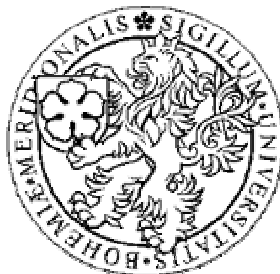


Zemědělská fakulta
Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích



Bakalářská práce

**Společenstva drobných savců v okolí
Českých Budějovic
a populační ekologie hraboše polního
(*Microtus arvalis*)**

Ondřej Kapoun
2007

vedoucí práce:

Mgr. Jan Riegert, Ph.D.
doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.

Kapoun, O. 2007: Společenstva drobných savců v okolí Českých Budějovic a populační ekologie hraboše polního (*Microtus arvalis*). Bakalářská práce. Zemědělská fakulta. Jihočeská univerzita. České Budějovice. 63 str.

Kapoun, O. 2007: Small mammals communitis in the surrounding of town České Budějovice and the common voles (*Microtus arvalis*) population ecology [in Czech]. Bc. thesis. Faculty of Agricultural. University of South Bohemia. 63 pp.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně a použil pouze uvedených pramenů a literatury. V Českých Budějovicích dne 17.4.2007

.....
Ondřej Kapoun

PODĚKOVÁNÍ: Při vypracování této práce mě radou či skutkem popostrkovalo k vytouženému cíli množství osob, kterým samozřejmě patří mé nejvřelejší díky. Bylo jich opravdu dost, a nerad bych někoho opomenul, proto raději nebudu jmenovat nikoho. Oni už vědí. Nikoho, až na jednu výjimku, bez které by tato práce neměla nejmenší šanci vzniknout. Rád bych tímto vyjádřil poděkování **Honzovi Riegertovi** za jeho trpělivost a toleranci, se kterou mi všechno vysvětloval minimálně třikrát, a vůbec za jeho podporu, bez které by se vznik této práce neobešel. Takže děkuji všem, a hlavně Honzovi.

OMLUVA: Omlouvám se všem zvířátkům, které jsem připravil o život, zdraví, matku, otce, druha, družku, dceru, syna, kořist nebo hostitele. Sorry.

Obsah:

I. Úvod	5
I.1.A. Populace a populační cykly	5
I.1.B. Příčiny populačních cyklů drobných savců: stručný přehled hypotéz	6
I.1.B.1 Fyzikální vlivy.....	6
I.1.B.2 Vliv predátorů	7
I.1.B.3 Vliv patogenů	9
I.1.B.4 Vliv rostlin.....	9
I.1.B.5 Vliv matky („maternal effect“)	10
I.1.B.6 Genetické vlivy	10
I.1.B.7 Kompetice	11
I.1.C. Geografické a místní rozdíly v populační dynamice drobných savců.....	12
I.1.C.1 Stanoviště a jejich vliv na populační dynamiku drobných savců.....	12
I.1.C.2 Gradienty populační dynamiky drobných savců.....	14
I.1.C.2 Synchronnost populační dynamiky drobných savců.....	15
I.1.D. Změny v demografii hraboše v průběhu populačního cyklu.....	16
I.2. Cíle práce.....	16
II. Metodika.....	17
II.1. Studované plochy	17
II.1.A. Popis oblastí odchytů.....	17
II.1.B. Popis jednotlivých ploch.....	18
II.2. Materiál a metodika sběru dat.....	19
II.2.A. Odchyt drobných savců	19
II.2.B. Zhodnocení vegetace	20
II.2.C. Predace	20
II.2.D. Počasí.....	20
II.3. Statistické zpracování dat	21
III. Výsledky	23
III.1. Společenstva drobných savců.....	23
III.2. Hraboš polní (<i>Microtus arvalis</i>).....	26
III.2.A. Početnost	26
III.2.B. Pohlavní aktivita.....	26
III.2.C. Plodnost samic.....	28
III.2.D. Hmotnost	29
III.3. Predace.....	31
IV. Diskuze	35
IV.1. Společenstva drobných savců.....	35
IV.2. Vlivy na početnost, hmotnost a reprodukci hraboše polního	38
IV.3. Predace	41
IV.4. Shrnutí diskuze	41
V. Závěr	42
VI. Citovaná literatura	43
VII. Přílohy	61

I. Úvod

I.1.A. Populace a populační cykly

Populace drobných savců mohou být charakteristické velkými výkyvy početnosti (Sundel 2002). Tyto víceleté periodické fluktuace se zkratkovitě označují termínem populační cyklus (Jánová 2006). V cyklické populaci je možno rozeznat fázi růstu, vrcholu, poklesu a nízké density (Myllymäki 1977, Hörnfeld 1994).

Regulace populací závisí na struktuře zpětných vazeb, tj. na relativním významu přímé nebo opožděné závislosti populačního růstu na hustotě (např. Framstad et al. 1997, Lambin et al. 2000, Witting 2000, Berryman 2002b). Je možné, že kolísání početnosti je řízeno u každé populace nebo druhu jinými mechanismy, což závisí na vztazích mezi populací a prostředím (Chitty 1960, Stenseth 1999, Turchin 1999). Populační cykly jsou široce rozšířené mezi všemi taxonomickými skupinami (Kendall et al. 1998), nicméně populační cykly drobných savců byly jedny z prvních, kterým byla věnována pozornost. Nejstarší dosud citované práce o tomto tématu publikoval již v polovině šestnáctého století arcibiskup Olaus Magnus (Stenseth and Ims 1993a). Během dvacátého století se pak pochopení a vysvětlení příčin pravidelných víceletých cyklů populací živočichů stalo jedním z hlavních problémů ekologie (Berryman 2002a). Přesto jsou příčiny a mechanismy populačních fluktuací drobných savců dosud neznámé (Tkadlec and Zejda 1998b).

I.1.B. Příčiny populačních cyklů drobných savců: stručný přehled hypotéz

"The study of microtine dynamics has been schismatic. Food has had its supporters, so have predation, group selection, endocrine shock, and genetic oscillations. There are shades and variations of vole cult worthy of study by an anthropologist."

(Rosenzweig and Abramsky 1990)

Podle Batzliho (1992) bylo dosud publikováno 22 různých hypotéz vysvětlujících vznik populačních cyklů. Stenseth a Ims (1993b) je rozdělili podle toho, jestli se snaží vysvětlit populační cykly vlivem vnitřních vlivů v populaci, nebo vlivem vnějších faktorů, které se pak ještě dělí na faktory biotické a abiotické. Také byla navržena řada hypotéz snažící se objasnit populační cykly vlivem více faktorů najednou (např. Kendall et al. 1999, Lidiker 1988) nebo zdůrazňujících nepravidelnost cyklů (Losos et al. 1985, Turchin a Ellner 1999), popřípadě se objevují názory, že příčina cyklicity populací se může lišit regionálně (Lambin et al. 2006).

Existuje celá řada různých, víceméně podobných, dělení hypotéz zabývajících se příčinami cyklů v populacích (nejen) drobných savců (např. Losos et al. 1985; Eskelinen 2004). Zde je uvedeno rozdělení podle Berrymana (2002).

I.1.B.1 Fyzikální vlivy

Podle těchto hypotéz jsou cykly v populacích živočichů odrazem vnějších fyzikálních faktorů (klimatických faktorů, sluneční aktivity atd.) (Elton 1924, Bodenheimer 1938). Klimatické jevy mohou sice ovlivňovat stabilitu nejen jednotlivých populací i celých společenstev, nicméně tento vliv by měl ale nejslaběji působit právě na herbivory, tj. i na hraboše (Post a Forchhammer 2001).

Banks et al. (2004) zmiňují pozitivní vliv dešťových srážek během rozmnožovací sezóny na růst populace u norníka rudého (*Clethrionomys glareolus*). Také Shenbrot a Krasnov (2004) našli závislost denzity populací drobných savců na sezóně proměnném množství deště.

Často bývá zmiňován vliv změn sezónnosti prostředí (ve směru jih – sever, z nižších poloh do vyšších atd.) na destabilizaci populační dynamiky drobných savců a cyklicitu jejich populací (např. Bjørnstad et al. 1998, Stenseth et al. 2003, Tkadlec a Zejda 1998b). Sezónnost prostředí může ovlivňovat populační dynamiku prostřednictvím změn v dostupnosti potravy (např. Cressin et al. 2002, Stenseth et al. 2002). Význam mají nejen např. sněhové podmínky na lokalitě, ovlivňující potravní nabídku a predaci během zimy (Hansson 2002, Saitoh et al. 2003), ale i jevy širšího rozsahu, jako jsou změny cirkulace atmosférického tlaku na severní polokouli (arktické oscilace, severoatlantská oscilace) (Aanes et al. 2002, Hörnfeldt et al. 2005). Také Angerbjörn et al. (2001) zdůrazňují vliv klimatu na populační dynamiku (spíše na synchronizaci než na její vznik) drobných savců. Hanssen et al. (1999) dokonce považují pro populační dynamiku vliv zimního období za zásadní.

Podle Tkadlece (2000) může ovlivňovat délku období rozmnožování a populační dynamiku hrabošů roční rozsah teplot, a to především teplotní minima. Podobně se i Solonen (2006) domnívá, že teploty v zimě ovlivňují úspěšnost přezimování drobných savců, která se liší podle stanoviště (les/pole) spíše než podle regionu. Podle Tkadlece a Zejdy (1998b) je pro populační dynamiku významné i ovlivnění věku dospívání samic sezónností prostředí.

Kaitala et al. (1996) se domnívají, že populační cykly mohou být způsobeny různými náhodnými změnami prostředí (tedy ne vlivů působícími sice náhodně, ale stále (např. Moran 1953), ani vlivů cyklických (např. Elton 1924)). Nicméně nepopírají ani možnost vlivu např. predace na vznik populačních cyklů.

I.1.B.2 Vliv predátorů

Lotka (1924) a Volterra (1926) prokázali, že součástí jednoduchých modelů vztahu predátor-kořist je cyklická dynamika. To dalo vzniknout hypotézám, že pravidelné cykly mohou být výsledkem interakcí mezi populacemi predátora a kořisti.

Pro porozumění vlivu predátorů na populační dynamiku kořisti je vhodné rozdělit predátory do tří hlavních kategorií (Andersson a Erlinge 1977, Korpimäki a Krebs 1996 etc.): "rezidentní" generalisty, "rezidentní" specialisty a "nomadické" specialisty. Tato klasifikace je samozřejmě zjednodušující, mnoho predátorů je ve skutečnosti mezi kategoriemi. Jedinci některých druhů mohou měnit strategii během života a/nebo se může lišit potrava a věrnost stanovišti mezi pohlavími (Korpimäki 1984). Zda je populace predátora specializovaná na jeden druh kořisti či není, se může také lišit podle složení zoocenózy místo od místa (např. Weber et al. 2002).

Oba dva typy specializovaných predátorů se liší ve vlivu na populace hrabošů. Stálí specialisté destabilizují dynamiku predátor-kořist, zatímco "nomadičtí" mají opačný vliv (Andersson a Erlinge 1977) Norrdahl a Korpimäki (2002) ale považují za možné i opak. Generalisté přecházejí při poklesu početnosti hrabošů pod určitý bod na jinou kořist, a jejich vliv na populace hrabošů je tedy podobný jako "nomadických" specialistů - stabilizují populační dynamiku své kořisti (Andersson a Erlinge 1977, Hanski et al. 1991) a způsobují synchronizaci populační dynamiky sympatrických druhů (např. Reif et al. 2001).

Korpimäki et al. (2005) se snaží vysvětlit cyklicitu populací s vysokým minimem početnosti jedinců a malou amplitudou hypotézou, tvrdící, že někdy přece jen mohou cyklicitu populací kořisti způsobovat i nesespecializovaní predátoři. Nicméně Abrams a Matsuda (2004) se domnívají že pokud je přechod k lovu jiného druhu kořisti neúplný, mohl by vést ke vzniku cyklicity u populací kořisti a desynchronizovat jejich populační dynamiku. Alternativní kořistí k hrabošovi může být i srnec (*Capreolus capreolus*) (Kjellander a Nordström 2003), na druhou stranu ve společenstvech, kde většina predátorů jsou drobných rozměrů, či specializovaní na jednu kořist jsou alternativní kořistí pouze velikostí podobné druhy (Norrdahl a Korpimäki 2000b).

Rozdíl vlivů jednotlivých kategorií predátorů na populace jejich kořisti spočívá v tom, zda se jejich početnost, respektive jejich predační tlak na kořist, mění okamžitě se změnami početnosti kořisti, nebo opožděně. Například, zatímco se početnost hranostajů v Grónsku mění až s jednoročním zpožděním a tak způsobuje cyklicitu jejich populací, predace liškou (závislá na okamžité dostupnosti lumíků) vede ke stabilizaci populace (Gilg et al. 2003). Kromě toho rezidentní specializovaní predátoři (lasičky a hranostajové), na rozdíl od nomadických specializovaných predátorů a nesespecializovaných predátorů (dravců), loví častěji samice než samce, což také může zvýrazňovat jejich vliv na populační dynamiku hrabošů a dalších drobných savců (Norrdahl a Korpimäki 1998). Regionální rozdíly v dynamice populací jednoho druhu mohou být tedy ovlivněny jiným poměrem specializovaných a nesespecializovaných predátorů (např. Hansson 2002, Klemola et al. 2002), způsobeným například sněhovými podmínkami v zimě (Hanski et al. 1991). Getz et al. (2006b) se domnívají že kolísání početnosti populace hrabošů a délky výkyvů v početnosti (tj délka cyklu) je způsobeno změnou a uvolňováním predačního tlaku ze strany různých nesespec. pred.

Vliv specializovaných predátorů na vznik populačních cyklů zpochybňují Graham a Lamblin (2002) a Oli (2003a). Ani Sundell (2002, 2003) pro něj nenašel jasný důkaz. Lambin et al. (2000) jsou zase skeptičtí k předpokladu, že pro destabilizaci vztahu lasičky – hraboš (a vzniku populačních cyklů) je nezbytná nízká predace ze strany nespécializovaných predátorů, nicméně Korpimäki et al. (2003) zase zpochybňují Grahamovu a Lamblinovu studii (2002) a oponují Olimu (2003a,b). Lambin et al. (2006) tvrdí že predací hypotéza není schopná vysvětlit populační cykly ve východní, střední a západní Evropě.

Stenseth et al. (1996) publikovali studii podporující význam specializovaných predátorů na řízení populační dynamiky hrabošovitých hlodavců, nicméně zdůrazňují také (ne tak silný) vliv ostatních trofických vztahů a také vnitropopulačních procesů. Turchin a Hanski (2001) testovali a porovnávali "hypotézu specializovaných predátorů" společně s "maternal efektem" a "hypotézou potravní nabídky". Došli k závěru, že sice každá z nich dovede vysvětlit vznik populačních cyklů, ale nejpádňější důkazy jsou pro "hypotézu specializovaných predátorů". Také srovnání s "hypotézou vlivu mateřské kondice" vychází pro predací hypotézu příznivě (Banks a Powell 2004)

Mezi hypotézy zaměřené na vztah predátor – kořist patří i hypotéza předpokládající, že samice některých druhů drobných savců pod vlivem pachu specializovaných predátorů omezí reprodukci, (a/nebo mobilitu (Norrdahl a Korpimäki 1998)) což by se následně mělo projevit v dynamice jejich populací (Fuelling a Halle 2004).

Tento nepřímý vliv je ale, podle Norrdahla a Korpimäkiho (2000), v období rozmnožování zanedbatelný a působí jen pouze predátoři – savci. Riziko ze strany predátorů-ptáků vliv na velikost vrhu a rychlost růstu mláďat pravděpodobně nemá (Klemola et al. 1998). Jeho vliv na populaci a přežívání jedinců je, ve srovnání s přímou predací dravými ptáky, velmi malý (Norrdahl et al. 2004). Kromě toho je intenzita predace ze strany ptačích predátorů závislá nejenom na početnosti hrabošů, ale především na jejich dostupnosti (Hämker a Borstel 2003).

S tím souvisí i velmi podobná hypotéza Lima a Bedenkopffa (1999), předpokládající že kořist mění časové rozložení svých aktivit, jako je pastva tak, aby minimalizovala predací riziko a zároveň získala potřebnou energii. Tuto hypotézu se ale podařilo potvrdit jen pro některé druhy hrabošovitých hlodavců (Sundell et al. 2004, Fey et al. 2006).

Predace působí na početnost jedinců v populaci jednak přímo, jednak omezením doplňování populace mladými jedinci (predací březích a kojících matek), to může vést k prudkému snížení početnosti populace i během rozmnožovací sezóny (Gilg 2002), to i přestože jsou dospělé a nedospělé samice vystaveny stejné intenzitě predace (Koivunen et al. 1998). Korpimäki a Krebs (1996) diskutují roli predátorů a navrhují další experimenty pro její testování, nicméně predací hypotézu podporují.

I.1.B.3 Vliv patogenů

Anderson a May (1980) ukázali, že v určitých podmínkách mohou jednoduché modely přenosu infekčních onemocnění vysvětlit cykly u populace hostitele i patogenu, podobně jako v předchozích hypotézách zabývajících se vztahem predátor – kořist. (Bjornstad et al. 2001, Hudson et al. 1998).

Paraziti mohou ovlivňovat populaci drobných savců také nepřímo, neboť např. u jedinců hrabošů a myší, napadených některými prvoky (Apicomplexa: Eimeriorina), roste riziko ulovení dravci (Voříšek et al. 1998). K zajímavému výsledku došli Telfner et al. (2002). Zjistili že jedinci norníků a myšic (*A. sylvaticus*) infikovaní virusem kravských neštovic v průběhu zimy sice hůře přežívají než neinfikovaní, ale v létě je to naopak, což ovlivňuje i populační dynamiku obou organismů (myšic i neštovic).

I.1.B.4 Vliv rostlin

Některé hypotézy se zabývají možnou rolí rostlin při vzniku populačních cyklů herbivorů. Dělí se do několika skupin. První jsou zobecněním predáčnických hypotéz, kdy rostlina představuje kořist a herbivor predátora (Elton 1924, Pitelka 1957). Další obsahují cyklus látek. Tyto hypotézy předpokládají, že deficit některých látek snižuje resistenci rostlin a posílí populaci herbivorů. Tyto látky uvolněné z fekálií a rozkládající se rostlinné hmoty se poté vracejí do rostlin, jejich odolnost tak roste a výsledkem je snížení početnosti herbivorů. Další hypotézy navrhují, že činnost herbivorů vede ke stálým chemickým a/nebo fyzickým změnám v rostlinách, které poté omezí reprodukci a/nebo přežití budoucích populací herbivora (Benz 1974, Haukioja a Hakala 1975). Kent et al. (2005) se domnívají, že v některých prostředích a za určitých podmínek, může populační dynamiku řídit množství toxinů v jindy nepreferovaných rostlinách.

Klemola et al. (2000) nezjistili vliv předchozího spasení porostu hrabošů na růst populace, reprodukci nebo velikost těla, ale nezjistili ani vliv pasení na látky přítomné v rostlinách. Srovnání vlivu predace a potravní nabídky vedlo k závěru, že populační cykly hrabošů nejsou primárně řízeny vztahem herbivor-rostlina, ale vlivem predace (Klemola et al. 2000). K podobnému závěru, totiž že obsah látek v rostlinách má menší význam než dostupnost těchto rostlin, a že mortalita populace herbivora je více ovlivněna predací než deficitem živin, došli také Hambäck et al. (2002).

Jako vážného kandidáta způsobujícího populační cykly hrabošů označili Huitu et al. (2003a) zimní nabídku potravy. U hryzce vodního (*Arvicola terrestris*) může ovlivňovat populaci množství zimních zásob potravy (Potapov et al. 2004). Dostatek potravy v zimě také ovlivňuje velikost norníků rudých na jaře a její kvalita váhu a rychlost růstu mláďat z jarních vrhů (Ylönen a Eccard 2004). Nicméně, podle Getze et al. (2006) hraje potrava při řízení populační dynamiky pouze malou roli.

Rostliny ale mají větší význam jako ochrana před predací (Getz et al. 2005). Birney et al. (1976) se domnívají, že je nutná určitá úroveň pokrývnosti vegetace k tomu, aby populace hraboše mohla dostatečně růst a vytvářet víceleté cykly.

Butet (1996) našel spojitost mezi zvýšením početnosti populace hraboše, vysokým obsahem dusíkatých látek a nízkým podílem vláknitých složek rostlin – potravy hrabošů, zároveň ale nenašel žádnou spojitost s kvalitou rostlin a poklesem početnosti hrabošů. King a Schaffer (2001), podobně jako Nie a Liu (2005), se domnívají že nedostatek potravy zastaví růst populace, ale další pokles početnosti je způsoben predací. Podobně se také Yoccoz et al. (2001) domnívají, že populační dynamika (norníka) není řízená nabídkou potravy.

Ačkoli vícero autorů nenalezlo spojitost mezi kvalitou rostlin - potravy a populačními cykly drobných savců (Andersson a Jonasson 1985, Sinclair et al. 1988), je možné, že tyto studie se dosud nevěnovali té správné chemické složce (Seldal et al. 1994).

I.1.B.5 Vliv matky („maternal effect“)

Tyto hypotézy předpokládají, že cykly mohou být způsobeny kvalitativními změnami jedinců, které jsou následkem stresu mateřské generace (Christian 1950, Wellington 1960). Například mláďata dobře krmené matky mohou být odolnější a mohou lépe přežívat a rozmnožovat se než mláďata podvyživené matky (Rossiter 1991, Ginzburg a Taneyhill 1994). Tyto hypotézy, které mají příčinnou souvislost s "rostlinnými" hypotézami a hypotézami "predačními a parazitickými", vycházejí z toho, že u hrabošů a dalších druhů drobných savců bývá velikost těla menší v sestupné fázi než ve fázi růstu početnosti populace (např. Eskelinen 2004).

Banks a Powell (2004) však roli kondice mateřské generace na procesy v populaci zpochybňují a považují její vliv pouze za krátkodobý. Opačný názor zastávají Inchausti a Gintzburg (1998). Ti se domnívají, že kvalita zdrojů, parazitismus a nepřímý vliv predace na reprodukční a potravní chování nemají přímý vliv na vznik cyklů, ale působí zprostředkovaně a vlastní příčinou vzniku populačních cyklů je tedy maternal effect. Stejně tak Benton et al. (2001) považují „maternal effect“ za významný a chybně opomíjený. Nicméně, další práce tvrdí, že není rozdíl v kvalitě jedinců z různých fází populačního cyklu (Klemola et al. 2002), což tuto hypotézu zpochybňuje.

Další "příbuzná" hypotéza považuje vznik cyklů za možný následek vyplavování androgenů u jedinců. a to včetně březích samic, v populaci s příliš vysokou hustotou. Tím dochází k následné maskulinizaci samic již v děloze matky a vede k omezení reprodukce a následnému snížení početnosti jedinců v populaci (Cowel et al. 1998).

I.1.B.6 Genetické vlivy

Chitty (1957, 1967) navrhuje, že cyklická dynamika populací může být výsledkem denzitou způsobených změn v genetických znacích ovlivňujících přežití a/nebo reprodukci jedinců. Podle tohoto tvrzení, pokud je populace hustá, přirozená selekce upřednostňuje jedince s nižší plodností a/nebo dožitím. Pokud je populace řídká, dochází selekcí k upřednostnění jedinců s vyšší plodností a vyšším dožitím. Tato přirozená selekce tak může způsobit populační cykly (Witting 1997). Další hypotéza "rodové selekce" (kin-selection) předpokládá, že geneticky spříznění jedinci jsou k sobě tolerantnější než k jiným, což jim umožňuje žít ve větších populačních hustotách (Moss a Watson 1991).

Ačkoli se proti Chittyho hypotéze vyskytují námitky, Bjornstad (2001) ji na základě práce Sinerva et al. (2000) označuje za jednu z „beautiful hypotheses that were not slain by ugly facts“. Také Bjørnstad a Hansen (1994) se domnívají, že variabilita jedinců by mohla ovlivňovat vznik populačního cyklu.

Saccheri a Hanski (2006) diskutují možnost, že příčinou populačních cyklů je "měkká" přírodní selekce působící různými mechanismy.

I.1.B.7 Kompetice

Kompetici sice Berryman (2002) mezi příčinami populačních cyklů neuvádí, ale někteří další autoři její vliv na populační dynamiku sledovali, a proto je zde také zmíněna. Eccard a Ylönen (2002) sledovali vliv kompetice hraboše mokřadního (*Microtus agrestis*) na populaci norníka (*Clethrionomys glareolus*) a zjistili, že přítomnost hraboše snížila přežívání a omezila rozmnožování norníků. Podle samotných autorů se však nejednalo o následek konkurence o zdroje, ale o důsledek agresivního chování ze strany hrabošů.

Hansen et al. (1999) sledovali vliv vnitro- a mezidruhové kompetice na populační dynamiku norníka (*Clethrionomys rufocanus*). Autoři došli k závěru, že ačkoli jsou obě důležité v přímé regulaci density, nebyla u nich nalezena opožděná hustotní závislost, která je důležitá pro generování populačních cyklů. Díky tomu nemohla být kompetice příčinou populačních cyklů. Zjistili také, že konkurence mezi hrabošovitými hlodavci vzrůstá v průběhu zimy. Jako příčinu cyklů označují autoři druhově specifické trofické interakce. Nicméně Johannsen (2002) nenalezl žádný důkaz významného vlivu kompetice dvou sympatrických druhů norníků ani na demografické parametry jejich populací.

Huitu et al. (2004) zjistili, že ke kompetici mezi hrabošovitými hlodavci dochází pouze během maxima populačního cyklu jinak mezidruhově synchronizovaného cyklu. Také že kompetice nemá vliv na řízení populačních cyklů, ale vzrůstající početnost hlodavců negativně ovlivňuje početnost populace rejsků. Huitu et al. se domnívají že faktory, jako je predace a nedostatek potravy omezují početnosti populací hrabošů pod úrovní kde je mezidruhová konkurence významná (Norrdaahl et al. 2004).

I.1.C. Geografické a místní rozdíly v populační dynamice drobných savců

I.1.C.1 Stanoviště a jejich vliv na populační dynamiku drobných savců

Hraboš polní je typickým druhem suchých stanovišť otevřené krajiny a kulturní stepi (Anděra a Horáček 2005). Kromě polí (Pena et al. 2003) osidluje i kosené louky a meze, vyskytuje se podél vodotečí a na stanovištích ruderálního charakteru (Bejček 1983) a lze ho zastihnout i v řídkých smíšených a/nebo listnatých lesích, na světlinách a pasekách (Miklos a Žiak 2002). Tam, kde mu nekonkuruje hraboš mokřadní ho lze nalézt i na podmáčených stanovištích (Anděra a Beneš 2001).

Stanoviště také může ovlivnit populační dynamiku hrabošů (Delattre et al. 1996). Jako prvky stabilizující populační dynamiku hrabošů (a dalších druhů drobných savců) v zemědělské krajině působí větrolamy, malé lesíky, pobřežní porosty, porosty u okrajů silnic, meze a neobdělávané plochy. Tato stanoviště hrabošům také ale slouží jako zimní refugia po sklizni a orbě na zemědělské půdě (Heroldová et al. 2005). Podobně pro norníka rudého ve Skandinávii představují refugia nevytěžené plochy lesa v oblastech velkoplošnou těžbou (Ecke et al. 2002). Pro hraboše mohou být významné také plochy oseté ozimými plodinami, jako je řepka (Heroldová et al. 2004).

Protože hospodaření na pozemcích a využívání krajiny není rozdílné jen mezi jednotlivými lokalitami, ale mění se i v čase, může se měnit početnost a stabilita populace na lokalitě (Fichet-Cabret 2000). U populací hraboše polního (*Microtus arvalis*) vede dlouhodobé opuštění zemědělské půdy ke stabilizaci populační dynamiky a ke snížení početnosti jedinců v populaci (Heroldová et al. 2005). Naopak intenzifikace hospodaření hrabošům spíše prospívá (Pena et al. 2003). Nárůstu početnosti hrabošů může napomáhat i omezení pastvy dobytka (Evans et al. 2006). Avšak pouze jednorázové pokosení vegetace na opuštěné ploše abundance drobných savců ovlivní podle druhu buď málo a pouze dočasně, nebo vůbec, a složení společenstva drobných savců neovlivní (Slade a Crain 2006).

Dynamika populací drobných savců se liší podle toho jestli se jedná o homogenní nebo heterogenní prostředí a může být také vnímána rozdílně podle zvoleného prostorového měřítka (Storch 2000).

Interakce mezi lokálními populacemi je možné vysvětlit vztahem „source – sink“, nebo vyrovnaného rozptylování. V prvním případě je část populací zdrojem jedinců pro populace s mortalitou vyšší než natalita, v druhém se v tomto vztahu lokální populace „prostředávají“. Tyto modely mohou existovat u jedné populace zároveň (Tattersall a 2004). Kozakiewicz et al. (1993) předvádí model metapopulace, který nazývá „nomadickou metapopulací“, kde hrají významnou roli zimní refugia.

Důležitými vlivy na migraci ze zdrojových subpopulací jsou velikost „sinku“ v poměru k „source“, průměrná vzdálenost mezi oběma plochami, náročnost se kterou migrující zvířata přecházejí hranice mezi „sink/sourcem“ a poměr obvodu ku ploše zdrojového areálu (Buechner 1989). Disperze hrabošů z plochy je také ovlivněna její kvalitou (Lin et al. 2006) a především hustotou populace (Smith a Batzli 2006). Pro stabilitu a udržení celé metapopulace ale mohou mít význam i početně slabé a pouze krátkodobě existující subpopulace hraboše (Crone et al. 2000).

Banks et al. (2004) diskutují možný vliv predace na postupné vymizení metapopulace norníka rudého omezením možnosti rekolonizace a obnovení jednotlivých subpopulací. (Re)kolonizaci ploch kromě jejich polohy a dostupnosti a predace migrujících jedinců ovlivňuje také kvalita jedinců (Gundersen et al. 2002). Velikosti a/nebo rozmístění stanovišť drobných savců v krajině ovlivňuje také predaci drobných savců (např. Schneider 2001). Velikost plochy stanoviště sice neovlivňuje podzimní denzitu populace hraboše ani norníka a rejska, nicméně na malých plochách je v zimě vyšší denzita lovcích dravců, což se odráží ve vyšší zimní mortalitě drobných savců na stanovištích s menší plochou (Loman 1991). Rushton et al. (2000) uvádějí že vliv mortality a natality na početnost populace roste s fragmentací prostředí, při nízké úrovni fragmentace prostředí je nejvýznamnějším vlivem na početnost populace velikost okrsků jedinců. Při vysoké úrovni fragmentace jsou pak pro početnost populace velice významné náhodné změny v demografii populace a populace může zaniknout i bez dalších vlivů např. predace.

Fragmentace prostředí může ovlivňovat populační dynamiku drobných savců nejen díky nárůstu predacího rizika (Andreassen a Ims 1998, Schneider 2001, Johannesen et al. 2003, Smith a Batzli 2006), ale i například ovlivněním sociální struktury populace (Collins a Barrett 1997) nebo její genetického „pool“ (Ims a Anderssen 1999, Johannesen et al. 2000). Podle Hanssona (2002) mají na variabilitu dynamiky místních populací mezi lokalitami vliv spíše rozdíly mezi regiony (např. sněhové podmínky v zimě) než rozdílná fragmentace krajiny. Vliv fragmentace krajiny na populace drobných savců je ale také rozdílný u různých druhů (Bayne a Hobson 1998).

Odstranění 70% plochy stanoviště a její fragmentace krátkodobě nevedlo k zastavení růstu populace hraboše (*M. canicaudus*), přestože došlo k omezení doplňování populace mláďaty (Wolf et al. 1997). Johansen et al. (2003) zjistili, že krátkodobě má fragmentace dokonce pozitivní vliv na růst populace *M. oeconomus*.

Lidicker (2000) vytvořil model vlivu plochy a fragmentace stanovišť na populační dynamiku hrabošovitých hlodavců, do kterého zahrnul i různé typy predace, a ve kterém přikládá i velký vliv „edge effect“. Nicméně podle Tattersalla (2002), tvar obývaných ploch má sice vliv na početnosti populací norníka rudého, neplatí to však pro hraboše polního, myšice křovinné a rejska obecného.

Důležitým faktorem ovlivňujícím populace (nejen) drobných savců a jejich dynamiku je propojenost obývaných ploch a přítomnost koridorů. Přítomnost koridorů ovlivňuje početnost jedinců v lokální populaci a stabilitu lokálních populací (Butet a Pillat 1999). Konektivita ovlivňuje také vzájemnou synchronizaci dynamiky populací. Odlišná konektivita ploch ve dvou jinak stejných prostředích může způsobit rozdíly mezi cykly místních populací (Huitu et al. 2003b). Důležitá je při tom především přítomnost koridoru, na jeho šířce záleží méně (La Polla a Barrett 1993). Možnost migrace ovlivňuje vzájemnou synchronizaci populací spíše na menší vzdálenosti (Petty et al. 2000, Huitu et al. 2003b), vliv na ní mají i jiné podmínky okolního prostředí (Kendall et al. 2000, Bjorstad et al. 1999, Angerbjörn et al. 2001). Na druhé straně, Kozakiewicz et al. (1993) zjistili, že vzdálenost, na kterou norníci migrují, roste s heterogenitou krajiny, přičemž se této migrace zúčastňuje významná část populace. V diskuzi také uvádějí, že to bylo pozorováno u více druhů drobných savců.

Překážkami migrace pro hraboše polního mohou být např. rozlehlý les (Anděra a Beneš 2001), vodní plochy a řeky (Gerlach a Musolf 2000), intravilány obcí atd. (Delattre et al. 1996). Dynamika populací hraboše mokřadního se, i přes vzájemné ovlivňování na rozlehlém území, může lišit v jednotlivých povodích (Mackinnon et al. 2001). Migrační bariérou pro drobné savce mohou být také široké silnice (Gerlach a Musolf 2000), travnaté pásy při jejich okrajích však mohou sloužit jako koridory (Beier a Noss 1998) či dokonce jako významné stanoviště (Meunier et al. 1999).

Dalším jevem dynamiky populací drobných savců souvisejícím s populačními cykly jsou takzvané „cestující vlny“, kdy se vlivem lokálního nárůstu hustoty populací zvyšuje i hustota u okolních populací a tato vlna se přenáší na značné vzdálenosti (např. Kaitala a Renta 1998). Tyto vlny mívají konstantní rychlost, např. 14 nebo 19 km/rok (Mackinnon et al. 2001, Lambin et al. 1998) a mohou se šířit jedním směrem, radiálně nebo spirálně (Bjornstad et al. 1999). Cestujícím vlnám je také přisuzován vznik populačních cyklů u hrabošů (Kaitala a Renta 1998). Pro jejich vznik má význam struktura krajiny, především přítomnost a velikost krajinných prvků - migračních bariér (Sherratt et al. 2002, Sherratt et al. 2003). Vliv na jejich vznik má i predace (Lambin et al. 1998, Sherratt 2001, Mackinnon et al. 2001), uvažuje se i vlivu patogenních organismů, ale u hrabošovitých hlodavců to dosud nebylo prokázáno (Macinnon et al. 2001).

I.1.C.2 Gradienty populační dynamiky drobných savců.

Ne všechny populace jednoho druhu jsou stejně proměnlivé. Například na našem území jsou v případě hraboše polního nejméně stabilní ty populace, které se nacházejí v zemědělsky nejproduktivnějších oblastech (Tkadlec a Zejda 1998a). Ve Skandinávii byl popsán severojižní gradient v cykličnosti a další geografické gradienty byly zjištěny ve Francii, Švýcarsku nebo Japonsku (např. Bjornstad et al. 1998, Stenseth et al. 1996, Saitoh et al. 1998) v souvislosti s nadmořskou výškou. Populační dynamika drobných savců se ve směru tohoto gradientu mění od populací vykazujících pouze sezónní výkyvy populací až po populace vykazující víceleté cykly. Dalším známým gradientem je jižně-severní (opačný než Skandinávský) od Baltu přes Polsko a Českou republiku na jižní Slovensko (Tkadlec a Stenseth 2001).

Jejich vznik bývá vysvětlován různými mechanismy, většinou souvisejícími se sezónností prostředí (Stenseth et al. 1998, Tkadlec a Zejda 1998b), jako je délka a krutost zimy (Batzli 1998, Hansen et al. 1999), výška a doba trvání sněhové pokrývky (Hansson a Henttonen 1985), rozdíly ve věku dospívání (Tkadlec a Zejda 1998bc), rozdíly vlivu predace v různých prostředích (Bjornstad et al. 1995, Klemola et al. 2002, Stenseth et al. 2002), produkce biomasy (Jedrzejewsky a Jedrzejewska 1996), složitosti trofických vztahů (Lidicker 2000), nebo obecněji ovlivněním mezi- a vnitrodruhových vztahů sezónností prostředí (Merritt et al. 2001).

Jiným možným vysvětlením je vzrůstající cyklicita populací jako funkce klesající biodiversity (Ryszkowski et al. 1973, Mackin-Rogalska a Nabaglo 1990).

Kromě přímých vlivů souvisejícími se sezónností prostředí je možné vysvětlení vzniku cyklů a jejich gradientů i jejím nepřímým působením, tj. ovlivněním kvality jedinců a vznik populačních cyklů a jejich gradientů "maternal" efektem (Inchausti a Ginzburg 1998).

Nicméně, na populace působí celá řada dalších vlivů, jejichž význam se liší lokálně i v čase (Berryman 2002) a tak může být délka populačního cyklu rozdílná i na poměrně krátkou vzdálenost (Strann et al. 2002). Angerbjörn et al. (2001) dokonce tvrdí, že "Skandinávský gradient" nenašli. Je také možné, že následky změny prostředí vedou ke zkrácení cyklů (Strann et al. 2002), nebo až k jejich odstranění (Kendall 2002). I když se populační cykly vyskytují mezi různými taxonomickými skupinami, není pro ně znám všeobecný gradient, a ani jeho rozšíření u např. hrabošů ve Skandinávii není dosud zcela jasné (Kendall et al. 1998).

I.1.C.2 Synchronnost populační dynamiky drobných savců

Synchronnost populací se projevuje jednak tím, že i ve velmi rozdílných geografických oblastech se populace stejného druhu nacházejí ve stejné fázi cyklu a dosahují maxima hustoty ve stejném kalendářním roce, jednak tím, že synchronnost je pozorována i mezi populacemi rozdílných druhů hrabošů (Huitu et al. 2003b, Huitu et al. 2004, Eskelinen 2004) a do určité míry i u druhů drobných savců blízce hrabošům nepříbuzných (Fryxell et al. 1998), jako jsou například hmyzožraví rejsci (Hansson a Henttonen 1985)

Synchronizující faktor však nemusí mít nic společného s příčinou samotné cykličnosti. Nejpravděpodobnějším vysvětlením se dnes zdá být náhodný vliv např. počasí, tzv. Moran efekt (Bjorstad et al. 1999), diskutuje se ale také o vlivu predátorů (Tkadlec a Zejda 1998, Sundell et al. 2004), nebo obecněji trofických vztahů a/nebo dalších procesů v ekosystémech (Bjorstad et al. 1999).

Huitu et al. (2005) se domnívají, že synchronizace není způsobena jediným faktorem, ale sezonností prostředí a predací, působícími postupně v průběhu roku a cyklu. Dalším vlivem by podle nich měla být možnost disperze hrabošů.

Predátoři bývají považováni za faktor synchronizující populační dynamiku sympatrických druhů kořisti, pokud kořist loví neselektivně ("hypotéza sdíleného predátora") nebo protože predátor začne lovit jinou kořist po poklesu početnosti kořisti hlavní ("hypotéza alternativní kořisti") (Norrdahl a Korpimäki. 2000b). Synchronnost jednoho druhu na velké vzdálenosti by zase měla být ovlivněna specializovanými nomadickými predátory, kteří mohou regulovat početnost kořisti na rozlehlém území (např. Sundell et al. 2004). Petty et al. (2000) se ale domnívají že, vliv predace na synchronizaci populační dynamiky je v malém měřítku omezený, v širším měřítku pak není žádný.

Bowman et al. (2000) našli pozitivní prostorovou autokorelaci v populacích malých savců pouze mezi 133-533 metry, v závislosti na druhu savce a struktuře krajiny, a domnívají se tedy, že se u těchto populací nevyskytují populační struktury vyššího řádu. Nicméně Sundell et al. (2004) našli ve Finsku prostorovou synchronizaci u populací více druhů hrabošovitých hlodavců na vzdálenosti přes 500 km, Steen et al. (1996) u norníků v jižním Norsku na 30–40 km, na 50 km na Hokkaidu (Bjørnstad et al. 1999) nebo 4 km (Lambin et al. 1998) a 8–10 km (MacKinnon et al. 2001) u hraboše mokřadního ve Skotsku.

I.1.D. Změny v demografii hraboše v průběhu populačního cyklu

Během populačního cyklu se mění některé demografické parametry populace. Podle Jánové (2006, et al. 2003) i Tkadlece a Zejdy (1998) je během fáze vrcholu a poklesu početnosti populace starší než ve fázi růstu.

Také poměr pohlaví se během cyklu i roku mění (20-40% samců), podíl samců v populaci bývá vyšší v zimě a na jaře (36% samců), po přílivu mladých samic z jarních vrhů klesá a opětovně se začíná zvyšovat od poloviny léta. Podobné jako u hraboše je to i u dalších příbuzných druhů, podle Eskelinena (2004) významně kolísá poměr pohlaví u *Myopus schisticolor* od 15% do 29% samců, s nejčastějším podílem 26%.

Bryja et al. (2005) tvrdí, že změny v poměru pohlaví jsou způsobeny jednak variabilitou poměru pohlaví mláďat ve vrhu a rozdílnou migrací pohlaví, spolu s rozdíly přežívání mezi pohlavími. Určení poměru pohlaví v populaci je ale komplikováno rozdílnou prostorovou aktivitou obou pohlaví (Jánová 2006) - (subadultní a adultní) samci jsou mnohem pohyblivější, než samice (např. Smith a Batzli 2006, Agrell et al. 1996 etc.).

Výrazné změny v demografii populace jsou spjaty se snížením intenzity reprodukce při vysokých hustotách. Samice narozené na jaře mají mnohem rychlejší tělesný vývoj a brzy se zapojují do reprodukce, naopak samice narozené na podzim mají vývoj přes zimu pozastavený a úplně dospívají až na jaře po přezimování, jejich reprodukce je tedy koncentrována do pozdějšího věku (Tkadlec a Zejda 1998bc, Jánová 2006). Ačkoli nedospělé samice lépe přežívají zimu než stejně staré, ale dospělé, Prevot – Julliard et al. (1999) se domnívají, že "odložení dospělosti" je následek nedostatku vhodných teritorií a potravy a nikoli "evolučně nejvýhodnější rozhodnutí". Oli a Dobson (2001) se domnívají, že změny ve věku dospívání samic by mohly být příčinou populačních cyklů hrabošů. Také Ozgul et al. (2004) ukázali závislosti doby dospívání a dožití *Microtus ochrogaster* na hustotě populace, které by mohly řídit její výkyvy.

I.2. Cíle práce

- 1) Vypracování literárního přehledu o problematice populační ekologie drobných savců.
- 2) Zjistit složení, a faktory ovlivňující složení společenstev drobných savců na třech vybraných typech stanovišť.
- 3) Zjistit, jaké faktory mohou ovlivňovat početnost, hmotnost a reprodukci hraboše polního (*Microtus arvalis*) na sledovaných plochách.
- 4) Srovnat význam jednotlivých biotopů a umístění odchyťových ploch pro populaci hraboše polního v zemědělské krajině.
- 5) Zjišťování míry predace ze strany ptáků a faktory ovlivňující tuto predaci na jednotlivých cílových plochách.

II. Metodika

II.1. Studované plochy

Všechny odchyťové plochy jsou situovány v blízkém okolí krajského města České Budějovice (Jižní Čechy). Celkem bylo vybráno osm ploch, které zahrnují tři typy stanovišť, náležící do tří oblastí. Vzdálenost mezi odchyťovými plochami se pohybovala v rozmezí 1,2 – 9,3 km.

Jednotlivé typy stanovišť byly definovány takto: Úhorem se rozumí plocha dlouhodobě zemědělsky nevyužívaná ani jinak neobhospodařovaná, bez ohledu na její předcházející využití, v jejíž vegetační sukcesi se dosud nezačaly výrazněji uplatňovat dřeviny. Loukou se rozumí jakýkoli pravidelně, nejméně jednou v roce, sečený trvalý travní porost. Jako jeteliště jsou v této práci označovány plochy na kterých v porostu dominují jetele (*Trifolium* sp.) a které jsou pravidelně vícekrát v roce sečeny.

II.1.A. Popis oblastí odchyťů

Lokalita "Severovýchod"

– leží přibližně severovýchodním směrem od centra Českých Budějovic. Jde o otevřenou krajinu, značná část území je využívána jako orná půda, méně jako trvalé travní porosty. Úhory a křovinné porosty se zde vyskytují jen minimálně, lesy se zde nevyskytují. Zastavěné půdy je na lokalitě minimum, jde jen o několik osamocených budov. Oblast těsně sousedí s intravilánem několika obcí a průmyslovým areálem "Slévárny". Oblastí prochází rychlostní komunikace České Budějovice – Lišov.

Nacházejí se zde odchyťové plochy: jeteliště "Pod Červeným vrchem", louka "Mokravy" a úhor "Na Červené".

Lokalita " Severozápad"

- leží přibližně severozápadním směrem od centra Českých Budějovic. Jde o "mozaikovitou" krajinu jejíž významnou část zabírají vodní plochy rybníků a lesní porosty. Část území je zastavěna, na okrajích intravilánů obcí se nacházejí úhory a rumiště. Většina zemědělské půdy je využívána jako louky nebo pastviny, na významné části orné půdy se nachází víceleté kultury píce.

Zde se nacházejí odchyťové plochy jeteliště "U Bažantnice", louka "V Rybníkách" a úhor "Na Zavadilce".

Lokalita "Jihovýchod"

- leží přibližně jihovýchodním směrem od centra Českých Budějovic.

Jde o území, kde vznikají nová předměstí. Lokalita je v porovnání s ostatními sledovanými lokalitami nejvíce zastavěná. Velká část nezastavěných/nelesních pozemků zde není nijak obhospodařována. Na lokalitě se také nacházejí lesní pozemky. Zemědělsky využívaná půda zabírá pouze minimální podíl území a z velké části se jedná o louky. Je zde i rozlehlý kalojem.

Zde leží louka " Na Škardě" a úhor "Za Hřbitovem" (v této oblasti se nepodařilo najít vhodnou plochu odpovídající stanovišti "jeteliště").

II.1.B. Popis jednotlivých ploch

"U Bažantnice" (J1) - Jeteliště o rozloze 3,5 ha, střed plochy je v nadmořské výšce 380m. Plocha byla osetá jetelem lučným ve směsi s několika druhy trav, při posledním odchytu byla patrná snaha převést porost na trvale travní.

"V Rybníkách" (L1) - Louka o rozloze 5,2 ha, střed ploch je v nadmořské výšce 381m. Pozemek je kosěn dvakrát ročně.

"Na Zavadilce" (R1) - Úhor o rozloze 3,8 ha, střed plochy je v nadmořské výšce 390m, orientace svahu na sever. Pozemek byl využíván do druhé poloviny devadesátých let dvacátého století jako zemědělská půda, od té doby není obhospodařován, pouze nepravidelně jednou za několik let jsou zde myslivci vysekávány části porostu.

"Pod Červeným vrchem" (J2) - Jeteliště o rozloze 7,25 ha, střed plochy je v nadmořské výšce 410m, orientace jihozápad. Plocha byla osetá jetelem lučným (*Trifolium pratense*).

"Mokravý" (L2) - Louka o rozloze 10,5 ha, střed ploch je v nadmořské výšce 435m, orientace Z–JZ–J. Pozemek je kosěn dvakrát ročně.

"Na Červené" (R2) - Úhor o rozloze 2,8 ha, střed plochy je v nadmořské výšce 463m, orientace na západ. Pozemek sloužil do roku 2001 jako skládka zeminy, po jejím odvezení není využíván.

"Na Škardě" (L3) - Louka o rozloze 3,9 ha, střed ploch je v nadmořské výšce 485m, orientace JZ. Pozemek je kosěn dvakrát ročně.

"Za Hřbitovem" (R3) – Úhor o rozloze 11,2 ha, střed plochy je v nadmořské výšce 409m, orientace JV. Pozemek byl využíván do poloviny devadesátých let jako zemědělská půda, od té doby není obhospodařován.

Tab. 1. Vzájemné vzdálenosti odchytových ploch. J1 - "U Bažantnice"; J2 - "Pod Červeným vrchem"; L1 - "V Rybníkách"; L2 - "Mokravý"; L3 - "Na Škardě"; R1- "Na Zavadilce"; R2 - "Na Červené"; R3 - "Za Hřbitovem";

	J1	J2	L1	L2	L3	R1	R2	R3
J1	0	6,7	1,7	8,2	9,3	1,4	8,9	8,1
J2	6,7	0	5,5	1,2	5,3	5,8	2,5	4,8
L1	1,7	5,5	0	6,9	8,9	1,8	7,5	7,9
L2	8,2	1,2	6,9	0	5,2	7,2	1,5	5,2
L3	9,3	5,3	8,9	5,2	0	8	7,3	1,8
R1	1,4	5,8	1,8	7,2	8	0	8,2	6,8
R2	8,9	2,5	7,5	1,5	7,3	8,2	0	6,9
R3	8,1	4,8	7,9	5,2	1,8	6,8	6,9	0

Jména ploch jsou odvozena ze jmen uvedených na mapách příslušných oblastí vydaných Českým úřadem zeměměřičským a katastrálním v měřítku 1:10000. Hodnoty nadmořské výšky a rozlohy, stejně jako vzájemné vzdálenosti ploch, jsou pouze orientační a jsou zjištěny pomocí programu Google Earth. Stav porostu i plochy odpovídá poměrům během odchytů, a může se lišit od současných. Informace o historii využívání ploch byly získány od místních obyvatel.

II.2. Materiál a metodika sběru dat

II.2.A. Odchyt drobných savců

Celkově bylo na studovaných plochách odchyceno (od října 2004 do května 2006) 2692 ex. drobných savců v 10ti druzích: 2174 ex. *Microtus arvalis*, 362 ex. *Apodemus sp.*, 61 ex. *Micromys minutus*, 13 ex. *Clethrionomys glareolus*, 66 ex. *Sorex araneus*, 17 ex. *Sorex minutus*, 8 ex. *Crocidura suaveolens*, 2 ex. *Neomys anomalus*, 2 ex. *Neomys fodiens* a 1 ex. *Talpa europea*.

Pro společenstva drobných savců na každé z odchyťových ploch byl v každém období odchytu spočítán Simpsonův index dominance $D_s = \sum (N_i/N)^2$, a vypočten Shannon – Weaverův index diverzity $H = -\sum (N_i/N) \ln (N_i/N)$, kde N_i je počet jedinců jednoho druhu a N počet jedinců všech druhů drobných savců.

Údaje o úlovcích byly zanášeny do protokolů, kde bylo zaznamenáno číslo odchyťového bodu uloveného jedince. Dále se postupovalo standardní metodou, posuvným měřidlem byla zjištěna délka těla bez ocasu (LC), délka ocasu (LCd), délka zadní tlapy (LTP) a výška boltce (LA) podle Anděry a Horáčka (1982), s přesností na 0,1 mm. Byla zjištěna hmotnost (s přesností na 0,2g) a po pitvě určeno pohlaví a zhodnocen stav gonád. U samců byla měřena délka a šířka testes, u samic byl zaznamenán počet embryí a jejich velikost (délka, šířka), popřípadě počet děložních skvrn (*maculae cyaneae*) a některé další údaje, jako je laktace a post partum.

Za pohlavně aktivní byli u druhu *Microtus arvalis* považováni samci, kteří měli testes delší než 4 mm. Tento rozměr se liší např. od údajů Bejčka (1983), a byl získán pomocí histogramu dat získaných během této práce. U samců druhu *Apodemus sp.* byli mezi pohlavně aktivní počítáni ti, jejichž testes měly délku 6 mm a více (kritérium dělení bylo opět pomocí histogramu dat získaných během této práce). Mezi pohlavně aktivní samice byly zahrnuty všechny samice druhů *M. arvalis* a *Apodemus sp.*, které byly gravidní a/nebo v laktaci a/nebo post partum i bez zřetelných známek kojení.

U dalších druhů, ulovených v průběhu odchytů, nebyla pro účely této práce, vzhledem k omezenému množství materiálu, pohlavní aktivita zjišťována.

Pro odchty na sledovaných plochách byl zvolen čtverec se 121 odchyťovými body v 11 řadách, se sponem pastí 10 m (tj. kvadrát o ploše 1 ha). Ke každému odchyťovému bodu byly položeny dvě sklapovací pasti, běžně prodávaného typu a obecně známé jako "pastičky na myši". Na 121 odchyťových bodů bylo tedy položeno celkem 242 pastí. V rámci odchyťového čtverce byl definován "vnitřní" čtverec s 25 odchyťovými body (5 x 5 bodů)

Pasti byly exponovány na ploše do doby, dokud ve vnitřním čtverci docházelo k odchytům, minimálně však 3 dny. Za návnadu sloužily asi centimetrové kousky knotu do petrolejových lamp, napuštěné směsí tuku a zapražené mouky ("jíšky"). Aby nedocházelo ke změnám trofických podmínek na ploše a zvyšování počtu migrantů (Pelikán et al. 1972), nebyla návnada pravidelně vyměňována, pouze podle potřeby (např. po dešti). Pasti byly kladeny maximálně do vzdálenosti 1 m od odchyťových bodů a nebyly po celou dobu odchytu přemísťovány. Pasti byly vybírány v pravidelných 24 hodinových intervalech v ranních a dopoledních hodinách, při celkovém úsilí 242 484 pastí/noc (podzim 04 – 90 992 pastí/noc; jaro 05 – 61 952 pastí/noc; podzim 05 – 41 140 pastí/noc; jaro 06 – 48 400 pastí/noc). Na každé dílčí ploše byly vytyčeny dva kvadráty výše uvedeného typu – jeden pro podzimní odchty (přelom října a listopadu) a jeden pro jarní (duben/květen), aby nedocházelo k úplnému vyhubení populací. Jednotlivé kvadráty na lokalitě byly odloveny vždy simultánně, s rozdílem maximálně

několika dní. Na podzim byly uskutečněny dvě odchyťové akce (2004 a 2005), stejně tak i na jaře (2005 a 2006).

II.2.B. Zhodnocení vegetace

Na odchyťových plochách bylo během odchyty hodnoceno množství rostlinné biomasy, pokryvnost vegetace a odhad její průměrné výšky. Na každé z lokalit bylo odebráno pět vzorků z náhodně vybraných ploch 0,5 x 0,5 m, před vlastním odběrem byla v těchto čtvercích zaznamenána pokryvnost a výška vegetace. Na stanovištích "úhor", kde byla vegetace heterogenní, byl porost rozdělen do kategorií podle výšky (I. kat. 0 – 25 cm, II. kat. 26 – 50 cm, III. kat. 51 – 100 cm, IV. kat. 101 – 200 cm, V. kat. 201 cm a více) a bylo odebráno pět vzorků z každé přítomné výškové kategorie. Při dalších výpočtech (průměrná výška a pokryvnost porostu, celkové množství rostlinné biomasy na ploše) byla zohledněna poměrná plocha těchto kategorií na lokalitě. Pro další posuzování vlivu množství rostlinné biomasy na ploše jako krytu a/nebo potravy pro populace drobných savců, byly vzorky z míst odběru s porostem vyšším než 25 cm rozděleny na dva a byla zvlášť odebrána rostlinná biomasa nalézající se nad 25 cm a pod 25 cm. Odebraná rostlinná biomasa byla pak vysušena standardním postupem při 90°C po dobu minimálně šesti hodin a zvážena s přesností 0,1g. Z odebraných vzorků byla poté zjištěna průměrná váha sušiny rostlinné biomasy na jednotku plochy na příslušné lokalitě.

Výška vegetace byla měřena běžnými měřidly s přesností 1 cm. Celková pokryvnost vegetace byla vyhodnocována odhadem. Z těchto hodnot byla vypočtena průměrná výška a pokryvnost porostu na ploše.

II.2.C. Predace

Pro posouzení vlivu predace a predačního rizika na populace drobných savců byla na každé ploše zaznamenávána přítomnost ptačích predátorů drobných savců (celkový čas strávený dravci na ploše v minutách), frekvence jejich příletů (počet příletů za hodinu) a počet úspěšných a neúspěšných útoků. Tyto hodnoty byly zaznamenávány pro každého jedince i pro každý z vyskytnuvších se druhů ptáků - predátorů zvlášť. Sledování přítomnosti predátorů proběhlo před každým odchytem na každé z odchyťových ploch čtyřikrát, pokaždé jednou v každém z následujících denních intervalů: 7:00 – 10:00; 10:01 – 13:00; 13:01- 16:00; 16:01 – 19:00. Na každé ploše tak byly odsledovány dvě hodiny před každým odchytem, celkový čas pozorování dosáhl 64 hodin.

II.2.D. Počasí

Informace o době trvání sněhové pokrývky a denních teplotních minimech a maximech v zimních obdobích 2004/2005 a 2005/2006 byly získány z Českého hydrometeorologického ústavu v Českých Budějovicích. Přítomnost/nepřítomnost sněhové pokrývky a její výška v cm byla každý den ráno v 7 hodin. Maximální a minimální teplota vzduchu za den jsou teploty naměřené v časovém intervalu od 21hodin jednoho dne až do 21 hodin dne následujícího. Tyto hodnoty byly měřeny a zaznamenávány standardními postupy používanými meteorologickými stanicemi Českého hydrometeorologického ústavu. Místem měření byla meteorologická stanice v areálu ČHMÚ v Českých Budějovicích adresou Antala Staška 32.

II.3. Statistické zpracování dat

Vliv faktorů na společenstvo drobných savců jednotlivých lokalit byl vyhodnocen mnohorozměrnou analýzou (RDA) za použití Monte-Carlo permutačního testu v programu Canoco for Windows (Braak & Šmilauer 1998). Jako „species“ byly použity početnosti všech odchycených druhů drobných savců, „sites“ představovaly jednotlivé odchyty na plochách. Kovariátu představovaly: počet dní odchyty, typ biotopu a období odchyty. Pro analýzu změn v populační dynamice a demografických strukturách hraboše polního byly vybrány 4 proměnné: celková početnost, pohlavní aktivita, plodnost samic a hmotnost jedinců. Podle rozložení dat vysvětlované proměnné byly použity relevantní link-funkce. Vliv vybraných faktorů (tab. 2) byl testován pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM, Mathsoft, Inc. 1997) s „forward selection“ faktorů na základě Cp-statistiky (Mallows 2006). Výsledky byly vizualizovány pomocí programu STATISTICA v. 7, v témže programu byly spočteny korelační matice proměnných („Spearman rank correlations“) (přílohy 1. – 3.). U analýzy celkové početnosti a pohlavní aktivity byl jako kovariát použit počet dní odchyty.

Tab. 2., 1. část: Použité faktory (1 = RDA – početnost drobných savců; 2= pohlavní aktivita hraboše; 3 = GLM – početnost hraboše; 4 = GLM plodnost samic hraboše; 5 = GLM – hmotnost hraboše; 6 = GLM- predace)

Faktor	význam	analýza ve které byl použit					
		1	2	3	4	5	6
plocha	každá z odchyťových ploch zvlášť (a-h)	x	x	x	x	x	x
lokalita	tři oblasti, ve kterých byly umístěny odchyťové plochy (a-c)	x	x	x	x	x	x
biotop	tři typy stanovišť rozdělených podle porostu (a-c)	x	x	x	x	x	x
období	pořadí odchytů (a-d)	x	x	x	x	x	x
počet dní	počet dní trvání odchyty (3 – 9)	x	x	x	x	x	x
pokryvnost	průměr hodnot minimálně pěti odhadů pokryvnosti porostu na ploše, v % (n)	x	x	x	x	x	x
výška	hodnot minimálně pěti odhadů výšky porostu na ploše v cm (n)	x	x	x	x	x	x
biomasa	průměr hmotnosti rostlinné biomasy v sušině z minimálně pěti vzorků biomasy odebrané v průběhu odchyty na ploše, v g/0,25m ² (n)	x	x	x	x	x	x
heterogenita	heterogenost pokryvnosti porostu na ploše v % (0/1; 0 = rozdíl mezi zaznamenanými maximálními a minimálními pokryvnostmi porostu na ploše byl nižší než 50%, 1 = rozdíl mezi zaznamenanými maximálními a minimálními pokryvnostmi porostu na ploše byl 50% nebo více)		x	x	x	x	x
frekvence přiletů	průměr (ze 4 pozorování) počtu příletů poštolek obecných (<i>Falco tinnunculus</i>) a káňat lesních (<i>Buteo buteo</i>) (tj. druhů dravců pro které drobní savci představují převládající kořist) na odchyťovou plochu (n/hod)						x

Tab. 2., 2. část: Použité faktory (1 = RDA – početnost drobných savců; 2= pohlavní aktivita hraboše; 3 = GLM – početnost hraboše; 4 = GLM plodnost samic hraboše; 5 = GLM – hmotnost hraboše; 6 = GLM- predace)

Faktor	význam	analýza ve které byl použit					
		1	2	3	4	5	6
kumulativní doba strávená dravci na ploše	průměr (ze 4 pozorování) doby strávené poštolkami obecnými (<i>Falco tinnunculus</i>) a káňaty lesními (<i>Buteo buteo</i>) (tj. druhů dravců pro které jsou drobní savci představují převládající kořist) na odchytové ploše (n/hod.; % z hod. sledování, může nabývat přes 100 %)		x			x	x
sníh	doba trvání sněhové pokrývky v období předcházejícímu odchytu ve dnech (n) (jako období předcházející odchytu je zde označeno období prosinec – březen pro jarní odchyty, červen – září pro podzimní)	x	x	x	x	x	x
min0	počet dní, kdy denní teplotní minimum bylo nižší 0° C (n)	x	x	x	x	x	x
max0	počet dní v období předcházejícímu odchytu, kdy maximální denní teplota nedosáhla 0° C (n)	x	x	x	x	x	x
pohlavní aktivita	Přítomnost známek pohlavní aktivity u jednotlivých zvířat (0/1; samci: testes > 4 mm = 1; samice: přítomnost maculae cyaneae a/nebo plodů a/nebo známek kojení a/nebo jiných znaků post partum = 1; ostatní 0)			x	x	x	x
váha	hmotnost zvířat v g (n)			x	x	x	x
LC	délka těla zvířat v mm (n)			x	x	x	x
počet	počet odchytených jedinců jednoho nebo více druhů (n)	x	x	x	x		
počet samic	počet odchytených samic jednoho druhu (n)		x		x		
podíl samic					x		
podíl pohlavně aktivních jedinců	podíl pohlavně aktivních jedinců (bez ohledu na pohlaví) z celkového počtu jedinců odchytených na ploše (%)				x		
celková fekundita populace	celkový počet <i>maculae cyaneae</i> a plodů v populaci (n)				x		
průměrná fekundita subpopulace	průměrný počet <i>maculae cyaneae</i> a plodů na jednu samici (n)				x		

III. Výsledky

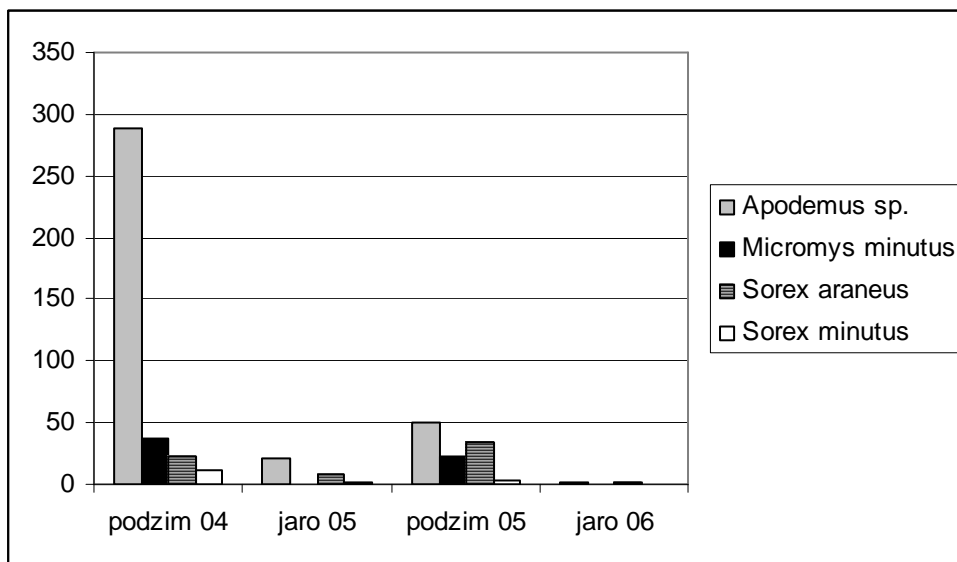
III.1. Společenstva drobných savců

Početnost všech druhů drobných savců mezi jednotlivými obdobími odchyty kolísala (obr. 1. a 2.). Při jarních odchycích bylo odchyceno vždy méně jedinců každého druhu než při podzimních. Zatímco všechny druhy z těch, které byly odchyceny alespoň v deseti jedincích a opakovaně vykazovaly nejnižší početnost na jaře 2006, rozložení nejvyšších početností bylo rozdílné. Na podzim 2004 vykazaly nejvyšší početnost myšice (*Apodemus* sp.), myšky drobné (*Micromys minutus*) a rejsci malí (*Sorex minutus*). Hraboš polní (*Microtus arvalis*) a rejsek obecný (*Sorex araneus*) vykazovali nejvyšší početnost na podzim 2005.

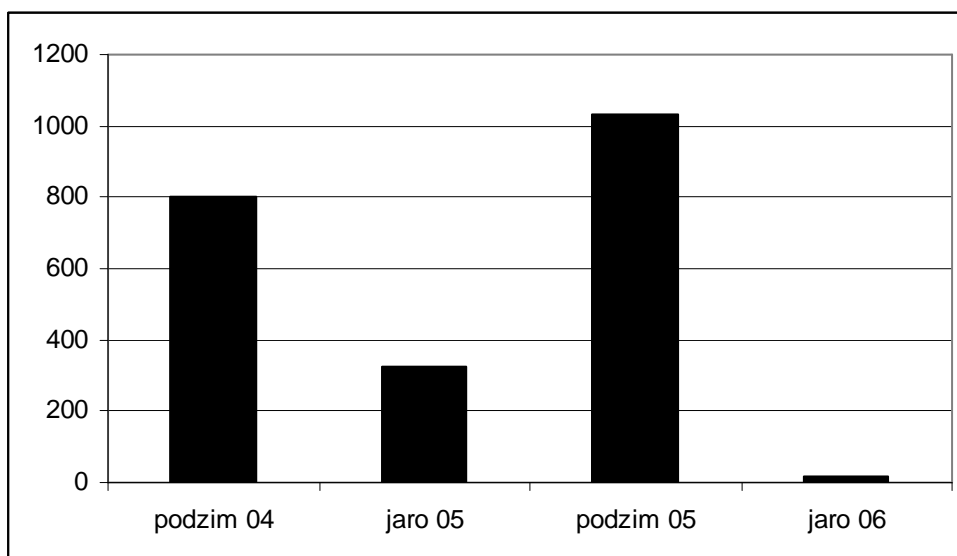
Hraboši byli na všech typech stanovišť výrazně dominantním druhem, nejvíce na jetelištích a nejméně na úhorech (tab. 4.). Úhory byly jednoznačně stanovištěm s největší diversitou drobných savců a nejvyrovnanějším složením jejich společenstev.

Jako signifikantní faktory pro početnost drobných savců se projevily pokryvnost a výška porostu, jako faktor indikativní pak hmotnost rostlinné biomasy na ploše (tab. 5). Početnost hraboše polního (*Microtus arvalis*) je pozitivně korelována s početností rejška obecného (*Sorex anomalus*), negativně pak s rejsci rodu *Neomys*. Počty ostatních drobných savců (*Micromys*, *Apodemus*, *Sorex minutus*) nejsou s početností hraboše spjaty. Výška porostu a biomasa jsou negativně korelovány s pokryvností vegetačního krytu (obr 3.).

Početnost hraboše vykazuje pozitivní korelaci s celkovou biomasou na ploše, výška porostu nemá na početnost hraboše vliv. Výška porostu pozitivně ovlivňuje početnost myšic, myšky drobné a rejška malého.



Obr. 1. Počty drobných savců odchycených v jednotlivých obdobích. Zobrazeny jsou pouze druhy u kterých byl celkový počet odchycených jedinců vyšší než 10 a byly zaznamenány vícekrát. N viz tab. 3



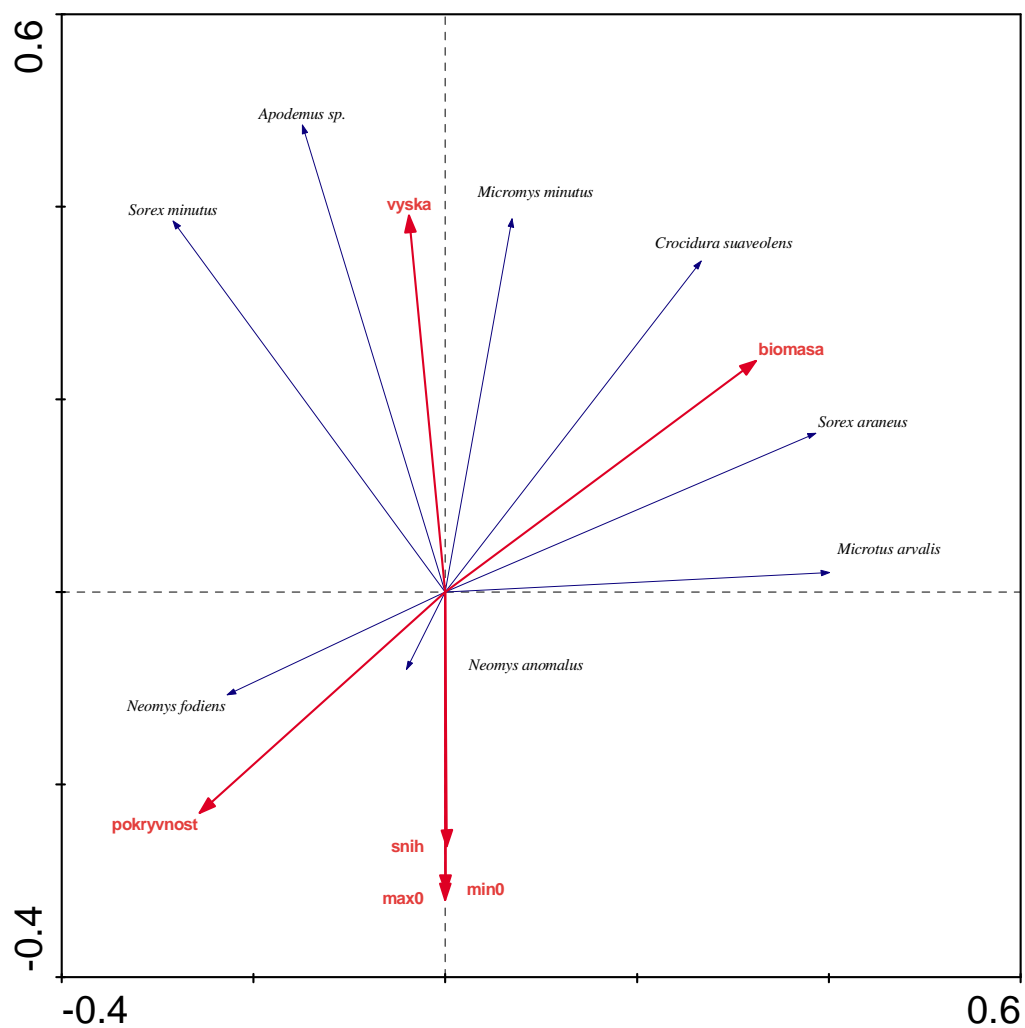
Obr. 2. Počty hrabošů jednotlivých období odchyty. N viz tab. 3.

Tab. 3. Legenda k obr. 1 a 2 – počet ulovených drobných savců v jednotlivých obdobích odchyty

	podzim 2004	jaro 2005	podzim 2005	jaro 2006	jarní období celkem	podzimní období celkem
počet myšic (<i>Apodemus</i> sp.)	289	21	50	2	339	23
počet myšek drobných (<i>Micromys minutus</i>)	38	0	23	0	61	0
počet rejsků obecných (<i>Sorex araneus</i>)	23	8	34	1	57	9
počet rejsků malých (<i>Sorex minutus</i>)	11	2	4	0	15	2
počet hrabošů polních (<i>Microtus arvalis</i>)	800	323	1034	16	1834	339

Tab. 4. Průměrné hodnoty indexů diversity a dominance a průměrné zastoupení nejčastějších druhů drobných savců na jednotlivých biotopech.

	jeteliště	louky	úhory
Shannon - Weaverův index diversity	0,1548	0,2733	0,6731
Simpsonův index dominance	0,9227	0,8459	0,6295
podíl hrabošů (%)	83,23	77,7	70,9
podíl myšic (%)	16,25	9,25	16,61
podíl rejsků obecných (%)	0,38	0,97	6,33
podíl myšek drobných (%)	0,08	0,14	2,37
podíl rejsků malých (%)	0	0	2,0
podíl ostatních (%)	0,06	1,94	1,8
počet druhů	5	6	8



Obr. 3. Vliv faktorů na složení společenstva a početnost drobných savců v okolí českých Budějovic. RDA analýza, I a II osa 85,3 % variability. Do analýzy byly zařazeny pouze druhy odchycené na více plochách.

Tab. 5. Vliv proměnných na složení a početnost společenstva drobných savců (RDA), Monte-Carlo permutační test.

proměnná	F	P
pokryvnost	6,01	0,0080
výška porostu	3,85	0,0460
biomasa	2,83	0,0960

III.2. Hraboš polní (*Microtus arvalis*)

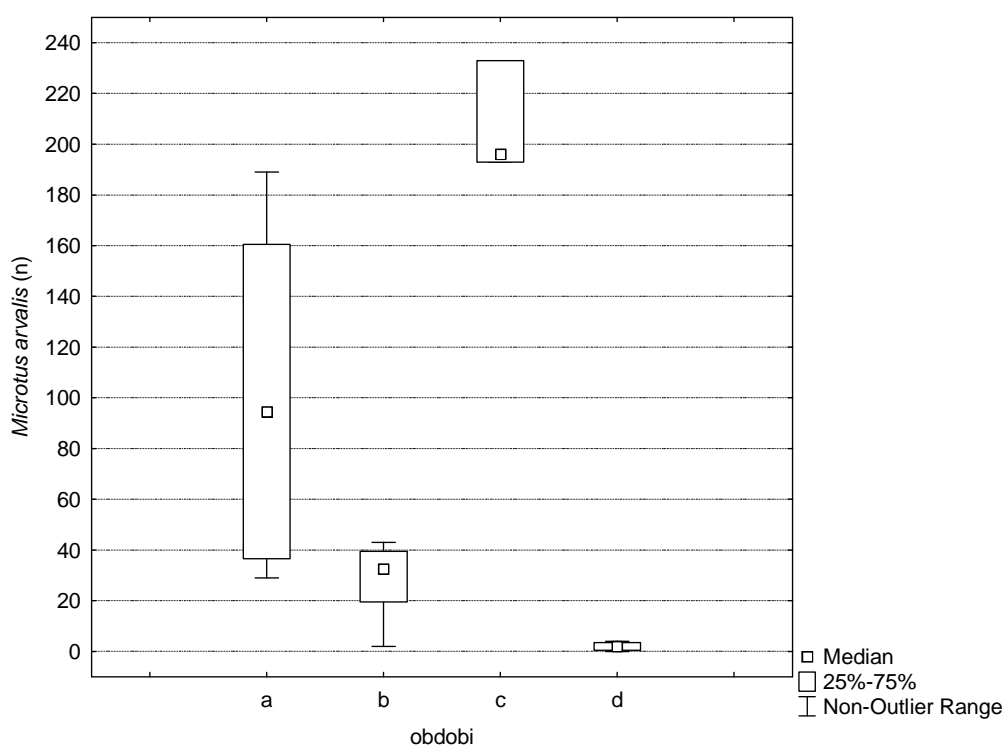
Hraboš polní byl vybrán pro testování populačních charakteristik na základě vysokého počtu odchycených jedinců, který zaručuje dostatečnou variabilitu pro následující statistické analýzy. Proměnné, které byly testovány pro jednotlivé modely GLM jsou uvedeny v tab. 2 (metodika).

III.2.A. Početnost

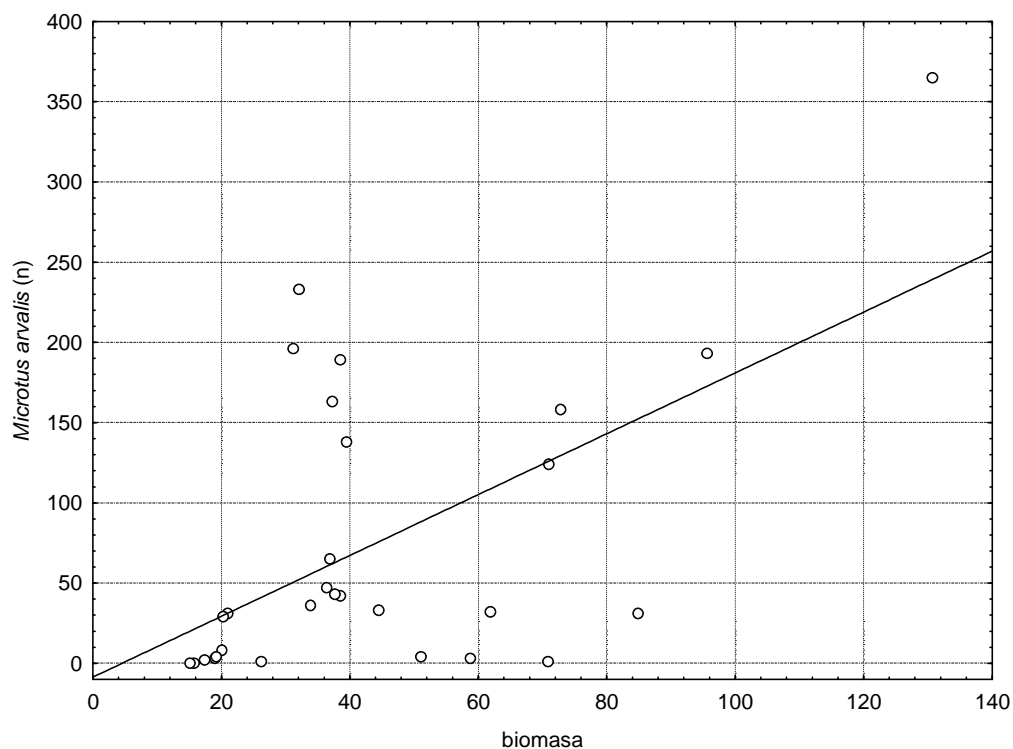
Signifikantní vliv na početnost hraboše mělo období odchyty, jako indikativní se ukázal vliv hmotnosti rostlinné biomasy na ploše (tab. 6). Podzimní odchyty se vyznačovaly výrazně vyšší početností ulovených jedinců než jarní. Odchyty na podzim 2005, pro odchyty na jaře byl typický relativně úzký rozptyl hodnot početnosti (obr. 4.). Počet odchycených hrabošů rostl s hmotností rostlinné biomasy na ploše (obr 5., příloha 4.).

Tab. 6. Vliv proměnných na početnost hraboše polního (GLM), n = 29 odchyťů.

vysvětlená proměnná.	model	vysvětlující proměnná	d.f.	F	β	% vysvětlené variability	P
<i>Microtus</i> -početnost	Poisson	období	25	21.5	-	70,0	< 0,000001
		biomasa	24	3.8	0.5	4,1	0.06418907



Obr. 4. Početnost hrabošů polních v různých obdobích odchyty (a = podzim 2004, n hrabošů = 800; b = jaro 2005, n hrabošů = 323; c = podzim 2005, n hrabošů = 1034; d = jaro 2006, n hrabošů = 16).



Obr. 5. Regrese početnosti odchytených hrabošů polních a hmotnosti rostlinné biomasy na ploše (g sušiny/ 0,25 m²).

III.2.B. Pohlavní aktivita

Signifikantními pro pohlavní aktivitu byl vliv biotopu, období odchyty, a pokryvnosti porostu (tab. 7.). V jarních obdobích odchyty byli hraboši pohlavně aktivnější než v podzimních, nejméně pohlavně aktivní byli hraboši na podzim 2005 (tab. 9.). Podíl pohlavně aktivních jedinců se navíc výrazně lišil podle stanoviště přítomného na ploše (tab. 8.), nejvyšší byl na jetelištích. Mediány pokryvností porostu na odchyťových plochách si jsou blízké, výrazně se ale liší rozsah hodnot pokryvnosti porostu na plochách kde byly odchyteny obě kategorie hrabošů. Pohlavně aktivní hraboši se vyskytovali častěji i na plochách s velmi nízkou pokryvností vegetace (obr. 6.).

Tab. 7. Vliv proměnných na pohlavní aktivitu hraboše (GLM, n = 1933 jedinců).

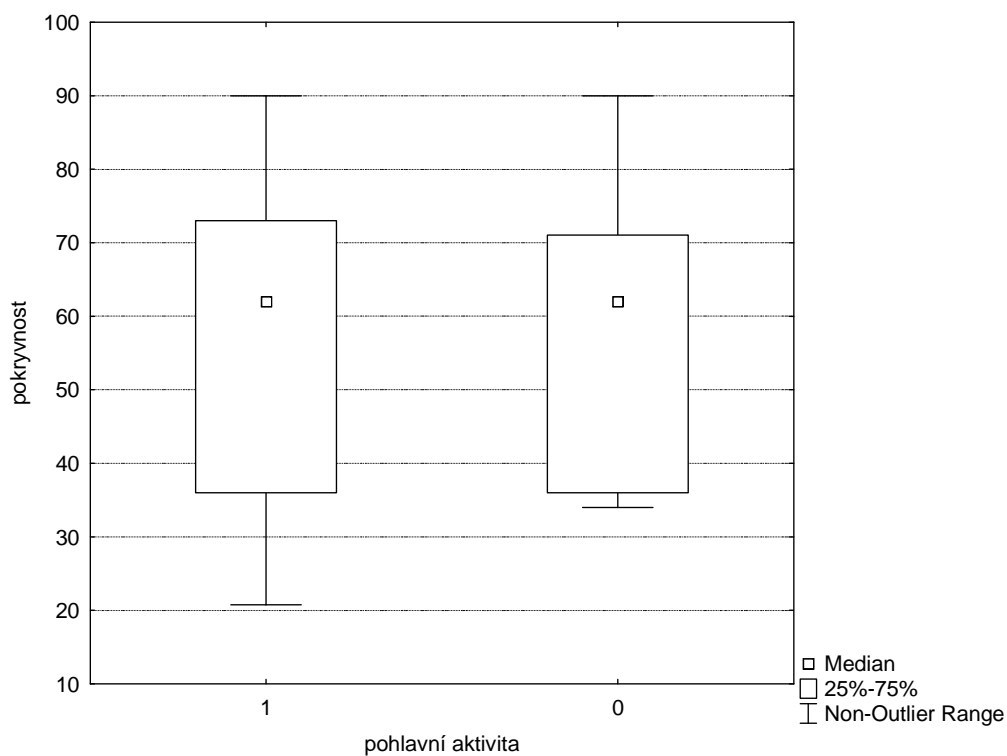
vysvětlená proměnná	model	vysvětlující proměnná	d.f.	F	β	% vysvětlené variability	P
pohlavní aktivita	Binominal	biotop	1930	33,1	-	2,7	< 0,000001
		období	1927	154,2	-	18,8	< 0,000001
		pokryvnost	1926	5,9	-	0,2	0.01481597
					0.8		

Tab. 8. Procento pohlavně aktivních jedinců hraboše polního z celkového počtu hrabošů (n = 2174) odchycených na jednotlivých biotopech.

Biotop	počet jedinců hraboše celkem (n)	podíl pohlavně aktivních (%)
jeteliště	665	63,08
louka	417	35,90
úhor	1092	47,16

Tab. 9. Procento pohlavně aktivních jedinců hraboše polního z celkového počtu hrabošů (n = 2174) ulovených v jednotlivých obdobích odchyty.

období odchyty	počet jedinců hraboše celkem (n)	podíl pohlavně aktivních (%)
podzim 2004	800	51,15
jaro 2005	323	97,40
podzim 2005	1034	31,16
jaro 2006	16	81,25



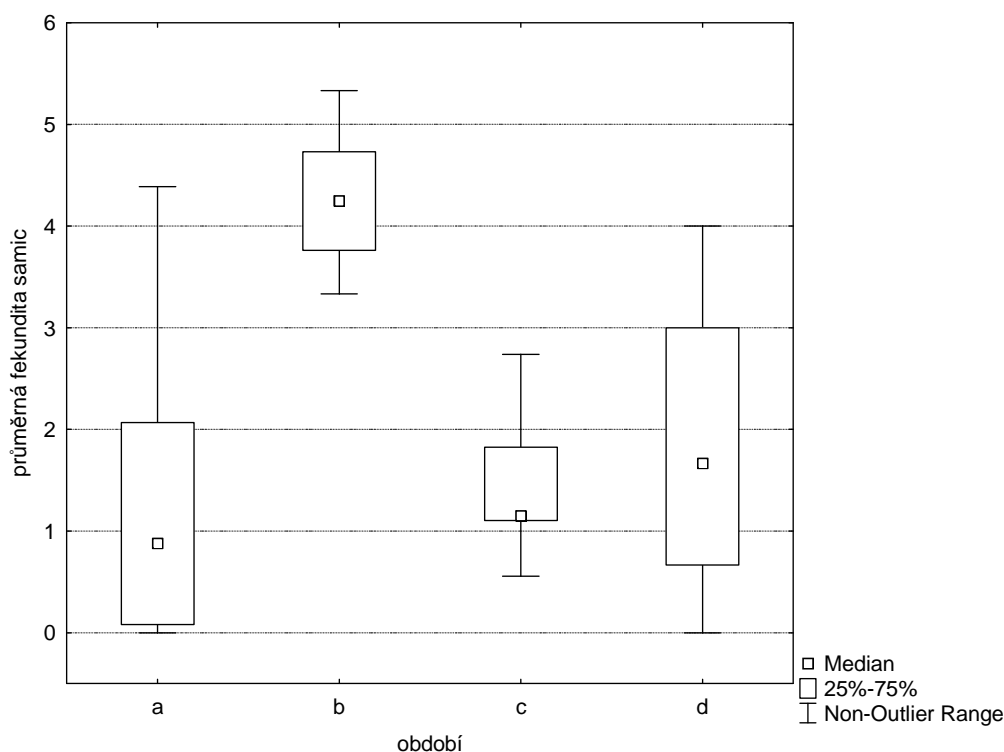
obr 6. Pokryvnost porostu na odchytové ploše (%) a pohlavní aktivita hraboše polního; $n_0 = 1141$; $n_1 = 769$.

III.2.C. Plodnost samic

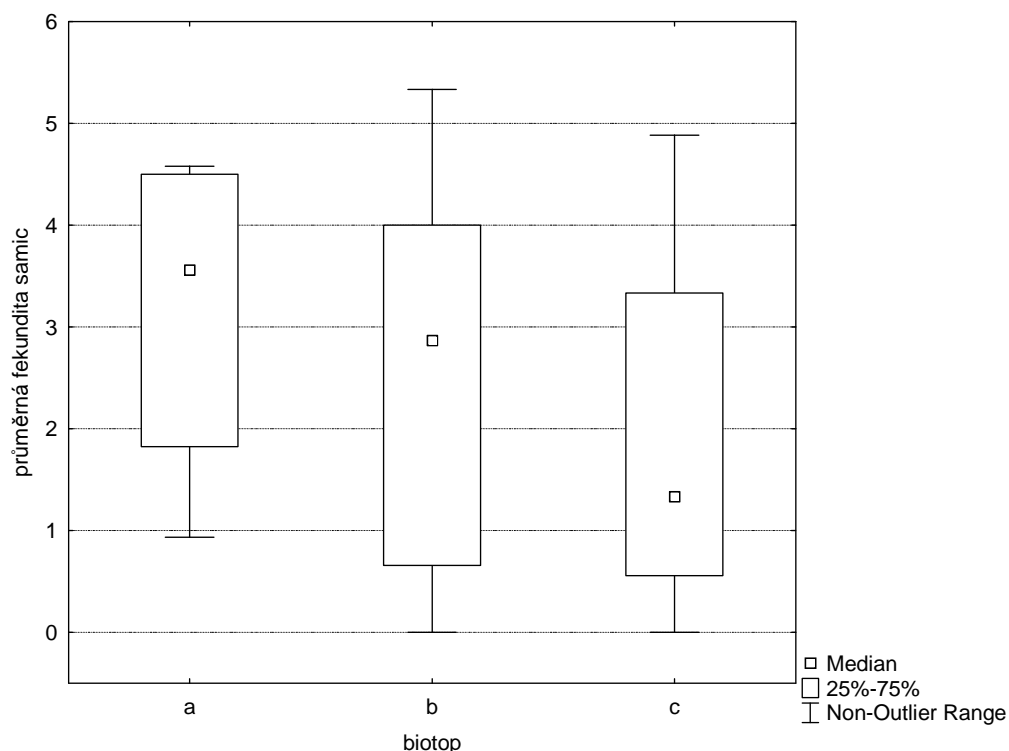
Vliv období na plodnost samic byl signifikantní. Vliv biotopu byl indikativní (tab.10). Test mezi průměrnou fekunditou samic hraboše a obdobím odchyty ukázal výrazné rozdíly mezi jednotlivými obdobími, samice byly plodnější v jarních obdobích, nicméně hodnoty z jara 2006 nejsou výrazně vyšší než hodnoty z podzimních odchyť (obr. 7.). Vztah mezi průměrnou fekunditou samic hraboše polního a biotopem byl pouze indikativní. Nejplodnější byly samice hrabošů na stanovišti "jeteliště", nejméně pak na stanovišti ruderál (obr. 8.).

Tab 10. Vliv proměnných na fekunditu samic hraboše polního (GLM), n = 25 odchyť.

vysvětlená proměnná	model	vysvětlující proměnná	d.f.	F	β	% vysvětlené variability	P
fekundita	Gaussian	období	21	11,8	-	58,7	0.00013988
		biotop	19	2,9	-	9,7	0.07923913



Obr. 7. Vztah mezi průměrnou fekunditou samic hraboše polního a obdobím odchyty. (a = podzim 2004, n samic = 410; b = jaro 2005, n samic = 188; c = podzim 2005, n samic = 463; d = jaro 2006, n samic = 9).



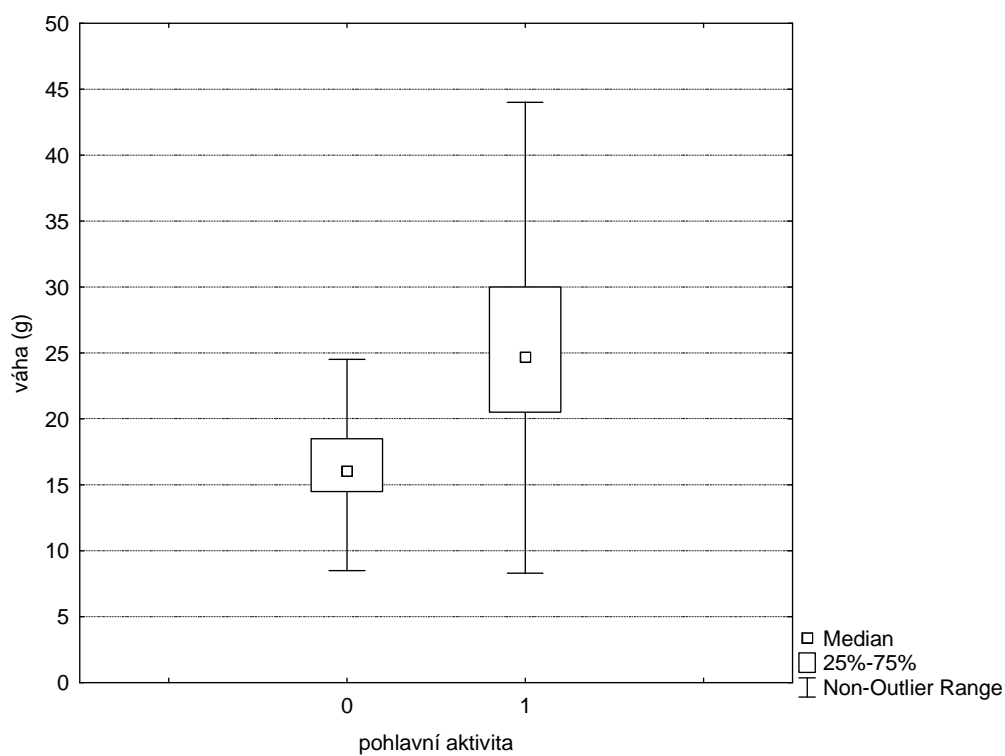
Příloha 8. Vztah mezi průměrnou fekunditou samic hraboše polního a biotopem (a = jeteliště, n samic = 333; b = louka; n samic = 191; c = úhor, n samic = 546).

III.2.D. Hmotnost

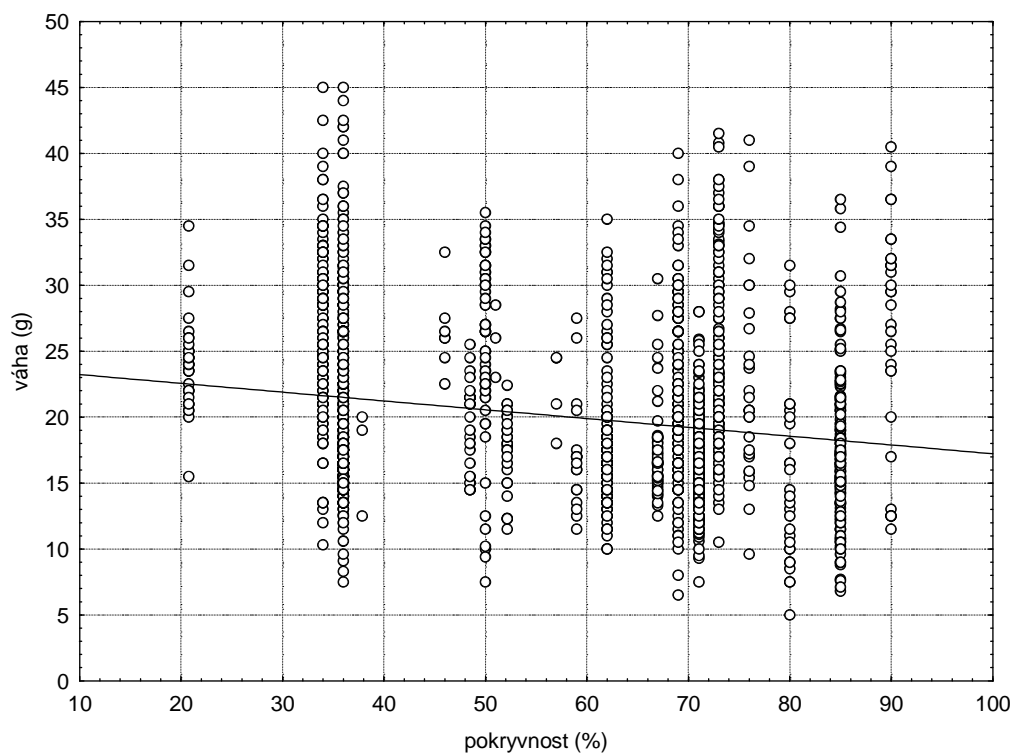
Váha jedinců byla silně pozitivně korelována s délkou těla (LC) jedinců ($r_s = 0,82$, $p < 0,05$). Mezi faktory, které průkazně ovlivňovali variabilitu v hmotnosti patří: pohlavní aktivita, pokryvnost porostu na odchytové ploše, biotop, lokalita a období odchyty (tab. 11). Pohlavně aktivní jedinci hraboše polního ulovení v průběhu odchyť byli prokazatelně těžší (obr. 9.), tento faktor zároveň vysvětlil nejvyšší podíl variability modelu. Hmotnost jedinců měla s rostoucí pokryvností porostu klesající trend (obr. 10.). Vyšší medián a současně také nejvyšší rozptyl hodnot hmotností byl na biotopu "jeteliště" (obr. 11.). Mediány hmotností hrabošů na zbylých stanovištích si byly blízké, ale na úhorech dosahovala hmotnost hrabošů výraznějšího rozdílu mezi maximální a minimální hodnotou. V rámci celého odchyťového období byla hmotnost jedinců z podzimních odchyť nižší než v průběhu jarních (obr. 12.). V průběhu podzimních odchyť bylo také uloveno více lehčích jedinců než v během jarních odchyť. Medián hmotnosti hrabošů odchytených v průběhu jara 2006 byl vyšší než u těch z odchyť podzimních, byl ale také výrazně nižší než u hmotnosti hrabošů z odchyť na jaře 2005, podobně i rozptyl hodnot hmotností byl mnohem užší na jaře 2006 než na jaře 2005. Hmotnost hrabošů na lokalitě "c" měla výrazně užší rozptyl hodnot než na ostatních lokalitách, na lokalitě "a" byl medián hmotností hrabošů vyšší než na lokalitách "b" a "c", kde si byly obě hodnoty blízké. Největší rozdíly mezi minimální a maximální hodnotou byly na lokalitě "a" (obr. 13.).

Tab. 11. Vliv proměnných na hmotnost jedinců hraboše polního (GLM), n = 1843 jedinců

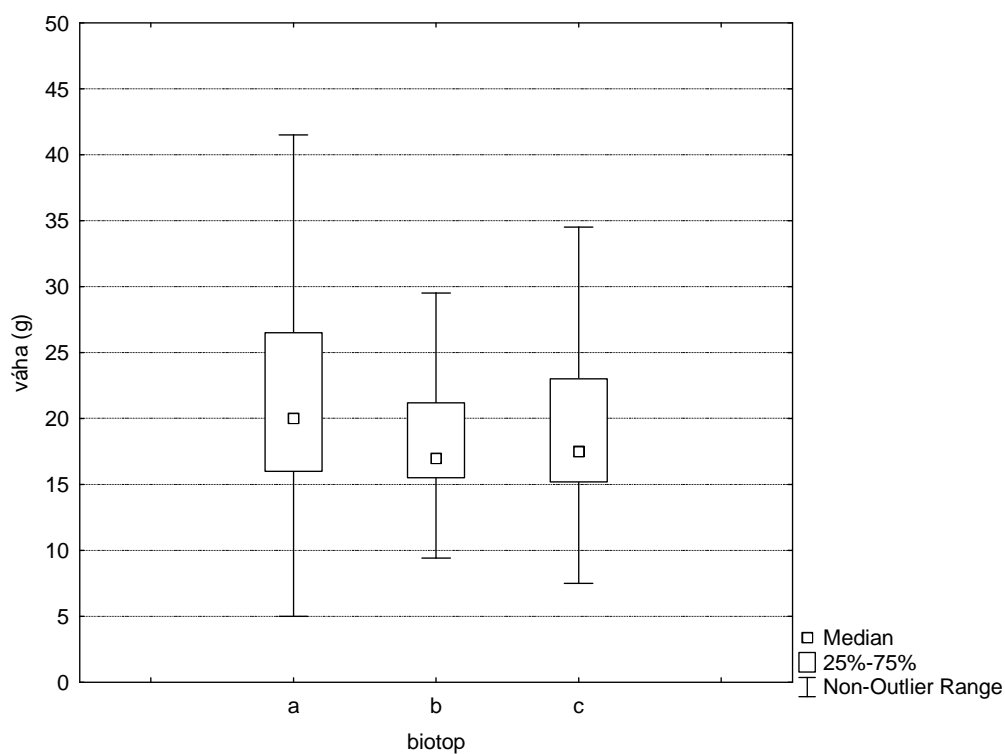
vysvětlená proměnná	model	vysvětlující proměnná	d.f.	F	β	% vysvětlené variability	P
váha	Gaussian	pohlavní aktivita	1841	642,6	-	38,0	< 0,000001
		pokryvnost	1840	66,3	- 0,82	1,9	< 0,000001
		biotop	1838	59,1	-	3,5	< 0,000001
		lokalita	1836	21,8	-	1,3	< 0,000001
		období	1833	10,7	-	0,1	< 0,000001



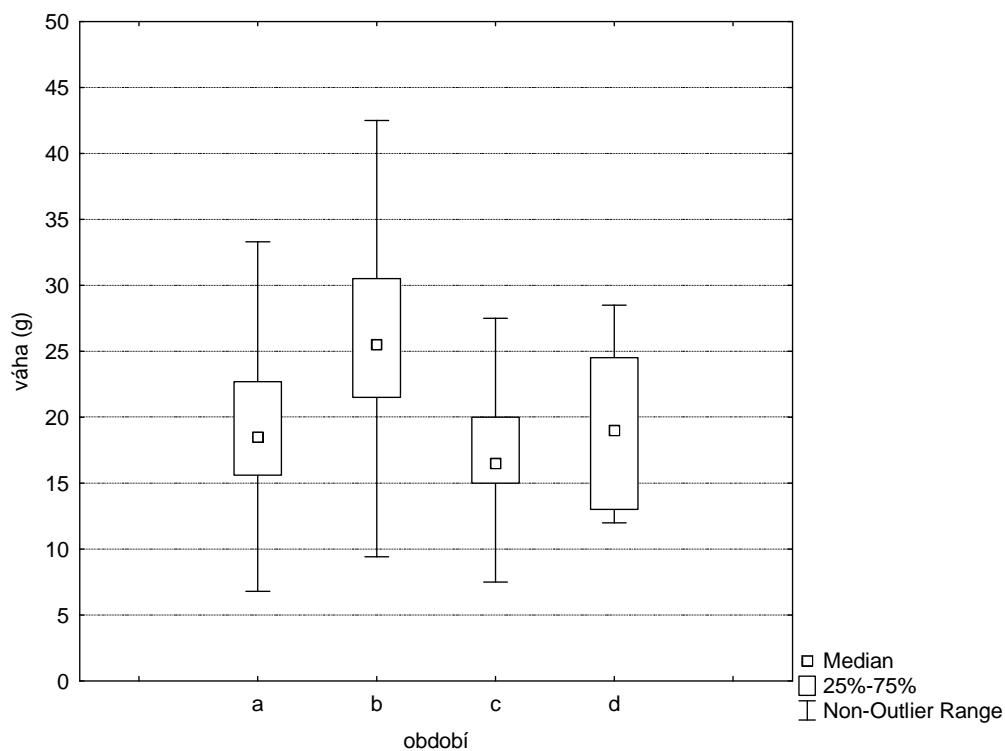
Obr. 9. Vztah hmotnosti (g) a pohlavní aktivity; $n_0 = 1141$; $n_1 = 769$.



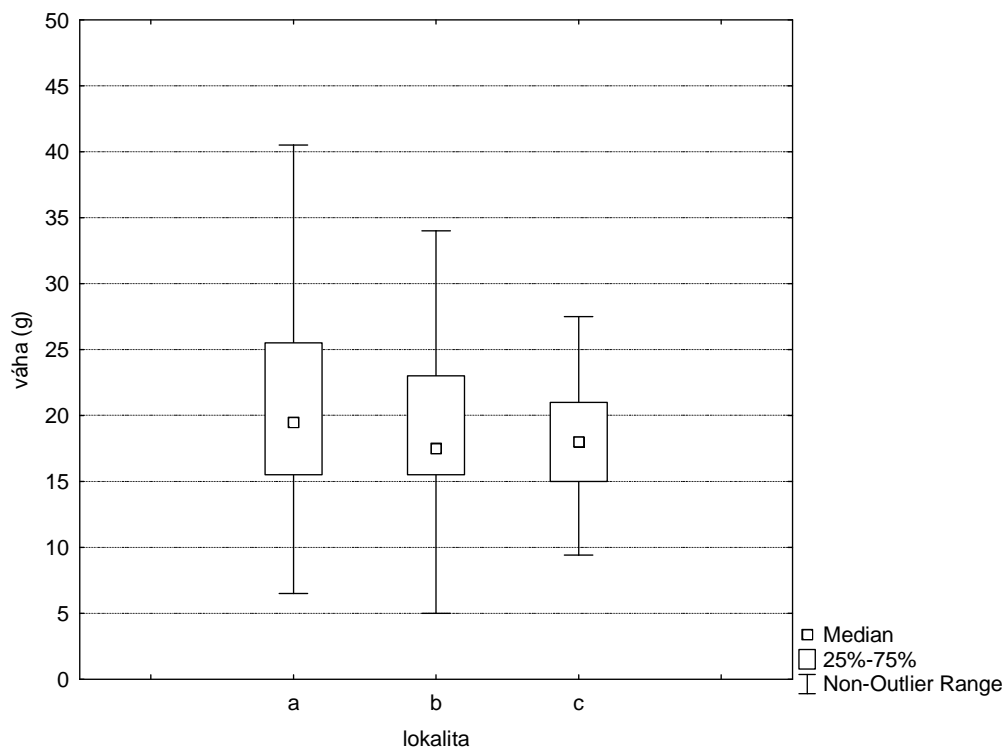
Obr. 10. Vztah hmotnosti (g) jedinců hraboše polního (n = 1840) a průměrné pokryvnosti porostu (%) na ploše (n = 29).



Obr. 11. Vztah hmotnosti (g) jedinců hraboše polního s biotopem. Biotop a = jeteliště (n hrabošů = 665); biotop b = louka (n hrabošů = 417); biotop c = úhor (n hrabošů = 1092).



Obr. 12. Vztah hmotnosti (g) jedinců hraboše polního s obdobím odchyty (a = podzim 2004 (n hrabošů = 800); b = jaro 2005 (n hrabošů = 323); c = podzim 2005 (n hrabošů = 1034); d = jaro 2006 (n hrabošů = 16)).



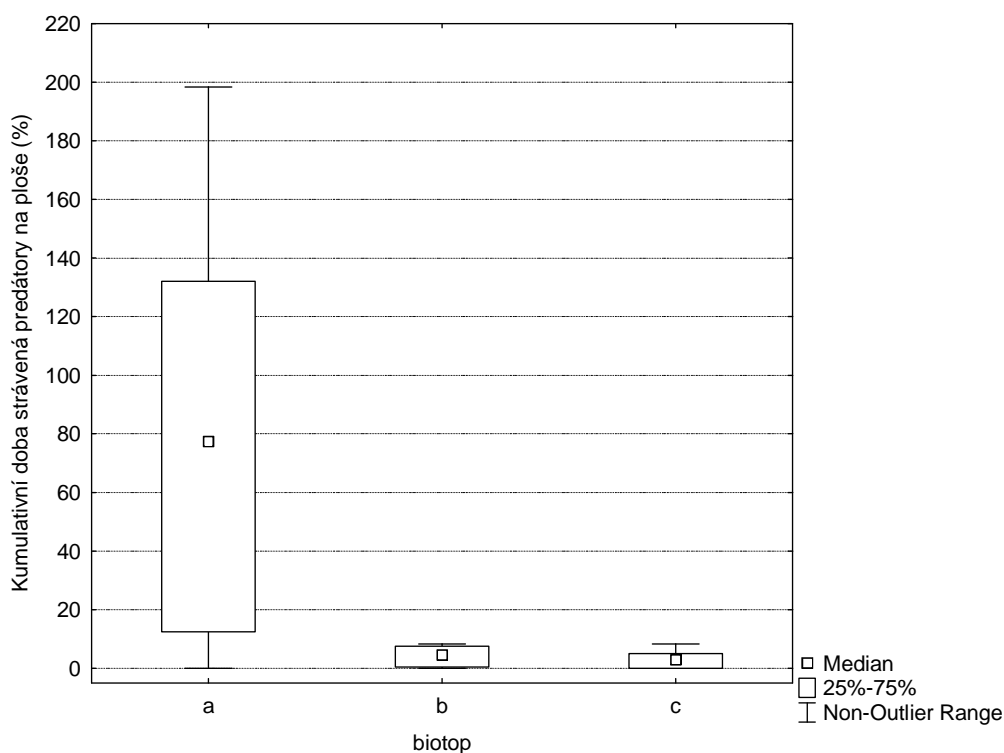
Obr. 13. Vztah hmotnosti (g) jedinců hraboše polního s umístěním odchytné plochy (a = oblast severozápadně od centra Českých Budějovic (n hrabošů = 896); b = oblast severně až severovýchodně od centra Českých Budějovic (n hrabošů = 1167); c = oblast jihovýchodně od centra Českých Budějovic (n hrabošů = 99)).

III.3. Predace

Jednou z možností, jak je možné vyjádřit tlak predace na populace drobných savců, je doba strávená predátorem na lovišti. K dalším analýzám byla použita celková kumulativní doba pro specializované ptačí predátory vzhledem k celkové době strávené pozorovatelem. Jako faktor vysvětlující variabilitu predace na odchyťových plochách se projevil pouze vliv biotopu (tab. 12). Dravci, jejichž převládající kořistí jsou drobní savci (tj. *Falco tinnunculus*, *Buteo buteo*) trávili výrazně více času na biotopu "jeteliště" než na ostatních dvou biotopech dohromady (obr. 14).

Tab. 12. Vliv proměnných na kumulativní dobu strávenou na lovišti predátory (%), GLM, n = 34 h strávených na lovišti pozorovatelem.

vysvětlovaná proměnná	model	vysvětlující proměnná	d.f.	F	β	% vysvětlené variability	P
přítomnosti dravců (%)	Poisson	biotop	29	22,3	-	60,1	< 0,000001



Obr. 14. Kumulativní doba (%) strávená ptačími predátory na jednotlivých biotopech (biotop a = jeteliště; biotop b = louka; biotop c = úhor)

IV. Diskuze

IV.1. Společenstva drobných savců

Společenstva drobných savců podle stanovišť

S intenzivnějším hospodařením na ploše (intenzita hospodaření na sledovaných stanovištích klesla od jeteliště přes louky až k úhorům) i v krajině dochází ke změnám ve složení společenstva (Pena et al. 2003) i změně početnosti jedinců jednoho druhu (Fichet-Calvet et al. 2000).

Hraboš polní (*Microtus arvalis*) je druhem který intenzivní zemědělské hospodaření snáší velice dobře (Delattre et al. 1996, Pena et al. 2003) a s přerušením obdělávání pozemku jeho podíl ve společenstvu klesá (Heroldová et al. 2005). To se týká nejen změny pole na úhor, ale i rozdílů mezi hospodařením na jednom typu stanoviště, jako jsou louky (Pelikán 1982). Tento trend se prokázal také v okolí Českých Budějovic. S méně intenzivním hospodařením by měl být i spojen pokles jeho početnosti (Delattre et al. 1996, Heroldová et al. 2005), to však nebylo pozorováno. Briner et al (2005) také zjistili na neobdělávané ploše relativně vysokou densitu populace hraboše. Patrně se jedná o vliv umístění plochy a její dostupnost pro imigranty z okolních plolí (Pelikán 1986)

Početnost hraboše korelovala s s početností rejska obecného (*Sorex araneus*). Nicméně rejskové se, na rozdíl od hrabošů, vyskytovali především na úhorech. Na loukách jich bylo méně a na jetelištích byl jejich počet zanedbatelný. Přesto ho lze označit za druh schopný rychle osidlovat nová stanoviště (Wijnhoven et al. 2006).

Také další sledované druhy drobných savců se vyskytovaly nejčastěji na úhorech, nicméně myšice (*Apodemus* sp.) byly také velice často zastiženy na ostatních stanovištích. Podle Pena et al. (2003) jsou myšice relativně schopné přežívat i v intenzivněji obhospodařované krajině a alespoň přechodně se vyskytují prakticky na všech stanovištích v krajině (Anděra a Horáček 2005). Pro myšice úhory nepředstavují významné stanoviště (Tattersal et al. 1997), přestože obývají široké spektrum sukcesních stádií nevyužívaných ploch (Bejček 1983). Jejich výskyt na různých stanovištích je také ovlivněn jejich pohyblivostí (Tod et al. 2000, Wijnhoven et al. 2006), kromě toho se u myšic mění využívání jednotlivých stanovišť i v průběhu roku (Tattersal et al. 2001)

Myšky drobné (*Micromys minutus*), rejsci malí (*Sorex minutus*), bělozubky šedé (*Crocidura suaveolens*) a oba rejsci (*Neomys anomalus* a *N. fodiens*) se již mimo úhory vyskytovali pouze ojedinele. Podle Pena et al. (2003) jsou myšky drobné, rejsci malí i rejsci rodu *Neomys* druhy jejichž populace na intenzivní hospodaření reagují negativně.

Úhory bývají pro populace drobných savců bývají považovány za významná stanoviště (Briner et al. 2005, Heroldová et al. 2005) i když ne nutně zcela vyhovující (Tattersal et al. 1997). Na druhé straně, intenzivně obhospodařované plochy, za které mohou být jeteliště považována, jsou z drobných savců vhodné pouze pro hraboše (Pena et al. 2003). Lze říci, že s klesající intenzitou hospodaření stoupá počet druhů i druhová diverzita (Pena et al. 2003, Heroldová et al. 2005). Přítomnost více druhů drobných savců s vyšší diverzitou i ekzitabilitou společenstev drobných savců na úhorech by mohla být také způsobena vyšší heterogenitou těchto stanovišť (Suchomel a Heroldová 2006).

Faktory ovlivňující složení společenstev

Přítomnost a početnost jednotlivých druhů závisela na rozdílných faktorech. Na výšce porostu závisel počet myšic, myšek drobných a rejsků malých. Myšice osidlují především plochy ve stádiích sukcese s vyšším zastoupením druhů s velkými semeny (Tew et al. 2000, Heroldová et al. 2005) tj. s vyšší potravní nabídkou (Tattersal et al. 2001). Ačkoli druhové složení vegetace na plochách nebylo sledováno, lze říci, že na úhorech se takové druhy vyskytují hojněji než na jetelišti (Heroldová et al. 2005). Vysoký porost by také mohl sloužit jako ochrana před predací, a tak ovlivnit atraktivitu plochy (Tattersal et al. 2001).

Myšky drobné v kulturní krajině osidlují především místa s hustou a vysokou vegetací (Surmacki et al. 2005). Jejich výskyt na úhorech by také mohl být, jako granivorního druhu (Anděra a Horáček 2005), ovlivněn i potravní nabídkou.

S výškou porostu byla také spjata početnost rejska malého. To může být způsobeno samotnou malou nebo žádnou intenzitou zásahů na plochách s vyšším porostem, tedy na úhorech, na kterou je citlivý (Pena et al. 2003). Kromě toho rejsek malý také často, pravděpodobně při hledání potravy, po vegetaci šplhá (Anděra a Horáček 2005).

Početnost rejsků obecných a hrabošů polních závisela nejvíce na množství rostlinné biomasy na ploše. Početnost hraboše by mohla rostlinná biomasa ovlivňovat jako potrava (King a Schaffer 2001, Nie a Liu 2005), na počet rejsků obecných i hrabošů polních by pak mohla mít vliv i jako ochrana před predátory (Getz et al. 2005). Vliv na početnost rejsků by mohla mít heterogenita porostu, a tak i mikrobiotopů (Suchomel a Heroldová 2006, Solonen 2006), na plochách s nejvíce biomasou, tj. na úhorech.

Početnost bělozubek na plochách byla ovlivněna výškou vegetace i hmotností rostlinné biomasy, které byly na úhorech z testovaných faktorů nejvyšší. Bělozubka je synantropní druh osidlující nejrůznější člověkem ovlivňovaná stanoviště (Anděra a Horáček 2005), nejčastěji byla zastížena na úhorech, ale byla také ulovena na jetelišti.

Ačkoli oba druhy rodu *Neomys* byly zastíženy na pouze úhorech, jejich počet závisel nejvíce na pokryvnosti vegetace, která byla na úhorech spíše nižší. Přestože osidlují hustě zarostlá místa běžně (Anděra a Horáček 2005), jde většinou o stanoviště kolem drobných vodních toků (Greenwood et al. 2002). Nápadná byla také záporná korelace jejich početnosti vůči počtu rejsků obecných, a to přesto, že jinak se tyto druhy vyskytují na stanovištích spolu (Greenwood et al. 2002) a nejedná se o kompetitory (Churchfield a Rychlik 2006). Interpretovat tento údaj je kvůli nízkému počtu jedinců (2ex *N.a.* a 2ex *N.f.*) nemožné.

Zjištěné rozdíly mezi společenstvy drobných savců mohou tedy být způsobené rozdíly ve vegetaci na jednotlivých plochách (Heroldová et al. 2005). Ta se liší nejen podle stanoviště, ale na úhorech má vliv i stádium sukcese, ve kterém se plocha nachází (Bejček 1983, Heroldová et al. 2005). Vegetace může na složení společenstva drobných savců i početnost jednotlivých druhů působit jako zdroj potravy (Butt 1996, Tew a al. 2000, Heroldová et al. 2005) a/nebo může ovlivňovat predaci (Tattersal et al. 2001, Hämker a Borstel 2003) popřípadě jinak vytvářet méně či více vhodné stanoviště (Corp et al. 1997). V závislosti na hospodaření se také společenstva mohou měnit v průběhu roku (Tattersal et al. 1997) i když pouze jednorázové pokosení porostu sice ovlivní početnost jedinců, ale ne druhové složení (Slade a Crain 2006). Výskyt jednotlivých druhů drobných savců ale také ovlivňují stanoviště na okolních plochách (Pelikán 1986) a způsob hospodaření na nich. Vliv má i kompetice mezi jednotlivými druhy (Eccard a Ylönen 2003, Koivisto et al. 2007).

Dynamika společenstev drobných savců

Drobní savci na všech stanovištích vykazovali vyšší početnost na podzim tj. na konci sezóny rozmnožování (Tkadlec a Zejda 1998b, Tkadlec 2000), než na jaře. Podobný výsledek je zaznamenáván často (např. Pelikán 1986), a jen vyjímečné podmínky vedou k opačnému (Gilg 2002). Výrazné byly také meziroční rozdíly, ty však vzhledem k nízkému počtu odchytů i jedinců u většiny druhů nelze interpretovat.

Druhy, u kterých se v PDA analýze projevil nejsilněji vliv stejných faktorů na početnost, si byli blízké i jejími změnami. Mezidruhová synchronizace populační dynamiky je zmiňována velice často (Huitu et al 2004) a je známa celá řada faktorů, které ji mohou ovlivňovat. Jedním z nich je například dostupnost potravy (Huitu et al 2004), na to by mohla ukazovat podobnost mezi změnami početnosti dvou granivorních druhů, myšky drobné a myšice. Podobně jako u těchto dvou druhů však kolísá i početnost hmyzožravého rejska. Také synchronizace rejska obecného a hraboše polního tomu nenasvědčuje. Synchronizace mezi některými hlodavci a hmyzožravci není ojedinělým jevem (např. Lambin et al 2006), není však ani pravidlem (Huitu et al 2004). Dalším faktorem by mohla být predace (Norrdahl a Korpimaki 1996, Hanski et al. 2001, Huitu et al 2004), nicméně zjištěné výsledky tomu nenasvědčují.

Velice často zmiňovaným faktorem na synchronizaci je také vliv vnějších podmínek spojených s klimatem a počasím (Angerbjörn et al. 2001, Engen a Sæther 2005). Tento synchronizující vliv nemusí ovlivňovat růst početnosti populací, ale pouze propad její početnosti. Tak mohou jednotlivé druhy drobných savců dosáhnout maximálních hodnot v různých letech a ke sjednocení dochází až poklesem počtu jedinců (Huitu et al. 2005).

Všechny druhy u kterých byly změny početnosti sledovány vykazovaly minimální početnost na jaře 2006, a ke sjednocení tedy mohlo dojít během zimy 2005/2006. Během tohoto období ležela sněhová pokrývka výrazně déle a také počet dní s teplotním minimem pod 0°C byl vyšší než v předcházející zimě 2004/2005. Teploty i sněhová pokrývka přitom mohou tuto synchronizaci ovlivňovat.

Rozdíly byly zaznamenány mezi synchronizací hraboše polního a rejska obecného v porovnání se synchronizací myšic, myšky drobné a rejska malého. Rozdíl byl především v propadu populace po zimě 2004/2005 a rozdílné době maximální početnosti. Podle Bengtsona et al. (1989) má na počty myšic velmi výrazný vliv počasí, zejména minimální teploty v zimě, ale i vlhkost a vítr. Pravděpodobnou příčinou by mohl být jejich způsob života, při kterém se pohybují velice málo pod zemí a naopak často šplhají po rostlinách (Sekijima 2001). Podobnou ekologii má i myška drobná. Rejssek malý je ve srovnání s rejskem obecným také pohyblivější, kromě toho také často šplhá po vegetaci. (Anděra a Horáček 2005). Zbylé dva hodnocené druhy, hraboš a rejssek obecný, se oproti tomu pohybují více po povrchu i pod povrchem země. Je tedy možné, že na pokles početnosti populací myšice, myšky drobné a rejska malého měli vliv podmínky v průběhu zimy 2004/2005, které hraboše a rejska obecného tak silně neovlivnily. Na synchronizaci početností myšic a myšek drobných by mohla mít vliv i produkce semen (Bjornstad et al. 1999, Schnurr et al 2002).

Protože však k rozpoznání faktorů ovlivňujících populační dynamiku, nejen na její mezidruhovou synchronizaci, je třeba delší řada odchytů (Korpimaki a Krebs 1996), nelze zjištěné skutečnosti považovat za prokazatelné. Změny ve složení společenstev drobných savců a početnostu jednotlivých druhů také mohly být spojené např. se sukcesí vegetace na úhorech (Bejček et al. 1983, Huntly a Inouye 1987, Heroldová et al. 2005).

IV.2. Vlivy na početnost, hmotnost a reprodukci hraboše polního

Početnost

V GLM analýze početnosti hrabošů se jako indikativní projevil pouze vliv množství rostlinné biomasy na ploše, ale vliv dalších vlastností porostu na ploše, plochy nebo jejího umístění se neprojevil.

Ačkoliv se lze setkat se synchronizováním populační dynamiky hlodavců na vzdálenosti desítek až stovek kilometrů (Sundel et al. 2004), dynamika drobných savců se může lišit také na velice krátké vzdálenosti (Bowman et al. 2000). Vzdálenost mezi odchytovými plochami byla nejvýše 9,3 km, sledovaný areál tedy nebyl příliš rozlehlý, nicméně se mezi jednotlivými plochami nacházela rozsáhlá území hraboši neosidlovaná: zastavěná území (Delattre et al. 1996), či množství potencionálních migračních bariér: vodní plochy a toky, a také rychlostní komunikace (Gerlach a Musoff 2000). Lze tedy předpokládat že nepřítomnost vlivu umístění plochy na početnost hraboše nebyla způsobena migrací jedinců mezi jednotlivými lokalitami (Butet a Pillat 1999). Ani predace nemohla, vzhledem ke svému asymetrickému rozložení, synchronizaci způsobit. Predace ze strany ptáků sice bývá často označována jako synchronizující faktor populační dynamiky drobných savců s přímým vlivem na jejich početnost (Korpimaki a Krebs 1996), nicméně tato hypotéza nebývá vždy považována za platnou (Petty et al. 2000). Podobnost početností na lokalitách by mohla být způsobena podobností způsobu a intenzity jejich využívání (Tkadlec a Zejda 1998a), nebo kompozicí krajiny (Huitu et al. 2003b), nebo působením nějakého vnějšího faktoru spojeného s klimatem (Angerbjorn et al. 2001, Engen a Saether 2005), popřípadě kombinací více těchto faktorů (např. Huitu et al. 2005).

Pozitivní vztah mezi biomasou a počtem hrabošů na ploše je možné vysvětlit jednak vyšším počtem hrabošů na podzim spolu s větší hmotností rostlinné biomasy v tomto období a také vysokým počtem hrabošů na úhorech kde bylo rostlinné biomasy nejvíce.

Relativní počet hrabošů na ploše byl nejvyšší na biotopu "úhor", na rozdíl od Heroldové et al. (2005), kteří konstatují na úhorech nižší početnost, než ve vojtěškovišti. Zatímco na jetelištích a loukách docházelo po zimě k vymizení populace, na úhorech se udržela vždy. To by mohlo znamenat, že úhory představují pro hraboše stanoviště, v porovnání s ostatními sledovanými biotopy, nejvhodnější pro přezimování. Relativní početnost hrabošů na loukách v období "jaro 2006" může být ovlivněna také blízkostí úhorek na ploše "Na Škardě", kde odchycení jedinci, představující 57% hrabošů odchycených v tomto období na loukách, byli uloveni ve vzdálenosti cca 20 m od okraje plochy sousedící s neobdělávaným úhorem.

Vyšší počet hrabošů na úhorech v jarním období by mohl být způsoben větším množstvím rostlinné biomasy v zimě (Huitu et al. 2003a; Stenseth et al. 2002), která by pozitivně ovlivnila pravděpodobnost přezimování hrabošů. Nicméně Heroldová et al. (2005) z rozměrů hrabošů vyvozuje, že se vojtěškové pole po opuštění pro herbivorní druhy drobných savců stávají velice rychle nevhodným stanovištěm. Také podle dat získaných pro tuto práci dosahovaly hraboši nižší váhy než na jetelištích. Na úhorech je značná část rostlinné biomasy mimo dosah hrabošů. Ve výšce 25 a více cm nad zemí se na úhorech nacházelo 33,26% rostlinné biomasy. Nuričně „hodnotné“ rostliny (*Trifolium* sp., Šantrůček et al. 2001) byly typické pro stanoviště "jeteliště", kde byly dostupné i přes zimu. Domnívám se, že zde rostlinná biomasa měla pro přezimující hraboše jiný význam. Hambeck et al. (2002) tvrdí, že pro úspěšné přezimování je důležitější výška vegetace jako ochrana před predací, než kvalita rostlin. Podle Solonena (2006) se úspěšnost přezimování drobných odlišuje podle stanoviště a závisí na jeho struktuře – nejvyšší je na heterogenních stanovištích, nejnižší na otevřených

polích. Biomasa na úhorech by tedy mohla působit jako faktor ovlivňující dopad zimního období na populaci hraboše.

Nejvíce se však početnost hraboše měnila v závislosti na období odchyty. Rozdílly se projevíly jak mezi jarními odchyty, tak mezi jednotlivými lety. Početnost hraboše byla výrazně vyšší během podzimních odchytů než jarních, což by měl být důsledek vyššího počtu jedinců v populaci po skončení období rozmnožování (Tkadlec 2000) a zimní mortality hrabošů (Hansen et al. 1999).

Meziroční rozdílly v početnosti by sice mohli být projevem cylické populace (Kendal et al. 1998), nicméně to z dat získaných v krátkém časovém období nelze vyvozovat.

Hmotnost

Nejvíce variability hmotnosti hrabošů vysvětlil rozdíl mezi pohlavně aktivními a neaktivními jedinci což lze považovat za rozdíl v hmotnosti mezi adultními a juvenilními/subadultními jedinci (např. Ozgul et al. 2004). Významně se na variabilitě hmotnosti také podílel vliv biotopu. Nejtěžší byli hraboši na jetelištích. Podobně zaznamenala vyšší váhu u hrabošů ve vojtěšce než na úhoru také Heroldová et al. (2005). Rozdíl bývá i v hmotnosti hrabošů mezi stanovišti mnohem podobnějšími, jako jsou kosené a nekosené louky (Pelikán 1982). Tyto rozdílly jsou pravděpodobně způsobené kvalitou potravy (Ylonnen a Eckcard 2004). Velikost samic přitom ovlivňuje natalitu a tak i rychlost růstu populace (Heroldová et al. 2005).

Na hmotnost hrabošů se projevil vliv lokality, je však možné, že tento výsledek je důsledkem absence stanoviště "jeteliště" na lokalitě "jihovýchod". Regionální rozdílly v hmotnosti hrabošů se projevují například pokud jsou místní populace v jiné fázi populačního cyklu (Inchausti a Ginsburg 1998), to však zaznamenáno nebylo.

Hmotnost hrabošů s rostoucí pokryvností klesla. To však může být důsledkem vyššího počtu mladých jedinců na podzim, kdy zároveň byla vegetace vzrostlejší.

Vliv na hmotnost hrabošů mělo i období odchyty. Ačkoli by to mohlo souviset s rozdílly v hmotnosti a velikosti jedinců v různých fázích populačního cyklu (Bentonen et al 2001, Eskelinen 2004), je interpretování takových údajů vzhledem k počtu provedených odchytů nemožné. Rozdílly mezi oběma jary by také mohly souviset s rozdílným množstvím dostupné potravy v zimě (Potapov et al 2004). Dostupnost potravy pro hraboše by se totiž měla s délkou zimního období zhoršovat (Korslund a Steen 2006).

Reprodukce

V pohlavní aktivitě hrabošů byl také rozdíl mezi biotopy. Zatímco na jetelištích bylo pohlavně aktivních 63,08 % jedinců, na úhorech to bylo 47,16 % jedinců, a na loukách již jen 35,9% jedinců. Nižší podíl pohlavně aktivních jedinců na úhorech je možné vysvětlit vyšším podílem migrujících subadultních jedinců (Gliwitz 1990, Smith a Batzli 2006). Rozdílly v podílu pohlavně aktivních jedinců mezi stanovišti mohou také souviset s ovlivněním délky období rozmnožování kvalitou potravy (Heroldová et al. 2004), která by měla být na sledovaných plochách nejvyšší na jetelištích (Šantrůček et al 2001).

Ze sledovaných vlastností porostů na odchytových plochách se projevil pouze vliv pokryvnosti. Podle tohoto výsledku by se na plochách s nejnižší pokryvností (tj. právě na úhorech) měla vyskytovat především zvířata pohlavně aktivní. Tato korelace ale může být i spojena s nižší pokryvností porostu na jaře a zároveň vyšším podílem pohlavně aktivních zvířat na jaře. Vysvětlit vztah mezi pokryvností porostu a pohlavní aktivitou hrabošů by bylo možné i vyšším podílem mladých jedinců na podzim, kdy má i vegetace na plochách vyšší pokryvnost. Nižší podíl pohlavně aktivních jedinců na

loukách (ve srovnání s úhory) lze vysvětlit jejich relativně nízkou početností na loukách v jarním období, kdy byl podíl pohlavně aktivních jedinců v populaci nejvyšší.

Jako indikativní se v GML analýze fekundy hrabošů projevil vliv biotopu. Nejplodnější byly samice na jetelištích a loukách, kde bylo také nejvyšší zastoupení pohlavně aktivních jedinců, výrazně nejmenší fekundita byla zaznamenána u samic na úhorech.

Plodnost samic je ovlivněna jejich velikostí (Heroldová et al. 2005), je ale také možné, že na plodnost samic mají vliv některé z nutričních složek v rostlinách. Jetele *Trifolium* sp., dominantní na biotopech "jeteliště", jsou pěstované jako pícniny právě pro své nutriční vlastnosti, především vysoký obsah bílkovin a relativně nízký podíl vláknité složky. Kosené louky také slouží jako zdroj, i když méně kvalitní, píce (Šantrůček et al. 2001). Přestože Getz et al. (2006) tvrdí, že potravní zdroje hrají pro dynamiku populací hraboše pouze nevýznamnou roli, Butet (1996) našel spojitost mezi zvýšeným podílem dusíkatých látek a nižším podílem vláknitých složek v rostlinách a nárůstem počtu jedinců hraboše v populaci. Podle Agrella et al. (1995) má nutriční kvalita rostlin silný vliv na rozmnožování jedinců. Podobně se Ylonen a Eccard (2004) domnívají že počet mláďat ve vrhu souvisí s kvalitou potravy. Také Heroldová et al. (2005) uvádějí větší fluktuace i celkovou vyšší početnost hraboše ve vojtěšce než na úhorech. To by mohlo mít souvislost s rozdílnou fekunditou samic hraboše na obou stanovištích, způsobenou právě kvalitou potravy hrabošů.

Pohlavní aktivita hrabošů i fekundita samic byla nejvíce ovlivněna obdobím odchytu. Velké rozdíly byli mezi podzimními a jarními odchty i mezi oběma jary. Sezónní rozdíly souvisí nejspíše s vyšším počtem mladých, nepohlavně aktivních, jedinců na podzim (Tkadlec a Zejda 1998). Meziroční rozdíly, které by mohly být projevem cyklické populace (Oli a Dobson 2001), však pro krátký časový úsek zberu dat nelze interpretovat.

IV.3. Predace

U káně lesní (*Buteo buteo*) mohou představovat drobní savci až 90,6 % kořisti (Voříšek et al. 1997), u poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) představují až 95,1% kořisti (Riegert et al. in press). Doba strávená dravci na plochách se výrazně lišila mezi jednotlivými biotopy, nejvíce času dravci strávili na biotopu "jeteliště". Početnost drobných savců, výška porostu, jeho pokryvnost ani množství rostlinné biomasy s predací nekorelovaly, ačkoli například pokryvnost porostu by, podle Getze et al. (2005), měla mít vliv na dostupnost drobných savců pro predátory a ovlivňovat tedy atraktivitu plochy pro dravce. Dostupnost kořisti, vyjádřená nejen výškou, ale i hustotou a heterogenitou porostu, by navíc podle Hämker a Borstela (2003) měla být pro přítomnost dravců významnější než její početnost, žádný podobný vztah však zaznamenán nebyl. Protože tedy nic nevysvětluje, proč by měli být jeteliště preferovanějším lovištěm, a také Riegert et al. (in press) nenašli u poštolek v okolí Českých Budějovic preference loviště podle biotopu na ploše, domnívám se, že výsledek je ovlivněn vzdáleností ploch od hnízdišť, která však nebyla do analýzy zahrnuta.

Podle Norrdahla et al. (2004) má predace ptáky přímý vliv na početnost drobných savců, tento vliv však nebyl v okolí Českých Budějovic pozorován. Nicméně, podle van Wijngaardena a Bruijinsa (1961) dopad predace na početnost drobných savců může kolísat od absence jakéhokoli vlivu až po úplné odstranění populace kořisti.

Podle Korpimäkiho a Krebse (1996) je považován za nutný k destabilizaci populace kořisti a ke vzniku populačních cyklů opožděný vliv predace na její početnost. Tento opožděný vliv by mohla mít i predace ze strany ptáků (Norrdahl a Korpimäki 2002). Vzhledem k počtu odchytů však nebylo možné tuto hypotézu testovat.

Z analýz dále vyplývá, že predace ze strany dravců nemá vliv na tělesnou velikost (LC) a hmotnost hrabošů. Totéž zjistili Norrdahl et al. (2004). Vliv predace na pohlavní aktivitu nebyl zjištěn, což je také v souladu s literaturou (Klemola et al. 1998).

IV.4. Shrnutí diskuze

Složení společenstev drobných savců je ovlivněno strukturou vegetace a způsobem hospodaření na ploše (Heroldová et al. 2005). Přítomnost více druhů drobných savců s vyšší diverzitou i eqitabilitou společenstev drobných savců na úhorech je nejspíše způsobena vyšší heterogenitou těchto stanovišť (Suchomel a Heroldová 2006). Naopak intenzivně obhospodařovaná jeteliště osidluje především hraboš polní (*Microtus arvalis*) (Pena et al. 2003). Přesto úhory nepředstavují, alespon pro některé druhy, zcela vyhovující stanoviště (Tattersal et al. 1997).

Faktorem, který pravděpodobně způsobuje synchronizaci změn početnosti mezi druhy i mezi lokalitami je nejspíše vliv vnějších podmínek spojených s klimatem a počasím (Angerbjörn et al. 2001, Engen a Sæther 2005). Tento faktor způsobuje propad početnosti drobných savců (Huitu et al. 2005). Predace ptáky populace drobných savců na sledovaném území významě neovlivňovala. Pro hraboše mají úhory při poklesu početnosti jedinců v populaci význam jako zimní refugia s vhodnějšími podmínkami pro přezimování než méně chráněné plochy (Solonen 2006). Ačkoli tedy pro hraboše představují suboptimální biotop (Heroldová 2005), mají tyto plochy význam pro udržení populace hraboše polního v krajině. Zdrojové populace hraboše se ale nacházejí na jetelištích, tj. plochách s dostatkem kvalitní potravy (Agrell et al. 1995), odkud pak migrují mladí jedinci (Smith a Batzli 2006) na plochy obývané populací s nižší natalitou (Gliwitz 1990).

V. Závěr

I.

Na všech sledovaných stanovištích byl nejpočetnějším druhem hraboš polní (*Microtus arvalis*). Nejvyšší počet druhů s nejvyšší druhovou diverzitou se vyskytoval na úhorech. Jako faktory ovlivňující přítomnost a početnost jednotlivých druhů ve společenstvech drobných savců na jednotlivých plochách se projevila pokryvnost a výška porostu. Množství rostlinné biomasy se ukázalo jako další možný faktor. Na počet druhů má vliv pravděpodobně heterogenita stanoviště. Celkové složení společenstev drobných savců do značné míry závisí na způsobu hospodaření na ploše a v jejím okolí.

II.

Nejvýraznější variabilita v početnosti a reprodukci hraboše polního (*Microtus arvalis*) na sledovaných plochách byla způsobena sezónními a meziročními rozdíly. Hmotnost se nejvíce lišila mezi adultními a subadultními jedinci. Vliv na početnost a hmotnost hrabošů měla také struktura vegetace na ploše. Hmotnost a rozmnožování hrabošů byly nejspíše ovlivňovány kvalitou dostupné potravy.

III.

Nebyly nalezeny žádné významné rozdíly mezi populacemi hraboše polního (*Microtus arvalis*) na jednotlivých lokalitách. Význam jednotlivých stanovišť se pro populaci hraboše lišil v průběhu roku. Jeteliště byla v průběhu vegetační sezóny zdrojovými plochami a úhory se naopak projevily jako suboptimální biotop. Během zimy docházelo na jetelištích a loukách k prudkému poklesu početností hraboše, někdy až k úplnému vymizení. Na úhorech však vždy alespoň několik jedinců zimu přežilo. Úhory tedy mohou být refugii hraboše polního v zemědělské krajině.

IV.

Ve sledovaném období nebyl v okolí Českých Budějovic zjištěn žádný prokazatelný vliv predace na populace drobných savců. Intenzita predace nezávisela na žádném ze sledovaných faktorů, projevil se pouze vliv vzdálenosti od hnízdiště.

VI. Citovaná literatura

- Aanes, R., Sæther, B.-E., Smith, F., M., Cooper, E., J., Wookey, P., A. & Øritsland N., A. 2002: The Arctic Oscillation predicts effects of climate change in two trophic levels in a high-arctic. *Ecosystem Ecology Letters* 5: 445–453.
- Abrams, P., A. & Matsuda, M. 2003: Population dynamical consequences of reduced predator switching at low total prey densities. *Popul. Ecol.* 45:175–185.
- Agrell, J., Erlinge, S., Nelson, J., Nilsson, C. & Persson, I. 1995: Delayed density dependence in a small-rodent population. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 262: 65–70.
- Agrell, J., Erlinge, S., Nelson, J. & Sandell, M. 1996: Shifting spacing behavior of male field voles (*Microtus agrestis*) over the reproductive season. *Ann. Zool. Fennici* 33: 243-248.
- Anděra, M. & Beneš, B. 2001: Atlas rozšíření savců v České republice – Předběžná verze IV. Hlodavci (*Rodentia*) – část 1. Křečkovití (*Cricetidae*), hrabošovití (*Arvicolidae*), plchovití (*Gliridae*). Národní muzeum, Praha. 156 str.
- Anděra, M. & Horáček, I. 2005: Poznáváme naše savce, 2. přepracované vydání, Sobotáles Praha, 328 str.
- Andersson, M. & Erlinge, S. 1977: Influence of predation on rodent populations, *Oikos* 29: 591- 597. In: Sundell J. 2002: Vole population dynamics: experiments on predation, Academic dissertation, Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland. 153pp.
- Andersson, M. & Johansson, S. 1986: Rodent cycles in relation to food resources on an alpine heath. *Oikos* 46: 93-106.: Korpimäki, E., Krebs, C., J., 1996: Predation and Population Cycles of Small Mammals. A reassessment of the predation hypothesis, *BioScience* 46 10: 754 – 764.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M. & Lundberg, H. 2001: Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia. *Ecography* 24: 298–308.
- Anderson, R., M. & May, R., M. 1980: Infectious diseases and population cycles of forest insects. *Science* 210: 658–661.: in Berryman A., 2002: Population cycles – The Case for Trophic interactions, Oxford University Press. 28pp.
- Anderassen, H. & Ims, R., A. 1998: The effects of experimental habitat destruction and patch isolation on space use and fitness parameters in female root vole *Microtus oeconomus*, *Jurnal of Animal Ecology* 67: 941-952.
- Banks, P., B. & Powell, F. 2004: Does maternal condition or predation risk influence small mammal population dynamics? *Oikos* 106: 176 - 184.

Banks, P. B., Norrdahl, K., Nordström, M. & Korpimäki, E 2004: Dynamic impacts of feral mink predation on vole metapopulations in the outer archipelago of the Baltic Sea. *Oikos* 105: 79 - 88.

Batzli, G. 1992: Dynamics of small mammal populations. In: McCullough, D. and Barnett, R. (eds.), *Wildlife 2001: populations*. Elsevier, pp. 831-849. in: Sundell J., 2002, *Vole population dynamics: experiments on predation*, Academic dissertation, Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland. 42 pp

Batzli, G., O. 1998: Can seasonal changes in density dependence drive population cycles? *Tree*. 14:129–131.

Bayne, E., M. & Hobson K., A. 1998: The effects of habitat fragmentation by forestry and agriculture on the abundance of small mammals in the southern boreal mixedwood forest. *Can. J. Zool.* 76: 62.69.

Bejček, V. 1983: Sukcese a produktivita drobných savců na výsypkách v Mostecké pánvi., *Studie ČSAV 1983/24*, Praha: Academia, 1. vyd, 70 s.

Bengtson, S.-A., Nilsson, A. & Rundgren, S. 1989: Population structure and dynamics of wood mouse *Apodemus sylvaticus* in Iceland. *Ecography* 12 (4): 351–368.

Benton, T., G., Ranta, E., Kaitala, V. & Beckerman, A., P. 2001: Maternal effects and the stability of population dynamics in noisy environments, *Journal of Animal Ecology* 70: 590–599.

Benz, G. 1974: Negative Rückkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie syklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Larchensicklers, *Zeiraphera diniana* (Guenee) (Lep. Tortricidae). *Z. Angew. Entomol.* 76: 31–49. In: Berryman A. 2002: *Population cycles – The Case for Trophic Interactions*, Oxford University Press. 28pp.

Berryman, A. 2002: *Population cycles – The Case for Trophic Interactions*, Oxford University Press. 28 pp.

Berryman, A. 2002: Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence, *Oikos* 99 (93) : 600-606.

Birney, E., C., Grant, W., E. & Baird, D., D. 1976: Importance of vegetative cover to cycles of *Microtus* populations, *Ecology* 57: 1043-1051.

Bjørnstad, O., N. & Hansen, T. 1994: Individual variation and population dynamics. *Oikos* 69:167-171.

Bjørnstad, O., N. 2001: Chitty cycles – at last! *Trends in Ecology et Evolution* 16 (2): 72.

Bjørnstad, O., N., Champely, S., Stenseth, N., C. & Saitoh, T. 1996: Cyclicity and stability of grey-sided voles *Clethrionomys rufocanus*, of Hokkaido: Spectral and principal components analyse. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, vol. 351, p. 867-875.

- Bjørnstad, O., N., Ims, R., A. & Lambin, X. 1999: Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Tree* 14: 427-432.
- Bjornstad, O., N., Falck, W. & Stenseth, N., C. 1995: A geografic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modeling approach. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 262, 127-133.
- Bjørnstad, O., N., Stenseth, N., C., Saitoh, T. & Lingjærde, O., C. 1998: Mapping the Regional Transition to Cyclicity in *Clethrionomys rufocanus*: Spectral Densities and Functional Data Analysis, *Researches on Population Ecology*. 40: 77-84.
- Bjornstad, O., N., Sait, S., M., Stenseth, N., C., Thompson, D., J. & Begon, M. 2001: The impact of specialized enemies on the dimensionality of host dynamics. *Nature* 409: 1001-1006.
- Bodenheimer, F. 1938: *Problems of animal ecology*. Oxford University Press, London: in Berryman A., 2002, *Population cycles – The Case for Trophic Interactions*, Oxford University Press. 28pp.
- Braak, C., J., F. & Šmilauer, P. 1998: CANOCO release 4. Reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- Briner, T., Nentwig, W. & Airoldi, J.-P. 2005: Habitat quality of wildflower strips for common voles (*Microtus arvalis*) and its relevance for agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105: 173–179.
- Bryja, J., Nesvadbová, J., Heroldová, M., Jánová, E., Losík, J., Trebatická, L. & Tkadlec, E. 2005: Common vole (*Microtus arvalis*) population sex ratio: biases and process variation. *Can. J. Zool.* 83: 1391–1399.
- Buechner, M. 1989: Are small-scale landscape features important factors for field studies of small mammal dispersal sinks? *Landscape Ecology* 3: 191-199.
- Butet, A. 1996: Does food quality drive cycle in *Microtus arvalis*? Study on French atlantic marsh population, *Proceedings of the I. European Congress of Mammalogy*, Museu Bocage, Lisboa:177-188.
- Butet, A. & Paillat, G. 1999: Small mammals in agricultural landscapes of Brittany (western France). Pages 59-65, In : Jacobsen, C.H., Thenail, C. & Nilsson, K. (eds) 1999: *Agrarian landscapes with linear features: An exchange of Interdisciplinary Research Experiences between France and Denmark*. Proceedings of a French/Danish Research Seminar in Rennes, 2-5 May 1998. Proceedings no 3-1999. Danish Forest and Landscape Research Institute, Hoersholm, 1999, 148 p.
- Beier, P. & Noss, R., F. 1998: Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12:1241-1252.: Boháč, J., 2002: Car Traffic, Fragmentation of Landscape and Biodiversity. *Život. Prostr.* 6:

- Bowman, J., Forbes, G., Dilworth, T. 2000: The spatial scale of variability in small-mammal populations. *Ecography* 23: 328–334.
- Chitty, D. 1957: Self-regulation of numbers through changes in viability. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 277–280.: in Berryman, A., 2002: *Population cycles – The Case for Trophic Interactions*, Oxford University Press. 28pp.
- Chitty, D. 1960: Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Canadian Journal of Zoology*, 38: 99-113.: Jánová, E., 2006, Proměnlivost demografické struktury populací hraboše polního v zemědělské krajině, *Doktorská disertační práce v oboru ekologie*, 38s.
- Chitty, C. 1967: The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Austral.* 2: 51–78 In: Berryman, A. 2002: *Population cycles – The Case for Trophic Interactions*. Oxford University Press. 28pp.
- Christian, J., J. 1950: The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J. Mammal.* 31: 247–259.: In Berryman, A., 2002: *Population cycles – The Case for Trophic Interactions*, Oxford University Press. 28pp.
- Churchfield¹, S. & Rychlik, L., 2006: Diets and coexistence in *Neomys* and *Sorex* shrews in Białowieża forest, eastern Poland. *Journal of Zoology* 269: 381–390.
- Corp, N., Gorman, M., L. & Speakman J., R. 1997: Ranging behaviour and time budgets of male wood mice *Apodemus sylvaticus* in different habitats and seasons. *Oecologia* 109: 242–250.
- Collins, R., J. & Barrett, G., W. 1997: Effects of habitat fragmentation on meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) population dynamics in experimental landscape patches, *Landscape Ecology* 12: 63-76.
- Cowell, L., Crowder, L., B. & Keller, T., B. 1998: Density-dependent Prenatal Androgen Exposure as an Endogenous Mechanism for the Generation of Cycles in Small Mammal Populations., *J. Theor. Biol.*, 190: 93-106.
- Crespin, L., Verhagen, R., Stenseth, N. C., Yoccoz, N. G., Prévot-Julliard, A.-C. & Lebreton, J.-D. 2002: Survival in fluctuating bank vole populations: seasonal and yearly variations. *Oikos* 98: 467–478.
- Crone, E., E., Doak, D. & Pokki, J., 2001: Ecological influence on dynamics of a field vole metapopulation, *Ecology* 3: 831–843.
- Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry J., Quéré J., P. & Fichet E. 1996: Effect of landscape structure on Common Vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales. *Landscape Ecology* 5: 279-288.
- Eccard, J. A. & Ylönen, H. 2002: Direct interference or indirect exploitation? An experimental study of fitness costs of interspecific competition in voles. *Oikos* 99: 580–590.

- Eccard, J., A. & Ylönen, H. 2003: Interspecific competition in small rodents: from populations to individuals *Evolutionary Ecology* 17 (4): 423-440.
- Ecke, F., Löfgren, O. & Sörlin, D. 2002: Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology* 39: 781–792.
- Elton, C., S. 1924: Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Br. J. Exp. Biol.* 2: 119–163. In : in Berryman, A., 2002: Population cycles – The Case for Trophic Interactions, Oxford University Press. 28pp.
- Engen, S., Sæther, B., E., 2005: Generalizations of the Moran Effect Explaining Spatial Synchrony in Population Fluctuations *Ecology* 86 (5): 603 – 612.
- Ergon, T. 2003: Fluctuating life-history traits in overwintering field voles (*Microtus agrestis*). Faculty of Mathematics and Natural Sciences. University of Oslo. 31pp.
- Eskelinen, O. 2004: Studies on the ecology of the wood lemming, *Myopus schisticolor*. - PhD Dissertations in Biology, University of Joensuu, 74 pp.
- Evans, D., M., Redpath, S., M., Elston, D., A., Evans, S., A., Mitchell, R., J. & Dennis, P. 2006: To graze or not to graze? Sheep, voles, forestry and nature conservation in the British uplands, *Journal of Applied Ecology* 43: 499–505.
- Fichet-Calvet, E., Pradier, B., Quéré, J. P., Giraudoux, P. & Delattre, P. 2000: Landscape composition and vole outbreaks: evidence from an eight year study of *Arvicola terrestris*. *Ecography* 23: 659–668.
- Fey, K., Banks, P., B. & Korpimäki, E. 2006: Different microhabitat preferences of field and bank voles under manipulated predation risk from alien predator. *Ann. Zool. Fennici* 43: 9 – 16.
- Framstad, E., Stenseth, N., C., Bjornstad, O., N. & Falck, W. 1997: Limit cycles in Norwegian lemmings: tensions between phase-dependence and density-dependence. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 264: 31-38.
- Fryxell, J., M., Falls, J., B., Falls, E., A. & Brooks, R., J. 1998: Long-term dynamics of small-mammal populations in Ontario. *Ecology* 79: 213–225.
- Fuelling, O. & Halle, S. 2004: Breeding suppression in free-ranging grey-sided voles under the influence of predator odour. *Oecologia* 138: 151–159.
- Gerlach, G. & Musolf, K. 2000: Fragmentation of Landscape as a Cause for Genetic Subdivision in Bank Voles. *Conservation Biology* 14: 1066.
- Getz, L., L., Oli, M., K., Hofmann, J., E., McGuire, B. & Ozgul, A. 2005: Factors influencing movement distances of two species of sympatric voles. *Journal of Mammalogy* 86(4): 647–654.

- Getz, L., L., Ozgul, A., Oli, M., K., Hofmann, J., E. & McGuire, B. 2006: Dynamics of vole populations: an experimental evaluation of the influence of food resources, *Acta Theriologica Sinica* 26 (2): 114 – 122.
- Getz, L., L., Oli, M., K., Hofmann, J., E. & McGuire, B. 2006b: Vole population fluctuations and determine intervals between them in *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy* 87(2): 387–393.
- Gilg, O. 2002: The summer decline of the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*, in high arctic Greenland. *Oikos* 99: 499–510.
- Gilg, O., Hanski, I. & Sittler, B. 2003: Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community. *Science* 302: 866 – 868.
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P. & Hanski, I. 2006: Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113: 193-216.
- Ginzburg, L., R. & Taneyhill, D., E. 1994: Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *J. Anim. Ecol.* 63: 79–92.: In Berryman A. 2002: Population cycles – The Case for Trophic Interactions, Oxford University Press. 28 pp.
- Gliwicz, J., 1990: Habitat-dependent reproductive success in bank voles. 169 – 180: in Tamarin, R., H., Ostfeld, R., S., Pugh, S., R., (eds.) 1990: in Social systems and population cycles in voles. Birkhauser Verlag. 229 pp.
- Graham, I., M. & Lambin, X. 2002: The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival: the specialist predator hypothesis contradicted. *Journal of Animal Ecology* 71: 946–956.
- Greenwood, A., Churchfield, S. Hickey, C. 2002: Geographical distribution and habitat occurrence of the Water Shrew (*Neomys fodiens*) in the Weald of South-East England. *Mammal Rev.* 32 (1): 40–50.
- Gundersen, G., Andreassen H., P. & Ims, R., A. 2002: Individual and population level determinants of immigration success on local habitat patches: an experimental approach. *Ecology Letters* 5: 294–301.
- Hambäck, P. A., Grellmann, D. & Hjältén, J. 2002: Winter herbivory by voles during a population peak: the importance of plant quality. *Ecography* 25: 74–80.
- Hämker, S., Borstel, K., 2003: A long-term study on the correlation between the population of small mammals and the number of predatory birds at Bremen airport, taking into account the changes in grassland management, *Bird and Aviation* 1: 1-7.
- Hansen, T., F., Stenseth, N., C., Henttonen, H., 1999: Multiannual Vole Cycles and Population Regulation during Long Winters: An Analysis of Seasonal Density Dependence. *The American Naturalist.* 154 (2): 129-139.

- Hansen, T., F., Stenseth, N., C., Henttonen, H., & Tost, J. 1999: Interspecific and intraspecific competition as causes of direct and delayed density dependence in a fluctuating vole population. *Ecology* 96: 986–991.
- Hanski, I., Hansson, L. & Henttonen, H. 1991: Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *J. Anim. Ecol.* 60: 353-367. In: Sundell, J., 2002: Vole population dynamics: experiments on predation, Academic dissertation. Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology. University of Helsinki, Finland. 153 pp.
- Hanski, I., Henttonen, H., Korpimäki, E., Oksanen, L. & Turchin, P. 2001: Small-rodent dynamics and predation. *Ecology* 82(6): 1505–1520.
- Hansson, L. & Henttonen, H. 1985: Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover, *Oecologia* 67: 394-402. In: Korpimäki, E., Krebs, C., J., 1996, *Predation and Population Cycles of Small Mammals. A reassessment of the predation hypothesis*, *BioScience* 46: 754 – 764.
- Hansson, L. 2002: Dynamics and trophic interactions of small rodents: landscape or regional effects on spatial variation? *Oecologia* 130: 259 – 266.
- Haukioja, T. & Hakala, E. 1975: Herbivore cycles and periodic outbreaks: formulation of a general hypothesis. *Rep. Kevo Subarct. Res. Stat.* 12: 1–3.: In Berryman, A. 2002: *Population cycles – The Case for Trophic Interactions*. Oxford University Press. 28 pp.
- Heroldová, M., Jánová, E., Bryja J. & Tkadlec, E., 2005: Set-aside plots – source of small mammal pests? *Folia Zool.* 54 (4): 337–350.
- Heroldová, M., Zejda, J., Zapletal, M., Obdržálková, D., Jánová, E., Bryja, J. & Tkadlec, E., 2004: Importance of winter rape for small rodents *Plant soil environ.* 50 (4): 175–181.
- Hörnfeld, B. 1994: Delayed density dependence as a determinant of vole cycles. *Ecology* 75: 791-806. In: Jánová, E., 2006, *Proměnlivost demografické struktury populací hraboše polního v zemědělské krajině*, *Doktorská disertační práce v oboru ekologie*, 38s.
- Hörnfeldt, B., Hipkiss T. & Eklund, U. 2005: Fading out of vole and predator cycles? *Proc. R. Soc. B.* 272: 2045–2049.
- Hudson, P., J., Dobson, A., P. & Newborn, D. 1998: Prevention of Population Cycles by Parasite Removal, *Science* 282: 2256-2258.
- Huitu, O., Norrdahl, K. & Korpimäki, E., 2003(b): Landscape effects on temporal and spatial properties of vole population fluctuations. *Oecologia* 135: 209–220.
- Huitu, O., Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 2004: Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities. *Ecography* 27: 197-206.

- Huitu, O., Koivula, M., Korpima, E., Klemola, T. & Norrdahl, K. 2003(a): Winter food supply limits growth of northern vole populations in the absence of predation, *Ecology*, 84(8): 2108–2118.
- Huitu, O., Laaksonen, J., Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 2005: Spatial synchrony in vole population fluctuations: a field experiment. *Oikos* 109: 583-593.
- Huntly, N., & Inouye, R., S. 1987: Small mammal populations of an old-field chronosequence: successional patterns and associations with vegetation. *J. Mamm.* 68 (4): 739 – 745.
- Ims, R., A. & Andreassen, H., P. 1999: Effects of experimental habitat fragmentation and connectivity on root vole demography. *Journal of Animal Ecology* 68: 839-852.
- Inchausti, P. & Ginzburg, L., R. 1998: Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for a maternal effect hypothesis, *Journal of Animal Ecology* 67: 180-194.
- Jánová, E., Heroldová, M., Nesvadbová, J., Bryja, J. & Tkadlec, E. 2003: Age variation in a fluctuating population of the common vole. *Oecologia* 137: 527–532.
- Jánová, E. 2006: Proměnlivost demografické struktury populací hraboše polního v zemědělské krajině. Doktorská disertační práce v oboru ekologie, 38s.
- Jedrzejewski, W. & Jedrzejewska, B. 1996: Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation in the Palearctic. *Acta Theriologica* 41 (1): 1-34.
- Johannesen, E., Aars, J., Andreassen, H. P. & Ims, R. A. 2003: A demographic analysis of vole population responses to fragmentation and destruction of habitat. *Population Ecology* 45: 47-58.
- Johannesen, E., Andreassen, H., P. & Ims, R., A. 2000: Spatial explicit demography: The effect habitat patch isolation have on vole matriline. *Ecology Letters* 3: 48 – 57.
- Johannesen, E. 2002: Intra- and interspecific density dependence in the survival and recruitment of grey-sided (*Clethrionomys rufocanus*) and bank voles (*C. glareolus*). *Ann. Zool. Fennici* 40: 35 - 44.
- Kaitala, V. & Ranta, E. 1998: Traveling wave dynamics and self organization in a spatio-temporally structured population. *Ecology Letters* 1: 186-192.
- Kaitala, V., Ranta, E. & Lindström, J. 1996: External perturbations and cyclic dynamics in stable populations, *Ann. Zool. Fennici* 33: 275-282.
- Kendall, B., E. 2002: Chaos and Cycles, Volume 2, The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change, In: Mooney, H., A., Candell, J., G. *Encyclopedia of Global Environmental Change*, pp. 209–215, John Wiley et Sons, Ltd, Chichester.

- Kendall, B., E., Bjørnstad, O., N., Bascompte, J., Keitt, T., E. & Fagan, W., E. 2000: Dispersal, Environmental Correlation, and Spatial Synchrony in Population Dynamics, *The American Naturalist* 155 (5): 628 - 636
- Kendall, B., E.,Brigs, C., J., Murdoch, W., W., Turchin, P., Ellner, S., P., McCauley, E., Nisbet, R., M. & Wood, S., N., 1999: Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology* 80(6):1789–1805.
- Kendall, B., E., Prendergast, J. & Bjornstad, O., N. 1998: The macroecology of population dynamics: taxonomic and biogeographic patterns in population cycles. *Ecology Letters* 1: 160-164.
- Kent, A., Plesner Jensenb, S. & Doncastera, C., P. 2005: Model of microtine cycles caused by lethal toxins in non-preferred food plants. *Journal of Theoretical Biology* 234: 593–604.
- King, A., A. & Schaffer, W., M., 2001: The geometry of a population cycle: a mechanistic model of snowshoe hare demography *Ecology* 82(3): 814–830.
- Kjellander, P. & Nordström, J.. 2003: Cyclic voles, prey switching in red fox, and roe deer dynamics – a test of the alternative prey hypothesis. *Oikos* 101: 338–344.
- Klemola, T., Koivula, M., Korpimäki, E. & Norrdahl, K. 2000: Experimental tests of predation and food hypotheses for population cycles of voles, *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 351-356.
- Klemola, T., Korpimäki, E. & Koivula, M. 2002: Rate of population change in voles from different phases of the population cycle. *Oikos* 96: 291–298.
- Klemola, T., Korpimäki, E. & Norrdahl, K. 1998: Does avian predation risk depress reproduction of voles? *Oecologia* 115: 149-153.
- Klemola, T., Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 2000: Do delayed effects of overgrazing explain population cycles in voles? *Oikos* 90: 509–516.
- Klemola, T., Tanhuanpää, M., Korpimäki, E. & Ruohomäki, K. 2002: Specialist and generalist natural enemies as an explanation for geographical gradients in population cycles of northern herbivores. *Oikos* 99: 83–94.
- Koivisto, E., Huitu, O. & Korpimäki, E. 2007: Smaller *Microtus* vole species competitively superior in the absence of predators. *Oikos* 116: 156-162.
- Koivunen, V., Korpimäki, E. & Hakkarainen, H. 1998: Are mature female voles more susceptible than immature ones to avian predation? *Acta Oecologica* 19 (4): 389-393.
- Korpimäki, E. 1984: Population dynamics of birds of prey in relation to fluctuations in small mammal populations in western Finland, *Ann. Zool. Fennici* 21: 287-293. In: Sundell, J. 2002: Vole population dynamics: experiments on predation, Academic dissertation, Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland 42pp

- Korpimäki, E., Klemola, T., Norrdahl, K., Oksanen, L., Banks, P., B., Batzli, G., O. & Henttonen, H. 2003: Vole cycles and predation. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (10): 494.
- Korpimäki, E., Norrdahl, K., 1998, Experimental reduction of predators reverses the crash phase of small-rodent cycles. *Ecology* 79(7): 2448–2455.
- Korpimäki, E., Norrdahl, K., Klemola, T., Pettersen, T. & Stenseth, N., C. 2002: Dynamic effects of predators on cyclic voles: field experimentation and model extrapolation, *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 991- 997.
- Korpimäki, E. & Krebs, C., J. 1996: Predation and Population Cycles of Small Mammals. A reassessment of the predation hypothesis, *BioScience* 46 (10): 754 – 764.
- Korpimäki, E., Oksanen, L., Oksanen, T., Klemola, T., Norrdahl, K. & Banks, P., B. 2005: Vole cycles and predation in temperate and boreal zones of Europe, *Journal of Animal Ecology* 74: 1150–1159.
- Korslund, L. & Steen, H. 2006: Small rodent winter survival: snow conditions limit access to food resources. *Journal of Animal Ecology* 75: 156 – 166.
- Kozakiewicz, M., Kozakiewicz, A., Tukowski, A. & Gortat, A. 1993: Use of space by bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in a polish farm landscape, *Landscape Ecology* 8 (1): 19-24.
- Lambin, X., Bretagnolle, V. & Yoccoz, N., G. 2006: Vole population cycles in northern and southern Europe: Is there a need for different explanations for single pattern? *Journal of Animal Ecology* 75: 340–349.
- Lambin, X., Elston, D., A., Petty, J., S. & MacKinnon, J., L. 1998: Spatial asynchrony and periodic travelling waves in cyclic populations of field voles, *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1491-1496.
- Lambin, X., Petty, S., J. & MacKinnon, J., L. 2000, Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. *Journal of Animal Ecology* 69: 106-118.
- La Polla, V., N. & Barrett, G., W. 1993: Dispersal, Environmental Correlation, and Spatial Synchrony in Population Dynamics. Effects of corridor width and presence on the population dynamics of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) *Landscape Ecology* 8: 25-37.
- Lidicker, W. 1988: Solving the enigma of microtine 'cycles'. *J. Mammal.* 69: 225-235. In: Sundell J. 2002: Vole population dynamics: experiments on predation, Academic dissertation, Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland.
- Lidicker, W. Z., Jr. 2000: A food web:landscape interaction model for microtine rodent density cycles. *Oikos* 91: 435–445.
- Lima, S., L. & Bednekoff, P., A. 1999: Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *Am. Nat.* 153: 649–659.

- Lin, Y., K., Keane, B., Isenhour, A. & Solomon, N., G. 2006: Effects of patch quality on dispersal and social organization of prairie voles: an experimental approach, *Journal of Mammalogy* 87(3): 446–453.
- Loman, J., 1991, Small mammal and raptor densities in habitat islands; area effects in a south Swedish agricultural landscape. *Landscape Ecology* 5 (3): 183-189.
- Losos, B., Gulička, J., Lallák, J. & Pelikán, J. 1985: *Ekologie živočichů*, SPN Praha, 1. vydání, 320s.
- Lotka, A., J. 1924: *Elements of mathematical biology* (republication of *Elements of physical biology*, first published in 1924).Dover, New York, In: Berryman A., 2002, *Population cycles – The Case for Trophic Interactions*, Oxford University Press. 28pp.
- Mackinnon, J., L., Petty, S., J., Elston, D., A., Thomas, C., J., Sherratt T., N. & Lamblin, X. 2001: Scale invariant spatio-temporal patterns of field vole density. *Ecology* 70:101–111.
- Mackin-Rogalska, R. & Nabaglo, L. 1990: Geographic variation in cyclic periodicity and synchrony in the common vole, *Microtus arvalis*. *Oikos* 59: 343-348. In: Sundell J. 2002: *Vole population dynamics: experiments on predation*, Academic dissertation, Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland.
- Madsen, T., & Shine, R. 1999: Rainfall and rats: Climatically-driven dynamics of a tropical rodent population. *Australian Journal of Ecology* 24: 80-89.
- Mallows, C.L. 1973: Some comments on Cp. *Technometrics* 15: 661-667.
- MathSoft, Inc. 1997. S-PLUS 4.0 Release 2 for Windows. (User's Guide) Seattle Washington.
- Merritt, J. F., Lima, M. & Bozinovic, F. 2001. Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: feedback structure and climate. *Oikos* 94: 505–514.
- Meunier, F., D., Corbin, J., Verheyden, C. & Jouventin, P. 1999: Effects of landscape type and extensive management on use of motorway roadsides by small mammals. *Can. J. Zool.* 77(1): 108–117.
- Moran, P., A., P. 1953: The statistical analysis of the canadian lynx cycle I. Structure and prediction., *Austr. J. Zool.* 1: 163 – 173.: Kaitala, V., Ranta, E., Lindström, J., 1996, external perturbations and cyclic dynamics in stable populations. *Ann. Zool. Fennici* 33: 275-282.
- Moss, R. & Watson, A. 1991: Population cycles and kin selection in red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Ibis Suppl.*1: 113–120, In: Berryman A., 2002, *Population cycles – The Case for Trophic Interactions*, Oxford University Press. 28pp.
- Miklos, P. & Žiak, D. 2002: Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest. *Folia Zool.* 51(4): 275–288.

Myllymäki, A., 1977: Demographic mechanism in the fluctuating populations of the field vole *Microtus agrestis*. *Oikos* 29: 468-493.: Jánová, E., 2006, Proměnlivost demografické struktury populací hraboše polního v zemědělské krajině, Doktorská disertační práce v oboru ekologie, 38s.

Nie, H. & Liu, J. 2005: Regulation of root vole population dynamics by food supply and predation: a two-factor experiment. *Oikos* 109: 387-395.

Norrdahl, K. & Korpimäki, E.. 1996. Do nomadic avian predators synchronize population fluctuations of small mammals? A field experiment. *Oecologia* 107: 478-483.

Norrdahl, K., Heinilä, H., Klemola, T. & Korpimäki, E. 2004: Predator-induced changes in population structure and individual quality of *Microtus* voles: a large-scale field experiment. *Oikos* 105: 312-324.

Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 1998: Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology* 79(1): 226–232.

Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 2000: The impact of predation risk from small mustelids on prey populations, *Mammal Rev.* 30 (3 et 4): 147 – 156.

Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 2000(b): Do predators limit the abundance of alternative prey? Experiments with vole-eating avian and mammalian predators. *Oikos* 91: 528–540.

Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 2002: Seasonal changes in the numerical responses of predators to cyclic vole populations. *Ecography* 25: 428–438.

Oli, M., K. & Dobson F., S., 2001: Population cycles in small mammals: the α -hypothesis. *Journal of Mammalogy* 82(2): 573–581.

Oli, M., K. 2003, Population cycles of small rodents are caused by specialist predators: or are they? *Trends in Ecology and Evolution* 18 (3): 105-107.

Oli, M., K. 2003, Response to Korpimäki et al.: vole cycles and predation, *Trends in Ecology and Evolution* 18 (10): 496.

Ozgul, A., Getz, L., L. & Oli M., K. 2004: Demography of fluctuating populations: temporal and phase-related changes in vital rates of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Animal Ecology* 73: 201–215.

Peña, N., M., Butet, A., Delettre, Y., Paillat, G., Morant, P., Le Du, L. & Burel, F. 2003: Response of the small mammal community to changes in western French agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 18: 265–278.

Pelikán, J., Zejda, J. & Holišová, V. 1972: Influence of prebaiting on catch of small mammals. *Zool. Listy* 23: 197 – 216: In Bejček, V., 1983, Sukcese a produktivita drobných savců na výsypkách v Mostecké pánvi., Studie ČSAV 1983/24, Praha: Academia, 1. vyd, 70 s.

- Pelikán, J. 1982: *Microtus arvalis* on mown and unmown meadow. Acta Sc. Nat. Brno 16 (11): 1 -36.
- Pelikán, J. 1986: Small mammals in windbreaks and adjacent fields. Acta Sc. Nat. Brno 20 (4): 1- 38.
- Petty, S.,J., Lamblin, X., Sherrat, T.,N., Thomas, C., J., Mackinnon, J., L., Coles, C.,F., Davison, M. & Little, B. 2000: Spatial synchrony in field vole *Microtus agrestis* abundance in a coniferous forest in northern England: the role of vole-eating raptors, Journal of Applied Ecology 37:136-147.
- Pitelka, F., A. 1957: Some aspects of population structure in the short-term cycle of the brown lemming in northern Alaska. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 237–251: Berryman A., 2002, Population cycles – The Case for Trophic Interactions, Oxford University Press. 28pp.
- Post, E. & Forchhammer, M., C. 2001: Pervasive influence of large-scale climate in the dynamics of a terrestrial vertebrate community. BMC Ecology 2001: 1: 5.
- Potapov, M., A., Rogov, V., G., Ovchinnikova, L., E., Muzyka, V., Y., Potapova, O., F., Bragin A., V., Evsikov., V., I. 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 Zool. 53(1): 37–46.
- Reif, V., Tornberg, R., Jungell, S. and Korpimäki, E. 2001: Diet variation of common buzzards in Finland supports the alternative prey hypothesis. Ecography 24: 267–274.
- Riegert, J., Dufek, A., Fainová, D., Mikeš, V., Fuchs, R. Increased hunting effort buffers vole scarcity in an urban kestrel (*Falco tinnunculus*) population. Bird Study (in press).
- Rosenzweig, M., L., Abramsky, Z. 1990: Microtine cycles: the role of habitat heterogeneity. Oikos: 34, 141 – 146. In: Stenseth, N., C., Bjornstad, O., N., Falck, W., 1996: Is spacing behavior coupled with predation causing the microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies Proc. R. Soc. Lond. B 263: 1423-1435.
- Rossiter, M., C. 1991: Environmentally-based maternal effects: a hidden force in population dynamics? Oecologia 87: 288–294.: Berryman A., 2002, Population cycles – The Case for Trophic Interactions, Oxford University Press. 28pp.
- Rushton, S., P., Barreto, G., W., Cormack, R., M., MacDonald, D.,W., Fuller, R. 2000: Modelling the effects of mink and habitat fragmentation on the water vole. Journal of Applied Ecology 37: 475-490.
- Ryszkowski, L., Goszcynski, J. and Truszkowski, J. 1973: Trophic relationships of the common vole in cultivated fields. - Acta Theriol. 18: 125-165.: Sundell J., 2002, Vole population dynamics: experiments on predation, Academic dissertation, Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland.

- Saccheri, I., Hanski, I. 2006: Natural selection and population dynamics. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (6): 341-347.
- Saitoh, T., Stenseth, N., C., Bjørnstad, O., N. 1998: The Population Dynamics of the Vole *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan. *Researches on Population Ecology* 40: 61-76.
- Saitoh, T., Stenseth, N., C., Viljugrein, H., Kittilsen M., O. 2003: Mechanisms of density dependence in fluctuating vole populations: deducing annual density dependence from seasonal processes. *Popul. Ecol.* 45: 165–173.
- Sinervo, B., Svensson, E., Comendant, T. 2000: Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature* 406: 985-988.
- Schneider, M., F. 2001: Habitat loss, fragmentation and predator impact: spatial implications for prey conservation. *Journal of Applied Ecology* 38: 720–735.
- Schnurr, J., L., Ostfeld, R., S., Canham, C., D. 2002: Direct and indirect effects of mast seeding on rodent populations and tree seed survival. *Oikos* 96: 402–410.
- Sedal, T., Andersen, K., J., Högstedt, G. 1994: Grazing-induced proteinase inhibitors: a possible cause for lemming population cycles, *Oikos* 70: 3 -11. In: Korpimäki, E., Krebs, C., J. 1996: *Predation and Population Cycles of Small Mammals. A reassessment of the predation hypothesis.* *BioScience* 46 (10): 754 – 764.
- Sekijima, T. 2001: Seasonal change in the nesting sites of *Apodemus argenteus*. *J. Zool., Lond.* 254: 321-323.
- Shenbrot, G., Krasnov, B. 2004: Temporal dynamics in spatial organization of a rodent community in the Negev Highlands (Israel). *J. Zool., Lond.* 263: 207–218.
- Sherratt, J., A. 2001: Periodic traveling waves in cyclic predator prey systems, *Ecology Letters* 4: 30-37.
- Sherratt, J., A., Lambin, X., Thomas, C., J., Sherratt T., N. 2002: Generation of periodic waves by landscape features in cyclic predator–prey systems, *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 327-334.
- Sherratt, J., A., Lambin, X. , Sherratt T., N. 2003: The Effects of the Size and Shape of Landscape Features on the Formation of Traveling Waves in Cyclic Populations. *The American Naturalist* 162: 503–513
- Slade, N., A., Crain, S. 2006: Impact on rodents of mowing strips in old fields of eastern Kansas. *Journal of Mammalogy* 87(1): 97–101.
- Smith, J., E., Batzli, G., O. 2006: Dispersal and mortality of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in fragmented landscapes: a field experiment. *Oikos* 112: 209-217.
- Solonen, T. 2006: Overwintering population change of small mammals in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 43: 295-302.

StatSoft, Inc. 2006: STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com.

Steen, H., Ims, R., A., Sonerud, G., A. 1996: Spatial and temporal patterns of small-rodent population dynamics at a regional scale, *Ecology* 77: 2365-2372. In: Sundell J., 2002, Vole population dynamics: experiments on predation, Academic dissertation, Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland.

Stenseth, N., C., Ims, R., A. 1993a: The history of lemming research: from Nordic sagas to the biology of lemmings. Pages 3 – 34, In: Stenseth, N., C., Ims, R., A., eds., *The biology of lemmings*. London (UK): the Linnean Society of London.: Korpimäki, E., Krebs, C., J., 1996, *Predation and Population Cycles of Small Mammals*. A reassessment of the predation hypothesis, *BioScience* Vol. 46 No, 10, 754 – 764.

Stenseth, N., C., Ims, R., A. 1993b: Population dynamics of lemmings: temporal and spatial variation - an introduction. - In: Stenseth, N. C. and Ims, R. A. (eds.), *The biology of lemmings*. Academic Press, pp. 61- 96.: Sundell J., 2002, Vole population dynamics: experiments on predation, Academic dissertation, Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland 42pp

Stenseth, N., S., Bjornstad, O., N., Saitoh, T. 1996: A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan, *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1117-1125.

Stenseth, N., C., Bjornstad, O., N., Falck, W. 1996: Is spacing behavior coupled with predation causing the microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies, *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1423-1435.

Stenseth, N., C., Bjornstad, O., N., Saitoh, T. 1998: Seasonal forcing on the dynamics of *clethrionomys rufocanus*: modeling geographic gradients in population dynamics. *Researches on Population Ecology* 40: 85-94.

Stenseth, N., C. 1999: Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos* 87: 427-461. In: Jánová, E. 2006: *Proměnlivost demografické struktury populací hraboše polního v zemědělské krajině*, *Doktorská disertační práce v oboru ekologie*, 38s.

Stenseth, N., C., Kittilsen, M., O., Hjermmann, D., O., Viljugrein, H., Saitoh, T. 2002: Interaction between seasonal density-dependence structures and length of the seasons explain the geographical structure of the dynamics of voles in Hokkaido: an example of seasonal forcing, *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1853–1863.

Stenseth N. C., Viljugrein, H., Jędrzejewski, W., Mysterud, A. & Pucek, Z. 2002: Population dynamics of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*: seasonal components of density dependence and density independence. In: *Theriology at the turn of a new century*. J. Gliwicz, ed. *Acta Theriologica* 47 Suppl. 1: 39–67.

- Stenseth, N., C., Viljugrein, H., Saitoh, T., Hansen, T., F., Kittilsen, M., O., Bølviken, E., Glöckner, F. 2003: Seasonality, density dependence, and population cycles in Hokkaido voles, PNAS 100 (20): 11478-11483.
- Storch, D. 2000: Přežívání populací v ostrůvkovitém prostředí: Co jsou metapopulace a jak fungují, Vesmír 79: 143-145.
- Strann, K.-B., Yoccoz, N., G. & Ims, R., A. 2002: Is the heart of Fennoscandian rodent cycle still beating? A 14-year study of small mammals and Tengmalm's owls in northern Norway. Ecography 25: 81-87.
- Suchomel, J. & Heroldová M. 2006: Diversity of small mammals communities in two semi-natural wooded habitats. Hystrix It. J. Mamm. 17 (2): 179-182.
- Surmacki, A. & Goldyn, B. 2005: Location and habitat characteristics of the breeding nests of the harvest mouse (*Micromys minutus*) in the reed-beds of an intensively used farmland. Mammalia 69 (1): 5-10.
- Sundell J. 2002: Vole population dynamics: experiments on predation, Academic dissertation, Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland.
- Sundell, J. 2003: Population dynamics of microtine rodents: an experimental test of the predation hypothesis. Oikos 101: 416-427.
- Sundell, J., Dudek, D., Klemme, I., Koivisto, E., Pusenius, J. & Ylönen, H. 2004: Variation in predation risk and vole feeding behaviour: a field test of the risk allocation hypothesis Oecologia 139: 157-162.
- Sundell, J., Huitu, O., Henttonen, H., Kaikusalo, A., Korpimäki, E., Pietiäinen, H., Saurola, P., Hanski, I. 2004: Large-scale spatial dynamics of vole populations in Finland revealed by the breeding success of vole-eating avian predators. Journal of Animal Ecology 73: 167-178.
- Šantrůček, J., Mrkvička, J., Svobodová, M., Veselá, M., Vrzal, J. 2001: Základy pčnicářství, Česká zemědělská univerzita v Praze, 146 pp.
- Tattersall, F., H., Macdonald, D., W., Manley W., Gates, S., Feber, R., & Hart, B. 1997: Small mammals on one year set-aside. Acta Theriol. 42: 329-334.
- Tattersall, F., H., Macdonald, D., W., Hart, B., J., Manley, W., J., Feber, R. & E. 2001: Habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in a changeable arable landscape. J. Zool. Lond. 255: 478-494.
- Tattersall, F., H., Macdonald, D., W., Hart, B., J., Johnson, P., Mantley, W. & Feber, R. 2002: Is habitat linearity important for small mammal communities on farmland? Journal of Applied Ecology 39: 643-652.
- Tattersall, F. H., Macdonald, D. W., Hart, B. J. & Manley, W. 2004: Balanced dispersal or source-sink - do both models describe wood mice in farmed landscapes? Oikos 106: 536-550.

- Telfer, S., Bennett, M., Bown, K., Cavanagh, R., Crespin, L., Hazel, S., Trevor, J. & Begon, M. 2002: The effects of cowpox virus on survival in natural rodent populations: increases and decreases, *Journal of Animal Ecology* 71: 558–568.
- Tew, T., E., Todd, I., A. & Macdonald, D., W. 2000: Habitat use of the arable ecosystem by wood mice *Apodemus sylvaticus*, 2. *Microhabitat. J. Zool.* 250: 305–311.
- Tkadlec, E. 2000: The effects of seasonality on variation in length of breeding season in arvicoline rodents, *Folia Zool.* 49(4): 269-286.
- Tkadlec, E. & Zejda, J. 1998(a): Populační cykly drobných hlodavců: Co způsobuje jejich periodická přemnožení? *Vesmír* 77: 143 – 144.
- Tkadlec, E. & Zejda, J. 1998 (b): Small rodent population fluctuations: The effects of age structure and seasonality. *Evolutionary Ecology* 12: 191-210.
- Tkadlec, E. & Zejda, J. 1998(c): Density-dependent life histories in female bank voles from fluctuating populations, *J. Anim. Ecol.* 67: 863-873.
- Tkadlec, E. & Stenseth, N., C. 2001: A new geographical gradient in vole population dynamics, *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 1547-1552.
- Todd, I., A., Tew, T., E. & Macdonald, D., W. 2000: Habitat use of the arable ecosystem by wood mice *Apodemus sylvaticus*, 1. *Microhabitat. J. Zool.* : 299–303.
- Turchin, P. 1999: Population regulation: a synthetic view. *Oikos* 84: 153-159.: Jánová, E., 2006, Proměnlivost demografické struktury populací hraboše polního v zemědělské krajině, *Doktorská disertační práce v oboru ekologie*, 38s.
- Turchin, P. & Ellner, S., P. 1999: Living on the edge of chaos: population dynamics of Fennoscandian voles. *Ecology*: 27p.
- Turchin, P. & Hanski, I. 2001: Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parametrized models. *Ecology Letters* 4: 267-276.
- van Wijngaarden, A.& Bruijns, M. 1961: De hermelijnen, *Mustela erminea* L., van Terschelling (in Flemish with English summary). *Lutra* 3: 35-42. In: Sundell, J. 2002: Vole population dynamics: experiments on predation, *Academic dissertation*, Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland 42pp
- Volterra, V. 1926: Fluctuations in abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118: 558–560. In: Berryman A., 2002, *Population cycles – The Case for Trophic Interactions*, Oxford University Press. 28 pp.
- Voříšek, P., Krištín, A., Obuch, J., Votýpka, J. 1997: Potrava káňe lesní v České republice a její význam pro myslivost. *Buteo* 9: 57 – 68.
- Voříšek, P., Votýpka, J., Zvára, K. & Svobodová, M. 1998: Heteroxenous coccidia increase the predation risk of parasitized rodents. *Parasitology* 117: 521-524.

- Weber, J.-M., Aubry, S., Ferrari, N., Fischer, C., Lachat Feller, N., Meia, J.-S. & Meyer, S. 2002: Population changes of different predators during a water vole cycle in a central European mountainous habitat. *Ecography* 25: 95–101.
- Wellington, W., G. 1960: Qualitative changes in natural populations during changes in abundance. *Can. J. Zool.*38: 290–314. In: Berryman A., 2002, Population cycles – The Case for Trophic Interactions, Oxford University Press. 28pp.
- Wijnhoven, S., van der Velde, G., Leuven, R., S., E., W. & Smits, A., J., M. 2006: Modelling recolonisation of heterogeneous river floodplains by small mammals. *Hydrobiologia* 565:135–152.
- Witting, L. 1997: A general theory of evolution by means of selection by density dependent competitive interactions, Peregrine, Aarhus. In: Berryman A. 2002: Population cycles – The Case for Trophic Interactions, Oxford University Press. 28pp.
- Witting, L. 2000: Population Cycles Caused by Selection by Density Dependent Competitive Interactions. *Bulletin of Mathematical Biology* 62: 1109–1136.
- Wolf, J., O., Schauber, E., M. & Edge, W., D. 1997: Effects of Habitat Loss and Fragmentation on the Behavior and Demography of Gray-tailed Voles, *Conservation Biology* 11 (4): 945-956.
- Ylönen, H. & Eccard, J. 2004: Does quality of winter food affect spring condition and breeding in female bank voles (*Clethrionomys glareolus*)? *Écoscience* 11 (1): 1-5.
- Yoccoz, N., G., Stenseth, N., S., Heittonen, H. & Prévot-Julliard, A., C. 2001: Effects of food addition on the seasonal densitydependent structure of bank vole *Clethrionomys glareolus* populations. *Journal of Animal Ecology* 70: 713–720.

VII. Přílohy

Příloha 1. Korelační matice – početnosti drobných savců, 1 část

"apodemus" znamená počet jedinců *Apodemus* sp., (n), "hrabos" počet jedinců *Microtus arvalis*, ulovených na odchyťové ploše, "myšky" znamená počet jedinců druhu *Micromys minutus*, (n), "rejsci ob" znamená počet jedinců druhu *Sorex araneus*, ulovených na odchyťové ploše, "rejsci mal" znamená počet jedinců druhu *Sorex minutus* (n), "belozubky" znamená počet jedinců druhu *Crocidura suaveolens*, (n), "neom a" znamená počet jedinců druhu *Neomys anomalus* (n), "neom fod" znamená počet jedinců druhu *Neomys fodiens* (n).). Legenda viz tab. 2 (metodika).

Correlations (fluktuace.sta)												
Marked correlations are significant at $p < .05000$												
Variable	plocha	lokalita	biotop	obdobi	obdobi	dny	biomasa	pokryvost	heterogenita	vyska	frekv	spec cas
plocha	1,00	0,52	0,94	-0,00	-0,00	-0,03	0,60	-0,40	0,88	0,82	-0,58	-0,59
lokalita	0,52	1,00	0,23	-0,00	-0,00	-0,19	0,05	-0,06	0,41	0,28	-0,23	-0,39
biotop	0,94	0,23	1,00	-0,00	-0,00	-0,01	0,61	-0,42	0,82	0,77	-0,62	-0,57
obdobi	-0,00	-0,00	-0,00	1,00	1,00	-0,43	-0,10	-0,35	-0,02	-0,09	0,14	0,02
obdobi	-0,00	-0,00	-0,00	1,00	1,00	-0,43	-0,10	-0,35	-0,02	-0,09	0,14	0,02
dny	-0,03	-0,19	-0,01	-0,43	-0,43	1,00	0,44	0,42	-0,03	0,19	0,17	0,20
biomasa	0,60	0,05	0,61	-0,10	-0,10	0,44	1,00	-0,01	0,55	0,82	-0,27	-0,23
pokryvost	-0,40	-0,06	-0,42	-0,35	-0,35	0,42	-0,01	1,00	-0,36	-0,35	0,03	0,04
heterogenita	0,88	0,41	0,82	-0,02	-0,02	-0,03	0,55	-0,36	1,00	0,71	-0,42	-0,43
vyska	0,82	0,28	0,77	-0,09	-0,09	0,19	0,82	-0,35	0,71	1,00	-0,33	-0,29
frekv	-0,58	-0,23	-0,62	0,14	0,14	0,17	-0,27	0,03	-0,42	-0,33	1,00	0,89
spec cas	-0,59	-0,39	-0,57	0,02	0,02	0,20	-0,23	0,04	-0,43	-0,29	0,89	1,00
specialisti - cas dravci/cas ty	-0,59	-0,39	-0,57	0,02	0,02	0,20	-0,23	0,04	-0,43	-0,29	0,89	1,00
snih	-0,00	-0,00	-0,00	0,66	0,66	-0,49	-0,36	-0,51	0,03	-0,12	0,10	0,05
max0	-0,00	-0,00	-0,00	0,47	0,47	-0,47	-0,39	-0,52	0,04	-0,11	0,03	0,05
min0	-0,00	0,00	0,00	0,52	0,52	-0,48	-0,39	-0,52	0,04	-0,12	0,05	0,05
apodemus	0,32	0,03	0,33	-0,38	-0,38	0,30	0,41	-0,09	0,32	0,51	-0,12	-0,10
hrabos	0,04	-0,22	0,10	-0,23	-0,23	0,80	0,56	0,18	0,06	0,24	0,01	0,05
myšky	0,37	0,00	0,39	-0,22	-0,22	0,37	0,58	-0,10	0,36	0,57	-0,12	-0,11
rejsci ob	0,41	-0,01	0,44	-0,13	-0,13	0,53	0,79	0,05	0,35	0,55	-0,16	-0,16
rejsci mal	0,42	0,25	0,36	-0,24	-0,24	0,27	0,47	-0,00	0,34	0,61	-0,08	-0,13
belozubky	0,28	-0,11	0,32	-0,07	-0,07	0,27	0,46	-0,33	0,31	0,47	-0,02	0,00
neom a	0,13	-0,21	0,21	-0,24	-0,24	0,14	0,19	0,18	0,20	0,11	-0,17	-0,09
neom fod	0,31	0,06	0,30	-0,22	-0,22	0,12	0,23	0,08	0,28	0,30	-0,24	-0,14

Příloha 1. Korelační matice – početnosti drobných savců, 2 část

Correlations (fluktuace.sta)												
Marked correlations are significant at $p < .05000$												
Variable	specialisti - cas dravci/cas ty	snih	max0	min0	apodemus	hrabos	myšky	rejsci ob	rejsci mal	belozubky	neom a	neom fod
plocha	-0,59	-0,00	-0,00	-0,00	0,32	0,04	0,37	0,41	0,42	0,28	0,13	0,31
lokalita	-0,39	-0,00	-0,00	0,00	0,03	-0,22	0,00	-0,01	0,25	-0,11	-0,21	0,06
biotop	-0,57	-0,00	-0,00	0,00	0,33	0,10	0,39	0,44	0,36	0,32	0,21	0,30
obdobi	0,02	0,66	0,47	0,52	-0,38	-0,23	-0,22	-0,13	-0,24	-0,07	-0,24	-0,22
obdobi	0,02	0,66	0,47	0,52	-0,38	-0,23	-0,22	-0,13	-0,24	-0,07	-0,24	-0,22
dny	0,20	-0,49	-0,47	-0,48	0,30	0,80	0,37	0,53	0,27	0,27	0,14	0,12
biomasa	-0,23	-0,36	-0,39	-0,39	0,41	0,56	0,58	0,79	0,47	0,46	0,19	0,23
pokryvost	0,04	-0,51	-0,52	-0,52	-0,09	0,18	-0,10	0,05	-0,00	-0,33	0,18	0,08
heterogenita	-0,43	0,03	0,04	0,04	0,32	0,06	0,36	0,35	0,34	0,31	0,20	0,28
vyska	-0,29	-0,12	-0,11	-0,12	0,51	0,24	0,57	0,55	0,61	0,47	0,11	0,30
frekv	0,89	0,10	0,03	0,05	-0,12	0,01	-0,12	-0,16	-0,08	-0,02	-0,17	-0,24
spec cas	1,00	0,05	0,05	0,05	-0,10	0,05	-0,11	-0,16	-0,13	0,00	-0,09	-0,14
specialisti - cas dravci/cas ty	1,00	0,05	0,05	0,05	-0,10	0,05	-0,11	-0,16	-0,13	0,00	-0,09	-0,14
snih	0,05	1,00	0,93	0,96	-0,38	-0,66	-0,37	-0,50	-0,28	-0,22	-0,19	-0,10
max0	0,05	0,93	1,00	1,00	-0,40	-0,66	-0,41	-0,51	-0,28	-0,24	-0,21	-0,04
min0	0,05	0,96	1,00	1,00	-0,40	-0,67	-0,41	-0,51	-0,29	-0,24	-0,21	-0,05
apodemus	-0,10	-0,38	-0,40	-0,40	1,00	0,29	0,83	0,15	0,30	0,72	0,26	0,18
hrabos	0,05	-0,66	-0,66	-0,67	0,29	1,00	0,39	0,63	0,03	0,52	0,10	0,01
myšky	-0,11	-0,37	-0,41	-0,41	0,83	0,39	1,00	0,48	0,54	0,66	-0,04	-0,08
rejsci ob	-0,16	-0,50	-0,51	-0,51	0,15	0,63	0,48	1,00	0,59	0,22	0,09	0,09
rejsci mal	-0,13	-0,28	-0,28	-0,29	0,30	0,03	0,54	0,59	1,00	0,04	-0,06	0,06
belozubky	0,00	-0,22	-0,24	-0,24	0,72	0,52	0,66	0,22	0,04	1,00	-0,08	-0,11
neom a	-0,09	-0,19	-0,21	-0,21	0,26	0,10	-0,04	0,09	-0,06	-0,08	1,00	0,69
neom fod	-0,14	-0,10	-0,04	-0,05	0,18	0,01	-0,08	0,09	0,06	-0,11	0,69	1,00

Příloha 2. Korelační matice – fekundita samic hraboše polního (*Microtus arvalis*) – legenda viz tab. 2. (metodika)

Variable	Correlations (hrabek.sta)																
	Marked correlations are significant at p < ,05000 N=25 (Casewise deletion of missing data)																
	plocha	lokalita	biotop	období	celkem dni	biomasa	pokryvnost	heterogenita	vyska	snih	max0	min0	hrabos	fekundita celkem	samice	podil samic	mean fek
plocha	1,00	0,46	0,95	0,20	-0,23	0,57	-0,61	0,88	0,82	0,29	0,20	0,22	-0,08	-0,21	-0,08	0,19	-0,34
lokalita	0,46	1,00	0,17	0,08	-0,29	0,00	-0,09	0,39	0,26	0,20	0,16	0,17	-0,31	-0,41	-0,31	0,39	-0,17
biotop	0,95	0,17	1,00	0,19	-0,18	0,58	-0,66	0,83	0,78	0,25	0,17	0,19	-0,00	-0,12	-0,00	0,06	-0,32
období	0,20	0,08	0,19	1,00	-0,33	0,12	-0,23	0,24	0,07	0,64	0,45	0,49	-0,07	-0,21	-0,12	0,35	-0,01
celkem dni	-0,23	-0,29	-0,18	-0,33	1,00	0,35	0,35	-0,20	0,09	-0,80	-0,80	-0,81	0,78	0,58	0,76	-0,35	-0,21
biomasa	0,57	0,00	0,58	0,12	0,35	1,00	-0,16	0,48	0,81	-0,20	-0,30	-0,28	0,50	0,08	0,50	-0,11	-0,47
pokryvnost	-0,61	-0,09	-0,66	-0,23	0,35	-0,16	1,00	-0,58	-0,51	-0,44	-0,47	-0,47	0,09	-0,09	0,08	-0,03	-0,17
heterogenita	0,88	0,39	0,83	0,24	-0,20	0,48	-0,58	1,00	0,69	0,32	0,22	0,24	-0,08	-0,12	-0,06	0,28	-0,25
vyska	0,82	0,26	0,78	0,07	0,09	0,81	-0,51	0,69	1,00	0,05	-0,01	0,00	0,16	0,02	0,17	-0,03	-0,31
snih	0,29	0,20	0,25	0,64	-0,80	-0,20	-0,44	0,32	0,05	1,00	0,93	0,95	-0,61	-0,26	-0,60	0,48	0,37
max0	0,20	0,16	0,17	0,45	-0,80	-0,30	-0,47	0,22	-0,01	0,93	1,00	1,00	-0,62	-0,15	-0,59	0,38	0,59
min0	0,22	0,17	0,19	0,49	-0,81	-0,28	-0,47	0,24	0,00	0,95	1,00	1,00	-0,62	-0,18	-0,60	0,40	0,55
hrabos	-0,08	-0,31	-0,00	-0,07	0,78	0,50	0,09	-0,08	0,16	-0,61	-0,62	-0,62	1,00	0,58	0,99	-0,31	-0,24
fekundita celkem	-0,21	-0,41	-0,12	-0,21	0,58	0,08	-0,09	-0,12	0,02	-0,26	-0,15	-0,18	0,58	1,00	0,62	-0,13	0,41
samice	-0,08	-0,31	-0,00	-0,12	0,76	0,50	0,08	-0,06	0,17	-0,60	-0,59	-0,60	0,99	0,62	1,00	-0,29	-0,20
podil samic	0,19	0,39	0,06	0,35	-0,35	-0,11	-0,03	0,28	-0,03	0,48	0,38	0,40	-0,31	-0,13	-0,29	1,00	0,04
mean fek	-0,34	-0,17	-0,32	-0,01	-0,21	-0,47	-0,17	-0,25	-0,31	0,37	0,59	0,55	-0,24	0,41	-0,20	0,04	1,00

Příloha 3. Korelační matice I. – Váha, LC a pohlavní aktivita hraboše (*Microtus arvalis*) – legenda viz tab. 2.

Variable	Correlations (microtus)														
	Marked correlations are significant at p < ,05000 N=1781 (Casewise deletion of missing data)														
	plocha	lokalita	biotop	období	celkem dni	biomasa	pokryvnost	heterogenita (0/1)	vyska	snih	počet s max pod 0	počet s min pod 0	vaha	LC	pohl akt
plocha	1,00	0,34	0,97	0,17	-0,16	0,81	-0,71	0,91	0,88	0,08	0,08	0,08	-0,11	0,06	-0,10
lokalita	0,34	1,00	0,13	-0,03	-0,24	0,23	-0,28	0,07	0,36	-0,05	-0,06	-0,06	-0,12	-0,08	-0,12
biotop	0,97	0,13	1,00	0,20	-0,13	0,78	-0,68	0,92	0,82	0,10	0,10	0,10	-0,09	0,08	-0,08
období	0,17	-0,03	0,20	1,00	0,18	0,13	-0,23	0,13	0,15	0,03	-0,00	0,00	-0,14	0,10	-0,18
celkem dni	-0,16	-0,24	-0,13	0,18	1,00	0,16	0,16	-0,07	0,02	-0,63	-0,63	-0,63	-0,11	-0,13	-0,27
biomasa	0,81	0,23	0,78	0,13	0,16	1,00	-0,57	0,82	0,96	-0,27	-0,27	-0,27	-0,13	-0,01	-0,21
pokryvnost	-0,71	-0,28	-0,68	-0,23	0,16	-0,57	1,00	-0,65	-0,73	-0,32	-0,32	-0,32	-0,19	-0,27	-0,08
heterogenita (0/1)	0,91	0,07	0,92	0,13	-0,07	0,82	-0,65	1,00	0,85	0,10	0,10	0,10	-0,06	0,07	-0,04
vyska	0,88	0,36	0,82	0,15	0,02	0,96	-0,73	0,85	1,00	-0,08	-0,08	-0,08	-0,06	0,06	-0,13
snih	0,08	-0,05	0,10	0,03	-0,63	-0,27	-0,32	0,10	-0,08	1,00	0,98	0,98	0,99	0,33	0,47
počet s max pod 0	0,08	-0,06	0,10	-0,00	-0,63	-0,27	-0,32	0,10	-0,08	0,98	1,00	1,00	0,35	0,34	0,48
počet s min pod 0	0,08	-0,06	0,10	0,00	-0,63	-0,27	-0,32	0,10	-0,08	0,99	1,00	1,00	0,35	0,34	0,48
vaha	-0,11	-0,12	-0,09	-0,14	-0,11	-0,13	-0,19	-0,06	-0,06	0,33	0,35	0,35	1,00	0,83	0,63
LC	0,06	-0,08	0,08	0,10	-0,13	-0,01	-0,27	0,07	0,06	0,33	0,34	0,34	0,83	1,00	0,58
pohl akt	-0,10	-0,12	-0,08	-0,18	-0,27	-0,21	-0,08	-0,04	-0,13	0,47	0,48	0,48	0,63	0,58	1,00

Příloha 4. Struktura porostu a početnosti hrabošů na jednotlivých plochách. . Plochy: a - "U Bažantnice"; b - "Pod Červeným vrchem"; c - "V Rybníkách"; d - "Mokravy"; e - "Na Škardě"; f - "Na Zavadilce"; g - "Na Červené"; h - "Za Hřbitovem". Biotopy: a – jeteliště; b – louka; c – úhor. Lokality: a – "severozápad"; b – severovýchod; c – jihovýchod.

plocha	a	b	c	d	e	f	g	h
biotop	a	a	b	b	b	c	c	c
lokality	a	b	a	b	c	a	b	c
průměrná hmotnost rostlinné biomasy (g/0,25m ²)	32,17	33,81	25,87	26,27	18,99	64,30	74,99	72,56
průměrná hmotnost rostlinné biomasy do 25 cm nad zemí (g/0,25m ²)	32,17	33,81	25,87	26,27	18,99	41,19	45,98	56,16
průměrná pokryvnost porostu (%)	59,5	68,75	57,67	55,5	55,33	52,53	32,65	53,21
heterogenita pokryvnosti (0/1)	0	0	0	0	0 - 1	1	1	1
průměrná výška porostu (cm)	12,7	12,275	12,07	10	9,93	54,52	94,52	106,18
minimální počet odchycených hrabošů (n)	1	0	3	0	2	4	3	1
Průměrný počet odchycených hrabošů (n)	99	67,25	17,67	82,25	11,67	114,75	142,25	21,33
Maximální počet odchycených hrabošů (n)	196	189	42	233	29	193	365	32