

Populační dynamika zajíce polního (*Lepus europaeus*) na střední Moravě

Brown Hare (*Lepus europaeus*) population dynamics in central Moravia (Czech Republic)

Jiří ZBOŘIL¹, Blažena HLADÍKOVÁ² & Emil TKADLEC^{3,4}

¹ Okresní myslivecký spolek, Wellnerova 20, 779 00 Olomouc

² Fertimed s.r.o., Boleslavova 2, 779 00 Olomouc

³ Katedra ekologie a životního prostředí PřF, Universita Palackého, Tř. Svobody 26, 771 46 Olomouc

⁴ Ústav biologie obratlovců AV ČR, 675 02 Studenec 122

došlo 23. 8. 2006

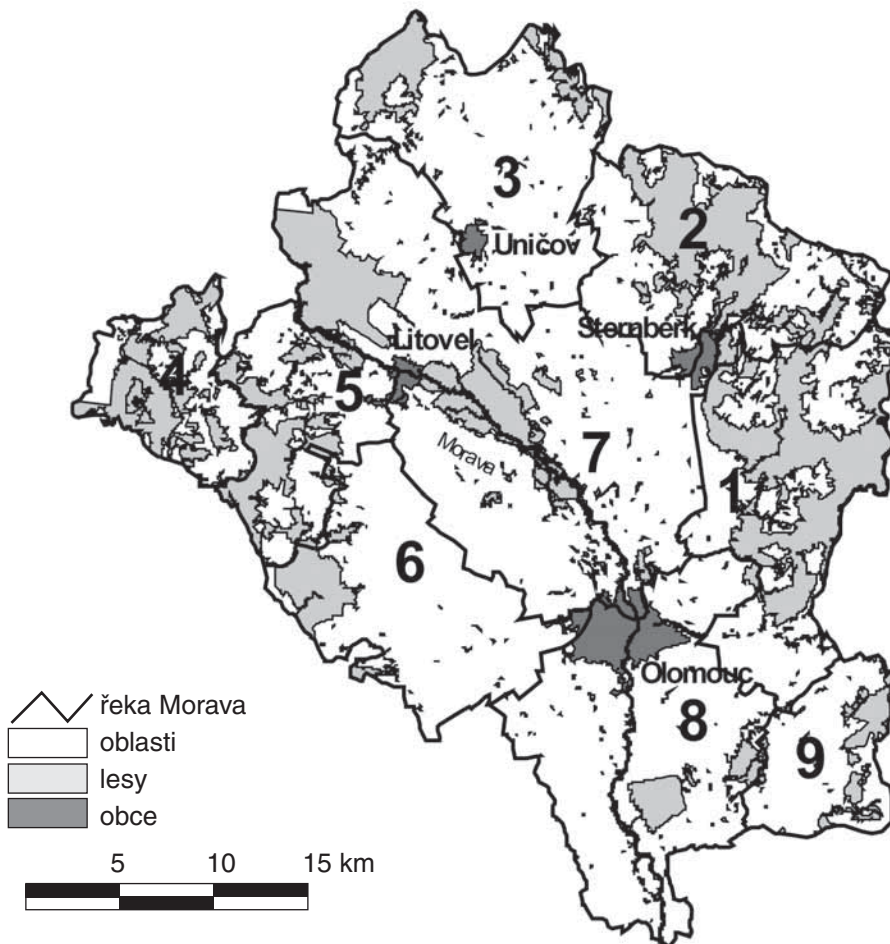
Abstract. During last decades, populations of the brown hare (*Lepus europaeus*) have declined considerably all over Europe. We analyse the time series of annual bags in 9 hunting areas around the city of Olomouc between 1964 and 2002 using the statistical modelling approach. We revealed a downward trend in all of the 9 areas, the populations declining on average 5.8% every year. Linear trends were not related to the proportion of forest in the area or increasing trends in the red fox (*Vulpes vulpes*) bags. Applying autoregressive modelling, we demonstrated that large-scale winter climatic variability, as measured by the winter NAO index, was a good predictor of hare population growth rates. The autumn catches of hares were larger after mild winters with less snow typical of positive values of the NAO index. The results obtained are consistent with a view that the downward trends are caused by the growing populations of predators, foxes in particular, whereas the between-year fluctuations around the trend are induced by direct winter climatic effects. Any successful management aimed at reversing the observed trends should include steps to lowering mortality rates, such as hunting ban or reduction of predator populations.

ÚVOD

Zhruba od 60. let 20. století je v Evropě pozorován pokles početnosti zajíce polního, *Lepus europaeus* Pallas, 1778 (TAPPER & BARNES 1986, ESKENS et al. 1999, SMITH et al. 2005). Stejný problém zasáhl po roce 1973 také Slovensko a Českou republiku (MOTL 1987, SLAMEČKA et al. 1997, TKADLEC 2000). V České republice se snížily počty ulovených zajíců v průběhu dosti krátké doby z více než 1 200 000 jedinců v roce 1973 na pouhých 35 000 jedinců v roce 1997. Ačkoliv se problému klesající početnosti zajíce polního v celé Evropě věnuje dost pozornosti, příčiny a mechanismy tohoto poklesu nejsou dostatečně objasněny (TAPPER & BARNES 1986, REYNOLDS & TAPPER 1995, ESKENS et al. 1999, SMITH et al. 2005).

Zajíc polní je typickým druhem, jehož početnost populace se mění jednak v průběhu roku (sezónní dynamika) a jednak během více let (víceleté fluktuace). Větší pozornost bývá věnována změnám meziročním. Některé práce zabývající se víceletými fluktuacemi dokonce naznačují, že zajíc polní může vykazovat složitější typ populační dynamiky, jako jsou dynamiky 2. řádu, kam se řadí populační cykly nebo chaos (MIDDLETON 1934, OGNEV 1940, SEMIZOROVÁ & ŠVARC 1987, TKADLEC 2000). Jednoduché a složité dynamiky lze dnes poměrně dobře rozpoznat analýzou struktury zpětných vazeb (např. BERRYMAN 2004, BEGON et al. 2006). Typickým znakem složitých dynamik je přítomnost zpětné vazby 2. řádu.

Cílem předložené práce byla analýza dlouhodobé populační dynamiky zajíce polního v devíti oblastech Olomoucka z hlediska určení typu dynamiky a možných vlivů prostředí. V práci nejdříve analyzujeme sestupný trend v časových řadách relativní velikosti populace (index ročních úlovků) v letech 1964–2002 a pozorovanou prostorovou proměnlivost se snažíme vysvětlit prostřednictvím změn v krajinné struktuře. Víceleté fluktuace kolem trendu zkoumáme pomocí autoregresních log-lineárních modelů, kterými analyzujeme jednak strukturu zpětných vazeb, jednak vlivy početnosti hlavního predátora, lišky obecné, a zimního klimatu (severoatlantické oscilace).



Obr. 1. Olomoucký okres s 9 oblastmi, v nichž byla studována populační dynamika zajíce polního v letech 1964–2002. Jednotlivé oblasti se výrazně liší lesnatostí území.

Fig. 1. The map of Olomouc district with 9 hunting areas in which the dynamics of the brown hare was studied between 1964 and 2002. The areas differ from each other in the proportion of forest; řeka = river; oblasti = regions; lesy = forests; obce = municipalities.

MATERIÁL A METODY

Popis území

Dynamika zajíců byla studována na území okresu Olomouc s celkovou plochou okolo 980 km². Nadmořská výška kolísá v rozmezí od 195 m do 660 m nad mořem, průměrná roční teplota území ve studovaných letech je 8,8 °C. Území Olomoucka jsme rozdělili do 9 oblastí, které se částečně shodují s oficiálními chovatelskými oblastmi zvěře, vytvořenými ve 2. polovině 90. let Okresním mysliveckým spolkem v Olomouci (obr. 1). Tyto oblasti jsou různě velká území od 50 do 220 km² a zahrnují různé počty honiteb (od 6 do 20). Byly vybrány tak, aby jejich plocha byla v průběhu studovaných let konstantní. Ke změnám uvnitř oblastí docházelo pouze v počtu honiteb v důsledku slučování nebo rozdělování. Lesní porosty na tomto území tvoří asi 25 % z celkové plochy, polní kultury představují 72 % území a zbytek, tedy 3 %, připadají na travnaté porosty, pastviny nebo vodní plochy. Pro jednotlivé oblasti jsme prostřednictvím metod GIS získali lesnatost jako proporční zastoupení lesních biotopů na daném území.

Data

K analýze populační dynamiky zajíce polního byly použity počty ulovených a odchycených zajíců z ročních výkazů o honitbě, stavu a lovu zvěře z let 1964–2002, které nám byly poskytnuty Okresním mysliveckým spolkem v Olomouci (především výkazy starších ročníků), další pak referátem životního prostředí (odborem myslivosti) okresního úřadu Olomouc, dále magistrátem města Olomouce (odborem životního prostředí) a krajským úřadem Olomouckého kraje. Stejným způsobem jsme získali roční úlovky lišek na Olomoucku v letech 1964–2002. Rovněž jsme odhadli trend v celorepublikových údajích ve stejném období publikovaných každoročně prostřednictvím statistických ročenek.

Hodnoty zimního indexu NAO (severoatlantická oscilace), použité k hodnocení vlivu klimatických faktorů v zimním období na populační růst zajíce polního jsou dostupné na webové adrese <http://www.cgd.ucar.edu:80/cas/climind>.

Statistická analýza

K hodnocení prostorových rozdílů v průměrných úlovcích mezi oblastmi byl použit Kruskalův-Wallisův test. Časové řady úlovků (N_t) byly převedeny na přirozené logaritmy (X_t), které stabilizují varianci. Logaritmická transformace úlovků rovněž linearizuje negativní zpětnou vazbu prvního řádu (tj. vztah mezi populační hustotou X_t a růstem populace r_t) a umožňuje tak aplikaci autoregresních lineárních modelů. Ve všech oblastech jsme odhadli trend jako směrnici lineární regrese úlovků na čas. Uvedené směrnice současně udávají průměrnou vnitřní míru populačního růstu v daném období. Jejich odlišnost od 0 byla testována t -testem. Mezioblastní rozdíly v lineárním trendu jsme hodnotili testem homogenity směrnic. Dále jsme zkoumali, zda trend závisí na lesnatosti oblastí, tj. na proporčním zastoupení lesních ploch. Následně bylo provedeno srovnání populační dynamiky zajíce polního na Olomoucku s celou Českou republikou.

Vlivy faktorů prostředí byly po eliminaci lineárního trendu analyzovány pomocí základního populačního modelu

$$N_t = N_{t-1} \exp[f(X_{t-1}, X_{t-2}, NAO_t, NAO_{t-1}, P_t, P_{t-1})],$$

v němž byla vnitřní míra populačního růstu r_t modelována jako funkce současné (X_{t-1}) nebo předchozí populační hustoty (X_{t-2}), zimního indexu severoatlantické oscilace ve stejném (NAO_t) nebo předchozím roce (NAO_{t-1}) a ročního úlovku lišek ve stejném (P_t) nebo předchozím roce (P_{t-1}). Zimní index severoatlantické oscilace (angl. North Atlantic Oscillation, NAO) v sobě zahrnuje údaje za měsíc prosinec, leden, únor a březen. Hodnoty byly pro vlastní analýzu detrendovány pomocí lineární regrese. NAO je hlavním mechanismem, který ovlivňuje zejména zimní klima v západní a střední Evropě (HURRELL 1995). Zimní index je založen na rozdílu atmosférických tlaků nad Atlantikem mezi 40° severní šířky (meteorologická

stanice v Lisabonu) a 65° severní šířky (meteorologická stanice Stykkisholmur na Islandu). Působení NAO v České republice studoval TKADLEC (2000), který na základě korelační analýzy prokázal, že pozitivní zimní index NAO je u nás asociován s teplejšími, ale spíše suššími zimami. Liška obecná je u nás nejvýznamnějším predátorem zajíce polního (HELL et al. 1997).

Populační model vede po úpravě ke statistickému autoregresnímu log-lineárnímu modelu

$$X_t = b_0 + \sum_{i=1}^{i=2} b_i X_{t-i} + \sum_{j=0}^{j=1} c_j NAO_{t-j} + \sum_{k=0}^{k=1} d_k P_{t-k} + \varepsilon_t$$

do kterého jsme zahrnuli autoregresní procesy 0., 1. nebo 2. řádu a kde ε_t představuje normálně rozdělenou náhodnou veličinu s průměrem 0 a konstantní variancí (šum). Autoregresním modelováním lze odhadnout nejen řád dynamiky, ale také testovat prediktivní vlivy dalších proměnných na dynamiku zajíce. Optimální model je takový, který má nejnižší hodnotu Akaikého informačního kritéria upraveného pro malé vzorky (AICc) vypočítaného podle vzorce (HURVICH & TSAI 1989)

$$AICc = -2 \log L + 2p + \frac{2p(p+1)}{(n-p-1)}$$

kde $\log L$ je log-likelihood modelu, p je počet parametrů a n je délka časové řady. Např. prostý autoregresní model 0. řádu má $p = 2$ (BURNHAM & ANDERSON 1998). Parametry modelu byly odhadnuty metodou maximální věrohodnosti (tj. maximum likelihood). Rozdíl v AICc, který je větší než 1, se často považuje za významný (např. BJØRNSTAD et al. 1995). Protože jsme měli devět časových řad, vybírali jsme optimální strukturu modelu podle nejnižší sumy AICc ze všech devíti oblastí (tj. $\Sigma AICc_i$, kde $i = 1, \dots, 9$). Za signifikantní jsme považovali rozdíly větší než 9. Všechny kroky statistické analýzy byly realizovány v programu R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2006).

VÝSLEDKY

Průměrný úlovek a popis trendu

Jednotlivé oblasti se významně liší v průměrné velikosti ročního úlovku ($\chi^2=140,1, p<0,001$). Největší průměrné úlovky v letech 1964 až 2002 ve výši 17,8, 12,8, 11,1 a 10,3 jedince na km² byly zaznamenány v oblastech 8, 7, 6 a 9 situovaných v úrodných nížinách podél toku Moravy (obr. 1). Naopak nejmenší úlovky 4,7, 4,3 a 1,8 jedince na km² byly pozorovány v oblastech 1, 2 a 4, které jsou situovány při okraji Olomoucka.

Populační dynamika vykazuje ve všech zkoumaných oblastech podobné rysy s výrazně sestupným trendem (obr. 2a). Časový trend v logaritmech úlovků lze dobře popsat jednoduchou lineární regresí. Nejvíce sestupný trend byl zjištěn v oblasti 4, což je území s největším zastoupením lesů (47 %) (tab. 1). Na druhé straně nejmenší pokles velikosti populace byl zaznamenán v oblastech 6 a 8, ve kterých lesní biotopy zabírají jen kolem 10 % výměry. Závislost trendů na lesnatosti oblasti ale není statisticky průkazná ($F_{1,7}=1,85, p=0,21$).

Směrnice současně uvádí průměrnou roční míru realizovaného růstu na hlavu. Průměrný roční procentuální pokles velikosti úlovku v jednotlivých oblastech v letech 1964–2002 se pohybuje mezi 4 až 8 %, s průměrem 5,8 % pro celé studované území. To je méně než v České republice (test homogenity směrníc: $t=2,68, p=0,009$), kde je průměrný roční pokles 7,7 % (směrnice přímky $-0,080$ s dolní a horní mezí spolehlivosti $-0,093$ a $-0,067$).

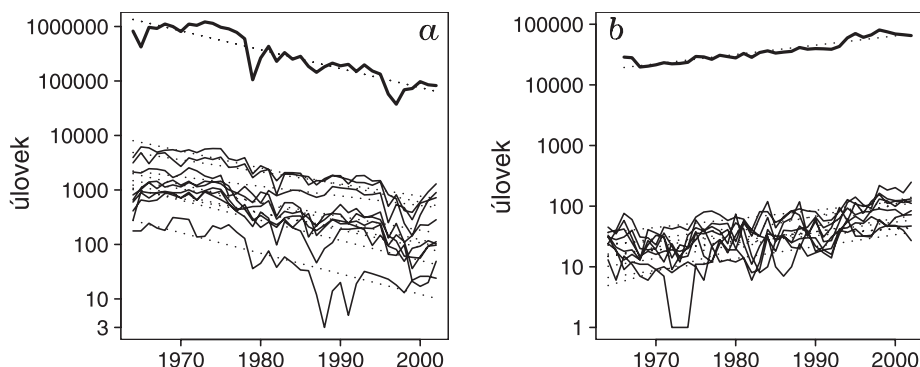
Ve všech studovaných oblastech došlo ve sledovaném období k nárůstu populace lišek s průměrem 4,2 % (obr. 2b). Průměrná míra růstu lišek měřená směrnici jejich vzestupného trendu však neměla prediktivní potenciál pro průměrnou míru poklesu populací zajíce ($F_{1,7}=0,59, p=0,47$).

Tab. 1. Průměrné roční úlovky zajíce polního ve třech minulých dekádách a směrnice lineárního trendu s 95% mezemi spolehlivosti pro devět oblastí na Olomoucku

Table 1. Mean annual bags of the brown hare over the past three decades and along with slopes of linear trends and its 95% confidence interval for nine hunting areas at Olomouc

oblast region	průměrný úlovek / annual bag (ind. / km ²)			95% meze spolehlivosti / confidence limit		
	1970–1979	1980–1989	1990–1999	směrnice / rule	dolní / lower	horní / upper
1	7,44	2,94	1,98	-0,058	-0,069	-0,048
2	7,35	2,19	1,46	-0,085	-0,101	-0,068
3	11,76	4,67	2,62	-0,078	-0,091	-0,064
4	3,29	0,73	0,40	-0,087	-0,107	-0,066
5	9,77	4,50	2,97	-0,062	-0,074	-0,051
6	14,58	7,84	6,80	-0,040	-0,050	-0,031
7	20,06	9,69	5,32	-0,072	-0,085	-0,060
8	25,15	14,61	8,50	-0,051	-0,061	-0,042
9	17,66	6,63	3,77	-0,073	-0,083	-0,063

Prediktivní vlivy NAO a lišky obecné na meziroční oscilace byly studovány v kombinaci s autoregresními lineárními modely 0. až 2. řádu. Nejnižší hodnoty Akaikeho informačního kritéria byly zjištěny u autoregresního modelu 1. řádu v kombinaci s přímými klimatickými účinky zimy NAO, (tab. 2). Tato struktura modelu předpovídala meziroční fluktuace kolem trendu signifikantně lépe než všechny ostatní struktury, a to konsistentně ve všech devíti studovaných oblastech. Vzhledem k prostému autoregresnímu modelu 1. řádu bez klimatických vlivů je



Obr. 2. Populační dynamika zajíce polního (a) a lišky obecné (b) v devíti oblastech Olomoucka. Pro roční úlovky je použito logaritmickém měřítko. Lineární trendy jsou znázorněny tečkovanou čarou. V horní části obou grafů jsou znázorněny dynamiky v celé České republice, ve spodní části grafů jsou dynamiky na Olomoucku.

Fig. 1. Population dynamics of the brown hare and fox in nine hunting areas around the city of Olomouc. The annual bags are shown on a log scale. The dotted lines depict a linear trend. The dynamics in the Czech Republic are given the upper part of the figure, those in Olomouc region are in lower part of the figure; úlovek = bag.

Tab. 2. Výběr nejlepší struktury autoregresního modelu podle nejnižší sumy AICc. Autoregresní model 1. řádu obsahující přímý klimatický efekt zimy (NAO_t) má nejvyšší prediktivní schopnosti. Rozdíly v sumě AICc vyšší než 9 lze považovat za signifikantní

Table 2. Selection of the best autoregressive model structure according to the lowest sum of AICc. The autoregressive model of the first order containing the direct climatic winter effect (NAO_t) has the greatest predictive power. Differences in AICc sums higher than 9 are considered significant

struktura modelu / model structure	$\Sigma AICc$	rozdíl v / difference in $\Sigma AICc$
ar(1) + NAO_t	312,9	0,0
ar(2) + NAO_t	325,7	12,7
ar(1) + NAO_t + liška,	328,3	15,4
ar(1) + NAO_t + NAO_{t-1}	330,7	17,8
ar(2) + NAO_t + liška,	342,1	29,2
ar(2) + NAO_t + NAO_{t-1}	345,1	32,2
ar(1) + liška,	351,0	38,1
ar(1) + NAO_{t-1}	356,0	43,1
ar(2) + liška,	369,3	56,4
ar(2) + NAO_{t-1}	375,6	62,7
ar(1)	382,4	69,5

rozdíl v sumě AICc téměř 70. Tyto výsledky jednoznačně dokládají, že zimní počasí a celkový charakter zimy významně ovlivňuje početnost zajíce polního v okrese Olomouc. Regresní koeficienty pro přímý efekt NAO_t jsou ve všech 9 oblastech pozitivní, což naznačuje, že mírnější zimy s vyššími teplotami zvyšují velikost podzimního úlovku. Prediktivní vliv ročního úlovku lišky na meziroční oscilace zajíce lze sice považovat celkově za signifikantní (rozdíl v sumě AICc proti čistému autoregresnímu modelu je 31,4), ale ve srovnání s klimatickým efektem není vliv predátora konsistentní ve všech oblastech, neboť regresní koeficienty jsou v některých oblastech pozitivní, v jiných negativní. Vliv predátora na oscilace o vyšší frekvenci je proto sporný.

DISKUSE

Přibližně od poloviny 70. let 20. století je u nás možné pozorovat pokles početnosti populace zajíce polního (TAPPER & BARNES 1986, ESKENS et al. 1999, SMITH et al. 2005), detailnější analýzy jeho populační dynamiky však zatím chybí. V předložené práci jsme se zabývali statistickou analýzou časových řad ročních úlovků zajíce polního na Olomoucku. Ve všech devíti zkoumaných oblastech jsme zjistili sestupný trend (průměrný pokles 6 % ročně) s tendencí výraznějšimu poklesu v lesnatých oblastech. Míra poklesu nesouvisela s mírou růstu populace lišek. Autoregresní modely prokázaly signifikantní vliv klimatických faktorů na změny v početnosti tohoto druhu. Získané výsledky jsou konzistentní s představami, že sestupný trend v početnosti zajíce polního je způsoben rostoucí mortalitou v důsledku vyššího predáčního tlaku v dnešní zemědělské krajině, zatímco meziroční fluktuace v početnosti jsou pod silným vlivem klimatických faktorů.

Pozorované sestupné trendy populací zajíce polního na Olomoucku jsou v souladu s podobnými změnami početnosti v celoevropském měřítku (HELL et al. 2002, SLAMEČKA et al. 1997, PANEK & KAMIENIARZ 1999, SMITH et al. 2005). Ze srovnání časové řady Olomoucka a řady

celorepublikové je zřejmé, že se jedná o velmi obdobné populační procesy (shodný trend i synchronní fluktuace). Příčiny sestupného trendu nejsou přesně známy. Četné studie však ukazují, že zásadní roli v populačních procesech hraje vyšší mortalita, zejména juvenilních jedinců, protože snížená reprodukční schopnost samic nebyla prokázána (ESKENS et al. 1999). Mortalita tedy může být hlavním demografickým procesem odpovědným za dlouhodobý sestupný trend populace. Výsledky naznačují, že sestupný trend by mohl být výraznější v lesnatých oblastech, což potvrzuje výsledky získané v Polsku (PANEK & KAMIENIARZ 1999). To by mohlo souviset s vyššími abundancemi predátorů v lesnatých oblastech a tím také vyšším predačním tlakem zejména na juvenilní komponentu populace (LINDSTRÖM et al. 1994, SLAMEČKA et al. 1997). Podobný jev byl zaznamenán také v Severní Americe, kde přes 80 % juvenilních jedinců zajíce měnivého (*Lepus americanus*) hyne vlivem predace (GILLIS 1998).

Hypotézu vysokého predačního tlaku odpovědného za sestupný trend navíc podporuje skutečnost, že abundance hlavních predátorů zajíce polního jsou v posledních desetiletích v Evropě na vzestupu. Jde především o lišku obecnou (*Vulpes vulpes*), jejíž početnost vzrostla v České republice od 70. let asi 4×. Na Olomoucku byli v polovině 70. let průměrně uloveny 1–2 lišky na 1000 ha plochy, zatímco na přelomu století již 10 lišek na 1000 ha. V našich datech jsme ale nenalezli konkrétní důkaz, že by pokles populací zajíce přímo souvisel s růstem populace lišek. Roční míry růstů v jednotlivých oblastech nebyly korelovány. Tento výsledek ale nelze přeceňovat, neboť šlo o analýzu na malém a relativně homogenním prostoru, kde skutečné rozdíly mezi oblastmi mohou být mnohem menší než vzorkovací chyba. V jednotlivých oblastech se mohl také projevit vliv jiných faktorů, zejména vliv zemědělství. Pro konečné závěry bychom museli prošetřit časové řady z mnohem většího území.

Silný limitující vliv lišky na populaci zajíce byl demonstrován na řadě míst Evropy. Ve Skandinávii došlo vlivem svrabu v letech 1982–1989 k razantnímu snížení početnosti lišky a k následnému výraznému vzestupu početnosti zajíce a dalších druhů živočichů (zajíc běláček, tetřev hlušec, tetřívka obecná) (LINDSTRÖM et al. 1994). Inverzní typ závislosti lišky na početnosti zajíce, kdy s růstem početnosti kořisti klesá početnost predátora a opačně, byl zjištěn mnohokrát (HELL et al. 1997, LINDSTRÖM et al. 1999, TKADLEC 2000). Silný predační vliv lišky obecné na populaci zajíce polního byl potvrzen i ve střední Evropě v Polsku (PANEK et al. 2006) nebo Dánsku (SCHMIDT et al. 2004).

Přímé klimatické faktory lze jako příčinu postupného poklesu populace považovat za málo pravděpodobné. Dlouhé přetrvávání sněhové pokrývky v jarních měsících sice může mít silný negativní vliv na reprodukci a juvenilní mortalitu, ale v posledních dekádách je spíše pozorována tendence k oteplování a k mírným zimám s kratším trváním sněhové pokrývky. Index NAO od 50. let vykazuje vzestupný trend (HURRELL 1995), tedy opak toho, co bychom očekávali v případě platnosti hypotézy Brücknerových period. Přímý význam klimatických faktorů pro objasnění sestupného trendu je tedy značně omezený.

Provedené analýzy naznačují, že na rozdíl od dlouhodobého trendu jsou meziroční fluktuace početnosti zajíce polního na Olomoucku výrazně ovlivňovány klimatickými faktory. Synchronnost fluktuací severoatlantické oscilace a početnosti zajíce byla ve většině sledovaných oblastí dosti zřetelná. To je v souladu se skutečným vlivem severoatlantické oscilace v České republice, neboť při kladném indexu NAO jsou u nás pozorovány teplejší a snad sušší zimy, což může pozitivně ovlivňovat přežívání zajíce polního. Zejména krátké trvání a menší výška sněhové pokrývky v takových letech může zajícům usnadnit přístup k potravním zdrojům. Signifikantní vliv NAO na početnost populací byl zjištěn nejen u zajíce (TKADLEC 2002), ale i u řady rostlin, obojživelníků, ptáků a také kopytníků (FORCHHAMMER et al. 1998).

Zajíc polní patří mezi významné druhy naší fauny a je jedním z nejdůležitějších druhů lovné zvěře. Kromě významu mysliveckého a ekonomického, má své nezastupitelné místo v kulturních tradicích naší země. Je proto pochopitelné a žádoucí, aby problému jeho klesající početnosti byla i nadále věnována pozornost. Předložená práce je úvodní studií a není sama o sobě schopna přinést kauzální vysvětlení celého problému. Bylo by vhodné, aby na tuto práci bylo navázáno dalšími studii, které kromě analýzy vlastní početnosti budou sledovat i jiné demografické parametry (věkovou strukturu, hmotnostní strukturu apod.). Velkým problémem obdobných prací je nedostatek dat charakterizujících abundanci druhu a také obtížnost jejich získávání. Předložená práce naznačila, že početnost zajíce polního úzce souvisí s klimatickými faktory. I když jsme přímo neprokázali vliv lišky, jejich podíl na poklesu populace zajíce je více než pravděpodobný, jak vyplývá z řady jiných míst v Evropě. Praktické kroky k zastavení sestupného trendu početnosti zajíce polního by proto měly být upřeny na všechny faktory, které snižují mortalitu zajíce. Klimatické faktory sice ovlivnit neumíme, ale určitě můžeme snížit jeho mortalitu omezením jeho lovu, změnami zemědělských praktik a snížením početnosti jeho hlavních predátorů.

PODĚKOVÁNÍ

Za laskavé zpřístupnění dat děkujeme zejména Františkovi MALÉMU a Dagmar ČÍŽKOVÉ. Za pomoc s metodami GIS děkujeme Markovi BEDNÁŘOVI. Výzkum by finančně podpořen granty GAČR č. 206/04/2003 a MŠM6198959212.

LITERATURA

- BEGON M., TOWNSEND C. R. & HARPER J. L., 2006: *Ecology. From Individuals to Ecosystems. Fourth Edition*. Blackwell Science, Oxford, 738 pp.
- BERRYMAN A. A., LIMA M. & HAWKINS B. A., 2002: Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos*, **99**: 600–606.
- BERRYMAN A. A. & TURCHIN P., 2001: Identifying the density – dependent structure underlying ecological time series. *Oikos*, **92**: 265–270.
- BURNHAM K. P. & ANDERSON D. R., 1998: *Model Selection and Inference. A Practical Information – Theoretic Approach*. Springer, New York, 353 pp.
- ELTON C. & NICHOLSON M., 1942: The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *J. Anim. Ecol.*, **11**: 215–244.
- ESKENS U., KUGEL B., BENSINGER S. & BITSCH N., 1999: Untersuchung über die mögliche Einflußfaktoren auf die Populationsdichte des Feldhasen. *Ztschr. Jagdwiss.*, **45**: 60–65.
- FORCHHAMMER M. C., POST E. & STENSETH N. C., 1998: Breeding phenology and climate. *Nature*, **391**: 29–30.
- GILLIS E. A., 1998: Survival of juvenile hares during a cyclic population increase. *Can. J. Zool.*, **76**: 1949–1956.
- GOSZCZYŃSKY J. & PILATOWSKI T., 1986: Diet of common buzzards (*Buteo buteo*) and goshawks (*Accipiter gentilis*) in the nesting period. *Ecol. Pol.*, **34**: 655–667.
- HELL P., FLAK P. & SLAMEČKA J., 1997: Korrelation zwischen der Streckenentwicklung des Rot- und Rehwildes sowie des Feldhasen und ihrer wichtigsten Prädatoren in der Slowakei in den Jahren 1968–1995. *Ztschr. Jagdwiss.*, **43**: 73–84.
- HURRELL J. W., 1995: Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science*, **269**: 676–679.
- HURVICH C. V. & TSAI C. L., 1989: Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, **76**: 297–307.

- LINDSTRÖM E. R., ANDRÉN H., ANGELSTAM P., CEDERLUND G., HÖRNFELDT B., JÄDERBERG L., LEMNELL P. A., MARTINSSON B., SKÖLD K. & SWENSON J. E., 1994: Disease reveals the predator: sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. *Ecology*, **75**: 1042–1049.
- MIDDLETON A. D., 1934: Periodic fluctuations in British game populations. *J. Anim. Ecol.*, **3**: 231–249.
- MOTTL S., 1987: Podíl lovu na úbytku zajíců. *Myslivost*, **1987**(6): 127.
- NOVÁKOVÁ E. & HANZL R., 1967: Příspěvek k populační dynamice zajíce polního (*Lepus europaeus* Pall.). *Lynx, n. s.*, **8**: 28–42.
- OGNEV S. J., 1940: *Zveri SSSR i priležaščich stran*. Grizuny, Moskva, Leningrad, 615 pp (ex SEMIZOROVÁ & ŠVARC 1987).
- PANEK M. & KAMIENIARZ R., 1999: Relationships between density of brown hare (*Lepus europaeus*) and landscape structure. *Acta Theriol.*, **44**: 67–75.
- PANEK M., KAMIENIARZ R. & BREST W., 2006: The effect of experimental removal of red foxes *Vulpes vulpes* on spring density of brown hares *Lepus europaeus* in western Poland. *Acta Theriol.*, **51**: 187–193.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2006: *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (<http://www.R-project.org>).
- SEMIZOROVÁ I. & ŠVARC J., 1987: *Zajíc*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 165 pp.
- SCHMIDT N. M., ASFERG T. & FORCHHAMMER M. C., 2004: Long-term patterns in European brown hare populations dynamics in Denmark: effects of agriculture, predation and climate. *BMC Ecology*, **4**: 15.
- SLAMEČKA J., HELL P. & JURČÍK R., 1997: Brown hare in the West Slovak lowland. *Acta Sci. Natur. Brno*, **31**(3–4): 67–72.
- SMITH R. K., JENNINGS N. V. & HARTUS S., 2005: A quantitative analysis of the abundance and demography of European hares *Lepus europaeus* in relation to habitat type, intensity of agriculture and climate. *Mammal Rev.*, **35**: 1–24.
- TKADLEC E., 2000: Populační dynamika zajíce polního na okrese Prostějov. *Přír. Studie Muz. Prostěj.*, **3**: 133–149.