

ZHODNOTENIE DLHODOBÉHO VÝSKUMU ŠTRUKTÚRY, ORGANIZÁCIE A DYNAMIKY ORNITOCENÓZY ZMIEŠANÉHO PRALESA V NPR ŠRÁMKOVÁ

EVALUATION OF LONG-TERM RESEARCH OF THE STRUCTURE, ORGANIZATION AND DYNAMICS OF A BIRD ASSEMBLAGE IN A PRIMAEOVAL MIXED FOREST IN THE ŠRÁMKOVÁ NATIONAL NATURE RESERVE

MARTIN KORŇAN^{1,2} & PETER ADAMÍK^{3,4}

¹ Centrum pre ekologické štúdie, Ústredie 14, 013 62 Veľké Rovné, Slovensko; martin.kornan@gmail.com

² Katedra aplikovanej zoológie a manažmentu zveri, Lesnícka fakulta, TU vo Zvolene, T.G. Masaryka 20, 960 53 Zvolen, SR

³ Katedra zoológie, Prírodovedecká fakulta, Univerzita Palackého, Tř. 17. Listopadu 50, 771 46 Olomouc, ČR

⁴ Vlastivědné muzeum v Olomouci, Nám. Republiky 5, 771 73 Olomouc, ČR

Abstract

We studied structure, organization and dynamics of the breeding bird assemblage in a primeval mixed forest in the Šrámková National Nature Reserve, the Malá Fatra Mts., in 1997 – 2016. Population abundances was estimated by the mapping method within 27.5 ha interior study plot. Tree species preference, foraging ecology and guild structure of birds were based on random point sampling of bird foraging observations. Vegetation structure and floristics were estimated by 11.3 radius plot method (n = 51). We detected 53 breeders within the study plot and 55 breeders in the reserve during the first decade. The total assemblage density during the first decade varied from 52.2 pairs/10 ha to 70.2 pairs/10 ha, while the mean assemblage density was 59.5 ±5.3 pairs/10 ha (SD). Seven dominant bird species (≥ 5 %) were found during the first five year period: *Fringilla coelebs*, *Erithacus rubecula*, *Periparus ater*, *Sylvia atricapilla*, *Regulus regulus*, *Phylloscopus collybita* and *Prunella modularis*. The mean value of population variability index (PV) for 22 the most common species was 0.33 ±0.14 SD (CV = 42.1 %) that indicates the mean difference 33 % in population densities among years 1997 – 2006. Bootstrapped cluster analysis determined six and nine significantly different foraging guilds based on Rootian guild concept. The first and broader guild classification model distinguished six categories of foraging guilds: ground foragers, stream foragers, flycatchers, trunk probers, bark gleaners, and foliage gleaners. The hierarchically lower classification model detected nine significantly different foraging guilds: litter foragers, herb layer foragers, a “solitary guild” of a bush flycatcher, stream foragers, arboreal flycatchers, sweepers, trunk probers, bark gleaners, and foliage gleaners. Comparing guild structure patterns among forest study sites in North America, Australia and this site, we identified convergence traits in guild structure patterns and similar factors causing radiation of species into foraging guilds. Based on the tree preference index, we distinguished four main foraging specializations: generalists, deciduous specialists, coniferous specialists, and dead wood specialists. Many bird species showed strong preference for such rare and uncommon tree species as wych elm (*Ulmus glabra*), sycamore (*Acer pseudoplatanus*), and Norway spruce (*Picea abies*). European beech (*Fagus sylvatica*), hazel (*Corylus avellana*), and rowan (*Sorbus aucuparia*) were generally avoided. Birds with low densities tended to be most selective, but that effect was not statistically significant. Population variability was not significantly associated with foraging specialization. We hypothesize that impoverishment of tree species diversity within forest stands could lead to less diverse bird assemblages composed of species specialized on those tree species remaining and of generalist foragers able to adapt to a wide range of foraging substrates.

Key words

bird community, dynamics, ecological concepts, foraging ecology, guild structure, null models

Úvod

Štúdium procesov v spoločenstvách a ekosystémoch je základom pre pochopenie fungovania ekologických vzťahov a interakcií medzi populáciami v časopriestorových súvislostiach. Dlhodobé štúdie dynamiky a organizácie ekosystémov sa stali základom pre mnohé ekologické koncepcie a te-

órie a podnietili vznik finančných nástrojov vo vedeckých agentúrach na dlhodobý výskum vo svete. Jeden z pekných príkladov je Hubbard Brook Ecosystem Study v USA (www.hubbardbrook.org), ktorý je súčasťou grantovej schémy Národnej grantovej agentúry pre dlhodobý ekologických výskum (National Science Foundation's Long-term Ecological Research (LTER) network). Výstupom ekosystémovej

štúdie Hubbard Brook bolo viac ako 1400 vedeckých prác, 8 kníh, a množstvo vedeckých správ spolu s 92 dizertačnými prácami a 54 diplomovými prácami len do roku 2011 (Holmes 2011). Ďalšími príkladmi úspešných dlhodobých výskumov je dlhodobý výskum v Białowiežskom národnom parku v Poľsku a Luvre projekt v Laponsku vo Švédsku (www.luvre.org). Na Slovensku podobné projekty štúdia ekosystémov absentujú, i keď máme v našom teritóriu množstvo zachovalých prírodných a prirodzených lesov v rôznych vegetačných pásmach.

V roku 1996 začal prvý z autorov realizovať prvý dlhodobý výskum ornitocenózy na Slovensku, ktorý bol súčasťou jeho dizertačnej práce na Prírodovedeckej fakulte Univerzity Komenského v Bratislave. Výskum bol realizovaný počas 20-tich rokov (1997 – 2016) v modelovom lesnom ekosystéme NPR Šrámková. NPR Šrámková bola vybratá ako jedna z najväčších a najzachovalejších zmiešaných pralesných rezervácií na Slovensku (Korpeľ 1989). Zmiešané lesy predhistoricky predstavovali na Slovensku jeden z dominantných typov lesných ekosystémov a analýza dlhodobých vzorcov ornitocenózy v tomto type ekosystému predstavovala prioritnú úlohu. Zároveň treba podotknúť, že táto štúdia je prvá komplexnejšie spracovaná analýza štruktúry a dynamiky potravných gíld a ornitocenózy pralesa metódou *a posteriori* vo svete a zároveň prvé štúdium štruktúry potravných gíld na úrovni taxocenózy v Európe.

Cieľom tohto príspevku je zhrnutie doposiaľ publikovaných poznatkov o štruktúre, dynamike, organizácii a potravnnej ekológii ornitocenózy. Táto syntéza sumarizuje doterajšie výsledky všetkých najdôležitejších prác, ktoré boli publikované vo forme 13 pôvodných vedeckých prác, troch krátkych vedeckých správ a troch konferenčných abstraktov. Štúdium ešte nie je dokončené a ostáva tematicky opublikovať témy troch konferenčných abstraktov, zhodnotenie celkovej dynamiky a niektoré ďalšie témy súvisiace s potravnou ekológiou vtákov.

Národná prírodná rezervácia Šrámková ako modelový pralesný ekosystém

NPR Šrámková bola založená v roku 1967 ako rezervácia reprezentujúca pôvodné západokarpatské pralesy a hôľne spoločenstvá Malej Fatry. Druhové zloženie drevín je relatívne zachované a reprezentuje tzv. typickú karpatskú zmes buka lesného, jedle bielej, smreka obyčajného a javora horského s prímiesou vzácných listnáčov. Rezervácia predstavuje kompaktný lesný celok s malými porastovými dierami spôsobenými víchricami. V pralese sa nachádzajú všetky vývojové štádiá lesa od skoro sukcesných až po štádiá rozpadu. Rezervácia sa nachádza na strmých svahoch bočného hrebeňa Krivánskej Fatry s inklináciou svahov 20° – 60°, čo bolo základným predpokladom pre štúdium potravnnej ekológie vtákov a gíld z dôvodu dobrej viditeľnosti do horných častí korún stromov. Štádium rozpadu predstavovalo plošne maximálnu rozlohu na študijnej ploche, čím boli vytvorené ideálne podmienky pre pozorovanie vtákov pri kŕmení z dôvodu rozvoľnenosti porastu.

Prítomnosť listnatých a ihličnatých drevín v poraste (kontrastný biotop) vytvorilo ideálne podmienky pre sledo-

vane potravných preferencií a potravnnej špecializácie vtákov na dané druhy drevín. Pralesný zmiešaný ekosystém predstavuje ideálny model na štúdium diverzity, nakoľko ekosystémy stredných nadmorských výšok predstavujú druhovo najbohatšie spoločenstvá na základe mnohých štúdií. Dôvodom je, že sa tu stretávajú prvky fauny pásma listnatých a ihličnatých lesov. Vo väčšine horských systémov sa práve v týchto zónach vytvára tzv. efekt strednej zóny (mid-domain effect) (Rahbek 1995).

Charakteristika prírodných pomerov

Bukovo-jedľový prales v NPR Šrámková predstavuje klimaxový zapadokarpatský horský ekosystém. Rezervácia sa rozprestiera na 243,65 ha ploche v doline Bystrička pod vrchom Žobrák a má východnú a juhovýchodnú orientáciu. V rezervácii bola založená 27,5 ha (500 x 550 m) monitorovacia plocha, kde sa realizoval kvantitatívny výskum štruktúry ornitocenózy. Geografické súradnice spodnej línie výskumnej plochy sú 49°11'11,9" až 23,2" s. š., 19°06'37,0" až 51,3" v. d. (WGS 84). Plocha leží v nadmorskej výške 850 – 1078 m n. m. Mapa plochy s vyznačením lesných porastových dielcov je publikovaná v práci Korňana (2013). Výskumnou plochou preteká lesný potok na úseku asi 250 – 300 m. Rezervácia klimaticky patrí medzi oblasti s chladnou horskou klímou s priemernými júlovými teplotami 10 – 12° C. Priemerný ročný úhrn zrážok sa pohybuje v rozmedzí 900 – 1200 mm. Lesné porasty v rezervácii boli v minulosti ovplyvňované diaľkovým prenosom vzdušných emisií, ktoré ovplyvnili kondíciu predovšetkým jedle bielej. Lesný porast rastie na žulovom podlaží, ktoré miestami vytvára sutiny zarastené vegetáciou.

Z lesných drevín sa v rezervácii vyskytujú buk lesný (*Fagus sylvatica*) s dominanciou 43,4 %, jedľa biela (*Abies alba*) 16,9 %, javor horský (*Acer pseudoplatanus*) 5,8 %, smrek obyčajný (*Picea abies*) 4,7 %, jarabina vtáčia (*Sorbus aucuparia*) 2,5 %, javor mliečny (*Acer platanoides*) 0,5 %, a i., ktoré tvoria stromovú etáž (Korňan & Adamík 2017). Krovinová etáž je tvorená lieskou obyčajnou (*Corylus avellana*), miestami bazou červenou (*Sambucus racemosa*), brusnicou čučoriedkovou (*Vaccinium myrtillus*), ríbezľou (*Ribes* ssp.) a hlavne mladými stromčekmi dominantných stromov. Vegetačná štruktúra rezervácie bola snímokovaná metódou kruhových plôch s polomerom 11,3 m (n = 51) (Korňan & Adamík 2017). Vek stromov je odhadovaný na 200 – 250 rokov. Maximálna výška koruny stromov dosahuje až okolo 45 m. Bylinná etáž je tvorená predovšetkým *Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina*, *Rubus* spp., *Impatiens glandulifera*, *Senecio nemorensis*, *Oxalis acetosella*, *Galium odoratum*, *Dentaria bulbifera*, *Lunaria rediviva*, *Homogyne alpina*, *Luzula nemorosa*, *Calamagrostis arundinacea*. Výskumná plocha patrí do asociácie *Abieti-Fageta* podľa Braun-Blanquetovej klasifikácie a skupiny lesných typov *Fageto-Abietum* a *Fageto-Aceretum* v zmysle Zlatníckovej typologickej školy. Posledný detailný opis vegetačnej štruktúry je publikovaný v práci Korňana & Adamíka (2017).

Štruktúra ornitocenózy

Ornitocenóza bukovo-jedľového pralesa v NPR Šrámková patrí medzi najbohatšie v zmiešaných lesoch Slovenska z aspektu druhovej bohatosti a diverzity (Korňan & Adamík 2014, Tab. 3). Ornitocenóza bola sledovaná mapovacou metódou počas 20-ročného obdobia, ale zatiaľ boli publikované len výsledky za prvú dekádu (Korňan 2004a, Korňan 2013). V období 1997 – 2006 bolo zistených 53 hniezdičov v 27,5 ha študijnej ploche. Ročný počet hniezdičov sa pohyboval medzi 37 a 42 s priemernou hodnotou za celé obdobie 39,0 druhov. Maximálny počet hniezdiacich dravcov a sov, sedem z celkového počtu deväť, bol zistený v roku 2004, kedy bola kulminácia hrdziaka lesného (*Myodes glareolus*). Z deviatich hniezdiacich dravcov a sov bolo päť druhov európskeho významu v zmysle platnej legislatívy (*Aegolius funereus*, *Aquila chrysaetos*, *Glaucidium passerinum*, *Pernis apivorus*, *Strix uralensis*). Výskyt *Strix uralensis* v roku 2004 možno pokladať za prvý publikovaný historický záznam hniezdenia tohto druhu v Krivánskej Fatre (Korňan 2008). Za prvú dekádu bolo v celej rezervácii zistených 60 druhov vtákov, z čoho bolo 55 hniezdičov. Z európsky významných druhov d'atľov a spevavcov v rezervácii hniezdia *Dendrocopos leucotos*, *Dryocopus martius*, *Picus canus*, *Picoides tridactylus*, *Ficedula albicollis* a *Ficedula parva*.

Za prvé päťročné obdobie bolo v ornitocenóze zistených celkovo sedem dominantných druhov ($\geq 5\%$) vtákov: *Fringilla coelebs*, *Erithacus rubecula*, *Periparus ater*, *Sylvia atricapilla*, *Regulus regulus*, *Phylloscopus collybita* a *Prunella modularis* (Korňan 2004a). Celková hustota ornitocenózy počas prvej dekády varírovala od 52,2 párov/10 ha do 70,2 párov/10 ha, pričom priemerná hodnota za desaťročné obdobie bola $59,5 \pm 5,3$ párov/10 ha (SD) (Korňan 2013). Pre porovnanie štruktúry s podobnou ornitocenózou bukovo-smrekového lesa sme založili 20 ha sčítaciu plochu v NPR Šútovská dolina na opačnej strane hrebeňa, kde sme robili výskum mapovacou metódou v rokoch 2000 – 2002 (Korňan & Adamík 2014).

Priemerná hodnota Shannonovho indexu druhovej diverzity v rokoch 1997 – 2006 bola 4,17 bitov a indexu equitability 0,79 (Korňan & Adamík 2014). Tieto priemerné hodnoty zaraďujú ornitocenózu NPR Šrámková podľa týchto indexov na tretie miesto za NPR Badínsky prales a NPR Dobročský prales zo vzorky siedmich ornitocenóz prirodzených a prírodných zmiešaných lesov v NPR na Slovensku, ale na základe štatistického testovania bootstrapom žiadne hodnoty druhovej bohatosti a Shannonovho indexu diverzity medzi rezerváciami nie sú rozdielne (Korňan et al. v príprave).

Dynamika ornitocenózy

Na testovanie variability populácií v časovej rade boli použité tri koeficienty (variálny koeficient (CV), fluktuálny koeficient (CF) a populačná variabilita (PV)), pričom len 39 najpočetnejších druhov v rokoch 1997 - 2016 bolo vybraných na analýzy variability, ale hodnoty len pre prvých 22 druhov môžu byť brané ako vierohodné (Korňan 2013, Tabuľka 1). Podľa posledných testov PV koeficient je zo štatistického hľadiska asi najlepší (Heath 2006).

Priemerná hodnota CV bola $38,8 \pm 22,0\%$ SD

(CV = 56,7 %). Maximálna hodnota CV bola 91,7 % pre *Muscicapa striata*, čo indikovalo maximálnu variabilitu populácie, zatiaľ čo *Regulus regulus* s hodnotou 12,3 % dosiahol najnižšiu hodnotu. Priemerná hodnota CF pre 22 najpočetnejších druhov bola $1,64 \pm 0,58$ SD (CV = 35,2 %), čo znamená, že druhy v priemere fluktovali 64 % nad a pod hodnotu ich geometrického priemeru. Minimálna hodnota CF 1,13 bola zistená pre *Regulus regulus* a maximálna hodnota 3,24 pre *Phylloscopus sibilatrix*, čo potvrdzuje výsledky aj z iných častí Európy a môže to súvisieť s antipredačnou stratégiou tohto druhu (Wesołowski et al. 2009). Vysoké hodnoty CF boli zistené aj pre *Muscicapa striata* (3,07), *Coccothraustes coccothraustes* (2,08), *Phylloscopus trochilus* (2,07) a *Columba oenas* (2,03). Naopak medzi druhy s najnižšou hodnotou CF patrili *Prunella modularis* (1,16), *Phylloscopus collybita* (1,18), *Fringilla coelebs* (1,22), *Erithacus rubecula* (1,22), *Turdus merula* (1,27) a *Sylvia atricapilla* (1,28). Priemerná hodnota PV pre 22 najpočetnejších druhov bola $0,33 \pm 0,14$ SD (CV = 42,1 %), čo indikuje, že priemerný rozdiel v hustotách druhov medzi všetkými rokmi bol 33 %. Minimálna hodnota PV 0,13 bola zistená pre *Regulus regulus*, pričom najvyššia hodnota PV 0,60 bola pozorovaná u *Muscicapa striata*. Nízke hodnoty PV boli zistené u *Prunella modularis* (0,15), *Phylloscopus collybita* (0,16), *Fringilla coelebs* (0,19) a *Erithacus rubecula* (0,19). Vysoká variabilita populácií podľa tohto indexu bola zistená u *Columba oenas* (0,51), *Coccothraustes coccothraustes* (0,49), *Phylloscopus trochilus* (0,48), *Phylloscopus sibilatrix* (0,47) a *Ficedula parva* (0,47). CF a PV boli signifikantne korelované na základe Pearsonovho korelačného koeficientu ($r = 0,85$; $t = 7,32$; $P < 0,0001$), čo indikuje podobnú tendenciu hodnôt týchto dvoch indexov (Korňan 2013). Rozdiely boli zaznamenané v poradí druhov. Na základe porovnania variability populácií (PV) druhov v 13 dlhodob sledovaných ornitocenózach v Európe, najnižšie hodnoty PV mali široko rozšírené druhy, ktoré môžu byť charakterizované ako habitatový a nikový generalisti, ktorí obývajú široké spektrum biotopov (Korňan 2013).

Populačné trendy boli počítané takisto pre rovnakú skupinu 22 najpočetnejších druhov počas prvej dekády výskumu. Na testovanie populačných trendov bola použitá jednoduchá lineárna regresia. Na základe klasifikácie trendov, 17 druhov (77,3 %) malo neistý trend, čo indikuje vysoké fluktuácie populácií. Päť druhov malo signifikantný pozitívny alebo negatívny trend. Populácia *Fringilla coelebs* signifikantne silne narástla a u *Poecile palustris* mierne narástla. Naopak, populácia *Columba palumbus* silne poklesla a u *Ficedula parva* a *Pyrrhula pyrrhula* mierne poklesla.

Štruktúra, dynamika a konvergencia gíld a migračných skupín

Gildy predstavujú základné stavebné jednotky ekologických spoločenstiev. Richard Root (1967) prvý definoval ekologickú gildu ako skupinu druhov, ktorá využíva podobné ekologické zdroje (napr. potrava, hniezdné dutiny, svetlo, atď.) podobným spôsobom (Korňan 2005). Gilda zoskupuje

druhy bez vzťahu k taxonomickej príslušnosti. Cieľom tejto časti štúdie bolo popísať štruktúru potravných gíld v ornitocenóze zmiešaného pralesa na základe reálnych náhodných pozorovaní vtákov pri krmení a vyhľadávaní potravy na potravných substrátoch, ktoré sa nachádzajú v pralese (posteriórny prístup) (Korňan & Adamík 2007). Gildy sme definovali na základe Rootovskej koncepcie t.j. na ich definíciu sme použili premenné popisujúce využívanie potravných substrátov a potravné stratégie a taktiež sme ich definovali len na základe podobnosti využívania potravných substrátov v zmysle MacMahonovskej koncepcie (MacMahon et al. 1981). Na štatistické definovanie gíld sme použili najobjektívnejší prístup založený na testovaní matice na štatisticky rozdielne druhové zhľuky (gildy) pomocou bootstrapovej zhľukovej analýzy (bootstrapped cluster analysis) (Korňan & Adamík 2007). Taktiež sme sa snažili pomocou nepriamej ordinačnej techniky (korešpondenčná analýza) extrahovať virtuálne faktory, ktoré mohli byť zodpovedné za segregáciu druhov do gíld počas vývoja ekosystému. Bootstrapová zhľuková analýza definovala 6 a 9 štatisticky rozdielnych gíld na dvoch hierarchických úrovniach v zmysle Rootovskej koncepcie. Na vyššej hierarchickej úrovni (6 gíld) sme definovali nasledovné gildy (Obr. 2): konzumenti na zemi, konzumenti viazaní na tok, konzumenti vo vzduchu, zberači na kmeni, d'ubači do kmeňa a konzumenti na listoch (Korňan & Adamík 2007). Na nižšej hierarchickej úrovni (9 gíld) sa gilda konzumentov na zemi rozdelila na gildy konzumentov v hrabanke a konzumentov v bylinnej etáži, gilda konzumentov vo vzduchu na gildy arborikolných muchárikov a vzdušných insektivorov a jednu samostatnú reprezentovanú *Erithacus rubecula* (krovinový muchárik). Ako dva rozhodujúce faktory, ktoré mohli byť zodpovedné za radiáciu druhov do gíld sa javia gradienty vertikálneho a horizontálneho rozmiestnenia zdrojov v modelovom lese (Korňan & Adamík 2007). Gradient vertikálneho rozmiestnenia zdrojov reprezentuje etážový gradient zdrojov zem (hrabanke)-bylinná etáž-kroviny-stromy-vzdušný obal. Horizontálny gradient je vytváraný priestorovou morfológiou stromu v zmysle gradientu zdrojov: kmeň-vetva-vetvička-list, čo spôsobilo evolúciu rozdielnych ekomorfológických adaptácií na lov diametrálne odlišných spoločenstiev bezstavovcov. Na základe medzikontinentálneho porovnania troch modelových lesných ekosystémov v Európe (NPR Šrámková), Severnej Amerike (Hubbard Brook experimentálny les) a Austrálii (Štátny les Bondi), kde sa robil výskum štruktúry gíld podobnou metodikou sa zistili znaky konvergentného vývoja ekologických gíld, ktoré mohli spôsobiť analogické faktory a gradienty prostredia v týchto evolučne rozdielnych typoch ekosystémov (Korňan & Holmes 2009, Korňan et al. 2013).

Pomerne malé rozdiely priemerných hodnôt populačnej variability (PV) sa zistili medzi jednotlivými kategóriami hniezdných gíld (krovinové hniezdiče - 0,29 (n = 7); korunové hniezdiče - 0,31 (n = 4); pozemné hniezdiče - 0,31 (n = 5); dutinové hniezdiče - 0,39 (n = 8)). Rozdiely medzi skupinami na základe Kruskal-Wallisovho testu neboli štatisticky významné (Korňan 2013). U migračných skupín sa zistili rozdiely v PV medzi migrantmi mierneho pásma (0,28; n = 13) a tropickými migrantmi (0,46; n = 5). Nezistili sa

signifikantné rozdiely v PV medzi rezidentmi (0,29; n = 7) a migrantmi mierneho pásma a tropickými migrantmi a rezidentmi (Korňan 2013). Na základe uvedených testov sa javí migračná stratégia mierneho pásma u vtákov ako najmenej ovplyvňujúca populačné fluktuácie v danom prostredí. Tropickí migranti sú ovplyvňovaní širokou škálou ekologických faktorov na hniezdiskách, migračných trasách a zimoviskách, čo je pravdepodobne dôvodom ich vysokých populačných fluktuácií a dlhodobého poklesu populácií.

Potravná ekológia a stromové preferencie vtákov

Chápanie rozdielov v potravnjej ekológii druhov v zmysle využívania rozdielnych potravných substrátov a stratégií je základom pre pochopenie princípov rozdeľovania zdrojov v ekosystéme. V ornitocenóze zmiešaného pralesa boli analyzované gildy konzumentov vo vzduchu (Korňan 2000, arborikolné mucháriky a vzdušné insektivory), zberačov na kmeni (Adamík & Korňan 2004) a celé zoskupenie spevavcov a d'atľov (Adamík et al. 2003, Korňan & Adamík 2017). Na základe uvedených štúdií možno konštatovať, že druhy majú špecifické preferencie využívania potravných substrátov a to aj v rámci gildy. Analyzovaním šírky niky v gilde muchárikov bol opísaný silný gradient potravnjej špecializácie od generalistov až po silných špecialistov (Korňan 2000). Podobný vzorec potravnjej špecializácie bol zistený aj pri analýze stromových preferencií spevavcov a d'atľov (Korňan & Adamík 2017). Druhy sa rozdelili do štyroch skupín: generalisti, špecialisti na ihličnaté dreviny, špecialisti na listnaté dreviny a špecialisti na mŕtve drevo. Okrem toho, významnú úlohu v rozdeľovaní zdrojov u muchárikov hrala aj výška krmenia. Druhy boli rozdelené podľa priemernej výšky krmenia do rôznych etáží. Pri analýze vzorcov krmenia *Sitta europaea* a *Certhia familiaris* (zberači na kmeni) bola zistená štatisticky významná medziročná variabilita vo využívaní buka na krmenie, u ostatných drevín rozdiely neboli zistené (Adamík & Korňan 2004). *Sitta europaea* pri hľadaní potravy využíval širšie spektrum útočných stratégií a využíval viac typov substrátov ako *Certhia familiaris*, ktorého potravné správanie bolo viac-menej uniformné. U oboch druhov bola zistená výrazná preferencia krmenia na javore horskom, jedli bielej a smreku obyčajnom, čo pravdepodobne súvisí s morfológiou ich kôry. Rozvrásnená a popraskaná kôra s množstvom štrbín a úkrytov je zrejme ďaleko bohatšia na hmyz ako holá kôra buka (Adamík & Korňan 2004). Vo všeobecnosti možno konštatovať, že drobné spevavce preferovali na krmenie vzácne a menej rozšírené stromy ako brest horský, javor horský a smrek obyčajný (Korňan & Adamík 2017). Domnievame sa, na základe výsledkov z experimentálneho lesa Hubbard Brook, že sa mohlo jednať o skoro-sukcesné dreviny, ktoré nemajú tak vyvinutú obranu voči herbivornému hmyzu ako dominantné klimaxové dreviny, a preto môžu poskytovať insektivorným vtákom druhovo bohatšie a početnejšie zoskupenia hmyzu.

Druhové asociácie a organizácia ornitocenózy

Medzidruhová konkurencia (kompetícia) je chápaná ako jeden z hlavných mechanizmov, ktorý ovplyvňuje štruktúru, dynamiku a organizáciu ornitocenózy a spoločenstiev vôbec

(pozri prehľadové monografie Wiens 1989, Dhondt 2012). Konkurenčné mechanizmy boli formulované do dvoch zásadných koncepcií a mechanizmov na priestorovej a časovej úrovni: komplementárnej distribúcií a kompenzačnej dynamike. Na úrovni spoločenstiev a taxocenóz sa medzidruhová konkurencia testuje hlavne nepriamo pomocou druhových asociácií v priestore a čase. Pokiaľ druhy majú pozitívne asociácie (agregácia) alebo náhodné asociácie, tak test je negatívny, naopak, ak sú asociácie negatívne (segregácia), tak test je pozitívny a kompetícia je nepriamo potvrdená. Desiatročné údaje dynamiky ornitocenózy NPR Šrámková boli testované pomocou binárnych (prezencia/absencia) a kvantitatívnych nulových modelov a indexov spoločného výskytu, či vzorce dynamiky podporujú kompenzačnú dynamiku alebo nie (Korňan 2012, 2013). Na úrovni spoločenstva aj gíld sa zistila výrazná prevaha pozitívnych a náhodných druhových asociácií, čím test dopadol negatívne.

Ďalšou výzvou výskumu bola syntéza na tému časových druhových asociácií v globálnom meradle. Na základe vyhľadávania v databázach Web of Science a SCOPUS a vlastných poznatkov bolo nájdených 19 dlhodobých štúdií ornitocenóz z Európy a Severnej Ameriky, ktoré trvali minimálne desať rokov a slúžili ako vzorka. Analýza sa robila na troch hierarchických úrovniach ornitocenózy: úroveň celého spoločenstva (Korňan & Kropil 2014), úroveň gíld (Korňan et al. 2016) a úroveň druhových párov (Korňan & Svitok 2016). Na analýzu sa použili indexy spoločného výskytu (asociačné indexy) a nulové modely a v prípade druhových párov aj Bayesov štatistický prístup. Výsledkom troch štúdií na troch hierarchických úrovniach bol rovnaký záver: dynamika ornitocenóz pravdepodobne nie je výrazne ovplyvňovaná procesmi medzidruhovej konkurencie ako sa pôvodne predpokladalo na základe nepriamych výsledkov druhových asociácií.

Prínos pre ekologické koncepcie a teórie

V rámci výskumu boli testované viaceré ekologické teórie a koncepcie. Medzi najdôležitejšie štúdie výskumu patrila analýza druhových asociácií v časových vzorcoch ornitocenóz s negatívnym výsledkom významu medzidruhovej konkurencie (Korňan 2012, 2013; Korňan & Kropil 2014b; Korňan et al. 2016; Korňan & Svitok 2016). Ďalšou významnou prácou bolo testovanie konvergentného vývoja ekologických gíld medzi kontinentmi v práci Korňan et al. (2013), kde sa našla podpora tejto hypotézy. Ďalej sme zistili, že dve základné koncepcie ponímania ekologických gíld, Rootovská a MacMahonovská koncepcia, produkujú rozdielne vzorce štruktúry gíld v rovnakom spoločenstve (Korňan & Adamík 2007). Zhodnotili sme, aké sú rozdiely vo vzorcoch gíld podľa apriórneho a posteriórneho prístupu zo štúdia z jednej modelovej ornitocenózy z hľadiska výhod a nevýhod (Korňan & Adamík 2002). Výsledky štúdie prispeli aj k formovaniu názorov na nové ponímanie a definíciu termínu „ekologická gilda“ (Korňan & Kropil 2014a) (okolo 580 čítaní v sociálnej sieti Researchgate) a chápanie organizácie a štruktúry spoločenstiev u nás (Korňan 2005). Výsledky štúdie druhových preferencií stromov pri kŕmení vtákov nepodporili hypotézy stabilnejších populácií genera-

listov oproti špecialistom a taktiež silnejšiu selektivitú stromov u druhov s nízkymi populačnými hustotami (Korňan & Adamík 2017). Za zmienku stojí aj pozorovanie pravdepodobne prvého dvojitého hniezdenia *Ficedula parva* na svete v roku 2000, čo mohlo súvisieť s príchodom skorej jari a skorého priletu na hniezdiská ako dôsledok klimatických zmien (Korňan 2004b).

Aplikovaný prínos pre lesníctvo a ochranu prírody

Lesnícke obhospodarovanie lesov má preukazný vplyv na potravné stratégie vtákov a štruktúru potravných gíld. Adamík et al. (2003) porovnali štruktúru potravných gíld a šírku potravných ník rovnakých druhov vtákov medzi zmiešaným pralesom v NPR Šrámková ako prototypom pôvodných lesov v oblasti severozápadného Slovenska a smrekovou monokultúrou. Zistili chudobnejšiu štruktúru potravných gíld a signifikantne užšiu šírku potravných ník v smrekovej monokultúre, čo bolo pravdepodobne spôsobené floristickou a štruktúrnou homogenizáciou pôvodného ekosystému. Korňan & Adamík (2017) sledovali stromové preferencie vtákov pri kŕmení v zmiešanom pralesi v NPR Šrámková a došli k záveru, podobne ako iní autori, že pre zachovanie druhovo pestrej ornitocenózy je potrebná prítomnosť aj vzácnych stromov v ekosystéme ako javor horský, brest horský a mŕtveho dreva, ktoré sú preferované potravné substráty pre viaceré druhy, medzi ktoré patria aj potravní špecialisti. Z tohto dôvodu Korňan & Adamík (2017) odporúčajú v chránených územiach lesnícky manažment smerovať k pestovaniu pôvodnej druhovej skladby lesov, čím budú z floristického hľadiska vytvorené podmienky pre zachovanie vysokej diverzity ornitocenóz a tým aj zoocenóz, nakoľko viaceré vzácne druhy vtákov môžu byť chápané ako „dáždnikové druhy“, ktoré indikujú celkový stav ekosystému.

Na poslednom mieste by sme chceli podotknúť, že výsledky štúdie ornitocenózy NPR Šrámková prispeli aj k vytvoreniu odporúčaní na lesnícky manažment v zmysle udržateľného lesníctva a manažmentu rekreačných aktivít v chránených územiach (Korňan 2006, 2016).

Zhodnotenie vedeckých výstupov výskumu

Vedecké práce z výskumu boli pomerne úspešné aj v úrovni vedeckej citovanosti v podmienkach Slovenska v odbore ekológia. Od roku 1998, kedy bola opublikovaná prvá práca o rezervácii (Korňan 1998), celkový počet citácií všetkých kategórií dosiahol v roku 2017 hodnotu 95 (43 SCI, 12 SCOPUS, 17 zahraničných neindexovaných a 23 domácich neindexovaných). Z údajov z výskumu vznikla jedna rigorózná práca (MK) a jedna dizertačná práca (MK). Výsledky z výskumu boli prezentované na najvýznamnejších svetových ornitologických konferenciách a kongresoch vo forme troch prednášok a dvoch posterov (Medzinárodný ornitologický kongres, Konferencia európskej ornitologickej únie a Severoamerická ornitologická konferencia), jednej prednášky na európskej lesníckej konferencii a 23 prezentácií na slovenských a českých zoológických kongresoch, konferenciách a seminároch. Z 13 pôvodných vedeckých prác venovaných tomuto výskumu do roku 2017 bolo sedem

v karentovaných časopisoch, jeden v SCOPUS časopise, tri v domácich neindexovaných časopisoch a dva v domácich zborníkoch. Z troch krátkych vedeckých správ boli dve publikované v karentovaných časopisoch a jedna v domacom neindexovanom časopise. Za neindexovaný časopis chápeme časopis nezahrnutý do databáz Web of Science Core Collections a SCOPUS.

Pod'akovanie

Naša srdečná vďaka patrí Správe NP Malá Fatra vo Varíne za povolenie a podporu realizovať dlhodobý výskum ornitocenózy a využívať ich ubytovacie zariadenia počas výskumu. Taktiež ďakujeme Lesom Slovenskej republiky za povolenie využívať ich chatu v doline Bystrička na ubytovanie v čase, keď zhorela terénna stanica národného parku. Špeciálne pod'akovanie patrí všetkým, ktorí sa podieľali na terénnych prácach v extrémnom prostredí počas výskumu, ako vymeriavanie študijnej plochy a vegetačné snímkovanie, menovite Anita Bartakovics, Martin Bušovský, Štefan Bobocký, Tomáš Derka, Milan Fillo, Miloš Majda, Martin Paclík, Jozef Sečník, Hana Staňková a Juraj Vojtek. Za čiastočné financovanie výskumu ďakujeme Ministerstvu školstva, mládeže a telesnej výchovy Českej republiky; Ministerstvu školstva, vedy, výskumu a športu Slovenskej republiky; Nadácii otvorenej spoločnosti a Správe národných parkov Slovenskej republiky.

Literatúra

ADAMÍK P. & KORŇAN M. 2004. Foraging ecology of two bark foraging passerine birds in an old-growth temperate forest. *Ornis Fennica* 81: 13–22.

ADAMÍK P., KORŇAN M. & VOJTEK J. 2003. The effect of habitat structure on guild patterns and the foraging strategies of insectivorous birds in forests. *Biologia, Bratislava* 58: 275–285.

DHONDT A. A. 2012. Interspecific competition in birds. Oxford University Press, Oxford.

HEATH J. P. 2006. Quantifying temporal variability in population abundances. *Oikos* 115: 573–581.

HOLMES R. T. 2011. Avian population and community processes in forest ecosystems: Long-term research in the Hubbard Brook Experimental Forest. *Forest Ecology and Management* 262: 20–32.

KORŇAN M. 1998. Analýza potravných gíld hniezdnej ornitocenózy prírodného bukovo-jedľového lesa v NPR Šrámková v Krivánskej Fatre: posteriori prístup. In: Korňan, M. (ed.) *Výskum a ochrana Krivánskej Fatry*. Správa NP Malá Fatra, Varín: 94–102.

KORŇAN M. 2000. Interspecific foraging substrate preferences among flycatchers in a primeval mixed forest (Šrámková National Nature Reserve). *Oecologia Montana* 9: 36–43.

KORŇAN M. 2004a. Structure of the breeding bird assemblage of a primeval beech-fir forest in the Šrámková National Nature Reserve, the Malá Fatra Mts. *Biologia, Bratislava* 59: 219–231.

KORŇAN M. 2004b. The first record of double breeding of red-breasted flycatcher (*Ficedula parva*) in the world? *Biologia, Bratislava* 59: 232–234.

KORŇAN M. 2005. Koncepcia štruktúrálnofunkčnej organizácie spoločností: gildy a funkčné skupiny. *Biologické listy* 70: 81–106.

KORŇAN M. 2006. Hodnotenie vplyvu lesohospodárskeho využívania lesov na vtáčie zoskupenia: literárna rešerš. *Tichodroma* 18: 111–118.

KORŇAN M. 2008. Prvé dokázané hniezdenie sovy dlhochvostej (*Strix uralensis*) v Krivánskej Fatre (Slovensko). *Tichodroma* 20: 140–142.

KORŇAN M. 2012. Druhové asociácie v hniezdnej ornitocenóze zmiešaného pralesa: testy nulovými modelmi. In: Kubovčík, V. & S. Stašiov (eds), *Zborník príspevkov z vedeckého kongresu „Zoológia 2012, 18. Feriancove dni*. Technická univerzita vo Zvolene, Zvolen: 89–91.

KORŇAN M. 2013. Breeding bird assemblage dynamics in a primeval temperate mixed forest in the Western Carpathians (Slovakia): support for pluralistic community concept. *Ornis Fennica* 90: 151–177.

KORŇAN M. 2016. Vplyv výstavby lyžiarskych stredísk a zimnej rekreácie na vtáky: rešerš. *Tichodroma* 28: 86–96.

KORŇAN M. & ADAMÍK P. 2002. Porovnanie a priori a a posteriori prístupov pri analýze potravných gíld vo vtáčích spoločnostiach: modelový príklad. *Oecologia Montana* 11: 82–93.

KORŇAN M. & ADAMÍK P. 2007. Foraging guild structure within a primeval mixed forest bird assemblage: a comparison of two concepts. *Community Ecology* 8: 133–149.

KORŇAN M. & ADAMÍK P. 2014. Structure of the breeding bird assemblage of a natural beech-spruce forest in the Šútovská dolina National Nature Reserve, the Malá Fatra Mts. *Ekológia* 33: 138–150.

KORŇAN M. & ADAMÍK P. 2017. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a primeval mountain mixed forest: implication for management. *Scandinavian Journal of Forest Research* 32: 671–678.

KORŇAN M. & HOLMES R. T. 2009. Konvergencia štruktúry potravných gíld ornitocenóz medzi lesmi dvoch zoogeografických oblastí. *Tichodroma* 21: 15–32.

KORŇAN M., HOLMES R. T., RECHER H. F., ADAMÍK P. & KROPIL R. 2013. Convergence in foraging guild structure of forest breeding bird assemblages across three continents is related to habitat structure and foraging opportunities. *Community Ecology* 14: 89–100.

KORŇAN M. & KROPIL R. 2014a. What are ecological guilds? Dilemma of guild concepts. *Russian Journal of Ecology* 45: 445–447.

KORŇAN M. & KROPIL R. 2014b. Do long term patterns of bird assemblage dynamics imply interspecific competition? Null model analyses of species associations. *Ornithological Science* 13, Suppl.: 17.

KORŇAN M. & SVITOK M. 2016. Analýza druhových párov pomocou nulových modelov vo vzorcach časovej dynamiky ornitocenóz vyvracia predpoklady kompenzačnej dynamiky: empirický Bayesov prístup. In: Krumpálová

- Z., M. Zigová & F. Tulis (eds.) Zborník príspevkov z vedeckého kongresu “Zoológia 2016”, Univerzita Konštantína Filozofa v Nitre, Nitra, p. 119.
- KORŇAN M., SVITOK M. & KRIŠTÍN A. 2016. Analýza druhových asociácií nulovými modelmi v potravných gildách vtákov v časových vzorcoch ornitocenóz odpo-ruje predpokladom kompenzačnej dynamiky. In: Krum-pálová Z., M. Zigová & F. Tulis (eds.) Zborník príspev-kov z vedeckého kongresu “Zoológia 2016”, Univerzita Konštantína Filozofa v Nitre, Nitra, p. 120.
- MACMAHON J. A., SCHIMPF D. J., ANDERSEN D. C., SMITH K. G. & BAYN R. L., JR. 1981. An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts. *Journal of Theoretical Biology* 29: 287–307.
- KORPEL Š. 1989. Pralesy Slovenska. Veda, Bratislava.
- RAHBEK C. 1995. The elevational gradient of species rich-ness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200–205.
- ROOT R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317–350.
- WESOŁOWSKI T., ROWIŃSKI P. & MAZIARZ M. 2009. Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*: a nomadic insectivore in search of safe breeding grounds? *Bird Study* 56: 26–33.
- WIENS J.A. 1989. The ecology of bird communities. Vol. I, II. Cambridge University Press, Cambridge.

Došlo: 14. 6. 2017
Prijaté: 20. 9. 2017