

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

**Změny hmotnosti hraboše mokřadního
během populačních cyklů a víceletých trendů**

Vypracovala: Jana Notová

Vedoucí práce: Doc. RNDr. František Sedláček CSc.

České Budějovice 2009

Notová, J., 2009: Změny hmotnosti hraboše mokřadního během populačních cyklů a víceletých trendů.
[Body mass changes in field vole (*Microtus agrestis*) during population cycles and multi-annual trends. Bc. Thesis, in Czech.] – 23 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Basic aim of the study is a review of data on body mass changes during population cycles of small rodent. Based on it relationships between body mass and abundance was determined in a field vole (*Microtus agrestis*) population which underwent a twenty-year secondary succession.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, dne 27. 4. 2009

Jana Notová

Poděkování:

Děkuji svému školiteli za odborné rady při zpracování práce, umožnění mi podílet se na sběru dat a pomoc při jejich vyhodnocování.

Dále děkuji svým blízkým za jejich trpělivost a pochopení ve chvílích, kdy jsem dávala před nimi přednost své práci.

OBSAH

1. ÚVOD.....	1
1.1. Populační cykly.....	1
1.2. Příčiny cyklů.....	1
2. ZMĚNY HMOTNOSTI BĚHEM CYKLŮ.....	2
2. 1. Změny hmotnosti a stáří, Chittyho efekt.....	2
2. 2. Sezónní změny.....	2
2. 3. Fotoperiodicita.....	3
2. 4. Význam snižování hmotnosti před zimou.....	3
2. 5. Zeměpisná šířka.....	4
2. 6. Geografický gradient.....	4
2. 7. Disturbance habitatu.....	5
2. 8. Predátoři.....	5
2. 8. 1. Predační tlak a geografický gradient.....	5
2. 8. 2. Selektivní predace.....	6
2. 8. 3. Predační risk.....	6
2. 9. Potrava.....	7
2. 9. 1. Potrava v zimním období, maternal efekt.....	7
2. 10. Velcí jedinci.....	7
2. 11. Absence Chittyho efektu.....	8
2. 12. Genetické příčiny.....	8
2. 12. 1. Chittyho hypotéza.....	8
2. 12. 2. Ostrovní syndrom.....	9
2. 12. 3. Přírodní selekce.....	9
3. PRAKTICKÁ ČÁST.....	11
3. 1. Cíle práce.....	11
3. 2. Historie biotopu lokality.....	11
3. 4. Sledovaný druh - hraboš mokřadní (<i>Microtus agrestis</i>).....	12
3. 5. Metodika odchyťů a zpracování materiálu.....	12
3. 6. Statistické zpracování.....	12
4. VÝSLEDKY.....	13
5. DISKUZE.....	16
5. 1. Shrnutí.....	18
6. LITERATURA.....	19
8. PŘÍLOHA.....	23

1. ÚVOD

1.1. Populační cykly

Populační cykly jsou pravidelným kolísáním počtu jedinců v populaci s periodou několika let, přičemž jejich délka a amplituda závisí na druhu, zeměpisné šířce a dalších faktorech. Tyto víceleté cykly byly prokázány u mnoha taxonů. Nejznámější jsou 10leté cykly zajíce a rysa v Kanadě, tetřevovitých a lesních motýlů. Dominují však drobní hlodavci, zejména hrabošovité (s periodou 3 – 5 let). Zabývali se jimi např. Elton, Krebs a Myers aj. (viz Tkadlec 2008).

V průběhu populačního cyklu se zpravidla rozlišují 4 fáze:

1. progradace – růst hustoty populace,
2. gradace – vrchol početnosti,
3. retrogradace – pokles početnosti,
4. pesimum – nejnižší míra hustoty.

Populační cykly drobných savců jsou fenoménem už od 16. století a dosud je jejich objasnění plně hypotéz. Největší pozornost jim však byla věnována během 20. století, kdy se toto téma stalo jednou z hlavních otázek ekologie. Rozmach zkoumání populačních cyklů měl i svou praktickou příčinu a to přesně odhadnout, kdy je nejvyšší efektivita zapůsobení pesticidy. Přemnožení hlodavci totiž páchali značné škody zejména v zemědělství. Dnes se práce zaměřují spíše na to, co tyto cykly způsobuje. Velkou otázkou zůstává, jak je to s dlouholetými trendy, zda při nich dochází k „jakési“ evoluci.

1.2. Příčiny cyklů

Za dlouhé období zkoumání cyklů bylo navrženo a zjišťováno mnoho potencionálních příčin tohoto jevu. Obecně se rozdělují na exogenní (klimatické a další fyzikální vlivy, předační tlak, potrava, patogeny) a endogenní (negativní zpětné vazby hustoty populace, demografická struktura, intraspecifická kompetice, maternální efekt a sociální či genetické účinky). Cykly mohou být tedy důsledkem vnějších periodických faktorů, přímé či opožděné závislosti na

hustotě nebo kombinací různého poměru všech těchto vlivů (Tkadlec 2008, Zapletal et al. 2000). V průběhu cyklu byly pozorovány změny hmotnosti, rychlosti růstu, přežívání a reprodukčního úsilí (Agrell 1992) a právě změny hmotnosti během populačních cyklů jsou náplní této práce.

2. ZMĚNY HMOTNOSTI BĚHEM CYKLŮ

2. 1. Změny hmotnosti a stáří, Chittyho efekt

Studie prováděné zejména na hraboších a lumících se shodují, že ke změnám hmotnosti během populačních cyklů dochází. Ve vrcholné fázi jsou dospělí jedinci v průměru o 20 – 30 % těžší než ve fázi pesima (Oli 1999). Tento jev, kdy s rostoucí hustotou populace roste hmotnost jedinců, byl nazván Chittyho efekt. Podobně s rostoucí hustotou stoupá i průměrné stáří zvířat. Shodný charakter změn hmotnosti a věku během populačních cyklů vysvětlují Agrell et al. (1992) a Lidicker a Ostfeld (1991) přímou souvislostí těchto dvou proměnných, neboť růst drobných hlodavců se dovršením dospělosti neukončuje a Chittyho efekt je tedy podle nich důsledkem podmínek pro přežívání jedinců v populaci. Agrell et al. (1992) považují přežívání za hlavní faktor spojující tělesnou hmotnost s populačním růstem a podle experimentů Lidickera a Ostfelda (1991) v Kalifornii je Chittyho efekt výsledkem delších period vhodných pro růst a přežívání.

2. 2. Sezónní změny

To, co prožívá cyklická populace v rámci několika let, prožívá v menším měřítku necyklická populace během jednoho roku (Tkadlec 2008, Zapletal et al. 2000, Hansen a Boonstra 2000, Agrell et al. 1992). Když potom fakt, že růst populační hustoty je i u cyklické populace nejmarkantnější od jara do podzimu a přes zimu klesá, dáme do souvislosti se zákonitostmi Chittyho efektu, dospějeme k závěru, že hmotnost s nadcházejícím zimním obdobím klesá. Změny hmotnosti nejsou otázkou pouze tukových zásob. Podílí se na nich především změny tělní tkáně (Unangst a Wunder 2003).

2. 3. Fotoperiodicita

Krol et al. (2005) na základě svých pokusů připisují změny tělesné a tukové tkáně sezónním změnám fotoperiody. Jedinci přeneseni z krátké fotoperiody (8 h světla denně) do dlouhé (16 h světla denně) zvýšili za konstantní teploty svou hmotnost o 24,8 % oproti kontrole setrvávající ve fotoperiodě krátké. Navíc se zvýšila resorpční účinnost zažívacího traktu umožňující rychlejší hmotnostní růst. Zvýšení hmotnosti a resorpční účinnosti s fotoperiodou popisují i Peacock et al. (2004). Přestože jsou drobní hlodavci působením fotoperiody na melatonin skutečně schopni měnit svou hmotnost (Kriegsfeld a Nelson 1996), není nám vliv fotoperiody na snižování hmotnosti před zimním obdobím schopen vysvětlit, jak je to u víceletých cyklů.

2. 4. Význam snižování hmotnosti před zimou

Snižování hmotnosti před nástupem zimy je jev, který silně odporuje obecným očekáváním, na která jsme zvyklí u většiny taxonů. Ve vysvětlení tohoto jevu však vládne nebyvalá shoda. Většinou jsme zvyklí, že zvířata v chladnějších oblastech disponují mohutnějšími tělesnými schránkami nebo se před nástupem zimy snaží tělesnou hmotnost přibrat. Existuje však trade-off mezi výhodami velkého těla uchovávajícího zásoby energie pro přežití a malým tělem, které vyžaduje nižší energetické náklady. Hraboši si zvolili druhý způsob. Navíc je zimní období velice náročné na metabolismus a termogenezi s omezenou možností energetické kompenzace tohoto výdeje (Ergon et al. 2004, Unangst a Wunder 2003). Ztráta hmotnosti během podzimu tak není způsobena nedostatečným energetickým příjmem, ale je to adaptace redukcující potřebu energie v nutričně chudém a metabolicky náročném zimním období spouštěná krátkí se fotoperiodou (Hansen a Boonstra 2000).

2. 5. Zeměpisná šířka

Hansen a Boonstra (2000) uvádějí, že podobným způsobem mohou reagovat zvířata ze severních zeměpisných šířek, která jsou v průměru menší kvůli zkrácenému růstovému období. Nízká hmotnost těla tak může podle nich být udržována jako adaptace na oblast s dlouhými a studenými zimami. Nejsou si však jisti, zda se hmotnost snižuje vlivem zeměpisné šířky nebo tuhostí a délkou zimy, která nemusí být na zeměpisné šířce vždy závislá. Reagovat se dá Ergonovým stanovením optimální velikosti a energetického výdeje během zimy (Ergon et al. 2004). Tito autoři uvádějí, že hraboši jsou v náročnějším prostředí menší a dle prostředí se také liší energetické náklady. Snižující se teploty zvyšují denní výdej energie a optimální velikost tak závisí na potravní nabídce habitatu. Shodně uvažují i Aars a Ims (2002), podle kterých hraboši přizpůsobují svou hmotnost určitému průměru během zimy.

2. 6. Geografický gradient

Předchozí úvahy rozvádí Jdrzejewski a Jdrzejewska (1996) při porovnávání produkce biomasy mezi biomy v oblasti severo-j jižního gradientu. V Evropě pozorujeme dva gradienty v dynamice hrabošovitých – severo-j jižní ve Skandinávii, kde cykličnost (amplituda a perioda) klesá od severu k jihu, a středoevropský s opačnou tendencí cykličnosti, tj. roste od Baltu v Polsku k Podunajské nížině na Slovensku (Tkadlec 2008). Jdrzejewski a Jdrzejewska (1996) zjistili, že nejvyšší cykličnost měly populace tundry, tajgy, stepi a zemědělské půdy v mírném pásmu. Bez cyklicity byly populace lesů mírného pásma a pouště. Se zeměpisnou šířkou tak pozitivně koreluje pouze stálá produkce biomasy půdní vegetace (klesá od severu k jihu). Čistá produkce biomasy půdní vegetace už takový trend nevykazuje. Nejnížší je v poušti, tundře a lesích, nejvyšší v otevřených plochách mírného pásma a stepích. Stejný charakter má i průměrná hustota hlodavců. Unangst a Wunder (2003) potvrzují předchozí rozbor v souvislosti s Chittyho efektem, kdy severnější zvířata vykazují vyšší sezónní výkyvy hmotnosti zřejmě kvůli omezené nabídce prostředí. Stejně jako biomy určují charakter habitatu i sněhové podmínky, jež mohou ovlivňovat dostupnost potravy, mikroklima a rozmnožování (Korslund a Steen 2006).

2. 7. Disturbance habitatu

Jacob (2003) testoval hmotnostní dynamiku hraboše polního na zemědělsky využívané půdě. Při zvýšené disturbanci pozoroval vyšší amplitudu fluktuace populace i tělesné hmotnosti a vyšší průměrnou hmotnost. Brzy narozené samičky zároveň vykazovaly rychlejší počáteční růst. Jacob soudí, že růst v prvních dvou měsících jedince určuje jeho konečnou hmotnost v zimě. Ze závěrů vyplynulo, že ačkoli intenzivně zemědělsky obdělávaná půda obecně populaci neohrožuje a průměrná hmotnost i rychlost růstu jsou vyšší, hraboši takovéto habitaty přes zdánlivě pozitivní efekt nevyhledávají. Na poli pracovali i Janová et al. (2008), kteří zvolili opačnou cestu. Po 2,5 letech intenzivního využívání nechali pole 3 roky ladem a víceleté cykly na daném území vymizely (snížila se maxima hustot i průměrná velikost jedinců).

2. 8. Predátoři

Kolísání hmotnosti během cyklů je vysvětlováno i vlivy predátorů.

2. 8. 1. Predační tlak a geografický gradient

Hanski et al. (2001) popisují predační tlak, jež působí na severo-jihní gradient teorií, že jsou tyto geografické změny způsobovány rozdílnými hustotami ve společenstvech predátorů. Na severu se vyskytují specialisté, zatímco na jihu převažují generalisté, kteří populační dynamiky hlodavců stabilizují (Tkadlec 2008). Také podle Agrella et al. (1992) nese necyklická populace potenciál pro cyklické změny, jejímž projevům predátoři brání. Zároveň však Hanskiho hypotéza (Hanski et al. 2001) nepředpokládá víceleté a geografické změny velikosti, chování a demografie, které mohou mít rovněž populačně dynamické následky.

2. 8. 2. Selektivní predace

Sundell a Norrdahl (2002) vysvětlují nižší pozorované velikosti hrabošů během retrogradace jako důsledek selektivní predace. Svou hypotézu zakládají na zjištění, že mnoho hrabošů unikne dírou menší než nejmenší lasička a menší jedinci jsou tudíž před predátorem ve výhodě. Mimo to objevili negativní vztah průměrných velikostí hrabošů a počtu lasiček, jenž dokládá, že se predátoři na větší jedince zaměřují.

2. 8. 3. Predační risk

Vliv predacího risku na regulaci hmotnosti zjišťovali Tidkar et al. (2007) použitím pachu výkalů lasičky. Samci snížili hmotnost již při nízkých koncentracích pachu, zatímco u samic bylo pro redukci hmotnosti potřeba koncentrace vyšší. Tidkar et al. (l. c.) tuto odlišnost vysvětlují pouze krátkodobou výhodností redukce hmotnosti u samic, neboť dlouhodobé udržování nižší hmotnosti by mohlo mít negativní dopad na reprodukci (opoždění, méně menších mláďata).

Podobným využitím pachu predátorů prokázali Carlsen et al. (1999) výrazný pokles hmotnosti hrabošů oproti kontrole navzdory shodnému příjmu potravy. Příjem potravy se u skupiny vystavené pachu predátora snížil až zvyšováním vzdálenosti potravy od úkrytu. Tito autoři současně zjistili, že odstranění predátorů v laboratoři i terénu vedlo k vyšší hmotnosti hrabošů a v terénu dokonce zvýšilo reprodukční potenciál (rychlejší růst hmotnosti těsně před reprodukčním obdobím). Tytéž výsledky po odstranění predátorů ukazují Wilson et al. (1999).

Nordahl a Korpimaki (2002) míní, že je Chittyho efekt způsoben změnami predacího tlaku a dostupností potravy. O dva roky později (Nordahl et al. 2004) ve své práci uvádí, že predátoři ovlivňují věkovou strukturu a průměrnou hmotnost hrabošů v pozdním létě, avšak nejsou příčinou cyklů. Podle Wilsona et al. (1999) působí predací tlak nejsilněji ve vrcholné fázi a fázi minima a prodlužuje retrogradaci. Hobbs a Boonstra (1997) k tomu přidávají vliv potravy a Fey et al. (2008) přisuzují nejsilnější účinek predátorům během reprodukčního období a potravě během zimy.

2. 9. Potrava

Potrava je často spojována s geografickými gradienty (viz výše), predátory (např. predáčn^í risk při pastvě) nebo maternálním efektem. Kromě případů, kdy je nabídka potravy ovlivněna denzitou a je tak vnějším faktorem působícím na jedince (Agrell et al. 1992), například negativní zpětná vazba spásání na tvorbu látek v rostlinách inhubujících růst herbivora (Massey a Hartley 2006, Klemola et al. 1997), hovoří se o vlivu potravy zejména během zimního období.

2. 9. 1. Potrava v zimním období, maternal efekt

Nedostatek potravy v zimě může mít za následek změny hmotnosti, hustoty populace, pohlavní a věkové struktury a reprodukčního potenciálu (Potapov et al. 2004). Hubbs a Boonstra (1997) dosáhli přidělem potravy zvýšení hustoty populace, laktace, velikosti vrhů a rychlosti vývoje mlád'at. Příděl potravy však neovlivnil aktivní sezónu ani přežívání. Hansen a Boonstra (2000) líčí komplikovanost nabídky potravy a maternálního efektu, neboť chudá strava matky může vést i k menšímu vrhu, avšak lepšímu růstu mlád'at. Maternální efekt je podle Hansena a Boonstra (l. c.) výrazný pro časný růst a dospívání mlád'at. Mlád'ata dobré matky jsou větší, mohou se dříve rozmnožovat, mít větší vrhy a obsadit lepší teritorium. Maternální efekt popírají pouze Nay et al. (2007), podle kterých je reprodukční kondice dána sezónou a ne tělesnou kondicí. Koskela et al. (2004) sice přidělem potravy neovlivnili velikost vrhu ani reprodukční úsilí, ale zvýšili porodní velikost samců a zlepšili jejich kondici.

2. 10. Velcí jedinci

Velké jedince nacházíme zejména ve vrcholné fázi populačního cyklu, během které může mít velké tělo kompetitivní výhody (Hansen a Boonstra 2000). Velké samice rodí odolnější mlád'ata a samci si mohou snáze vybírat teritorium. Obě pohlaví navíc rychleji dosahují pohlavní dospělosti. Shrnutí poznatků těchto autorů (Hansen a Boonstra 2000) však odporují

práce Lidickera a Ostfelda (1991) a Wolfa (1993), kteří pozorovali, že velcí samci se často vyskytují spíše na okraji mikrohabitatu, neprojevují se dominantně vůči menším samecům a méně často se účastní reprodukce.

Na velikost jedinců může mít pozitivní vliv maternální efekt, zimní zásoby a podmínky umožňující růst přes zimu. S odlišnou hypotézou přichází Oli (1999), který považuje Chittyho efekt za následek sociálních vlivů a vlivů prostředí, jimiž je, s blížící se vrcholnou fází populační hustoty, potlačena reprodukce. Energie, která je jindy čerpána na reprodukční úsilí, tak může být využita na růst tělesné hmotnosti.

2. 11. Absence Chittyho efektu

Stejně jako ne všechny populace cyklických druhů jsou cyklické (Tkadlec 2008), tak i ne u všech cyklických populací dochází ke změně hmotnosti v závislosti na hustotě. Že ne všichni hrabošovití podléhají Chittyho efektu, prokázali Paradis et al. (1998) v jižní Francii, kteří tak potvrdili dřívější studii poukazující na absenci Chittyho efektu v některých cyklických populacích hrabošů a lumíků. Chittyho efekt nezjistili ani Salvador et al. 2005, kteří však tuto skutečnost vysvětlují vlivem specifických podmínek Pyrenejského poloostrova na populace hraboše *Microtus cabreræ*. Vysoká vlhkost půdy a hladina spodní vody totiž působí jako pufr a udržují čerstvou vegetaci stále, i mimo období srážek.

2. 12. Genetické příčiny

V otázce, zda v pozadí hmotnostních změn během populačních cyklů stojí genetické příčiny a jak fungují, vládne dosud značné rozpory.

2. 12. 1. Chittyho hypotéza

Chitty (1967, viz Tamarin a Krebs 1969) vyslovil hypotézu, že změny hustoty jsou dány genetickým polymorfismem a selekcí vhodných genotypů. V souhlase s tím je současná

myšlenka, že vysoká populační hustota mění míry přežívání nebo plodnosti v následných generacích (Tkadlec 2008).

2. 12. 2. Ostrovní syndrom

Vysokou populační hustotu můžeme přirovnat k ostrovnímu syndromu Adlera a Levinse (1994), neboť je zde také omezená disperze a na jedince v populaci tak působí tlak vysoké početnosti. Stejně jako ve fázi gradace se u ostrovní populace zvyšuje hmotnost vysvětlovaná lepší vnitrodruhovou kompetitivností a redukuje se reprodukce (menší vrhy, opožděné dospívání). Dále je pozorována nižší mortalita a snížená agresivita výhodná při těsnějším soužití.

2. 12. 3. Přírodní selekce

Větší mláďata, nižší vrhy a nižší reprodukční úsilí pozorované u ostrovní populace přisuzují Mappes et al. (2008) přírodní selekci, která tak upřednostňuje vlastnosti výhodné při vysoké intraspecifické kompetici. Podobná situace může vznikat při výrazné fragmentaci habitatu, jak nastiňuje Gaines (1997). Uvádí, že v malých populacích se při extrémní fragmentaci vytrácí genetická variabilita. Demografické a ekologické procesy jsou tak podle něho ovlivněny spíše fragmentací než genetickou strukturou. Ims a Andreassen (1999) však zdůrazňují citlivost populační genetiky na fragmentaci habitatu (citlivější než demografie). Také Wojcik (1993) vidí ve snižující se genetické variabilitě problém, neboť homozygotní jedinci jsou oproti heterozygotním méně odolní v přežívání během zimy a vysoké populační hustoty. Argumentuje však skutečností, že přírodní výběr tuto genetickou diverzitu udržuje. Hlouběji to vysvětluje Tkadlec (2008). Uvádí, že přírodní výběr a náhodné procesy mohou genetickou diverzitu snižovat, ale výhodné alely jsou v populaci konzervovány proti působení genetického driftu (náhodné selekci). Přírodní výběr proto může jak redukovat, tak udržovat proměnlivost.

Chittyho (1967, viz Tamarin a Krebs 1969) genetickou hypotézu podporují např. sami citující Tamarin a Krebs (1969), avšak zavrhuje Lidicker a Ostfeld (1991). Hypotézu, že fenotypická a genotypická struktura populace jsou zdrojem oscilací početnosti hlodavců, zavrhuje také Hanski et al. (2001). Ani Agrell et al. (1992) si nemyslí, že by rozdíl

v hmotnosti, přežívání a reprodukci během víceletých cyklů byly způsobeny genetickými změnami. Naproti tomu Zejda (1992) míní, že jsou změny hmotnosti jedinců dány jejich onto-genetickým vybavením, k čemuž se částečně přiklání také Ims (1997), který svůj pokus na dvou různých populacích uzavírá vysvětlením, že růst jedinců v populaci s nízkou předvídatelností prostředí je dán jejich vlastním genotypem. Hansen a Boonstra (2000) tuto problematiku uzavírají myšlenkou, že změny velikosti závislé na hustotě jsou čistě fenotypickou odpovědí, neboť jsou příliš rozsáhlé na to, aby mohly být způsobeny genetickou selekcí.

3. PRAKTICKÁ ČÁST

3. 1. Cíle práce

Na základě poznatků z uvedeného literárního přehledu byla zpracována data z odchytů drobných zemních savců v Krušných horách na plochách s cca dvacetiletou sekundární sukcesí step-les. Vytyčeny byly následující cíle:

- 1) Připravit data o populační hustotě a hmotnosti dospělých jedinců hraboše mokřadního z odchytových protokolů
- 2) Graficky znázornit vývoj populační hustoty a hmotnosti jedinců v průběhu celé sukcese
- 3) Stanovit vztah hmotnosti a populační hustoty
- 4) Stanovit, jak se hmotnost jedinců změnila během sukcese

3. 2. Historie biotopu lokality

Odchyty v Krušných horách (oblast Flájské přehrady a obory) byly roku 1986 iniciovány obrovským přemnožením hraboše mokřadního, což byl následek rozsáhlého odumírání lesních porostů způsobeného především silnou imisní zátěží z podkrušnohorských tepelných elektráren od 60. let. Z oblasti s rozsáhlými porosty smrku ztepilého se tak stala oblast odlesněná, vlhká, porostlá třtinou chloupkatou, ideální pro hraboše mokřadního. Jeho velmi početné stavy zprvu bránily okusem znovuvysázení nových smrků. Nakonec se zdařila rekultivace smrky pichlavými a v oblasti probíhá sekundární sukcese od stepi k lesu. V posledních několika letech se již vytváří nové lesní prostředí, ve kterém se opět objevili typické lesní druhy jako jsou myšice lesní a norník rudý.

3. 4. Sledovaný druh - hraboš mokřadní (*Microtus agrestis*)

Hraboš mokřadní je velmi podobný našemu asi nejrozšířenějšímu savci - hraboši polnímu. Rozeznáme jej podle vyšší hmotnosti (17 – 50 g) a delšího těla (90 – 140 cm). Dalšími nápadnými znaky jsou tmavší hřbet (rezavě až skořicově hnědý, někdy i s černými chlupy), světlejší břicho (šedavé či žlutavé), delší ocas (35 – 40 % délky těla) zesponu bílý. Delší jsou i zadní tlapy, obvykle více než 18 mm, nasponu tmavé a větší ušní boltce (nad 11 mm) řídice pokryté dlouhými chlupy. Hranice rozšíření tohoto druhu tvoří na západě Velká Británie (mimo Irsko a Island), na východě zasahuje až na Bajkal a střední Sibiř. Na jihu je rozšířen od Pyrenejí, na severu až po Severní ledový oceán. V České republice se vyskytuje od 140 m n. m. (Děčínsko, Mostecko) do 1600 m n. m. (Vysoké Kolo a Sněžka v Krkonoších či Praděd v Hrubém Jeseníku). Dosud nebyl zjištěn v nížinách středních a východních Čech a jižní Moravy.

3. 5. Metodika odchytů a zpracování materiálu

Odchyty drobných zemních savců v Krušných horách se pravidelně provádějí od roku 1986 do dnes. Dvakrát ročně, na jaře začátkem června a na podzim začátkem října, se po 4 dny kladou sklapovací pastě do tří hektarových kvadrátů (11 x 11 pastí s odstupy 10 m) a do linií (pasti kladené v řadě). Každý den se pasti kontrolují a odchycenému zvířeti je přiřazeno číslo pasti - detailní místo odchytu. Dále se v laboratoři určuje druh a stanovuje hmotnost, délka těla, délka ocasu, zadní tlapy a ušních boltců. Pitvou se následně zjišťuje pohlaví a pohlavní dospělost či stádium pohlavní aktivity. U samců se zapisují rozměry varlat a přídatných žláz, u samic počet a rozměry embryí či počet děložních skvrn, laktace nebo stav uteru.

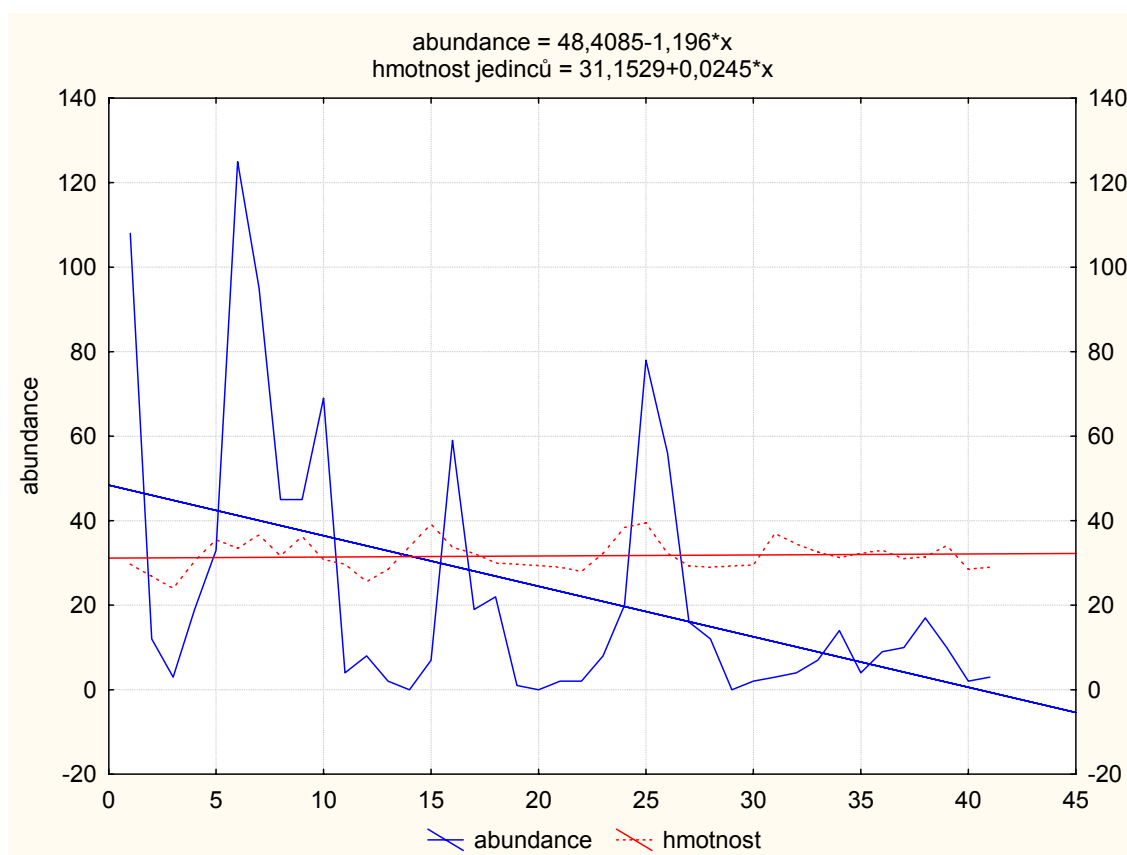
3. 6. Statistické zpracování

Pro svou práci jsem použila data ze tří kvadrátů. Vybrala jsem údaje o měsíci a roku odchytu, hmotnosti a pohlaví odchycených jedinců hraboše mokřadního. Z rozměrů varlat a zápisků o stádiu pohlavní aktivity jsem určila pohlavní dospělost či nedospělost jedinců. V programu

Microsoft Excel jsem data setřídila do společné tabulky (viz příloha). V programu STATISTICA jsem ke zpracování dat použila analýzu časových řad pro zpracování vývoje populační hustoty a hmotnosti jedinců. Pro korelaci populační hustoty a hmotnosti jsem data otestovala na normalitu a posléze logaritmičsky transformovala. K posouzení vývoje hmotnosti jedinců jsem testovala t-testem proti sobě první a druhou polovinu dvacetileté sukcese.

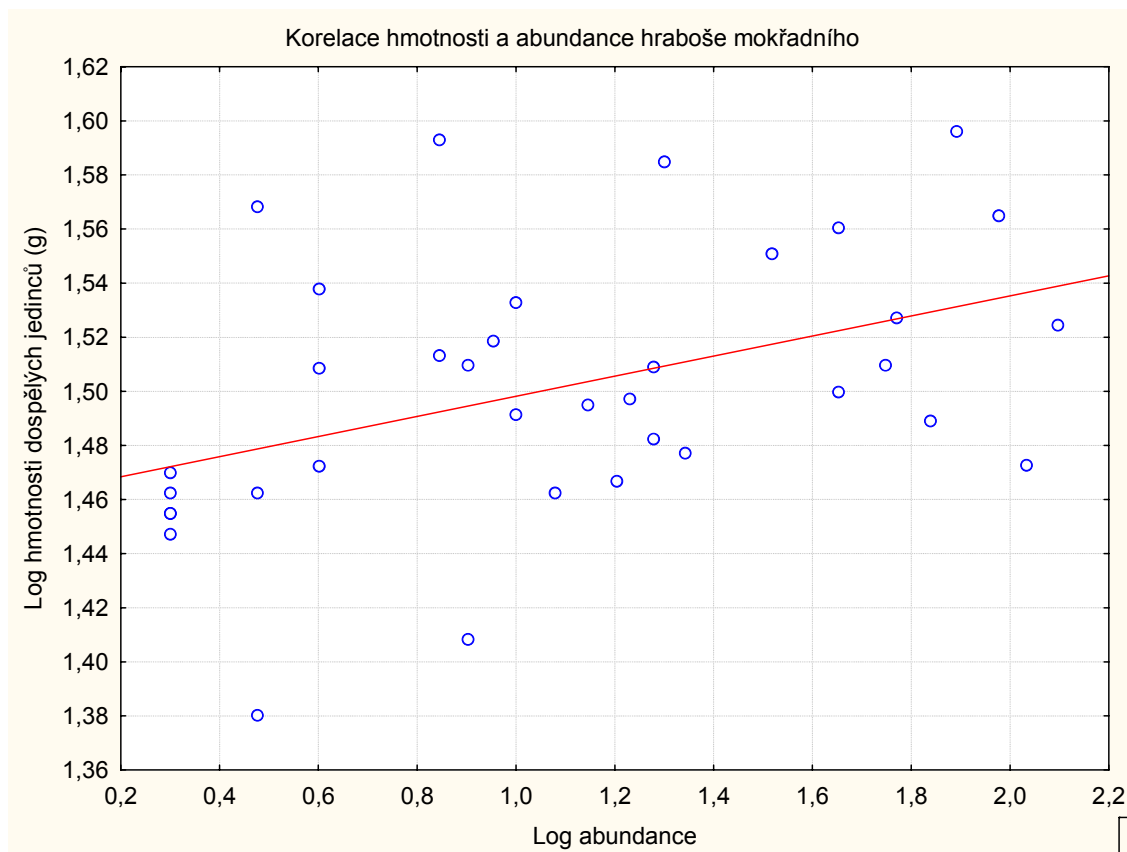
4. VÝSLEDKY

Byl testován vývoj hmotnosti a populační hustoty v průběhu 20letého období sekundární sukcese mezi lety 1986 – 2006 (41 sezón, obr. 1).



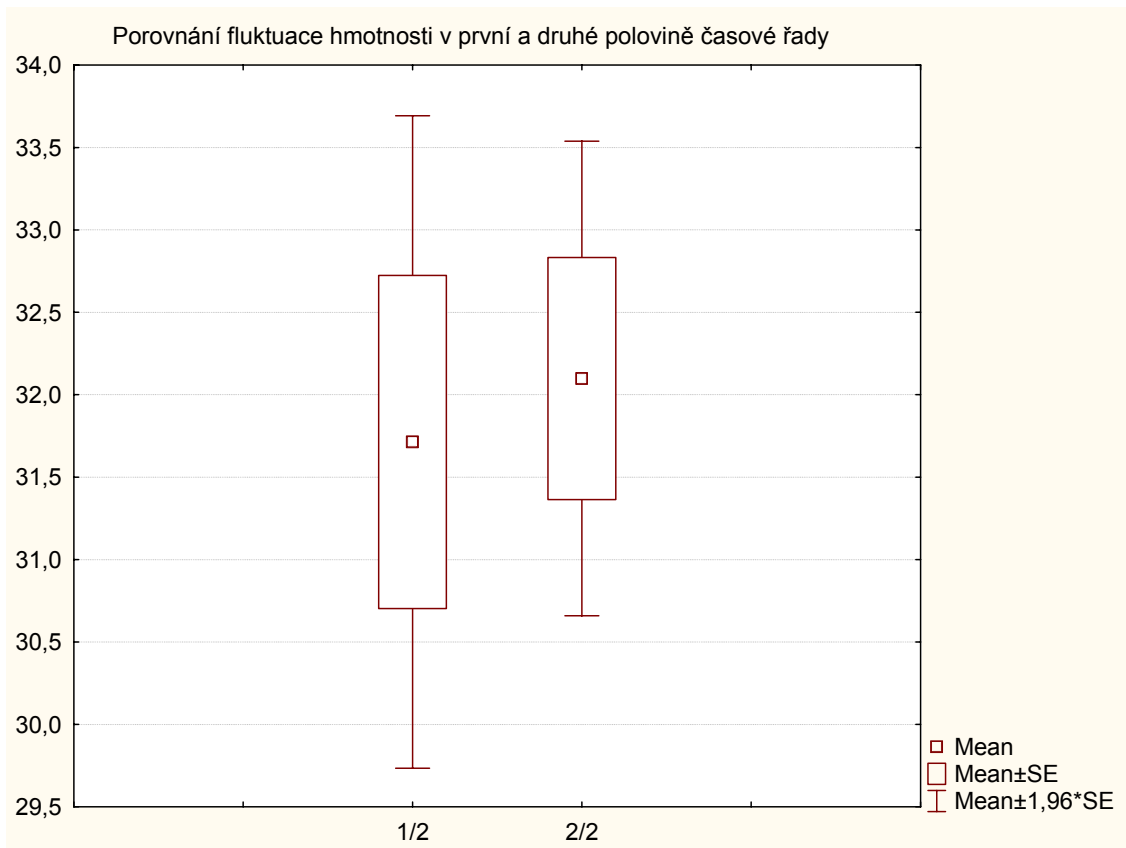
Obr. 1 Kolísání a tendence abundance a hmotnosti během dvaceti let (sezón 1 až 41)

Korelace logaritmované hmotnosti a abundance na obr. 2 nám ukazuje vztah těchto dvou veličin. Je průkazná při 5% hladině významnosti s korelačním koeficientem 0,427.



Obr. 2 Korelace logaritmované hmotnosti a abundance hraboše mokřadního

Během testovaného období pozorujeme snižování cykličnosti populace. Dle naší nulové hypotézy je mizející cykličnost spojena se snížením hmotnosti adultních jedinců. Tuto hypotézu se nám ale podařilo vyvrátit, neboť jsme nenalezli rozdíl mezi souborem hmotností pohlavně aktivních jedinců z první poloviny a druhé poloviny sukcesní řady (obr. 3).



Obr. 3 Porovnání vývoje hmotnosti v první polovině a druhé polovině sukcesní řady

Přestože je to neprůkazné, můžeme vidět jen tendenci ke snížení variability. V první polovině sukcesní řady jsou tedy výkyvy hmotnosti poněkud větší, v druhé polovině se zmenšují, vyrovnávají. Celková hmotnost zůstává víceméně stejná, i když mírně neprůkazně narůstá.

5. DISKUZE

Prokázali jsme, že abundance hraboše mokřadního na dané lokalitě kolísá. Jelikož však byla data sbírána v rozmezí dlouhé časové škály, stihly se ve zkoumaném habitatu projevit určité změny (v našem případě sekundární sukcese od stepi k lesu), které se do vynesené křivky promítly v podobě tzv. trendu.

Sekundární sukcese na daném území znamená, že dochází k fragmentaci habitatu hraboše mokřadního a populace se stávají ostrůvkovitými, obklíčeny lesním porostem, který je pro hraboše mokřadního nevhodný. Abundance hraboše mokřadního tak na daném území klesá v důsledku ubývání jeho přirozeného prostředí s otevřenými mokřými, travnatými plochami, jež vyhovují jeho ekologickým nárokům. Následkem zalesňování naopak přibývají druhy lesní (např. myšice lesní nebo norník rudý). Tuto tendenci prokázalo i grafické porovnání abundancí hraboše mokřadního a norníka rudého během sukcesního období. S klesající abundancí hraboše mokřadního stoupala abundance norníka rudého. Toto znázornění však nebylo do práce zahrnuto, jelikož pouze dokazuje přítomnost sukcese a jejího vlivu na druhové zastoupení a příliš odvádí od našeho záměru porovnat vztah hmotnosti a populačních cyklů během sukcesního období.

Původním záměrem bylo porovnání změn hmotnosti během populačních cyklů sukcesního prostředí s prostředím, kde k sukcesi nedocházelo a které by sloužilo jako kontrola vývoje cyklů. Kvůli nedostatku dat kontrolního habitatu jsme však toto porovnání museli zavrhnout. Postupné vymizení cyklů jsme očekávali z předpokladu, že fragmentací vzniklé ostrůvkovité populace ztratí potenciál pro rozmach jejich populační hustoty. Zároveň, po vzoru Chittyho efektu o růstu hmotnosti s populační hustotou, jsme s poklesem abundance a její fluktuace očekávali i snížení průměrné hmotnosti jedinců. Naši hypotézu podporovali např. Janová et al. (2008), kteří při útlumu populačních cyklů pozorovali nižší průměrnou velikost. To se ovšem v naší analýze nepotvrdilo. Ačkoli cykly vymizeli a populace se zmenšila, hraboši si svou hmotnost zachovali. Navíc byl pozorován mírný neprůkazný nárůst.

Proč vymizely populační cykly, ale vývoj hmotnosti neplní naše očekávání? Přirovnáme-li fragmentaci a vznik ostrůvkovitých populací k populacím ostrovním, můžeme použít ostrovní hypotézu Adlera a Levinse (1994) vysvětlující redukci reprodukce, mortality a agresivity a zvyšování tělesné hmotnosti jako adaptaci na vyšší vnitrodruhovou kompetici. Shodně na situaci nahlíží Mappes et al. (2008). Nižší reprodukční úsilí, méně početné vrhy a větší mláďata ostrovní populace přisuzují přírodní selekci, která tak upřednostňuje vlastnosti

výhodné při vysoké intraspecifické kompetici. Rovněž Tkadlec (2008) nevyvrací, že vysoká populační hustota mění míry plodnosti a přežívání v následných generacích. Zde se nám jako příčina změn hmotnosti nabízí genetická selekce. Podle Hansena a Boonstry (2000) jsou však změny velikosti závislé na hustotě čistě fenotypickou odpovědí, neboť jsou příliš rozsáhlé na to, aby mohly být způsobeny genetickou selekcí.

Vyšší hmotnosti při fragmentaci mohou být způsobovány i nižší mírou mortality a delším přežíváním (Agrell et al. 1992 a Lidicker a Ostfeld 1991). Vyšší hmotnost dávají za příčinu vhodným podmínkám pro přežívání a růst. Zapletal et al. (2000) popisují velmi rychlé dospívání jedinců narozených na začátku sezóny (zejména při nízké hustotě). Velmi brzy se rozmnožují a většinou nepřežijí do druhého léta. Ti, kteří se narodili na konci sezóny přečkávají zimu a dospívají až příští rok. Zejda (1992) doplňuje, že ti, kteří dovrší pohlavní dospělosti v rok svého narození, svůj růst přes zimu nezastavují, naproti tomu nedospělí jedinci přes zimu nerostou. Delší přežívání a opožděné rozmnožování tak může vést k vyššímu počtu přezimujících jedinců, kteří budou růst i přes toto období a výskyt větších jedinců tak bude vyšší.

Oli (1999) spojuje vyšší hmotnost s potlačením reprodukce při vysoké populační hustotě následkem sociálních vlivů a vlivů prostředí. Energie, jindy čerpána na reprodukční úsilí, může být nyní využita na růst tělesné hmotnosti. Kompetitivnost velkých jedinců spočívá zejména v možnosti mít odolnější potomky a obsadit lepší teritorium (např. Hansen a Boonstra 2000). Tomu odporují Lidicker a Ostfeld (1991) a Wolf (1993), kteří pozorovali velké samce spíše na okraji mikrohabitatu, bez dominantního chování vůči menším samecům a bez očekávané reprodukční snahy. Frynta (ústní diskuze) si tento jev vysvětluje tím, že velcí jedinci si svého partnera vybírají a proto se neúčastní reprodukce tak často. Toto chování však může být způsobeno širší adaptací velkých jedinců na fázi vysoké populační hustoty a tudíž i na důsledky výrazné fragmentace habitatu, kdy se dle ostrovní hypotézy snižuje agresivita i reprodukční úsilí.

5.1. Shrnutí

Vlivem fragmentace a vzniku ostrůvkovitého habitatu v důsledku sekundární sukcese od lesu k stepi dochází k upřednostňování velkých jedinců. Vyšší hmotnost hraje pozitivní roli ve vnitrodruhové kompetici. Velcí jedinci současně vykazují nižší agresivitu vůči okolí a mají

nižší frekvenci i velikost vrhů. Snižuje se u nich mortalita a prodlužuje přežívání, které samo o sobě vede k vyšší hmotnosti vlivem delšího růstového období. Větší samice se díky nižší frekvenci vrhů mohou o mláďata déle starat a mít tak větší a odolnější potomky. Populace se postupně posouvá ke K-strategii, jejíž charakteristiky vedou k útlumu populačních cyklů (Tkadlec 2008). Není vyloučeno, že ke změnám dochází genetickou selekcí.

Oscilace hmotnosti v druhé polovině sukcesního období vykazují neprůkazné zmírnění výkyvů a posun směrem nahoru, což by mohl být také následek přírodního výběru v ostrůvkovité populaci, kdy se snižuje variabilita a upřednostňují vyšší hmotnosti, zatímco cykličnost populační hustoty klesá. Tento trend však může být ovlivněn malým počtem chycených zvířat při nízké abundanci během druhé poloviny sukcesního období.

6. LITERATURA

- Aars J., R. A. Ims (2002) : Intrinsic and climatic determinants of population demography: The winter dynamics of tundra voles. – *Ecology* 83 : 3449 - 3456.
- Adler G. H., R. Levins (1994) : The island syndrome in rodent populations. - *Quarterly Review of Biology* 69 : 473 - 490.
- Agrell J., S. Erlinge, J. Nelson, et al. (1992) : Body-weight and population-dynamics – cyclic demography in a noncyclic population of the field vole (*Microtus-agrestis*). - *Canadian Journal of Zoology – Revue Canadienne de Zoologie* 70 : 494 - 501
- Banks P. B., F. Powell (2004) : Does maternal condition or predation risk influence small mammal population dynamics? – *OIKOS* 106 : 176 - 184.
- Carlsen M., J. Lodal, H. Leirs, et al. (1999) : The effect of predation risk on body weight in the field vole, *Microtus agrestis*. – *OIKOS* 87 : 277 - 285.
- Chitty C. (1967) : The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. – *Proc. Exil. Soc. Austral.* 2 : 51 - 78 In : Tamarin R. H., C. J. Krebs (1969) : *Microtus population Biology 2. Genetic changes at transferrin locus in fluctuating populations of 2 vole species.* – *Evolution* 23 : 183 - &.
- Ergon T., J. R. Speakman, M. Scantlebury, et al. (2004) : Optimal body size and energy expenditure during winter: Why are voles smaller in declining populations? – *American Naturalist* 163 : 442 - 457.
- Fernandez-Salvador R., R. Garcia-Perea, J. Ventura (2005) : Effect of climatic fluctuations on body mass of a Mediterranean vole, *Microtus cabrae*. – *Mammalian Biology* 70 : 73 - 83.
- Fey K., P. B. Banks, E. Korpimaki (2008) : Voles on small islands: effects of food limitation and alien predation. – *Oecologia* 157 : 419 - 428.
- Gaines M. S., J. E. Diffendorfer, R. H. Tamarin, et al. (1997) : The effects of habitat fragmentation on the genetic structure of small mammal populations. – *Journal of Heredity* 88 : 294 - 304.
- Hansen T. F., R. Boonstra (2000) : The best in all possible worlds? A quantitative genetic study of geographic variation in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. - *OIKOS* 89 : 81 - 94
- Hanski I., H. Henttonen, E. Korpimaki, et al.(2001) : Small-rodent dynamics and predation. – *Ecology* 82 : 1505 - 1520.
- Hubbs A. H., R. Boonstra (1997) : Population limitation in Arctic ground squirrels: Effects of food and predation. – *Journal of Animal Ecology* 66 : 527 - 541.

- Ims R. A. (1997) : Determinants of geographic variation in growth and reproductive traits in the root vole. - *Ecology* 78 : 461 - 470.
- Ims R. A., H. P. Andreassen (1999) : Effects of experimental habitat fragmentation on connectivity on root vole demography. - *Journal of Animal Ecology* 68 : 839 - 852.
- Inchausti P., L. R. Ginzburg (1998) : Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 67 : 180 - 194.
- Jacob J. (2003) : Body weight dynamics of common voles in agro-ecosystems. - *Mammalia* 67 : 559 - 566
- Janova E, M. Heroldova, J. Bryja (2008) : Conspicuous demographic and individual changes in a population of the common vole in a set-aside alfalfa field. - *Annales Zoologici Fennici* 45 : 39 - 54.
- Jedrzejewski W., B. Jedrzejewska (1996) : Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. – *Acta Theriologica* 41 : 1 - 34.
- Klemola T., M. Koivula, E. Korpimäki, et al.(1997) : Size of internal organs and forage quality of herbivores: are there differences between cycle phases in *Microtus* voles? – *OIKOS* 80 : 61 - 66.
- Klemola T., K. Norrdahl, E. Korpimäki (2000) : Do delayed effects of overgrazing explain population cycles in voles? – *OIKOS* 90 : 509 - 516.
- Korslund L., H. Steen (2006) : Small rodent winter survival: snow conditions limit access to food resources. – *Journal of Animal Ecology* 75 : 156 - 166.
- Koskela E., O. Huitu, M. Koivula, et al. (2004) : Sex-biased maternal investment in voles: importance of environmental conditions. – *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 271 : 1385 - 1391.
- Kriegsfeld L. J., R. J. Nelson (1996) : Gonadal and photoperiodic influences on body mass regulation in adult male and female prairie voles. – *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology* 270 : R1013 - R1018.
- Krol E., P. Redman, P. J. Thomson, et al. (2005) : Effect of photoperiod on body mass, food intake and body composition in the field vole, *Microtus agrestis*. – *Journal of Experimental Biology* 208 : 571 - 584.
- Lidicker W. Z., Ostfeld R. S. (1991) : Extra-large body size in California voles – causes and fitness consequences. - *OIKOS* 61 : 108 - 121.
- Mappes T., A. Grapputo, H. Hakkarainen, et al. (2008) : Island selection on mammalian life-histories: genetic differentiation in offspring size. – *BMC Evolutionary Biology* 8 : art. 296.

- Massey F. P., Hartley S. E. (2006) : Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: impacts on foliage digestibility and vole growth rates. – *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 273 : 2299 - 2304.
- Nay L. A. I., K. T. Stevenson, I. G. van Tets (2007) : Seasonal changes in the reproductive organs and body condition of northern redbacked voles (*Clethrionomys rutilus*). – *Ethnicity & disease* 17 : S58 - S60.
- Norrdahl K., E. Korpimäki (2002) : Changes in individual quality during a 3-year population cycle of voles. – *Oecologia* 130 : 239 - 249.
- Norrdahl K., H. Heinilä, T. Klemola, et al. (2004) : Predator-induced changes in population structure and individual quality of *Microtus* voles: a large-scale field experiment: - *OIKOS* 105 : 312 - 324.
- Oli M. K. (1999) : The Chitty effect: A consequence of dynamic energy allocation in a fluctuating environment. *Theoretical Population Biology* 56 : 293 - 300.
- Paradis E., X. M. Wang, G. Guedon, et al. (1998) : Body mass dynamics in the Mediterranean pine vole *Microtus duodecimcostatus*. – *Journal of Zoology* 245 : 299 - 305.
- Peacock W. L., E. Krol, K. M. Moar, et al.(2004) : Photoperiodic effects on body mass, energy balance and hypothalamic gene expression in the bank vole. – *Journal of Experimental Biology* 207 : 165 - 177.
- Potapov M. A., V. G. Rogov, L. E. Ovchinnikova, et al.(2004) : The effect of winter food stores on body mass and winter survival of water voles, *Arvicola terrestris*, in Western Siberia: the implications for population dynamics. – *Folia Zoologica* 53 : 37 - 46.
- Sundell J., K. Norrdahl (2002) : Body size-dependent refuges in voles: an alternative explanation of the Chitty effect. – *Annales Zoologici Fennici* 39 : 325 - 333.
- Tidhar W. L., F. Bonier, J. R. Speakman (2007) : Sex- and concentration-dependent effects of predator feces on seasonal regulation of body mass in the bank vole *Clethrionomys glareolus*. – *Hormones and Behavior* 52 : 436 - 444.
- Tamarin R. H., C. J. Krebs (1969) : *Microtus* population Biology 2. Genetic changes at transferrin locus in fluctuating populations of 2 vole species. – *Evolution* 23 : 183 - &.
- Tkadlec E. (2008) : *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*. 391 p., Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc
- Unangst E. T., B. A. Wunder (2003) : Body-composition dynamics in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) of southeastern Colorado. *American Midland Naturalist* 149 : 211 - 218.
- Wilson D. J., C. J. Krebs, T. Sinclair (1999): Limitation of collared lemming populations during a population cycle. - *OIKOS* 87 : 382 - 398.

Wojcik A. M. (1993) : Genetic-variation in a fluctuating population of the yellow-necked mouse *apodemus flavicollis*. – *Acta Theriologica* 38 : 273 - 290.

Wolff J. O. (1993) : Does the Chitty effect occur in *peromyscus*. – *Journal of Mammalogy* 74 : 846 - 851.

Zapletal M., D. Obržálková, J. Pihula, J. Zejda, J. Pikula, M. Beklová, M. Heroldová (2000) : *Hraboš polní (Microtus arvalis)*. Státní rostlinolékařská správa, Brno

Zejda J. (1992) : The weight growth of the water vole (*Arvicola terrestris*) under natural conditions. – *Folia Zoologica* 41 : 213 - 219.

8. PŘÍLOHA

Tab. 1 Zdrojová data: abundance a průměrná hmotnost dospělých během 20letého období

Rok	Sezóna	Abundance	Hmotnost dospělých (g)
1986	1	108	29,7
	2	12	
1987	3	3	24
	4	19	30,4
1988	5	33	35,5
	6	125	33,5
1989	7	95	36,7
	8	45	31,6
1990	9	45	36,3
	10	69	30,8
1991	11	4	29,7
	12	8	25,6
1992	13	2	28,5
	14	0	
1993	15	7	39,2
	16	59	33,7
1994	17	19	32,3
	18	22	30
1995	19	1	
	20	0	
1996	21	2	29
	22	2	28
1997	23	8	32,3
	24	20	38,4
1998	25	78	39,5
	26	56	32,3
1999	27	16	29,3
	28	12	29
2000	29	0	
	30	2	29,5
2001	31	3	37
	32	4	34,5
2002	33	7	32,6
	34	14	31,3
2003	35	4	32,3
	36	9	33
2004	37	10	31
	38	17	31,4
2005	39	10	34,1
	40	2	28,5
2006	41	3	29