

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



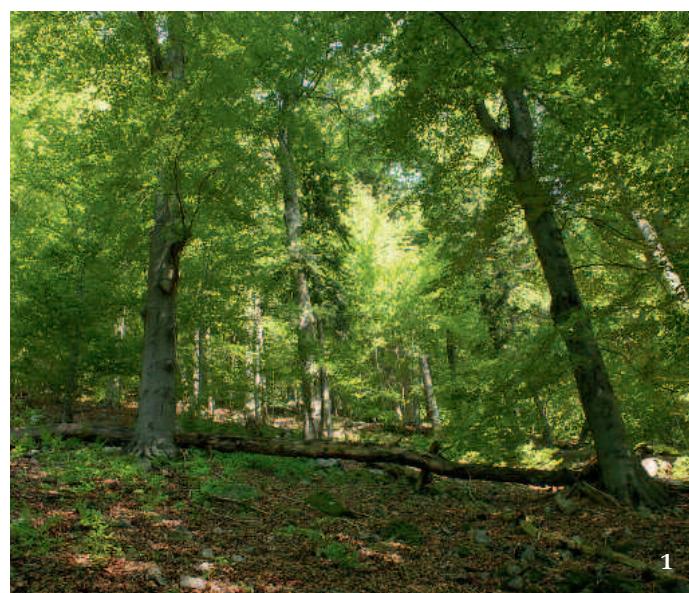
2

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 klenu (*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 každročně 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 stejně ploše a v rezervaci, a detailně se zde sledovala druhová skladba i struktura vegetace.

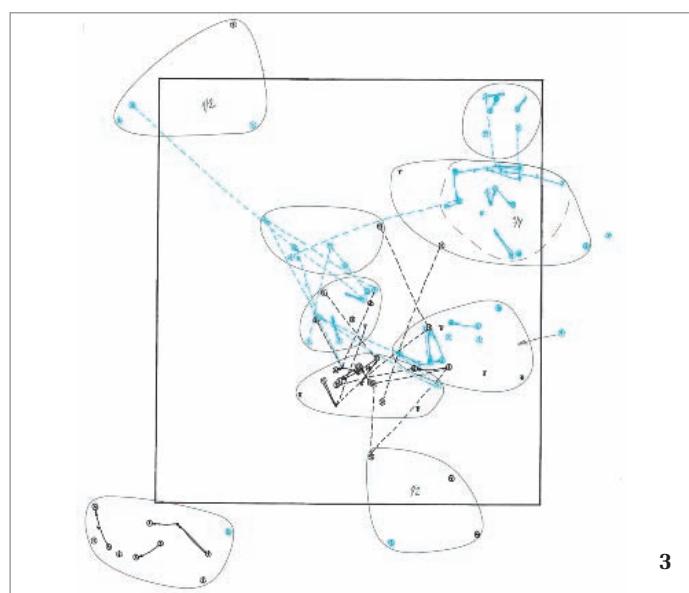
Dlouhodobým výzkumem ptačích společenstev pralesů a přirozených lesních porostů ve výškovém gradientu Západních Karpat jsme zjistili kontinuální pokles druhové bohatosti a diverzity s rostoucí nadmořskou výškou, což je nejběžnější typ křivky u ptáků v globálním měřítku (McCain 2009). Během výzkumu jsme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

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

Jednou z klíčových otázek ekologie je struktura společenstev, zda jsou tvorena 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 lovů jednotlivých druhů jsme rozlišili vnitřní organizaci ptačího společenstva do gild.



1



3

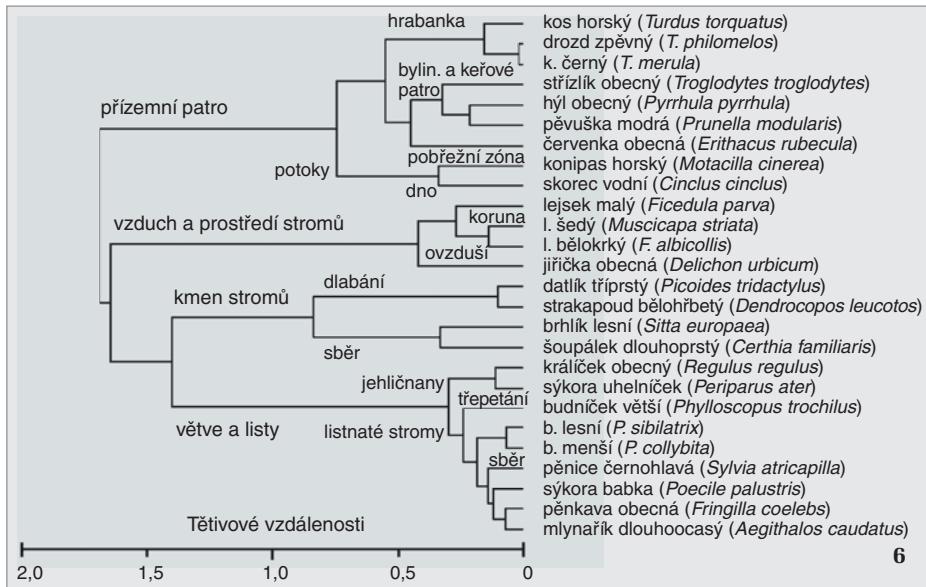
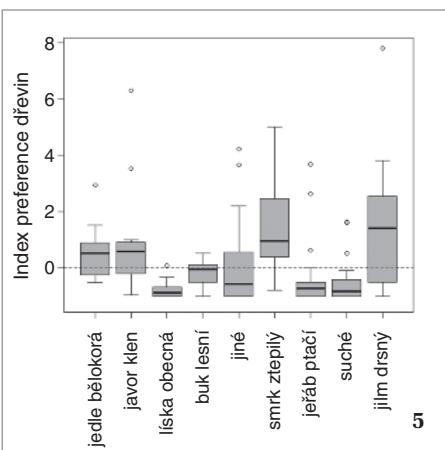
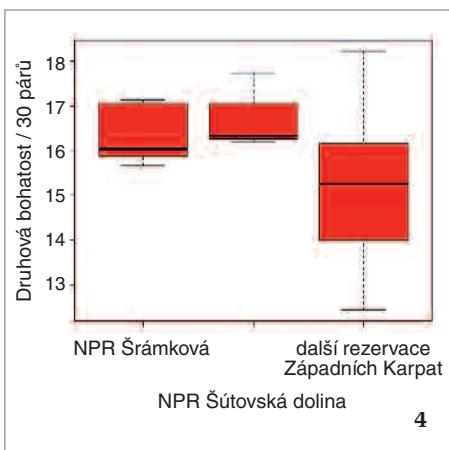
1 Pohled do interiéru bukojedlového pralesa v r. 2012 v národní přírodní rezervaci Šrámková v Malé Fatře.

Prález 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 budnička lesního (*Phylloscopus sybilaris*) 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 Živy): NPR Badinský prález (1990–92), PR Čerňava (1988–90), NPR Dobročský prález (1990–92), NPR Kněhyň – Čertův mlýn (1985–92), NPR Kněhyň – Čertův mlýn – Magurka (1989–91), NPR Pod Latiborskou hoľou (1999–2001), NPR Osobitá (2004–06), NPR Razula (1978–90), NPR Salajka (1983–92),



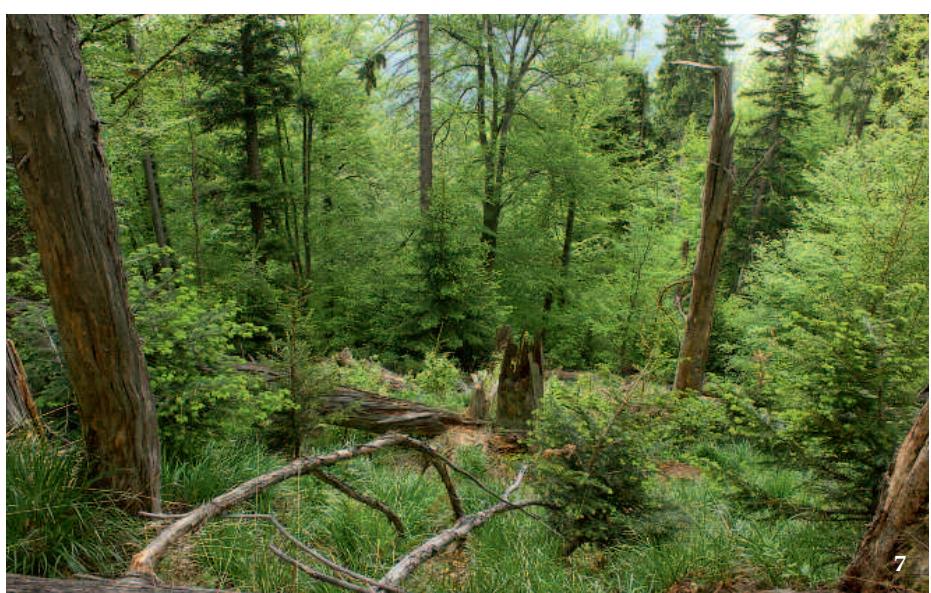
NPR Velká Stožka (1999–2001). Hodnoty představují počet druhů po statistické analýze ředěním a přepočtu na standardizovaný počet 30 párů.

5 Diagram preferencí ptáků při krmení na stromech v bukojedlovém pralese NPR Šramková. 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

6 Príklad struktury potravných gild bukojedlového pralesa v NPR Šramková.

Dendrogram 26 druhů společenstva byl sestrojen 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 Šramková (2012). Foto M. Korňan



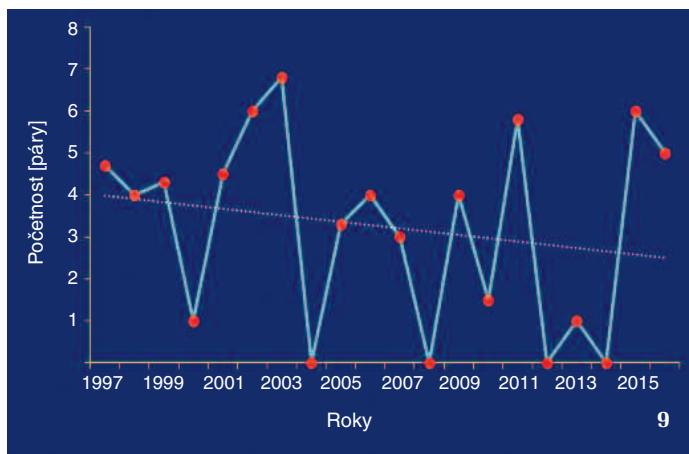
Podobně jako lidská společnost je, či v minulosti byla, rozdělena do různých cechů neboli gild, i společenstva ptačích druhů mírají své cechy z hlediska hlavních typů potravy, využívání potravních zdrojů a strategií lovů. Jednotlivé ekologické gildy shlukují druhy, které využívají podobné zdroje podobným 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 produkuji 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 v NPR Šramková) 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 pták 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 přizpůsobeným 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 spásacímu/okusovačům.

V bukojedlovém lese NPR Šramková 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 (*Picusoides tridactylus*, obr. 2), králíček obecný (*Regulus regulus*) a sýkora uhelníček (*Periparus ater*). V případě javoru klenu 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



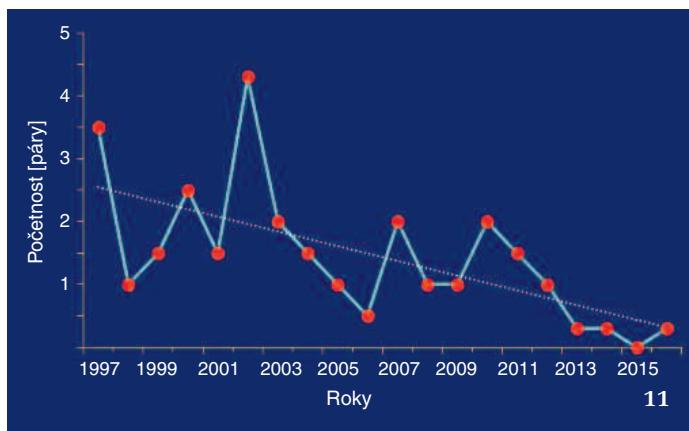
8



9



10



11

dřevin ke krmení a potravní generalisti mají stabilnější populace (menší fluktuační početnosti) než specializovanější druhy, protože mohou pružněji přeprinat mezi hledáním potravy na různých druzích stromů podle dostupnosti potravy. Nezjistili 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 hnizdištích, 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 hnizdí 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 hnizdiště migrací na jiné lokality (Wełłowski a kol. 2009), aby zajistil svou hnizdní úspěšnost. Kulminace drobných

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

Lejsek 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 hnizdních 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 hnizdil (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 nehnizdí (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). Určité 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 hnizdní populace ve studijním kvadrátu o rozloze 27,5 ha v bukojedlovém pralese NPR Šrámková (1997–2016)

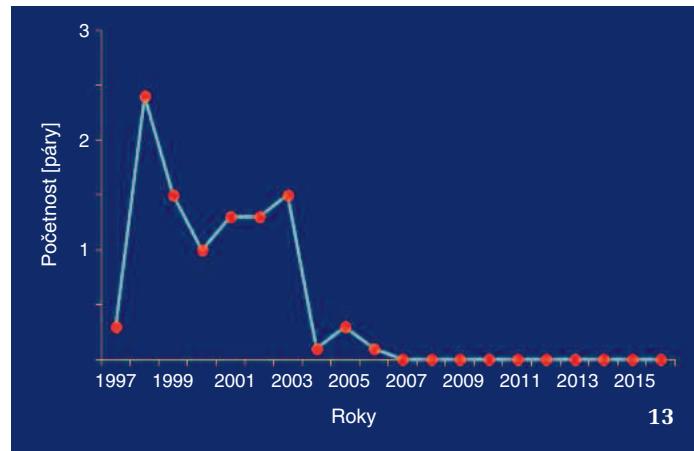
10 a 11 Samec lejska malého (*Ficedula parva*) a jeho rovněž 20letá dynamika hnizdní populace na studijní ploše v NPR Šrámková

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

Vito Volterra, George E. Hutchison, Robert H. MacArthur nebo Jared M. Diamond. Zakládá se na předpokladu, že druhy obývající stejně území vzájemně soupeří o ekologické zdroje, např. potravu, hnizdní možnosti a prostor. Druhy lépe přizpůsobené daným podmínkám nebo fyzicky silnější omezují existenci méně přizpůsobených nebo slabších druhů, což se může odrážet 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 nepřímo na základě druhových asociací v prostoru a čase z matic přítomnosti, nebo absenze 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 konkurenici, pozitivní (agregace) – naznačující převahu pozitivních interakcí k nějakému silnému faktoru prostředí, třeba klimatu, nebo náhodné bez jasného mechanismu organizace společenstva.



12



13

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. Metanalyzu 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 opakování fáze populačního růstu a poklesu ve vztahu ke kontinuálním environmentálním pulzům a je dávána 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 ornitocenů na lokální úrovni dokážou odpovědět na mnohé zásadní otázky a hypotézy organizace eko-

logických společenstev v teoretické i aplikované ekologii. Závěry studií v podmírkách blízkých pralesům jsou o to cennější, protože načrtávají ekologické vzorce v prostoru a čase v předhistorických podmírkách. Závěrem lze uvést, že na základě našich studií mezidruhová konkurence nehráje 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 Živy.

Petr Šrámek

Neobvykle zbarvená užovka obojková z území ČR

Zbarvení našich hadů je poměrně dobře známé a zdokumentované (např. Moraček 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 melanicičtí jedinci (blíže např. Živa 2006, 5: 228–229). Obecně je zbarvení plazů určováno přítomností a rozdílností různých typů pigmentových buněk (chromatoforů) v kůži a kombinací kožních barviv (pigmentů), která chromatofory 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, uvedený exemplář užovky lze tedy označit jako určitou formu axanthismu



1

1 Netyrický vzhled užovky obojkové (*Natrix natrix*) zaznamenané na lesní cestě v obytné zóně Kamechy v Brně-Bystrci 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 poloměsítých skvrn za hlavou, hornoretní štítky a vnitřní okraj duhovky). Naopak tmavá kresba, za niž odpovídají melanofory s černým nebo hnědým pigmentem, má zde běžný charakter.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.