</i>)	Harémový ^j	2,91 ^{k,l}	371 ^{k,l}	2 434 ^{c,k,l}	6,60
Vakomyš tlustoocasá (<i>Sminthopsis crassicaudata</i>)	Harémový ^m	0,02 ⁿ	9,30 ^o	68,80 ^{c,n}	7,44
Los evropský (<i>Alces alces</i>)	Soubojový ^p	364 ^q	50 948 ^r	86 178 ^{b,q}	1,52
Čepcol hřebenatý (<i>Cystophora cristata</i>)	Soubojový ^d	313 ^e	24 701 ^f	89 150 ^{b,e}	3,61
Tuleň obecný (<i>Phoca vitulina</i>)	Soubojový ^d	92 ^e	8 513 ^f	20 361 ^{b,e}	2,39
Rypos pískový (<i>Bathyergus janetta</i>)	Soubojový ^s	0,42 ^s	116 ^s	375 ^s	3,24
Čikarí červený (<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>)	Soubojový	0,27	166 ^t	407	2,45
Rypos kapský (<i>Georchus capensis</i>)	Soubojový ^s	0,07 ^s	72,50 ^s	137 ^s	1,89
Lumík hnědý (<i>Lemmus trimucronatus</i>)	Neznámý	0,062 ^u	71,0 ^v	201 ^u	2,82
Vakomyš Swainsoniova (<i>Antechinus swainsonii</i>)	Neznámý	0,06 ⁿ	24,40 ^o	201 ^{c,n}	8,25

Energetické náklady na reprodukci, odhadované za použití metody dvojité značené vody nebo denní ztráty hmotnosti u capital breeder, jsou vyjádřeny jako denní energetické výdaje (DEE, daily energy expenditure) a jako trvalý metabolický rozsah (susMS, sustained metabolic scope) vypočítán pomocí vyjádření DEE jako násobku rychlosti odpočinkového metabolismu (RMR, resting metabolic rate).

^aOdhadováno pro reprodukční hmotnost samců za použití vnitrodruhového nebo mezidruhového alometrického porovnání, za předpokladu 1 kcal = 4,184 kJ a/nebo 19,2 kJ L⁻¹O₂ pro respirační kvocient (RQ) = 0,81; ^bodhadováno z denní ztráty hmotnosti za předpokladu, že veškeré reprodukční náklady jsou odvozeny z nashromážděných tělesných zásob a že hmotnostní ztráta se skládá z 85% ztráty tuků (39 kJ g⁻¹) a 15% ztráty bílkovin (5,6 kJ g⁻¹); ^c odhadováno za použití metody dvojité značené vody; ^dLindenfors, Tullberg a Biuw (2002); ^eze shromážděných dat Tab. 2 v Galimberti et al. (2007); ^fodhadnuto z alometrického porovnání ploutvonožců v Lavine et al. (1986) Zdroj: Lane et al. (2010)

2.1. Income breeders

Tato skupina je označována jako jedinci s „přímými náklady“ – náklady na reprodukci jsou čerpány z aktuálního příjmu (Sibly a Calow 1986 in Stearns 1992). Takže income breeder si přizpůsobí příjem potravy souběžně s rozmnožováním a nemusí spoléhat na zásoby. V dokonale předvídatelném prostředí bez omezených zdrojů je toto nejlepší možnost (Jönsson 1997). Přírodní zdroje ovšem nejsou vždy stabilní a během reprodukce je omezen čas na získání potravy. Z tohoto důvodu i druhy, které během reprodukce přijímají potravu, musí být v dobré tělesné kondici před počátkem reprodukčního období.

Například tuleň obecný (*Phoca vitulina*), na rozdíl od ploutvonožců s reprodukcí na souši, během období rozmnožování nehladoví. Nicméně energetické výdaje během tohoto období u samců tuleně obecného jsou srovnatelné s výdaji u druhů rozmnožujících se na pevnině. Samci tuleně obecného čerpají během reprodukce více než jednu třetinu energie z potravy, avšak ve stejném čase většina samců přestává lovit v hlubších vodách. Jako pomocný zdroj energie slouží příležitostné krmení v mělkých vodách při hlídání domovských okrsků poblíž pobřeží. Pokud by samci spoléhali pouze na uložené energetické zásoby a hladověli během reprodukce, tak by průměrný samec vyčerpal 50% celkové tělesné energie za méně než 3 týdny. Proto si pouze největší samci mohou dovolit hladovění během téměř celého období reprodukce a přesto udržet své reprodukční úsilí. Ovšem krmení a páření probíhá ve vodním prostředí a menší samci nebo samci v horší kondici před obdobím rozmnožování mohou být v menší energetické nevýhodě, pokud budou schopni krmení během reprodukce. Navíc je menší pravděpodobnost, že větší velikost udělí přímou kompetitivní výhodu ve vodním prostředí, kde hbitost může být důležitější v konkurenci při páření (Coltman et al. 1998).

Podobně jako u výše zmiňovaného tuleně obecného i u dalších druhů savců je během reprodukce omezen čas věnovaný k shánění potravy. Samci kusu liščího (*Trichosurus vulpecula*) jsou často neúspěšní v krmení, když jsou ve styku se samicí (Winter 1976 in Isaac 2005). Samci kamzíka běláka (*Oreamnos americanus*) věnují méně času pastvě a více společenským vztahům (Mainguy a Côté 2008). Velikost nákladů na reprodukci u skupiny income breeders záleží na vyvážení energetických

výdajů a příjmů. Při nízkém energetickém příjmu samcům hrozí zhoršení kondice a snížení pravděpodobnosti přežití.

Studii zabývající se samci ze skupiny income breeders jsem měla k dispozici znatelně méně než u skupiny capital breeders. Například u ploutvonožců může být tato jednostrannost zaměření studií způsobena obtížnějším získáváním dat, protože druhy, které nehladoví během reprodukce, tráví většinu života ve vodním prostředí.

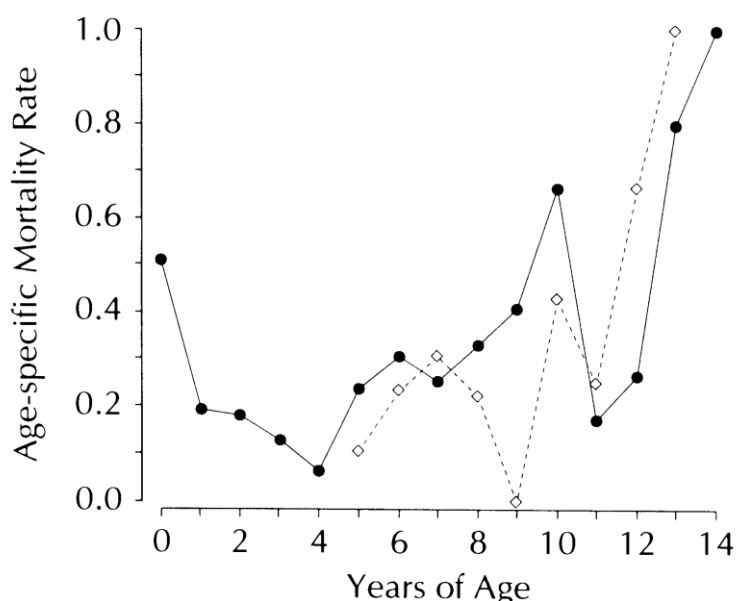
2.2. Capital breeders

U této skupiny jsou tzv. „absorpční náklady“ – náklady na reprodukci jsou čerpány z fyziologických zásob (Sibly a Calow 1986 in Stearns 1992). Tato metoda je nejčastěji využívána savci s harémovým partnerským systémem, u kterých umožňuje samcům využití času, běžně vyhrazeného pro shánění potravy, na udržení postavení a ochranu vybojovaných samic.

Studie rozdílů míry bazálního metabolismu u jedinců v závislosti na hmotnosti ukazují, že metabolické náklady „tlustých“ jedinců mohou být značně vysoké. Protože tukové zásoby navyšují celkovou tělesnou hmotnost organismu, budou narůstat i energetické náklady na pohyb. U tuleňovitých hrozí s vyšší tělesnou hmotností zvýšená predace, snížení pohyblivosti na souši a zvýšené náklady na potápění v důsledku nárůstu vztlaku (Beck et al. 2003). Capital breeder také platí cenu za dodatečnou metabolickou cestu na přeměnu potravy na uskladnitelné sloučeniny, následovanou pozdějším štěpením těchto sloučenin (Jönsson 1997). Může se zdát, že tato strategie není pro samce výhodná, ale ne vždy je možnost příjmu potravy během období reprodukce. Samci ale nemusí hladovět celé období reprodukce, například u samců kopytníků se doba hladovění překrývá s obdobím nejvyšších hladin testosteronu. Samci losa (*Alces alces*) dramaticky snižují pastvu během říje a po dobu přibližně dvou týdnů v polovině září se větší a starší samci přestanou pást úplně. Tento jev není způsoben nedostatkem příležitostí k pastvě, je spíše následkem jiných fyziologických procesů spojených s obdobím reprodukce. Menší samci drasticky snížili příjem, ale stále investovali trochu času na pastvu a to i během období, kdy starší samci hladověli (Miquelle 1990).

Typickým zástupcem skupiny capital breeder u ploutvonožců je rypouš severní (*Mirounga angustirostris*), který hladoví během 2 měsíců reprodukce. Úspěšnost samců

v reprodukci je závislá na velikosti a věku. Samec rypouše severního se dožívá průměrně 13 let a reprodukce se účastní od věku 5 let. S tím souvisí mortalita samců (Obr. 2.). Samci v reprodukčním věku mají vyšší mortalitu a tato míra mortality se liší i v rámci věkových skupin. Mladší samci mají také menší reprodukční úspěch, nejvíce úspěšní jsou samci ve věku 9 až 13 let (Clinton et al. 1993). Mladší samci jsou menší a nemůžou si dovolit investovat do reprodukce tolik energie jako samci starší a větší, protože by snížili svou šanci na přežití a možnost účastnit se dalšího reprodukčního období.



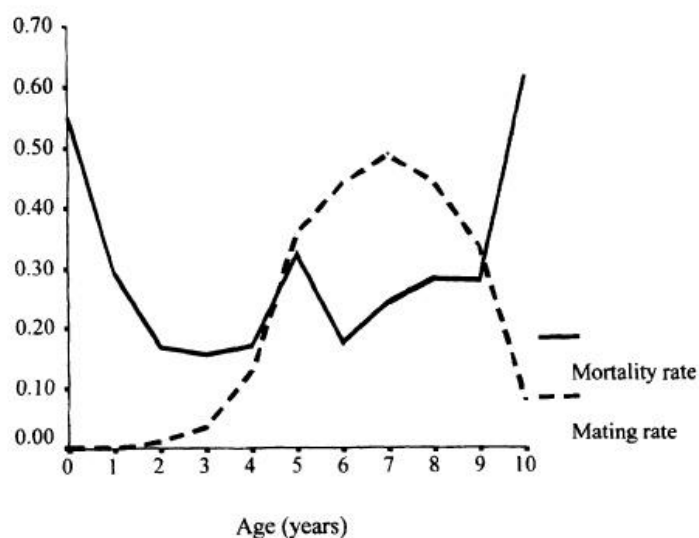
Obr. 2. Křivky mortality pro samce rypouše severního. Plné kroužky spojené linkou představují data získaná na Año Nuevo během let 1978-1990, prázdné čtverce spojené přerušovanou linkou představují data z Año Nuevo z let 1964-1967

Zdroj: Clinton a Le Boeuf 1993

2.3. Kopytníci

Náklady na reprodukci u kopytníků byly nejčastěji studovány na druzích s harémovým partnerským systémem. U těchto druhů je běžná vyšší mortalita u samců než u samic, zvláště pokud jsou omezené zdroje potravy. Nejvíce přijímané vysvětlení vyšší mortality u samců je, že samci podstupují vyšší rizika než samice při získávání příležitostí k páření, protože se můžou spářit s více samicemi a tím získat potenciálně vyšší fitness. Druhé možné vysvětlení je, že pohlavní dimorfismus vede k vyšším nákladům na udržení kondice a snížení přežívání u samců. V mírném podnebném pásu

byla vyšší úmrtnost samců připsána vyšším energetickým nárokům během říje, která probíhá před počátkem zimy. Samci nastupují do zimy v horší kondici než samice, a proto trpí vyšší mortalitou kvůli hladovění. V mírném podnebném pásu většina samců kopytníků využívá capital breeding strategii, spoléhají se na energetické zásoby získané před říjí (Pelletier et al. 2006). Výše mortality u samců daňka skvrnitého (*Dama dama*) souvisí spíše s věkem než s mírou páření (Obr. 3.) (McElligott a Hayden 2000). Ditchkoff et al. (2001) zjistili, že převážná část přirozených úmrtí u samců jelence běloocasého ve věku $\geq 3,5$ let následovala po říji.



Obr. 3. Věkově typická mortality a míra páření všech samců daňka skvrnitého ($n = 318$ ve věku 0).

Míra úmrtnosti v letech od 0 do 10 je 0,55; 0,29; 0,17; 0,15; 0,17; 0,32; 0,18; 0,24; 0,28; 0,28 a 0,62. Míra rozmnožování tj. poměr pářících se samců v každém věku od 0 do 10 je 0; 0; 0,01; 0,04; 0,13; 0,36; 0,44; 0,48; 0,44; 0,33 a 0,08.

Zdroj: McElligott a Hayden 2000

Hmotnosti samců kopytníků byly získány většinou během lovecké sezóny z ulovených kusů např. jelena lesního (*Cervus elaphus*, Bobek et al. 1990, Yoccoz et al. 2002), losa (*Alces alces*, Mysterud et al. 2005) a tahra himalájského (*Hemitragus jemlahicus*, Forsyth et al. 2005). Díky tomu se dá zjistit naprosto přesná hmotnost a velikost jedince i způsob uložení a rozmístění tukových zásob, ale už se dále nedá sledovat vývoj a změny hmotnosti u stejného jedince dále v reprodukčním období. Ve třech studiích byli samci odchyťováni a váženi, a to daněk skvrnitý (*Dama dama*, McElligott et al. 2003), jelenec běloocasý (*Odocoileus virginianus*, Ditchkoff et al. 2001) a sob polární (*Rangifer tarandus*, Kojola 1991).

Kojola (1991) zjistil u samců soba polárního závislost mezi zvýšenou ztrátou hmotnosti během říje a věkem nebo zvýšenou hmotností před říjí. Starší samci a samci s větší hmotností před říjí měli během říje větší procentuální ztráty hmotnosti než samci mladší a lehčí. Také samci daňka skvrnitého, kteří vstupovali do reprodukce s vyšší hmotností, měli větší hmotnostní ztráty než samci lehčí (McElligott et al. 2003).

Dospělí samci (> 4 let) tahra himálajského vstupovali do reprodukce s většími tukovými zásobami než mladší samci (2-4 roky). Přesto tukové zásoby v obou věkových skupinách klesly na stejně nízkou úroveň během zimy. Tento více zřetelný pokles v tukových zásobách dospělých samců během reprodukce je způsoben soupeřením o samice a dvořením se samicím na úkor pastvy. U kopytníků se předpokládá, že nejvíce nákladů na reprodukci je způsobeno soupeřením o samice, ale u tahra himálajského je toto způsobeno především nahrazením pastvy hledáním partnerky a dvořením (Forsyth et al. 2005).

Náklady na reprodukci u kopytníků stoupají s věkem, ale pouze než samci dosáhnou reprodukčního věku, poté začínají klesat (Kojola 1991, McElligott a Hayden 2000 a Yoccoz et al. 2002). Mortalita je nejvyšší u mladých a starých samců (McElligott a Hayden 2000).

2.4. Ploutvonožci

Pouze pár studií se zabývalo náklady na reprodukci u samců ploutvonožců s rozmnožováním ve vodě. Více prací je zaměřeno na ploutvonožce s reprodukcí na pevnině s harémovým partnerským systémem. Samci ploutvonožců s reprodukcí na pevnině během období stráveného na souši prakticky hladoví. Proto se dají jejich energetické náklady na reprodukci změřit nepřímo skrze sledování ztráty hmotnosti (Coltman et al. 1998). Velká míra hmotnostního úbytku u úspěšných samců představuje reálný energetický vklad do reprodukce. U savců s harémovým partnerským systémem je vysoká reprodukční úspěšnost často spojena s vysokou úrovní reprodukčního úsilí. Nejúspěšnější samci rypouše severního ztratili během reprodukčního období přibližně 41% tělesné hmotnosti, na rozdíl od méně úspěšných samců, kteří ztratili 34% tělesné hmotnosti (Tinker et al. 1995). Samec s největší procentuální ztrátou hmotnosti (51,8%) u rypouše sloního byl samec s největším harémem, který na konci reprodukční sezóny vypadal velmi hubeně a nepřežil do dalšího roku (Galimberti et al. 2007).

Samci lachtana antarktického (*Arctocephalus gazella*) si v období reprodukce hlídají území se samicemi. Během tohoto období jsou odříznuti od zdrojů potravy v moři. Je proto velmi důležité, aby připluli s dostatečnými tělesnými zásobami, aby vydrželi celou dobu reprodukce. Ztráty hmotnosti byly sledovány pomocí roztoku tritia. Byla zjištěna pozitivní korelace mezi mírou ztráty hmotnosti a trváním doby hlídání území. Dále byla zjištěna významná pozitivní korelace mezi počáteční hmotností a trváním doby hlídání území (Boyd a Duck 1991). Z toho vyplývá, že samci v lepší tělesné kondici a s většími zásobami si mohou dovolit investovat více do reprodukce.

Energetické výdaje i ztráta hmotnosti u samců ploutvonožců s pářením na souši jsou zhruba srovnatelné i s výdaji druhů pářících se ve vodě (Tab. 2.).

Tab. 2. Tělesná velikost a energetické náklady rozmnožujících se samců ploutvonožců.

Druh (n)	Hmotnost (kg)	Ztráta hmotnosti (% d ⁻¹)	Ztráta tělesné energie (MJ kg ⁻¹ d ⁻¹)	Celkové energetické náklady (W kg ⁻¹)	Délka reprodukčního období
Tuleň obecný (17)	107,5	0,44	0,12	3,9 ^a	4 týdny
Lachtan antarktický (1)	188	0,81	0,30	3,2 ^a	4 týdny
Tuleň kuželozubý (33)	257	0,86	0,32 ^b	3,7 ^b	4 týdny
Čepcol hřebenatý (19)	312	0,80	0,29 ^b	3,4 ^b	2 týdny
Tuleň Weddellův (7)	372	0,81	0,30 ^b	3,5 ^b	5 týdnů
Rypouš severní (17)	1 704	0,42	0,16 ^b	1,8 ^b	2 měsíce

^aCelkové energetické náklady odhadovány podle izotopového roztoku; ^bodhadováno ze ztráty hmotnosti za předpokladu že, kalorická hustota je 36,7 MJ kg⁻¹ a není žádný energetický příjem.

Zdroj: Coltman et al. 1998

2.5. Drobní savci

Studie zabývající se náklady na reprodukci u drobných savců nejsou časté. Možný důvod tohoto nedostatku prací je teprve nedávné zvýšení zájmu o studium nákladů na reprodukci u samců. Upřednostňovány byly skupiny, u kterých je reprodukční úsilí nápadnější a je snadnější pozorovat chování samců během reprodukce (např. kopytníci, ploutvonožci). U těchto skupin se ukazuje, že náklady na reprodukci jsou vysoké a často můžou překročit i náklady vynaložené kojícími samicemi (Lane et al. 2010). Obdobné energetické náklady na reprodukci byly zjištěny i u samců čikariho červeného (*Tamiasciurus hudsonicus*). K zjištění energetických nákladů na reprodukci byla použita metoda dvojité značené vody. Tato metoda odhaduje produkci oxidu uhličitého (CO₂) zvířaty na základě rozdílného vyplavování vstříknutých izotopů vodíku (²H) a kyslíku (¹⁸O). U čikariho červeného je období reprodukce stejně dlouhé pro samce

i samice. Mladí samci a staří samci spotřebovali více energie než dospělí samci. U starých samců se také projevila tendence k větším energetickým nákladům na reprodukci, pokud hrozilo, že se nedožijí dalšího reprodukčního období (Lane et al. 2010).

Samci kusu liščího (*Trichosurus vulpecula*) ztrácejí hmotnost v průběhu reprodukčního období v závislosti na množství říjných samic, s přibývajícím počtem samic se zvyšují i hmotnostní ztráty. Mladí samci (3-4 let) ztrácejí relativně více hmotnosti než starší samci (5 a více let). Na rozdíl od zjištění u jelena a soba, kde největší hmotnostní ztráty jsou u samců v reprodukčním věku, samci kusu liščího snížili své fyzické náklady na reprodukci s přibývajícím věkem. To také popírá předpokladů hypotézy o zbytkové reprodukční hodnotě, která tvrdí, že starší samci zvyšují investice do reprodukce (Isaac 2005).

U samců vačnatců z rodu *Antechinus* jsou náklady na reprodukci extrémní. Ihned po krátkém období reprodukce samci umírají – semelparie (k rozmnožování dojde pouze jednou za život jedince). Tento jev je pravděpodobně způsoben vysokými hladinami plasmového testosteronu a kortisolu. Tyto mají negativní vliv na orgánové soustavy a způsobují gastrointestinální krvácení, selhání imunitního a termoregulačního systému a tím pádem umožňuje invazi parazitů, dysfunkci ledvin, involuci sleziny, negativní rovnováhu dusíku, ztrátu váhy a celkové zhoršení kondice samců. Je možné, aby někteří samci reprodukci přežili, ale většinou bývají kastrování nebo mají nefunkční varlata. Semelparie je celkem běžná u rostlin, bezobratlých a ryb, ale u savců je to vzácný znak životní historie, který se vyskytuje pouze u samců některých druhů vačicovitých a kunovcovitých (Naylor et al. 2008).

3. Sezónní změny hmotnosti u samců plcha velkého

Během krátkého období aktivity mezi hibernacemi musí plch velký zvýšit svůj příjem energie natolik, aby nahradil energii vloženou do reprodukce a získal dostatek zásob tělesného tuku na přežití následujícího období hibernace. Samci trpí velkými energetickými náklady během rozmnožování. Okamžitě po ukončení období rozmnožování musí nahromadit vysoké množství tukových zásob pro přežití hibernace (Sailer a Fietz 2009). Spermatogeneze, rozmnožování a vykrmování před hibernací je omezeno krátkým časovým rámcem období aktivity (Millesi et al. 2000 in Fietz et al. 2004). Proto je reprodukce u plcha velkého synchronizována s produkcí semen buků a dubů (Fietz et al. 2009). V letech, kdy buky neplodí, samci setrvávají ve stavu klidu a nejsou reprodukčně aktivní. Zatímco v letech produkce semen krátce po probuzení z hibernace u samců sestupují varlata (Lebl et al. 2010). Tato synchronizace se zdrojem potravy byla potvrzena v mnoha studiích na různých populacích plcha velkého (Bieber 1998, Pilastro et al. 2003, Burgess et al. 2003, Ruf et al. 2006, Fietz et al. 2009, Bieber a Ruf 2009). Můžeme předpokládat, že stejně jako u reprodukce, se bude projevovat synchronizace hmotnostních změn s plodností buků a dubů. Dále se dá očekávat, že během období rozmnožování nastane u pohlavně aktivních samců úbytek váhy. Tento trend byl popsán např. v pracích Bieber (1998) a Fietz et al. (2004).

3.1. Charakteristika druhu

Plch velký je u nás typickýmobyvatelem listnatých a smíšených lesů. Drží se hlavně ve starších bukových porostech pahorkatin, vrchovin a podhorských oblastí. Příznačná je obliba stanovišť značně geomorfologicky členitých, jako jsou například kvádrové pískovce, suťová pole, skaliska a zejména krasové útvary. Tato stanoviště mu umožňují snadnější přístup pod zem, kde hibernuje (Anděra a Beneš 2001).

Na území České republiky se projevují značné regionální rozdíly ve výskytu tohoto druhu. Hlavními oblastmi výskytu plcha velkého v Čechách jsou Děčínská vrchovina, podhůří Krušných hor, České středohoří, Ralská pahorkatina a pahorkatiny a vrchoviny při dolním toku Berounky a Sázavy. Odtud areál výskytu zasahuje do Prahy a do Plaské vrchoviny. Na české straně Šumavy se plch velký vyskytuje zcela ostrůvkovitě. Osídlení na Moravě je zřetelně souvislejší, zahrnuje všechny orografické

celky Východních Sudet, Západních Karpat a některé části Českomoravské vrchoviny. Neobývá nížinné oblasti (Anděra a Beneš 2001). Je zařazen ve vyhlášce č. 395/1992 Sb. ve znění vyhlášky č. 175/2006 Sb. - druhy ohrožené.

Plech je aktivní převážně během noci, den přečkává v dutinách stromů, hnízdech postavených v blízkosti kmene nebo využívá ptačí budky, budovy v blízkosti lesa a krmelce. Hnízda jsou obvykle tvořena čerstvě nasbíraným bukovým listím. Části ptačích budek mohou být rozkousány kvůli materiálu na hnízdo. Hnízda obvykle nejsou vystlána žádným měkčím materiálem a nejsou pletena. Často využívají nevystlané ptačí budky k přečkání dne (Morris 2008).

Reprodukce u plcha velkého je závislá na produkci semen buku lesního (*Fagus sylvatica*, Fietz et al. 2009). Rozmnožování probíhá během července a březost trvá 30 dní. Samice většinou porodí 5-6 mláďat (nejvíce 11) ročně. Samice se o mláďata starají samy, po 30 dnech jsou mláďata odstavena a do hibernace vstupují na konci října (Fietz et al. 2004). V letech bez úrody semen dochází téměř v celé populaci k přeskočení reprodukce. Díky této strategii dochází u plcha velkého k prodloužení očekávané délky života až na 9 let, což je vysoký odhad u hlodavce s hmotností ~150 g (Pilastro et al. 2003).

3.2. Metodika

Data jsme sbírali na 8 lokalitách. Všechny se nacházejí v dubovo-bukovo-habrových lesních porostech v podhůří Nízkého Jeseníku v blízkosti obce Dlouhá Loučka (49°49'N, 17°12'E). Vzájemná vzdálenost lokalit byla přibližně 500 m, přičemž největší byla 8 km. Na lokalitách jsme kontrolovali přibližně 330 ptačích budek ve výšce 1,5 – 2 m nad zemí. Ptačí budky jsme pravidelně kontrolovali. Na hlavních lokalitách v týdenních intervalech a na vzdálenějších lokalitách jednou za dva týdny. Data jsme sbírali v období od začátku května do konce října v roce 2009. U zvířat jsme zaznamenávali následující data: věk, hmotnost (pružinová váha Pesola s přesností na 0,5 g), pohlaví, pohlavní aktivita a délka tibie (Schlund 1997). Věk jsme určovali na základě charakteristického zbarvení srsti (Koenig 1960). V terénu jsme věk zvířat rozlišovali pouze na první rok života (mláďata, juvenilové), druhý rok života (jedinci poprvé hibernaci jsou značeni „sy“ (second year) a více než druhý rok života jsou značeni „asy“ (after second year). Věk zvířat jsme dále určovali přesněji podle roku

odchytu až při vyhodnocování dat. Jedince odchycené a očipované v roce 2009 jako juvenilily jsme označili jako jednoleté, jedince odchycené jako „sy“ jsme označili jako dvouleté a jedince odchycené jako „asy“ jsme označili jako 3+, protože nebylo možné určit přesný věk. Odchyty na některých lokalitách ovšem probíhají už od roku 2005. Juvenilily odchycené v roce 2005 a opět kontrolované v roce 2009 jsme označili jako čtyřleté, jedince odchycení jako „sy“ jsme označili jako pětileté a nejstarší jedince jsme označili jako 5+. Pohlavní aktivitu u samců jsme určovali podle hmatatelnosti sestoupených varlat (Schlund et al. 2002). U samců, kteří byli pohlavně aktivní, jsme navíc měřili velikost varlat pomocí digitálního posuvného měřítka s přesností na 1 mm.

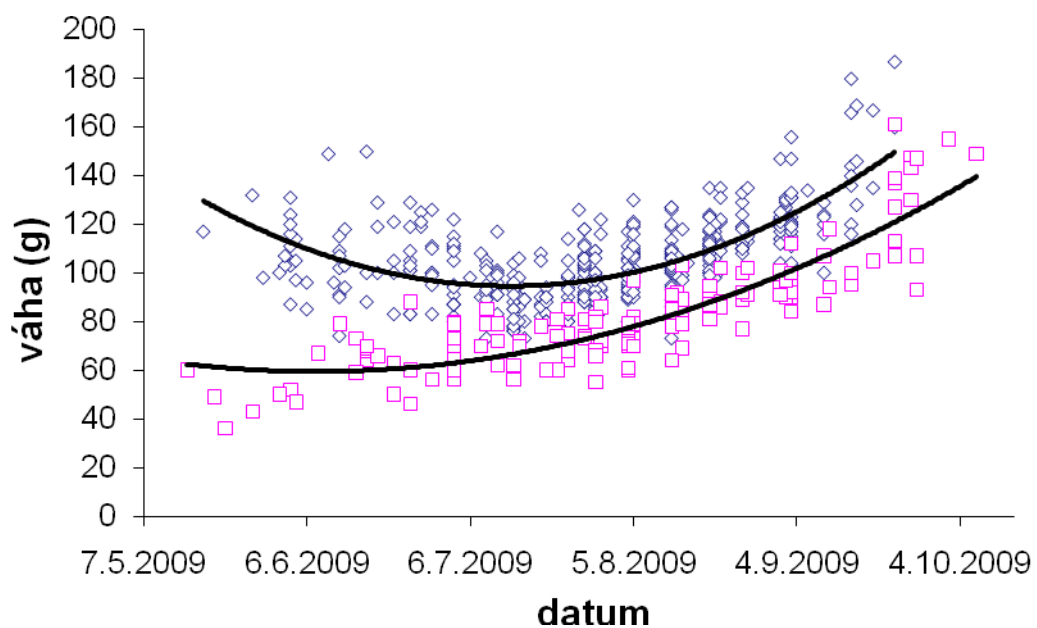
Každého odchyceného jedince s dostatečnou hmotností jsme očipovali pro snadnější identifikaci v budoucnosti. Pro čipování jsme použili mikročipy (Trovan, typ ID 162 Isonorm) s délkou 12 mm a šířkou 2,12 mm. Mikročipy jsme aplikovali injekčně do mezilopatkové oblasti. Každý kód použitého mikročipu jsme pečlivě zaznamenali. Pro usnadnění čipování a zamezení zranění jsme použili „čipovací pytlík“. Jde o lněný pytlík opatřený na svrchní straně zipem. Zvíře do pytlíku většinou dobrovolně zalezlo a tímto způsobem bylo bezpečně znehybněno, takže nehrozilo manipulujícímú pokousání, ani zranění zvířete při čipování. Touto metodou jsme v roce 2009 označili 112 samců ve věku sy a asy.

Pro pozdější identifikaci již dříve čipovaných zvířat jsme použili ruční čtečku (LID 571, EID Aalten), pomocí níž jsme bezpečně určili kód mikročipu. Tento kód jsme zjistili přiložením čtečky k zadům zvířete v místech aplikace mikročipu. Při opětovném odchytu jsme po zapsání kódu mikročipu zvíře zvážili a zaznamenali jakékoliv specifické znaky a změny (např. chybějící část ocasu, zranění, přítomnost mláďat, atd.).

Data získaná v terénu jsem převedla do tabulky v Excelu. Pomocí téhož programu jsem sestrojila grafy znázorňující změny hmotnosti u samců během aktivního období. Přes sezónní průběh hmotnosti jsme s vedoucím práce proložili křivku z kvadratické regrese a to zvláště pro sy a asy samce. Sestavila jsem tabulku popisující průměrné hmotnosti pohlavně aktivních samců v jednotlivých měsících \pm směrodatná odchylka (SD). V této tabulce jsem samce rozdělila podle stáří na asy a sy. Při výpočtu průměrné hmotnosti v jednotlivých měsících jsem použila data z opakovaných vážení při opětovném odchytu.

3.3. Výsledky

V roce 2009 plodily jak buky, tak i duby. Bylo očipováno 112 samců ve věku sy a asy a kontrolováno 47 samců označených z předešlých let. Celkově bylo tedy za celou sezónu 2009 odchyceno 159 pohlavně aktivních samců (určeno podle hmatatelnosti sestoupených varlat). Naproti tomu bylo odchyceno pouze 8 samců, kteří byli klasifikováni jako pohlavně neaktivní. Tato data ukazují na reprodukční rok. Tomu odpovídá i průběh hmotnostních změn u samců (Obr. 4.). U samců ze skupiny asy nastal po probuzení z hibernace pokles hmotnosti. Nejnižší hmotnost měli tito samci v červenci a začátkem srpna začala hmotnost samců narůstat (kvadratická regrese $\text{den} = 0,37$, $t = 15,5$, $P < 0,0001$; $\text{den}^2 = 0,01$, $t = 14,75$, $P < 0,0001$, $R^2 = 0,45$). Nejvyšší hmotnost měli na konci září, kdy byli odchyceni poslední asy samci (22. 9. poslední odchycený samec asy). Samci sy začali okamžitě po probuzení z hibernace stabilně nabírat na váze. Tento váhový přírůstek se zdatelně zvýšil počátkem srpna ($\text{den} = 0,62$, $t = 21,3$, $P < 0,0001$; $\text{den}^2 = 0,005$, $t = 7,5$, $P < 0,0001$, $R^2 = 0,76$). Poslední odchycení samci sy měli téměř shodné váhy se samci asy (7. 10. poslední odchycený samec sy). Tyto změny jsou patrné i v tabulce s průměrnými hmotnostmi samců za jednotlivé měsíce (Tab. 3.). Opět je zřetelně patrný pokles hmotnosti asy samců v červenci zatímco u sy samců hmotnost stabilně narůstá.



Obr. 4. Průběh sezónních změn hmotnosti u pohlavně aktivních samců plcha velkého. Velké čtverce zastupují samce sy a malé čtverce samce asy

Tab. 3. Průměrné hmotnosti pohlavně aktivních samců plcha velkého v jednotlivých měsících sezóny 2009.

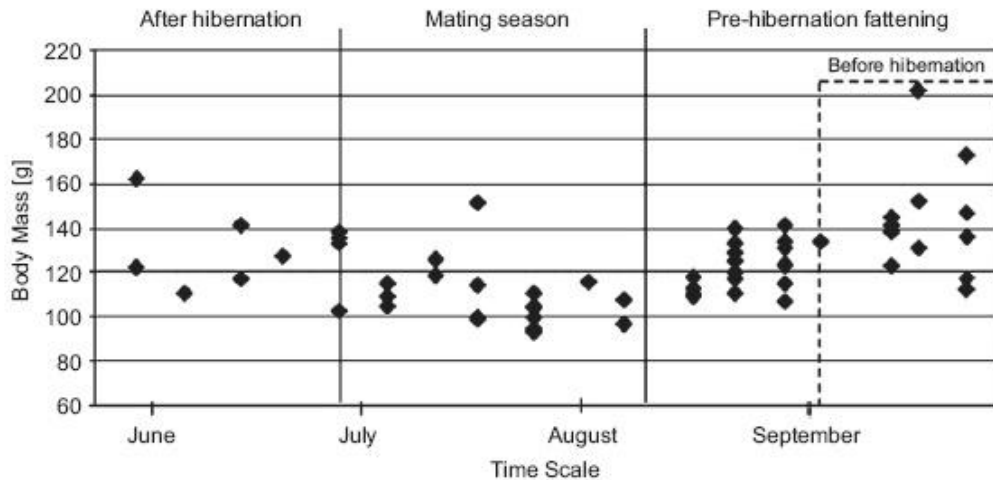
Věk	Průměrná váha (g) ± SD			
	červen	červenec	srpen	září
asy	106,36 ± 15,58 (n = 58)	94,64 ± 11,19 (n = 135)	106,42 ± 11,81 (n = 151)	127,05 ± 19,58 (n = 60)
sy	62,68 ± 11,04 (n = 19)	71,20 ± 8,35 (n = 41)	82,60 ± 10,39 (n = 54)	109,48 ± 21,26 (n = 31)

asy – samec starší dvou let, sy – samec po první hibernaci

Pro porovnání pohlavně aktivních a neaktivních samců jsem neměla dostatek dat. Během sezóny v roce 2009 bylo odchyceno a zváženo pouze 8 jedinců s nesestoupenými varlaty. Toto množství neposkytuje dostatek informací o změnách hmotnosti během sezóny.

3.4. Diskuze

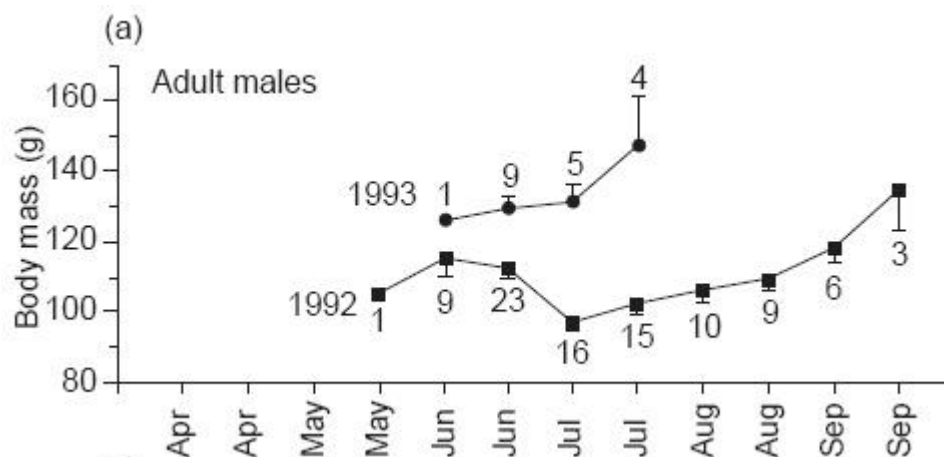
Výsledky sezónních změn hmotnosti plcha velkého u asy samců v této práci se shodují s výsledky v dřívějších studiích zabývajících se tímto druhem (Bieber 1998, Pilastro et al. 2003, Sailer a Fietz 2009, Lebl et al. 2010). Ve všech těchto studiích je prokazatelný pokles hmotnosti v červenci u pohlavně aktivních samců (Obr. 5. a 6.). Tato ztráta hmotnosti je způsobena nejpravděpodobněji investicemi do reprodukce, jejíž vrchol je právě v červenci (Bieber 1998, Sailer a Fietz 2009). V tomto roce samci díky aktivním varlatům nejsou schopni přes den vstoupit do torporu (stav stuhlosti, snížená tělesná teplota a metabolismus). V roce bez reprodukce samcům nesestupují varlata a okamžitě po hibernaci začínají nabírat na váze (Obr. 6.). Bieber a Ruf (2009) dokonce zaznamenali 2 až 4 týdny po probuzení z hibernace opětovnou hibernaci v letním období trvající až 4 měsíce. Přestože trade-off mezi reprodukcí a přežitím byl objeven i u jiných savců, plch velký představuje zajímavý případ, protože trade-off životní historie je zde zjevný nejen skrze fenotypickou korelaci u jedince, ale ovlivňuje celou populaci současně (Ruf et al. 2006). Já jsem ovšem neměla k dispozici dostatek dat prosamce pohlavně neaktivní. Jedinou možností je ve výzkumu pokračovat a doufat, že příští rok bude pro plcha velkého nepříznivý a bude více pohlavně neaktivních samců.



Obr. 5. Měření hmotnosti ($n = 61$) samců plcha velkého ($n = 38$) během aktivního období v roce 2006 v Německu.

Každý jedinec mohl být změřen vícekrát, ale pouze jednou v jednotlivých měsících.

Zdroj: Sailer a Fietz 2009



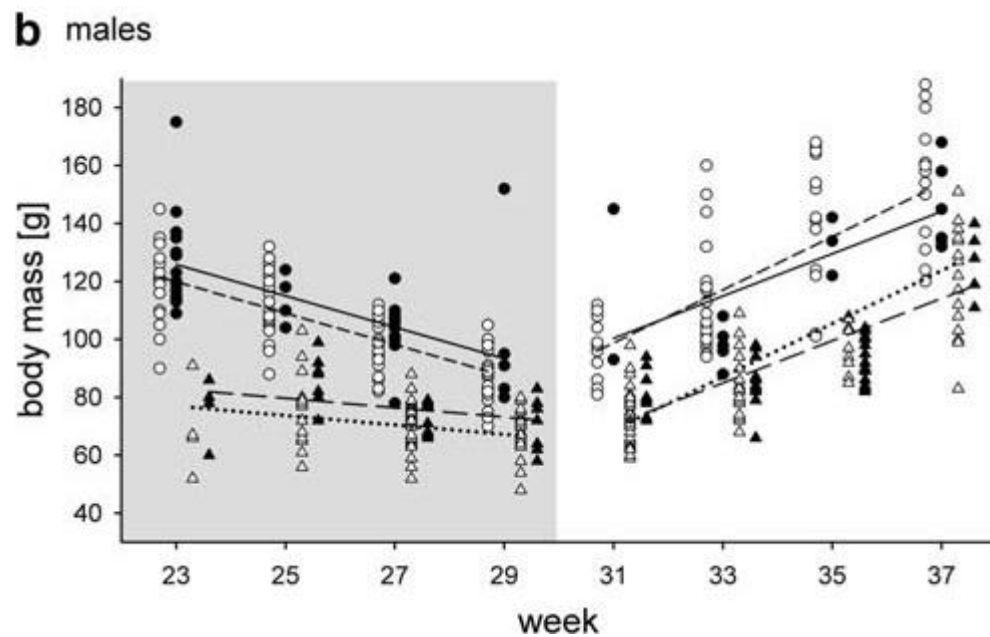
Obr. 6. Průměrná hmotnost a SE samců plcha velkého (pouze jedinci ve věkové kategorii asy) v roce 1992 a 1993 na lokalitě v Německu.

Čísla u značek odpovídají počtu jedinců (n). 1992 rok s reprodukci, 1993 rok bez reprodukce.

Zdroj: Bieber 1998

Dosud pouze v jediné studii (Lebl et al. 2010) byli samci rozdělení na dvě věkové skupiny. Je patrný rozdíl ve vývoji vah mezi oběma skupinami (Obr. 7.). Podobný rozdíl se projevil i při naší studii. Není jasné, co způsobuje tento vývoj váhy u samců sy. Jedna z možností je, že tito samci, i když už jsou pohlavně aktivní, se neúčastní reprodukce. Jeden rok odkladu jim umožňuje srovnat váhový rozdíl se staršími samci. Pro budoucí výzkum je možnost použití metody dvojitě značené vody pro odhalení rozdílů mezi energetickými výdaji samců sy a asy. U této metody se

využívá izotopů kyslíku (^{18}O) a vodíku (^2H). Tyto izotopy jsou z organismu vyloučeny každý jinou rychlostí a z toho se dá usuzovat produkce CO_2 a z ní nepřímo výdej energie (Speakman 1999). Tato metoda byla úspěšně použita při studii energetických výdajů čikarí červeného (Lane et al. 2010).



Obr. 7. Hmotnosti samců plcha asy a sy během (šedá oblast) a po dokrmování. Plné kroužky = dokrmování samci asy, prázdné kroužky = kontrolní samci asy, plné trojúhelníky = dokrmování samci sy, prázdné trojúhelníky = kontrolní samci sy
Zdroj: Lebl et al. 2010

4. Závěr

Nákladům na reprodukci u samců se začala věnovat zvýšená pozornost teprve v nedávném období. Existuje minimum studií zabývajících se přímo náklady na reprodukci savčích samců. Více studií je zaměřeno na sledování reprodukčního úsilí, a to jak pomocí pozorování změn v chování a změn v délce času věnovanému určitým činnostem spojeným s reprodukcí, tak měření hmotnostních změn. Studie sledující hmotnostní změny během reprodukce se dají brát jako nepřímé studie nákladů na reprodukci.

Snížené přežívání jako jeden ze znaků nákladů na reprodukci se projevuje především u mladších samců nebo u samců se zhoršenou tělesnou kondicí před začátkem reprodukce. Výjimkou jsou samci některých druhů kunovcovitých a vačicovitých, u kterých dochází k úmrtí téměř všech samců po reprodukci (Naylor et al. 2008).

Většina savčích samců vstupuje do reprodukce ve vyšším věku než samice (Bell 1980, Clinton a Le Boeuf 1993). U většiny druhů musí samci bojovat o samice a jejich úspěšnost závisí na jejich velikosti a zkušenostech, proto menší a mladší samci oddalují reprodukci, aby snížili náklady a zvýšili šance na úspěch.

Sezónní změny hmotnosti samců u plcha velkého nebyly dosud v České republice sledovány a určitě si zaslouží pozornost i do budoucnosti. Tato práce pouze nastínila průběh změn hmotnosti, ale je potřeba zjistit, čím jsou způsobeny rozdíly mezi mladšími a staršími samci. Navíc zcela chybí data pro samce pohlavně neaktivní, což bylo způsobeno reprodukční sezónou.

5. Literatura

- Anděra, M. a Beneš, B. (2001)** Atlas rozšíření savců v České republice – Předběžná verze IV. Hlodavci (*Rodentia*) – část 1. Křečkovití (*Cricetidae*), hrabošovité (*Arvicolidae*), plchovití (*Gliridae*). Národní muzeum, Praha, 98-102.
- Anděra, M. a Horáček, I. (2005)** Poznáváme naše savce. 2. doplněné vydání, Sobotales, Praha.
- Bell, G. (1980)** The costs of reproduction and the consequences. *The American Naturalist* 116, 1: 45-76.
- Beck, C. A., Bowen, W. D. a Iverson, S. J. (2003)** Sex differences in the seasonal patterns of energy storage and expenditure in a phocid seal. *Journal of Animal Ecology*, 72: 280-291.
- Bieber, C. (1998)** Population dynamics, sexual activity, and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*). *Journal of Zoology*, 244: 223-229.
- Bieber, C. a Ruf, T. (2009)** Summer dormancy in edible dormouse (*Glis glis*) without energetic constraints. *Naturwissenschaften* 96: 165-171.
- Bobek, B., Perzanowski, K. a Weiner, J. (1990)** Energy expenditure for reproduction in male red deer. *Journal of Mammalogy*, 71: 230-232.
- Boyd, I. L. a Duck, C. D. (1991)** Mass ganges and metabolism in territorial male antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Physiological Zoology*, 64: 375-392.
- Burgess, M., Morris, M. a Bright, P. (2003)** Population dynamics of the edible dormouse (*Glis glis*) in England. *Acta zoologica academiae scientiarum hungaricae*, 49: 27-31.
- Clinton, W. L. a Le Boeuf, B. J. (1993)** Sexual selection's effects on male life history and the pattern of male mortality. *Ecology* 74: 1884-1889.
- Coltman, D. W., Bowen, W. D., Iverson, S. J. a Boness, D. J. (1998)** The energetics of male reproduction in an aquatically mating pinniped, the harbour seal. *Physiological Zoology*, 71: 387-399.
- Ditchkoff, S. S., Welch Jr., E. R., Lochmiller, R. L., Masters, R. E. a Starry, W. R. (2001)** Age-specific causes of mortality among male white-tailed deer support mate-competition theory. *Journal of Wildlife Management*, 65: 552-559.

- Fietz, J., Kager, T. a 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., Pflung, M., Schlund, W. a Tataruch, F. (2005)** Influence of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in edible dormouse (*Glis glis*). *Journal of Comparative Physiology B* 175: 45-55.
- Fietz, J., Schlund, W., Dausmann, K. H., Regelmann, M. a Heldmaier, G. (2004)** Energetic constraints on sexual activity in the male edible dormouse (*Glis glis*), *Oecologia* 138: 202-209.
- Forsyth, D. M., Duncan, R. P., Tustin, K. G. a Gaillard, J.-M. (2005)** A substantial energetic cost to male reproduction in a sexually dimorphic ungulate. *Ecology*, 86: 2154-2163.
- Galimberti, F., Sanvito, S., Braschi, Ch. a Boitani, L. (2007)** The cost of success: reproductive effort in male southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 62: 159-171.
- Harshman, L. G. a Zera, A. J. (2006)** The cost of reproduction: the devil in the details. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 2: 80–86.
- Isaac, J. L. (2005)** Mass loss during the mating season in male common brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*): implications for age-specific variation in mating strategy. *Journal of Zoology*, 266: 181-185.
- Jönsson, K. I. (1997)** Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 78: 57-66.
- Koenig, L. (1960)** Das Aktionssystem des Siebenschläfers (*Glis glis* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 17: 427-505.
- Kojola, I. (1991)** Influence of age on the reproductive effort of male reindeer. *Journal of Mammalogy*, 72: 208-210.
- Lane, J. E., Boutin, S., Speakman, J. R. a Humphries, M. M. (2010)** Energetic costs of male reproduction in a scramble competition mating system. *Journal of Animal Ecology* 79: 27-34.
- Lebl, K., Kürbisch, K., Bieber, C. a Ruf, T. (2010)** Energy or information? The role of seed availability for reproductive decision in edible dormice. *Journal of Comparative Physiology B*, 180: 447-456.

- Mainguy, J. a Côté, S. D. (2008)** Age- and state-dependent reproductive effort in male mountain goats, *Oreamnos americanus*. Behavioural Ecology and Sociobiology, 62: 935-943.
- McElligott, A. G. a Hayden, T. J. (2000)** Lifetime mating success, sexual selection and life history of fallow bucks (*Dama dama*). Behavioural Ecology and Sociobiology, 48: 203-210.
- McElligott, A. G., Naulty, F., Clarke, W. V. a Hayden, T. J. (2003)** The static cost of reproduction: what determines reproductive effort in prime-aged fallow bucks?. Evolutionary Ecology Research, 5: 1239-1250.
- Miquelle, D. G. (1990)** Why don't bull moose eat during the rut?. Behavioural Ecology and Sociobiology, 27: 145-151.
- Morris, P. A. (2008)** Edible dormouse (*Glis glis*), In: Harris S. a Yalden D. W. (Eds.) Mammals of the British isles: Handbook, 4th edition. The Mammal Society, Southampton, 82-85.
- Mysterud, A., Langvatn, R. a Stenseth, N. Ch. (2004)** Patterns of reproductive effort in male ungulates. Journal of Zoology, 264: 209-215.
- Mysterud, A., Solberg, E. J. a Yoccoz, N. G. (2005)** Ageing and reproductive effort in male moose under variable levels of intrasexual competition. Journal of Animal Ecology, 74: 742-754.
- Naylor, R., Richardson, S. J. a McAllan, B. M. (2008)** Boom and bust: a review of physiology of the marsupial genus *Antechinus*. Journal of Comparative Physiology B 178: 545-562.
- Partridge, L. (1987)** Is accelerated senescence a cost of reproduction?. Functional Ecology, 1: 317-320.
- Pelletier, F., Hogg, J. T. a Festa-Bianchet, M. (2006)** Male mating effort in a polygynous ungulate. Behavioural Ecology and Sociobiology, 60: 645-654.
- Pilastro, A., Tavecchia, G. A Marin, G. (2003)** Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. Ecology, 84: 1784-1792
- Reznick, D. (1985)** Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. Oikos, 44: 257-267.
- Ruf, T., Fietz, J., Schlund, W. a Bieber, C. (2006)** High survival in poor years: Life history tactics adapted to mast seeding in edible dormouse. Ecology, 87: 372-381.
- Sailer, M. M. a Fietz, J. (2009)** Seasonal differences in the feeding ecology and behavior of male edible dormouse (*Glis glis*). Mammalian Biology 74: 114-124.

- 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., Scharfe, F. a 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. (1999)** The cost of living: field metabolic rates of small mammals. *Advances in Ecological Research*, 30: 177-297.
- Stearns, S. C. (1989)** Trade-offs in life history evolution. *Functional Ecology*, 3: 259-268.
- Stearns, S. C. (1992)** *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, 72-90.
- Tinker, M. T., Kovacs, K. M. a Hammill, M. O. (1995)** The reproductive behavior and energetics of male gray seals (*Halichoerus grypus*) Breeding on a land-ice substrate. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 36: 159-170.
- Tuomi, J., Hakala, T. a Haukioja, E. (1983)** Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. *American Zoologist*, 23: 25-34.
- Williams, G. C. (1966)** Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, 100, 916: 687-690.
- Yoccoz, N. G., Mysterud, A., Langvatn, R. a Stenseth, N. Ch. (2002)** Age- and density-dependent reproductive effort in male red deer. *Proceedings of the Royal Society*, 269: 1523-1528.