

O gildách, rozdělování zdrojů a dynamice ptačího společenstva v západokarpatském pralese



Slovenská část Západních Karpat je v celoevropském vnímání poměrně bohatá na výskyt posledních zbytků pralesů, které najdeme většinou v malých fragmentech v přírodních rezervacích. Výzkum pralesů má mimořádný význam, protože umožňuje nahlédnout do procesů v ekosystémech, které nebyly drasticky poznamenány činností člověka. Je to pohled „oknem minulosti“ do prehistorických období (Wesołowski 2007). Jednu z nejzachovalejších a rozlohou větších (244 ha) pralesních lokalit představuje národní přírodní rezervace Šrámková na východním svahu vrchu Žobrák (1 308 m n. m.), která spolu s NPR Šútovská dolina (527 ha) vytváří jeden komplex v jádrovém území národního parku Malá Fatra. Obě rezervace reprezentují smíšené horské lesy s dominancí buku lesního (*Fagus sylvatica*), jedle bělokoré (*Abies alba*), smrku ztepilého (*Picea abies*) a javoru kleny (*Acer pseudoplatanus*), s malým zastoupením jiných druhů stromů. V r. 1996 tu začal první autor tohoto článku dlouhodobý výzkum ptáků v rámci disertační práce na Univerzitě Komenského v Bratislavě a připojil se i druhý, tehdy ještě středoškolák. Populační hustoty hnízdících druhů jsme každoročně sledovali mapovací metodou v průběhu 20 let (1997–2016) s cílem zjistit početnosti hnízdních populací na výzkumné ploše 27,5 ha v NPR Šrámková. Zároveň probíhala studie potravní ekologie ptáků (1997–2000) na stejné ploše a v rezervaci, a detailně se zde sledovala druhová skladba i struktura vegetace.

Dlouhodobým výzkumem ptačích společenstev pralesů a přirozených lesních porostů ve výškovém gradientu Západních Karpat jsme zjistili kontinuální pokles druhové bohatosti a diverzity s rostoucí nadmořskou výškou, což je nejběžnější typ křivky u ptáků v globálním měřítku (McCain 2009). Během výzkumu jsme na studijní ploše v NPR Šrámková doložili 56 hnízdních druhů a při tříletém výzkumu v NPR Šútovská dolina 49 hnízdních dru-

hů, což řadí obě rezervace mezi druhově nejbohatší v Západních Karpatech (obr. 4).

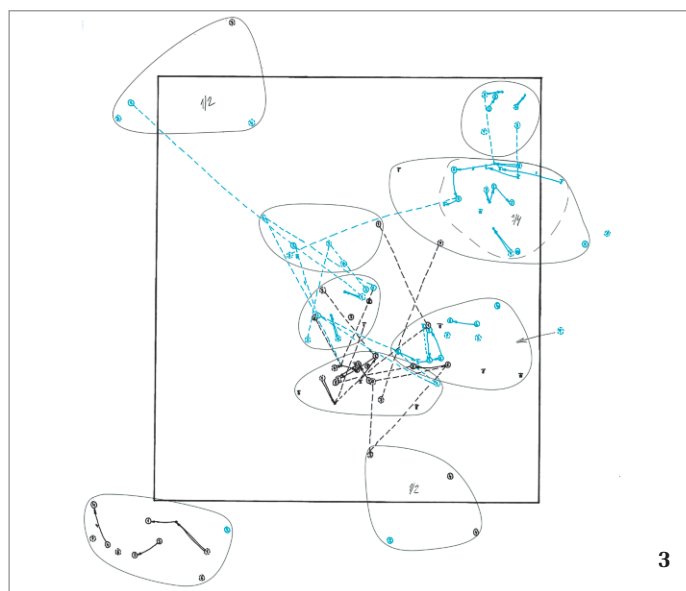
Jednou z klíčových otázek ekologie je struktura společenstev, zda jsou tvořena náhodným souborem druhů, nebo mají vnitřní strukturu (organizaci), která může být do jisté míry proměnlivá v čase. Po detailním studiu využívání potravních zdrojů, loveckých strategií a výškové stratifikace lovu jednotlivých druhů jsme rozlišili vnitřní organizaci ptačího společenstva do gild.

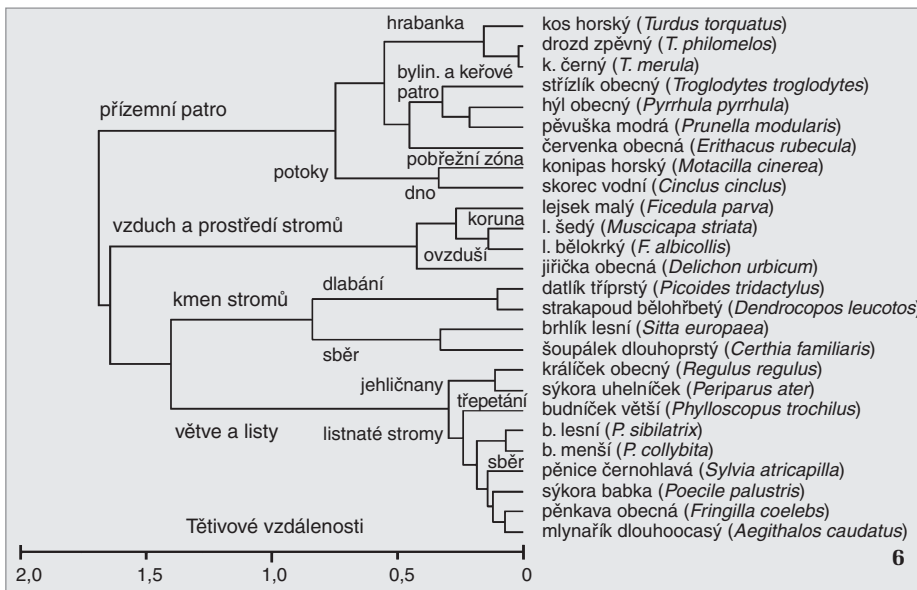
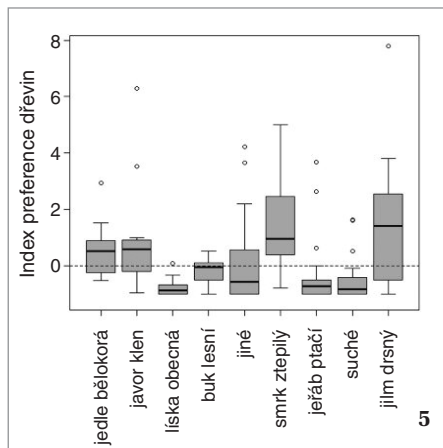
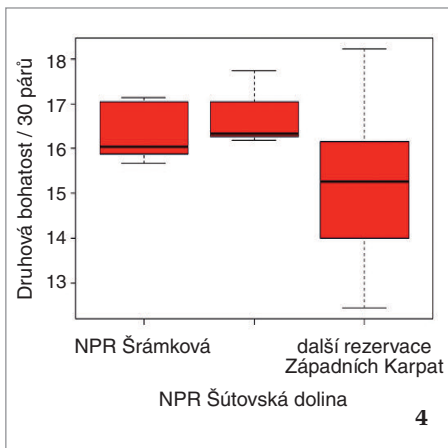
1 Pohled do interiéru bukojedlového pralesa v r. 2012 v národní přírodní rezervaci Šrámková v Malé Fatře. Prales představuje mozaiku různých vývojových stadií. Foto M. Korňan

2 Samec datlíka tříprstého (*Picoides tridactylus*) na jedli bělokoré (*Abies alba*). Jde o zástupce boreomontánních druhů, v Západních Karpatech obývá především přirozené a přírodní jehličnaté a smíšené lesy. Hlavní areál má v biomu tajgy. Významně preferuje sběr potravy na jehličnatých stromech a můžeme ho považovat za potravního specialistu.

3 Vyhodnocení druhové mapy budníčka lesního (*Phylloscopus sybilatrix*) při aplikaci mapovací metody z r. 2003 použité při výzkumu ptačího společenstva smíšeného pralesa v NPR Šrámková

4 Porovnání druhové bohatosti ptáků v NPR Šrámková (1997–2006, Korňan 2013) a NPR Šútovská dolina (2000–02, Korňan a Adamík 2014) s jinými smíšenými pralesy a přirozenými lesy Západních Karpat (citované studie uvedeny na webu Živý): NPR Badinský prales (1990–92), PR Čerňava (1988–90), NPR Dobročský prales (1990–92), NPR Kněhyně – Čertův mlýn (1985–92), NPR Kněhyně – Čertův mlýn – Magurka (1989–91), NPR Pod Latiborskou hoľou (1999–2001), NPR Osobitá (2004–06), NPR Razula (1978–90), NPR Salajka (1983–92),





NPR Velká Stožka (1999–2001). Hodnoty představují počet druhů po statistické analýze řazením a přepočtu na standardizovaný počet 30 párů.

5 Diagram preferencí ptáků při krmení na stromech v bukojedlovém pralesě NPR Šrámková. Pozitivní hodnoty značí preferenci a negativní hodnoty averzi k danému druhu stromu. Podle: M. Korňan a P. Adamík (2017), se svolením nakladatelství Taylor & Francis Ltd

Dendrogram 26 druhů společenstva byl sestaven na základě 38 proměnných, které charakterizovaly potravní chování ptáků, např. v jaké průměrné výšce probíhalo krmení, směr pohybu při hledání potravy, frekvence využívání potravních zdrojů a potravních strategií. Upraveno podle: M. Korňan (2005), se svolením Ústavu biologie obratlovců Akademie věd ČR

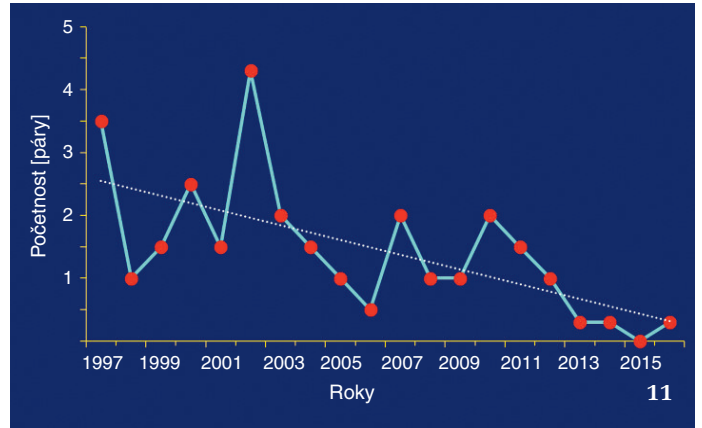
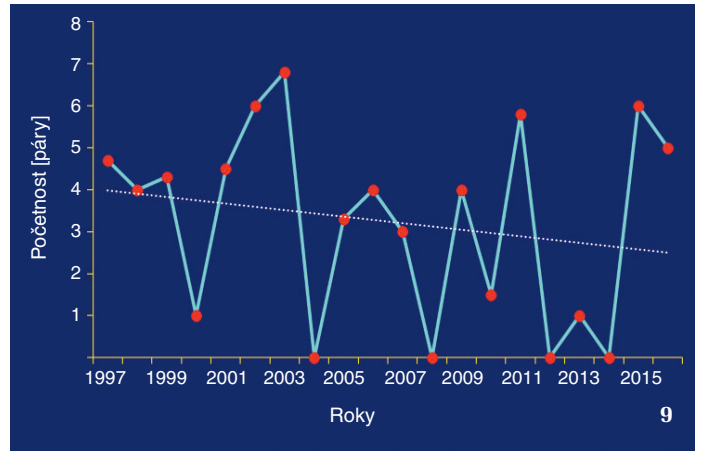
7 Důležitým faktorem pestrosti vývojových stadií pralesa jsou větrné disturbance. NPR Šrámková (2012). Foto M. Korňan



Podobně jako lidská společnost je, či v minulosti byla, rozdělena do různých cechů neboli gild, i společenstva ptačích druhů mívají své cechy z hlediska hlavních typů potravy, využívání potravních zdrojů a strategií lovu. Jednotlivé ekologické gildy shlukují druhy, které využívají podobné zdroje podobným způsobem ve smyslu tvůrce této koncepce Richarda B. Roota (1967). Na našich studijních plochách jsme identifikovali 6 a 9 typů potravních gild (obr. 6, Korňan a Adamík 2007). Podařilo se nám určit dva základní gradienty prostředí: vertikální distribuci potravních zdrojů (půdní povrch – bylinné patro – keřové patro – stromové patro – vzdušná etáž) a prostorovou morfologii stromu (kmen – větev – větvička – list), které mohly sehrát hlavní úlohu při rozdělení zdrojů a ekologické radiaci druhů do gild. Dosud publikované gildové koncepce produkují rozdílné klasifikace druhů. Při porovnání výzkumných ploch ze tří kontinentů (Severní Amerika, Austrálie, Evropa), kde probíhal výzkum srovnatelnou metodikou, se nám podařilo potvrdit podobnou základní gildovou strukturu ptačích společenstev tří lesů (smíšený les Hubbard Brook v USA, eukalyptový v Austrálii a NPR Šrámková) a nepřímo doložit zmíněné faktory (Korňan a kol. 2013).

Na základě dlouhodobého výzkumu potravní ekologie v experimentálním lese Hubbard Brook v USA (ale i jinde) se prokázalo, že ptáci k získávání potravy upřednostňují určité druhy stromů. Podle těchto i našich studií výběr souvisí s početností (abundancí) potravních zdrojů, např. bezobratlých u hmyzožravých druhů, a s architekturou koruny stromů. Každý ptačí druh má specifickou morfologickou stavbu těla, která je základem adaptací na zabezpečení všech životních strategií včetně hledání potravy. Proto určitá prostorová architektura stromu nejlépe vyhovuje způsobem druhům, které jsou v hledání potravy na tomto druhu stromu úspěšnější než jiné druhy ptáků. Podle některých autorů může početnost listožravých bezobratlých souviset s chemickou stavbou listů a jiných orgánů rostlin, protože listy některých druhů mohou chutnat lépe než jiných, což zase souvisí s evoluční chemickou obranou rostlin proti spásáčům/okusovačům.

V bukojedlovém lese NPR Šrámková ptáci výrazně preferovali hlavně vzácnější listnáče jako javor klen a jilm drsný (*Ulmus glabra*) a jiným druhům stromů se vyhýbali (obr. 5, Adamík a Korňan 2004, Korňan a Adamík 2017). Několik druhů dávalo přednost sběru potravy na jehličnatých stromech, např. datlík tříprstý (*Picoides tridactylus*, obr. 2), králíček obecný (*Regulus regulus*) a sýkora uhelníček (*Periparus ater*). V případě javoru kleny si to vysvětlujeme větší plochou listu a tím i pravděpodobně vyšší početností kořisti. Někteří autoři se domnívají, že raně sukcesní dřeviny nemají tak dobře vyvinutou chemickou obranu proti herbivorům, takže mohou lákat hmyz, a to zase přitahuje hmyzožravé ptáky (např. Holmes a Schultz 1988). Testovali jsme dvě hypotézy, které souvisejí s potravní specializací druhů ve vztahu ke stromům: druhy s nižšími populačními hustotami mají větší selektivitu



dřevin ke krmení a potravní generalisti mají stabilnější populace (menší fluktuační početnosti) než specializovanější druhy, protože mohou pružněji přepínat mezi hledáním potravy na různých druhcích stromů podle dostupnosti potravy. Nejistili jsme ale podporu ani jedné z těchto hypotéz na úrovni všech druhů nebo potravních gild.

Populační ekologie druhu

Vyhodnocování populačních trendů druhů má velký význam z hlediska dynamiky společenstev a je také důležité pro praktickou ochranu přírody, např. při určování vitality populací. Populační trendy 24 nejpočetnějších druhů v rezervaci poukázaly na vysokou variabilitu abundancí. Ani jeden druh nevykazoval stabilní trend, u jednoho byl zaznamenán výrazný pokles, u dvou mírný pokles, u jednoho druhu mírný nárůst a u ostatních jsme pozorovali nejistý trend. Vysvětlit mechanismus fluktuací a důvody daného trendu se u většiny druhů nepodařilo, protože populace jsou ovlivňovány obrovským souborem faktorů, které působí na hnízdištích, během jarní a podzimní migrace i na zimovištích, a to na různých prostorových škálách. Zajímavé může být vysvětlení dynamiky u paleotropického migranta budníčka lesního (*Phylloscopus sibilatrix*, obr. 8), který hnízdí na zemi. Jeho populace je silně ovlivňována predací drobnými zemními savci, např. myšicemi rodu *Apodemus*. Z tohoto důvodu se na základě našich a zahraničních studií zdá, že si budníček lesní v dobách kulminace populací zemních savců hledá bezpečnější hnízdiště migrací na jiné lokality (Wesołowski a kol. 2009), aby zajistil svou hnízdní úspěšnost. Kulminace drobných

savců jsou v bukojedlovém pralese zprostředkovány úrodou bukvic v semenných letech. V době těchto kulminací vykazoval budníček lesní výraznou populační depresi, protože se jim vyhýbal nomadickým hledáním bezpečnějších hnízdišť (obr. 9).

Lejssek malý (*Ficedula parva*, obr. 10) vyhledává v našich podmínkách staré rozsáhlé listnaté a smíšené lesy především s přítomností buku a je možné ho považovat za ekologický indikátor kvality stanoviště. Velikost jeho populace v rezervaci se od r. 1997 mírně zmenšila, což může souviset s poklesem zastoupení vhodných hnízdních biotopů na našem studijním území (obr. 11). Horší osud postihl kosa horského (*Turdus torquatus*, obr. 12), který zde ještě v 90. letech a začátkem tohoto milénia pravidelně hnízdil (obr. 13). V poslední dekádě jsme zjistili výrazný pokles početnosti a na základě našich údajů do r. 2016 je kos horský už velmi vzácný, nebo v rezervaci vůbec nehnízdí (lokální vymizení). Negativní trend početnosti byl u něho zaznamenán ve Velké Británii a na Slovensku, ale hodnověrné údaje na revizi statusu ohrožení v Západních Karpatech chybějí (Ciach a Mrowiec 2013). Určitě by si zasloužil zvýšenou pozornost, neboť jde o druh severské tajgy a ve střední Evropě ho lze považovat za reliktní prvek, jenž může být ohrožen globálním oteplováním.

Revize kompetiční teorie

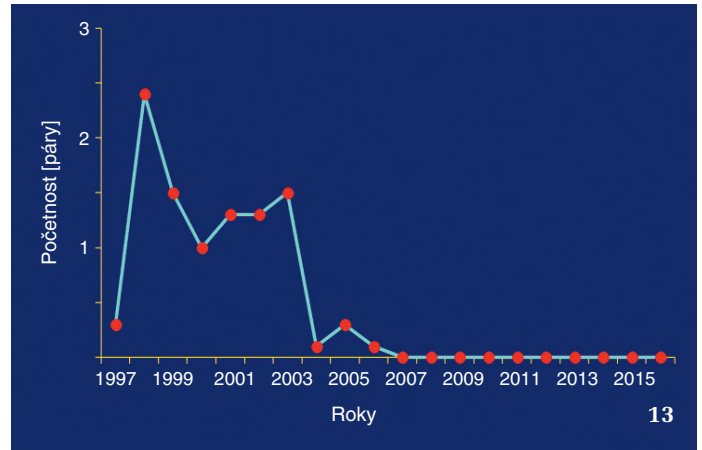
Otázka mechanismů fungování společenstev stojí v popředí ekologického výzkumu od počátku tohoto vědního oboru. Historicky jedna z klíčových myšlenek vysvětlujících fungování společenstev je hypotéza mezidruhové konkurence, kterou prosazovalo mnoho významných průkopníků oboru jako Henry A. Gleason,

8 a 9 Samec budníčka lesního (*Phylloscopus sibilatrix*) a jeho 20letá dynamika hnízdní populace ve studijním kvadrátu o rozloze 27,5 ha v bukojedlovém pralese NPR Šrámková (1997–2016)

10 a 11 Samec lejska malého (*Ficedula parva*) a jeho rovněž 20letá dynamika hnízdní populace na studijní ploše v NPR Šrámková

12 a 13 Samec kosa horského (*Turdus torquatus*) a 20letá dynamika hnízdní populace na téže studijní ploše. Snímky: S. Harvančík, není-li uvedeno jinak

Vito Volterra, George E. Hutchinson, Robert H. MacArthur nebo Jared M. Diamond. Zakládá se na předpokladu, že druhy obývající stejné území vzájemně soupeří o ekologické zdroje, např. potravu, hnízdní možnosti a prostor. Druhy lépe přizpůsobené daným podmínkám nebo fyzicky silnější omezují existenci méně přizpůsobených nebo slabších druhů, což se může odrazit v nižší produkci potomstva, konzumování horší potravy, obývání méně vhodného prostředí apod. Tato hypotéza není prakticky experimentálně testovatelná na úrovni společenstva, jako je náš modelový les, a běžně se testuje nepřímou na základě druhových asociací v prostoru a čase z matic přítomnosti, nebo absence a početnosti druhů ve společenstvech. Ve smyslu paradigmatu R. H. MacArthura se hypotéza mezidruhové konkurence testuje na základě druhových asociací ve společenstvu. Tyto asociace mohou být v principu negativní (segregace), což naznačuje konkurenci, pozitivní (agregace) – naznačující převahu pozitivních interakcí k nějakému silnému faktoru prostředí, třeba klimatu, nebo náhodně bez jasného mechanismu organizace společenstva.



Hypotézu jsme testovali na úrovni celého ptačího společenstva i jednotlivých gild v NPR Šrámková a výsledky naznačují převahu náhodných a pozitivních druhových asociací (Korňan 2013). Kvůli možnosti širších zobecňujících závěrů jsme analýzu rozšířili na vzorek 19 publikovaných ptačích společenstev, která byla studována 10–57 let v Evropě a Severní Americe. Metanalýzu jsme provedli na třech úrovních hierarchie společenstev – dvojic druhů (Korňan a Svitok 2018), potravních gild a celého společenstva (Korňan a kol. 2019). Testy ukázaly převahu náhodných a pozitivních vazeb, což nepodporuje hypotézu mezidruhové konkurence ve smyslu kompenzační dynamiky u ptáků

minimálně na základě testů nulovými modely. Kompenzační dynamika zahrnuje opakované fáze populačního růstu a poklesu ve vztahu ke kontinuálním environmentálním pulzům a je dávana do vztahu s mezidruhovou konkurencí. Pokles a růst populací v kompetičním vztahu je vzájemně inverzní. Výsledky naznačují, že ptáci mohou mít společnou dominantní odezvu k nějakému významnému faktoru prostředí, např. klimatu. To by mohlo vysvětlovat převahu korelované dynamiky populací na úrovni celého společenstva na základě kvantitativní analýzy.

Dlouhodobé studie ornitocenóz na lokální úrovni dokážou odpovědět na mnohé zásadní otázky a hypotézy organizace eko-

logických společenstev v teoretické i aplikované ekologii. Závěry studií v podmínkách blízkých pralesům jsou o to cennější, protože načrtávají ekologické vzorce v prostoru a čase v předhistorických podmínkách. Závěrem lze uvést, že na základě našich studií mezidruhová konkurence nehraje v organizaci ptačích společenstev hlavní úlohu. Převaha náhodných a pozitivních asociací v dynamice populací může být důsledkem odezvy populací na nějaký silný vliv prostředí, např. klima.

Podrobný seznam použité a doporučené literatury a citací prací autorů článku je uveden na webové stránce Živý.

Petr Šrámek

Neobvykle zbarvená užovka obojková z území ČR

Zbarvení našich hadů je poměrně dobře známé a zdokumentované (např. Moravec 2015 a 2019). U některých druhů dochází k víceméně pravidelnému výskytu určitých aberací od typického vzoru kresby. Příkladem je zmije obecná (*Vipera berus*), která má i u nás jedince v dospělosti černé (ab. *prester*) a hnědočervené (ab. *chersea*). U jiných druhů, např. užovky obojkové (*Natrix natrix*) a užovky hladké (*Coronella austriaca*), byli ojediněle zaznamenáni albinotičtí nebo melaničtí jedinci (blíže např. Živa 2006, 5: 228–229). Obecně je zbarvení plazů určováno přítomností a rozmístěním různých typů pigmentových buněk (chromoforů) v kůži a kombinací kožních barviv (pigmentů), která chromofory obsahují. Genové mutace ovlivňující tvorbu pigmentů mohou mít ale za následek vznik i velmi neobvyklých forem.

Užovka obojková v rámci areálu vytváří několik typů zbarvení, které ale jen částečně odpovídají tradičně uváděným poddruhům. V České republice má kresbu poměrně uniformní, i když zde žijí dvě fylogeneticky odlišné linie. Případ velmi netypického jedince tohoto druhu byl zjištěn 15. června 2018 v Brně. Pozorovatel (Václav Květoň) uvádí, že had byl velký

a vitální. Mohlo jít o dospělou samici, které bývají větší než samci. Lze předpokládat, že její zelené zbarvení bylo zřejmě způsobeno sníženým množstvím, nebo úplnou absencí žlutých, oranžových a červených barviv v kůži. Tato barviva jsou obsažena v pigmentových buňkách xantoforech, uvedené exemplář užovky lze tedy označit jako určitou formu axanthismu



1 Netypický vzhled užovky obojkové (*Natrix natrix*) zaznamenané na lesní cestě v obytné zóně Kamechy v Brně-Bystřici v červnu 2018. Foto V. Květoň

(xantofory v kůži chybějí). Na jejich absenci ukazuje i bílý až šedavý ráz částí těla, které jsou obvykle žlutooranžové, žluté nebo alespoň nažloutlé (oblast poloměsíčitých skvrn za hlavou, hornoretní štítky a vnitřní okraj duhovky). Naopak tmavá kresba, za níž odpovídají melanofory s černým nebo hnědým pigmentem, má zde běžný charakter.

Použitá literatura uvedena na webu Živý.