

SUKCESIA DROBNÝCH ZEMNÝCH CICAVCOV (INSECTIVORA, RODENTIA) NA POKALAMITNÝCH PLOCHÁCH TANAP-u

Ladislav Hlôška¹, Barbara Chovancová², Anna Šoltésová³

¹Považské múzeum v Žiline, SK - 010 03 Žilina; e-mail: hloska@pmza.sk

²Výskumná stanica a múzeum TANAPu, ŠL TANAPu, SK-059 60 Tatranská Lomnica;
e-mail: barbara.chovancova@stonline.sk;

³Lanškrounská 1604/26, SK – 060 01 Kežmarok

Abstract

There was caught 571 individuals of the small mammals in the 9 species on the seven permanent study plots during the vegetation seasons (2005-2009). There was marked 447 individuals from which 176 were caught two times.

Clethrionomys glareolus was eudominant species on the study plots. This species had the highest density on the plots damaged by fire (48.2 ind/ha) and windfall (44.6 ind/ha). Small mammal communities of the wet localities had the highest species diversity ($H' = 2,177$) and assemblages of the larch-spruce forest had the lowest species diversity ($H' = 0,659$). There was found distinct increase of the density and biomass of the small mammals on all calamity plots in the first four years of the secondary succession. Research of the small mammals on the calamity study plots confirm the influence of the vegetation succession on the distribution of the small mammals.

Key words: small mammals, succession, density, habitat selection, Tatra National Park

Úvod

Drobné zemné cicavce sú významnou zložkou lesných ekosystémov. V jednotlivých sukcesných štádiách vývoja lesných spoločenstiev plnia viaceré ekologické funkcie. Napríklad tvoria potravnú bázu predátorov, podieľajú sa na disperzii semien a spór húb. Herbivorné druhy ovplyvňujú priestorovú štruktúru a druhovú skladbu vegetácie, insektivorné vyvíjajú predačný tlak na článkonožce (PEARSON 1959). TURČEK (1953) rozlišuje vo vývoji lesa deštruktívnu a konštruktívnu činnosť cicavcov. Deštruktívna činnosť drobných hlodavcov je častým javom počas prirodzenej a umelej obnovy lesných porastov. Výsadby a nálety lesných drevín sú poškodzované s najväčšou intenzitou v období ich gradácie (SANIGA 1998). Naopak príkladom konštruktívnej činnosti herbivorných drobných hlodavcov je napríklad šírenie mykoríznych spór trusom.

Sukcesia drobných zemných cicavcov býva spojená so zmenami pôdnych a hydrických pomerov na stanovišti a so sukcesiou rastlinných spoločenstiev. Tieto postupné zmeny vedú k zvyšovaniu biodiverzity, populačnej hustoty a biomasy v iniciálnych a stredných štádiách sekundárnej sukcesie a k poklesu spomenutých populačných parametrov v neskorších fázach približujúcich sa klimaxu (BEGON et al. 1997). Rýchlosť sekundárnej sukcesie drobných cicavcov na plochách vzniknutých pôsobením prírodných činiteľov (napr. vetra, požiaru) závisí od ich schopnosti nájsť, obsadiť a využívať zmenené habitaty. Kompozícia krajinných prvkov a heterogenita krajiny určujú efektívnosť druhov pri obsadzovaní mikrohabitatov, ktoré sú v danom štádiu sukcesie k dispozícii (BARRETT & PELES 1999).

Na území Tatier sa v minulosti výskumom sukcesných zmien druhového zloženia a populačnou dynamikou drobných zemných cicavcov jarabinových smrečín (*Sorbetum – Piceetum*) rôzneho veku zaoberali KRATOCHVÍL & GAISLER (1967).

V našej práci sme ciele výskumu sukcesie drobných cicavcov sformulovali do dvoch základných okruhov:

- (1) získať aktuálne údaje o denzite, zoomase, disperzii a habitatovej selekcii v závislosti od sukcesných zmien charakteristík prostredia,
- (2) analyzovať a komparovať časopriestorové zmeny v štruktúre spoločenstiev drobných cicavcov v rôznych sukcesných štádiách lesných biocenóz.

Materiál a metódy

Študované územie

Výskum bol realizovaný na území orografického celku Vysoké Tatry na šiestich lokalitách:

- a) „NEX“ – **Jamy**: lesné porasty postihnuté v roku 2004 veternou kalamitou, bez lesníckeho zásahu (bez spracovania vyvrátených a zlomených stromov, bez zalesnenia),
- b) „EXT“ – **Danielov dom**: lesné porasty postihnuté veternou kalamitou v roku 2004, spracované tradičným spôsobom (drevná hmota odvezená, plocha čiastočne zalesnená),
- c) „REF“ – **Smrekovec**: porasty nezasiahnuté kalamitou, tzv. referenčná plocha,
- d) „FIRE 1A“ a „FIRE 3A“ – **Tatranské Zruby**: dve plochy v lesných porastoch postihnutých veternou kalamitou a požiarom,
- e) „CVL“ (**Čierny vodný les**) – **Nový Smokovec**: lesné porasty postihnuté veternou kalamitou s vododržnými opatreniami,
- f) „OVL“ (**Oliverov vodný les**) - **Tatranská Lomnica**: lesné porasty postihnuté veternou kalamitou s vododržnými opatreniami.

Vzorkovací dizajn

Drobné zemné cicavce boli odchyťované do drevených živolovných pascí typu *Chmela* s použitím metódy značkovania a opätovného odchyty označovaných jedincov (CMR). Odchyt sme vykonávali v časovom intervale 2005 – 2008 (v roku 2005 v jesennom, 2006 - 2008 v jarnom a jesennom období, v roku 2007 sme zrealizovali ešte odchyt v letnom období). Na každej trvalej pokusnej ploche štvorcového pôdorysu s rozmermi 75 x 75 m boli na fixovaných chytacích bodoch kladené pasce v 15 m spona a exponované kontinuálne 3 po sebe nasledujúce noci. Kontrolované boli každodenne. Odchytené exempláre boli po determinácii zvážené, označené očíslovanými ušnými značkami (hmyzožravce značkovacou farbou) a vypustené na mieste odchyty. Na každom chytacom bode boli na kruhovej ploche s polomerom 2 m vyhotovené fytoecologické zápisy.

Štatistická analýza dát

Ako podklad pre štatistické analýzy nám slúžila matica primárnych dát s rozmermi 579 riadkov x 26 stĺpcov. Na predbežné triedenie a sumarizáciu dát sme použili kontingenčné tabuľky. Štatistické testovanie jednoduchých hypotéz sme robili pomocou *testu dobrej zhody* (LEPŠ 1996). Denzita, index druhovej diverzity, ekvitabilita a prekryv ník drobných cicavcov boli vypočítané pomocou funkcií softvéru *Ecological Methodology*, ver. 6.1.1 (KREBS 1999). Podobnosť vzoriek na základe porovnávania druhových spektier mikromamalií bola zisťovaná zhukovou analýzou (*metóda najvzdialenejšieho suseda*) v štatistickom programe *NCSS 2004* (HINTZE 2005). Korelácie medzi

druhovým zložením, resp. distribúciou mikromamálií a premennými prostredia sme analyzovali v programe *Canoco for Windows 4.5* (CAJO & ŠMILAUER 2002).

Výsledky

Počas štyroch vegetačných období (2005 – 2008) sme na siedmich trvalých pokusných plochách (ďalej iba TPP) odchytili celkovo 571 jedincov mikromamálií patriacich k 9 druhom (tab. 1). Z celkového počtu indivíduí bolo označovaných a vypustených 447 jedincov, z ktorých sme opätovne odchytili 176 (97 dvakrát, 37 trikrát, 42 viackrát).

Najväčšiu časť vzorky tvorili jedince zo študijnej plochy EXT (n = 105 jedincov). Naopak najmenej početnou bola skupina jedincov z TPP označovanej ako REF (n = 31).

Vo vzorke diferencovanej podľa sezónneho aspektu odchytovanej série tvorili najvyšší podiel jedince odchytené v septembri (39,91 %), najmenej indivíduí pochádzalo z augusta (5,76 %). Počet jedincov odchytených v jednotlivých rokoch výskumu sa pohyboval v rozpätí od 19 (rok 2005) do 242 (rok 2008).

Vzorka roztriedená podľa príslušnosti jednotlivých taxónov k trofickým skupinám vykazovala štatisticky významnú prevahu ($p < 0,001$) herbivorných, resp. omnivorných hlodavcov (78,98 %) nad insektivornými formami (21,02 %).

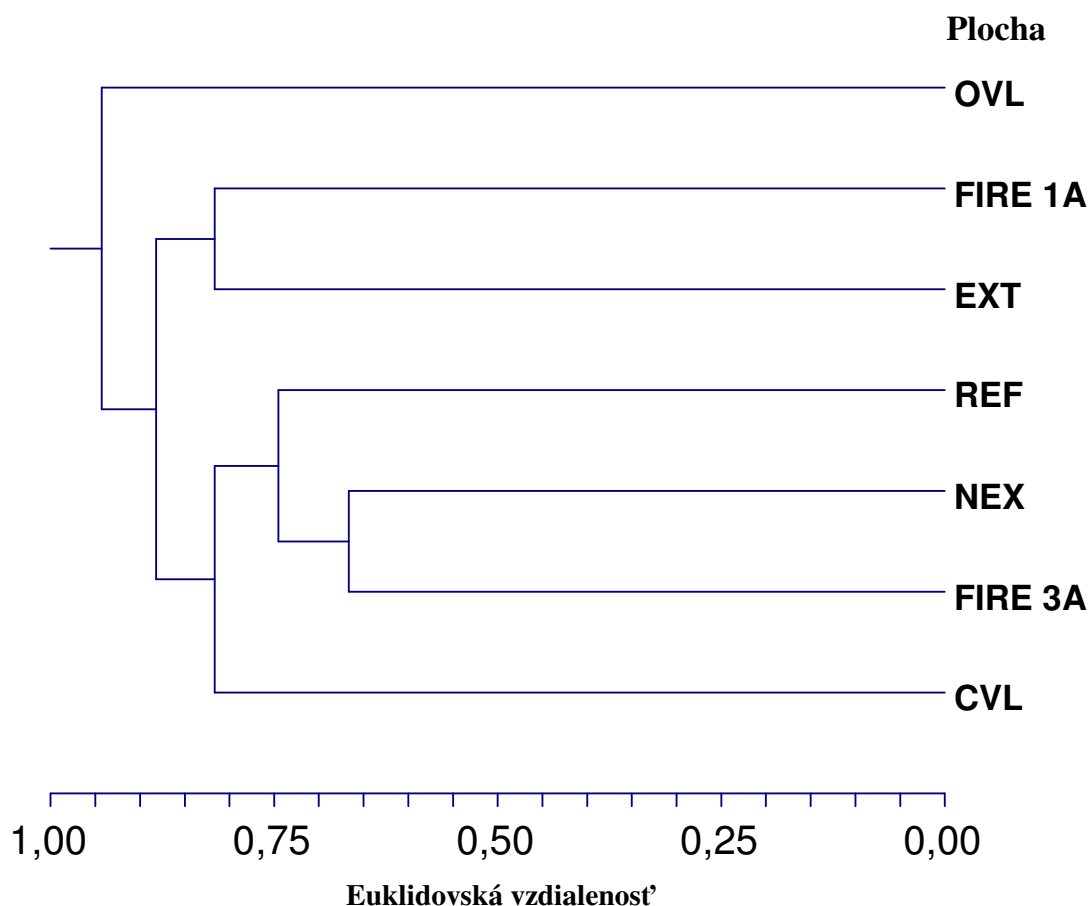
Tab. 1. Druhovú zloženie a početnosť (n) drobných zemných cicavcov na jednotlivých trvalých pokusných plochách (Vysoké Tatry, 2005 - 2008).

| Species / Štud. plocha | CVL | EXT | FIRE 1A | FIRE 3A | NEX | OVL | REF | Suma | % |
|--------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| <i>Apodemus flavicollis</i> | 16 | 6 | 37 | 18 | 1 | 13 | 3 | 94 | 16,5 |
| <i>Apodemus sylvaticus</i> | --- | 1 | 2 | --- | --- | --- | --- | 3 | 0,5 |
| <i>Arvicola terrestris</i> | 1 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1 | 0,2 |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> | 41 | 54 | 43 | 64 | 70 | 20 | 27 | 319 | 55,9 |
| <i>Microtus agrestis</i> | 9 | 13 | 4 | 3 | 2 | 3 | --- | 34 | 6,0 |
| <i>Neomys anomalus</i> | --- | --- | --- | --- | --- | 1 | --- | 1 | 0,2 |
| <i>Neomys fodiens</i> | --- | --- | --- | --- | --- | 1 | --- | 1 | 0,2 |
| <i>Sorex araneus</i> | 19 | 28 | 11 | 9 | 9 | 26 | 1 | 103 | 18,0 |
| <i>Sorex minutus</i> | 4 | 3 | 1 | 1 | 2 | 4 | --- | 15 | 2,6 |
| Index diverzity H' | 2,177 | 1,881 | 1,777 | 1,456 | 1,036 | 2,124 | 0,659 | 1,891 | 100,0 |
| Ekvitabilita | 0,514 | 0,410 | 0,476 | 0,340 | 0,247 | 0,519 | 0,433 | 0,248 | --- |
| Počet druhov | 6 | 6 | 6 | 5 | 5 | 7 | 3 | 9 | --- |
| Počet jedincov (n) | 90 | 105 | 98 | 95 | 84 | 68 | 31 | 571 | --- |

Najnižší počet druhov (3 druhy) bol za celé sledované obdobie (2005 – 2008) zistený na TPP REF, čo dokumentuje aj najnižšia hodnota indexu diverzity ($H' = 0,659$). Najvyššiu druhovú rozmanitosť ($H' = 2,177$) vykazovali spoločenstvá mikromamálií na TPP Čierny vodný les (CVL). Toto stanovište charakterizovala aj najvyššia hodnota ekvitability ($E = 0,519$). Naopak najnižšou ekvitabilitou sa vyznačovalo spoločenstvo mikromamálií TPP Jamy ($E = 0,247$). Jeho menšia vyváženosť bola odrazom dominantného zastúpenia *Clethrionomys glareolus*.

Na základe porovnávania druhových spektier taxocenóz mikromamálií jednotlivých TPP sme zostrojili dendrogram (obr. 1). Najvyššou mierou podobnosti druhových spektier sa vyznačovali TPP NEX a FIRE 3A. Spoločnými pre obidve TPP boli taxóny: *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus flavicollis*, *Microtus agrestis*, *Sorex araneus* a *S. minutus*. Referenčnú plochu (REF), ako samostatne odčlenený objekt tohto zhluky, charakterizuje výskyt taxónov *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus flavicollis* a *Sorex araneus*. TPP CVL diferencovala od ostatných prítomnosť *Arvicola terrestris*. Podobnosť druhového spektra na nižšej hladine podobnosti vykazovali TPP EXT a FIRE 1A. Od TPP NEX a FIRE 3A sa odlišovali výskytom *Apodemus sylvaticus*. Najmenšou mierou podobnosti

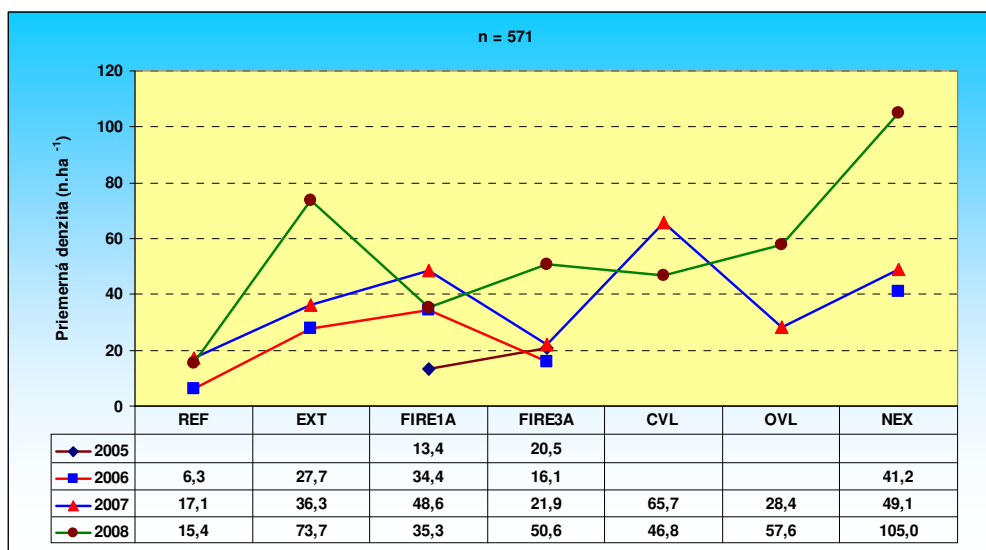
druhového spektra sa vyznačovala TPP OVL, na ktorej ako jedinej sa vyskytovali akvatické taxóny *Neomys fodiens* a *N. anomalus*.



Obr. 1. Dendrogram podobnosti druhového zloženia spoločenstiev mikromamálií (Vysoké Tatry, 2005 – 2008).
n = 571

Celková denzita mikromamálií počas štvorročnej výskumnej periódy kolísala v rozpätí od 0,0 (REF - jar 2006) do 163,2 n.ha⁻¹ (NEX – jeseň 2008). Najnižšiu priemernú denzitu dosahovali v uvedenom časovom úseku mikromamálie na TPP REF (12,9 n.ha⁻¹). Na plochách postihnutých lesným požiarom dosahovala priemerná denzita hodnoty 28,2 (FIRE 3A) a 35,7 n.ha⁻¹ (FIRE 1A). TPP po veternej kalamite vytážená a čiastočne zalesnená (EXT) mala vyššiu priemernú denzitu (45,9 n.ha⁻¹). Vyšší priemer denzity vykazovali spoločenstvá drobných cicavcov na stanovištiach ovplyvňovaných povrchovou, resp. podzemnou vodou; CVL = 53,1, OVL = 47,9 n.ha⁻¹. Najvyšší priemer denzity bol zistený na TPP ponechanej na prirodzenú sukcesiu (65,1 n.ha⁻¹). Rozdiely v priemerných denzitách medzi jednotlivými TPP boli signifikantné ($P < 0.001$).

Medziročné zmeny v priemernej denzite populácií drobných cicavcov v habitatoch s rôznym sukcesným vývojom prezentuje spojnicový graf na obr. 2.



Obr. 2. Fluktuácia priemernej denzity populácií mikromamálií v rokoch 2005 – 2008.

Rovnako ako v prípade denzity, oscilácie sme zaznamenali tiež v prípade priemernej hmotnosti mikromamálií. Analýza jej mezidruhových a mezipopulačných rozdielov ukázala, že sukcesné štádium, resp. štruktúra biotopu môžu podmieňovať diferencie v priemernej hmotnosti adultných jedincov dominantných taxónov. Počas výskumnej periódy sa priemerná hmotnosť indivíduí *Apodemus flavicollis* pohybovala v rozpätí 19,1 g (EXT) – 37,0 g (NEX). V tom istom časovom intervale jedince skúmaných populácií *Clethrionomys glareolus* dosahovali v priemere hmotnosť 19,9 (REF) – 24,0 g (NEX). Na základe uvedených výsledkov možno konštatovať, že *A. flavicollis* mal najnižší priemer hmotnosti v iniciálnych, kým *C. glareolus* v terminálnych štádiách sekundárnej sukcesie lesa. Priemerné hmotnosti mikromamálií pre jednotlivé TPP za štyri roky výskumu sú uvedené v tab. 2.

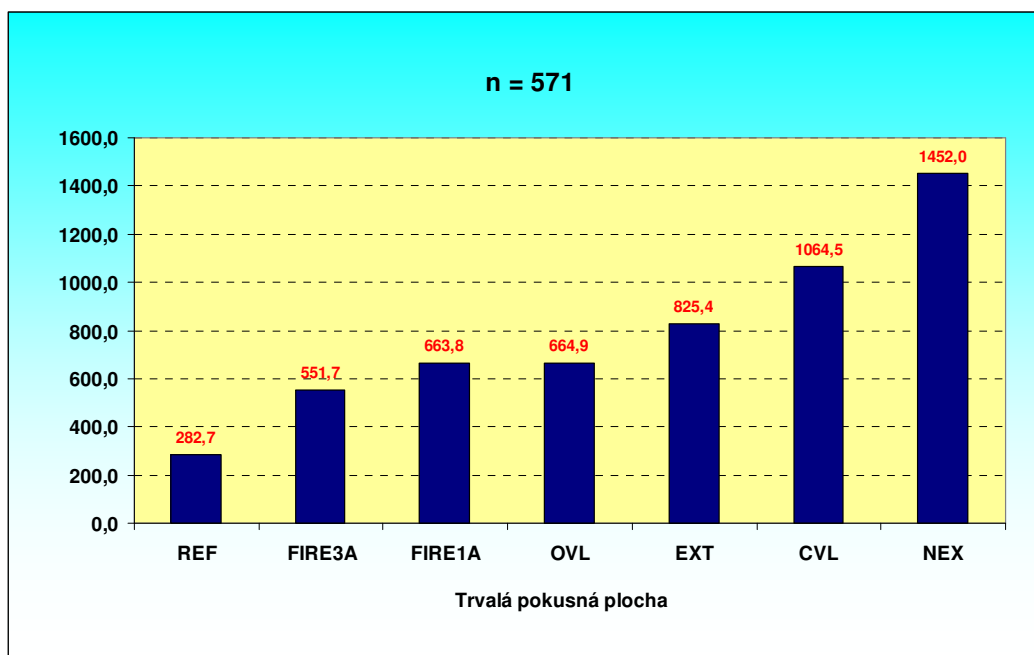
Tab. 2. Priemerná hmotnosť (g) odchytených mikromamálií (Vysoké Tatry, 2005 – 2008).

| Species / TPP | CVL | EXT | FIRE1A | FIRE3A | NEX | OVL | REF |
|--------------------------------|------|------|--------|--------|------|------|------|
| <i>Apodemus flavicollis</i> | 26,0 | 19,1 | 20,5 | 22,8 | 37,0 | 19,5 | 28,2 |
| <i>Apodemus sylvaticus</i> | --- | 24,5 | 33,8 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Arvicola terrestris</i> | 41,0 | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> | 21,6 | 23,0 | 22,1 | 21,5 | 24,0 | 20,4 | 19,9 |
| <i>Microtus agrestis</i> | 19,0 | 21,5 | 14,6 | 20,7 | 22,8 | 26,0 | --- |
| <i>Neomys anomalus</i> | --- | --- | --- | --- | --- | 10,0 | --- |
| <i>Neomys fodiens</i> | --- | --- | --- | --- | --- | 21,5 | --- |
| <i>Sorex araneus</i> | 6,9 | 7,3 | 7,0 | 7,1 | 7,7 | 7,1 | 6,5 |
| <i>Sorex minutus</i> | 4,8 | 2,8 | 2,0 | 3,0 | 3,0 | 3,6 | --- |

Vysvetlivky: TPP – trvalá pokusná plocha

Zoomasa mikromamálií sa počas výskumnej periódy pohybovala okolo priemernej hodnoty 678,4 g.ha⁻¹. Na jednotlivých TPP vykazovala zreteľné rozdiely. Najnižšiu priemernú hodnotu dosahovala na referenčnej pokusnej ploche (REF), najvyššiu na TPP ponechanej na samovývoj (NEX). Empirické priemerné hodnoty zoomasy sa významne odlišovali od teoretických ($P < 0,001$).

Rozdiely v hodnotách zoomasy na porovnávaných TPP prezentuje stĺpcový diagram na obr. 3.



Obr.3. Priemerná zoomasa (g.ha⁻¹) mikromamálií na trvalých pokusných plochách (Vysoké Tatry, 2005 – 2008).

Pre všetky študované plochy boli charakteristické výrazné sezónne oscilácie veľkostí populácií s minimami v jarnom a maximami v jesennom období. Komparáciou jarných a jesenných denzit sme dospeli k poznatku, že väčšie diferencie v ich hodnotách vznikajú v spoločenstvách ovplyvnených účinkami veternej kalamity či požiaru, ako v sukcesne vyspelejších lesných biocenózach. Analogické vzťahy medzi denzitami mikromamálií a sukcesným štádiom fytoocenózy sme zistili tiež pri analýze medziročných rozdielov. V spoločenstvách ovplyvnených veternou kalamitou a požiarom (FIRE) sa za obdobie 2005 – 2008 zvýšila celková denzita o 378,0 % (z 13,4 na 50,6 n.ha⁻¹). V stojacom lese (REF) bol zistený za rovnaký časový interval 242,3 % nárast (z 6,3 na 15,4 n.ha⁻¹). Diferencie v populačných hustotách mikromamálií v latentnej a kulminačnej fáze gradačného cyklu sú väčšie v spoločenstvách pokalamitných plôch (iniciálne sukcesné štádium), ako na ploche referenčnej (terminálne sukcesné štádium).

Rozdiely v sezónnej dynamike celkovej denzity mikromamálií medzi spoločenstvami v rôznom sukcesnom štádiu boli signifikantné (ANOVA, df = 5, $P < 0,001$).

Populačnú dynamiku spoločenstiev mikromamálií na všetkých TPP určovali dominantné taxóny. Počas výskumu k ekologickým dominantám patrili 3 generalisti; *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus flavicollis* a *Sorex araneus*. Náš výskum potvrdil hypotézu, že ich vplyv na štruktúru a dynamiku spoločenstiev drobných cicavcov je najvýraznejší v mladších štádiách sekundárnej sukcesie.

Výskum potvrdil predpoklad, že priestorová distribúcia mikromamálií závisí od distribúcie zdrojov a že prejavom súťaženia o ne môže byť medzidruhová kompetícia a s ňou spojený prekryv ekologických ník. Pri nízkych populačných hladinách k prekryvu nedochádzalo z dôvodu zhlukovitej distribúcie mikromamálií i zdrojov (napr. zhlukovitá distribúcia sukcesnej vegetácie po požari). Podobnú situáciu sme zdokumentovali v roku 2006 na referenčnej ploche (REF).

Najvyššiu mieru prekryvania ník vykazovali TPP EXT, FIRE 1A a 3A počas roku 2008, v období gradácie populácií dominantných taxónov mikromamálií (tab. 3).

Tab. 3. Prekryv ekologických ník mikromamálií na jednotlivých trvalých pokusných plochách (TPP) v časovom intervale 2005 – 2008. Prekryv ník medzi taxónmi vyjadruje *percentuálna miera prekryvania* (ABRAMS 1980) - v tabuľke je táto číselná hodnota zvýraznená.

Aflav – *Apodemus flavicollis*, *Asylv* – *Apodemus sylvaticus*, *Cglar* – *Clethrionomys glareolus*, *Magre* – *Microtus agrestis*, *Aterr* – *Arvicola terrestris*, *Saran* – *Sorex araneus*, *Sminu* – *Sorex minutus*, *Nfodi* – *Neomys fodiens*, *Nanom* – *Neomys anomalus*

| TPP / Rok | 2005 | | | | | | |
|----------------|---------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-----|-----|
| FIRE 1A | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | --- | --- | --- | --- |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 0,00 | 100,00 | 0,00 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Magre</i> | 0,00 | 0,00 | 100,00 | --- | --- | --- | --- |
| FIRE 3A | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | --- | --- | --- | --- |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 0,00 | 100,00 | 0,00 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Magre</i> | 0,00 | 0,00 | 100,00 | --- | --- | --- | --- |
| TPP / Rok | 2006 | | | | | | |
| REF | <i>Cglar</i> | <i>Saran</i> | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 100,00 | 0,00 | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 0,00 | 100,00 | --- | --- | --- | --- | --- |
| EXT | <i>Aflav</i> | <i>Asylv</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | <i>Saran</i> | --- | --- |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Asylv</i> | 0,00 | 100,00 | 10,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 0,00 | 10,00 | 100,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Magre</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 100,00 | 33,33 | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 33,33 | 100,00 | --- | --- |
| FIRE 1A | <i>Aflav</i> | <i>Asylv</i> | <i>Cglar</i> | <i>Saran</i> | --- | --- | --- |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 44,44 | 0,00 | 11,11 | --- | --- | --- |
| <i>Asylv</i> | 44,44 | 100,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 0,00 | 0,00 | 100,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 11,11 | 0,00 | 0,00 | 100,00 | --- | --- | --- |
| FIRE 3A | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | <i>Saran</i> | --- | --- | --- |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 0,00 | 10,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 0,00 | 100,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| <i>Magre</i> | 10,00 | 0,00 | 100,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 100,00 | --- | --- | --- |
| NEX | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | <i>Saran</i> | <i>Sminu</i> | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 100,00 | 4,76 | 0,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| <i>Magre</i> | 4,76 | 100,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 0,00 | 0,00 | 100,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| <i>Sminu</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 100,00 | --- | --- | --- |
| TPP / Rok | 2007 | | | | | | |
| REF | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 0,00 | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 0,00 | 100,00 | --- | --- | --- | --- | --- |
| EXT | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | <i>Saran</i> | <i>Sminu</i> | --- | --- |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 12,50 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 12,50 | 100,00 | 12,50 | 22,22 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Magre</i> | 0,00 | 12,50 | 100,00 | 22,22 | 20,00 | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 0,00 | 22,22 | 22,22 | 100,00 | 11,11 | --- | --- |
| <i>Sminu</i> | 0,00 | 0,00 | 20,00 | 11,11 | 100,00 | --- | --- |
| FIRE 1A | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | <i>Saran</i> | <i>Sminu</i> | --- | --- |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 22,46 | 6,67 | 6,67 | 0,00 | --- | --- |

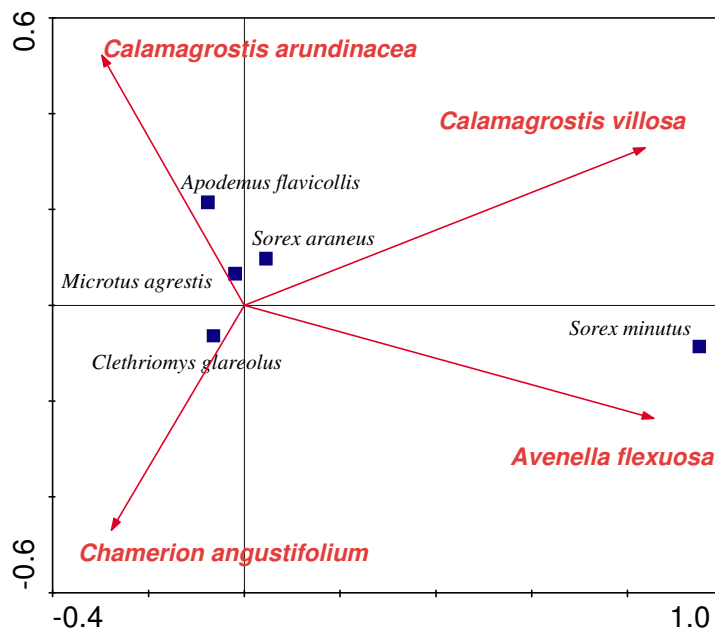
| | | | | | | | |
|------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| <i>Cglar</i> | 22,46 | 100,00 | 10,53 | 15,79 | 5,26 | --- | --- |
| <i>Magre</i> | 6,67 | 10,53 | 100,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 6,67 | 15,79 | 0,00 | 100,00 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Sminu</i> | 0,00 | 5,26 | 0,00 | 0,00 | 100,00 | --- | --- |
| FIRE 3A | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | <i>Saran</i> | <i>Sminu</i> | | |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 10,00 | 0,00 | 10,00 | 10,00 | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 10,00 | 100,00 | 16,67 | 8,33 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Magre</i> | 0,00 | 16,67 | 100,00 | 0,00 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 10,00 | 8,33 | 0,00 | 100,00 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Sminu</i> | 10,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 100,00 | --- | --- |
| NEX | <i>Cglar</i> | <i>Saran</i> | <i>Sminu</i> | | | | |
| <i>Cglar</i> | 100,00 | 5,56 | 0,00 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 5,56 | 100,00 | 0,00 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Sminu</i> | 0,00 | 0,00 | 100,00 | --- | --- | --- | --- |
| CVL | <i>Aflav</i> | <i>Aterr</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | <i>Saran</i> | <i>Sminu</i> | |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 8,33 | 8,70 | 8,33 | 6,67 | 25,00 | --- |
| <i>Aterr</i> | 8,33 | 100,00 | 0,00 | 33,33 | 0,00 | 0,00 | --- |
| <i>Cglar</i> | 8,70 | 0,00 | 100,00 | 13,04 | 28,70 | 17,39 | --- |
| <i>Magre</i> | 8,33 | 33,33 | 13,04 | 100,00 | 13,33 | 16,67 | --- |
| <i>Saran</i> | 6,67 | 0,00 | 28,70 | 13,33 | 100,00 | 6,67 | --- |
| <i>Sminu</i> | 25,00 | 0,00 | 17,39 | 16,67 | 6,67 | 100,00 | --- |
| OVL | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | <i>Nanom</i> | <i>Nfodi</i> | <i>Saran</i> | <i>Sminu</i> |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 27,27 | 28,57 |
| <i>Cglar</i> | 0,00 | 100,00 | 0,00 | 0,00 | 20,00 | 13,64 | 0,00 |
| <i>Magre</i> | 0,00 | 0,00 | 100,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Nanom</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 100,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Nfodi</i> | 0,00 | 20,00 | 0,00 | 0,00 | 100,00 | 4,55 | 0,00 |
| <i>Saran</i> | 27,27 | 13,64 | 0,00 | 0,00 | 4,55 | 100,00 | 9,09 |
| <i>Sminu</i> | 28,57 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 9,09 | 100,00 |
| TPP / Rok | 2008 | | | | | | |
| EXT | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | <i>Saran</i> | <i>Sminu</i> | | |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 11,11 | 0,00 | 6,25 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 11,11 | 100,00 | 5,56 | 34,03 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Magre</i> | 0,00 | 5,56 | 100,00 | 6,25 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 6,25 | 34,03 | 6,25 | 100,00 | 0,00 | --- | --- |
| <i>Sminu</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 100,00 | --- | --- |
| FIRE 1A | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Saran</i> | | | | |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 11,11 | 33,33 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 11,11 | 100,00 | 5,56 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 33,33 | 5,56 | 100,00 | --- | --- | --- | --- |
| FIRE 3A | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Saran</i> | | | | |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 3,03 | 0,00 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 3,03 | 100,00 | 21,21 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 0,00 | 21,21 | 100,00 | --- | --- | --- | --- |
| NEX | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Saran</i> | | | | |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 8,82 | 0,00 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 8,82 | 100,00 | 5,88 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 0,00 | 5,88 | 100,00 | --- | --- | --- | --- |
| CVL | <i>Aflav</i> | <i>Cglar</i> | <i>Magre</i> | <i>Saran</i> | | | |
| <i>Aflav</i> | 100,00 | 11,11 | 0,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| <i>Cglar</i> | 11,11 | 100,00 | 11,11 | 16,67 | --- | --- | --- |
| <i>Magre</i> | 0,00 | 11,11 | 100,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| <i>Saran</i> | 0,00 | 16,67 | 0,00 | 100,00 | --- | --- | --- |

| OVL | Aflav | Cglar | Magre | Saran | | | |
|-------|--------------|--------------|--------|--------------|-----|-----|-----|
| Aflav | 100,00 | 6,67 | 0,00 | 16,67 | --- | --- | --- |
| Cglar | 6,67 | 100,00 | 0,00 | 20,00 | --- | --- | --- |
| Magre | 0,00 | 0,00 | 100,00 | 0,00 | --- | --- | --- |
| Saran | 16,67 | 20,00 | 0,00 | 100,00 | --- | --- | --- |

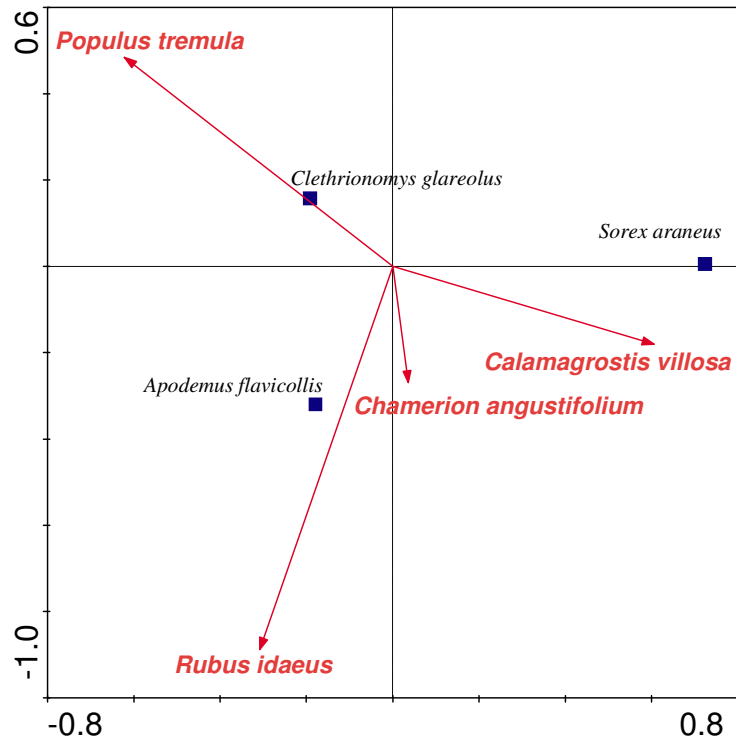
Štatistická analýza údajov potvrdila, že populačná hustota mikromamálií na pokalamitných plochách pozitívne koreluje s postupne sa zvyšujúcou pokrývnosťou bylinného poschodia. Početnosť mikromamálií silne korelovala s rastúcou pokrývnosťou vegetácie napr. na TPP EXT ($R^2 = 0,644$, $r = 0,802$), NEX ($R^2 = 0,504$, $r = 0,710$) a FIRE 3A ($R^2 = 0,433$, $r = 0,658$).

Habitatovú selekciu mikromamálií sme skúmali vo vzťahu k dominancii rastlinných taxónov počas vegetačnej sezóny 2008. O časopriestorovej distribúcii mikromamálií rozhodovala podľa našich zistení jednak pokrývnosť rastlinných dominánt, jednak druhové zloženie vegetácie na stanovišti.

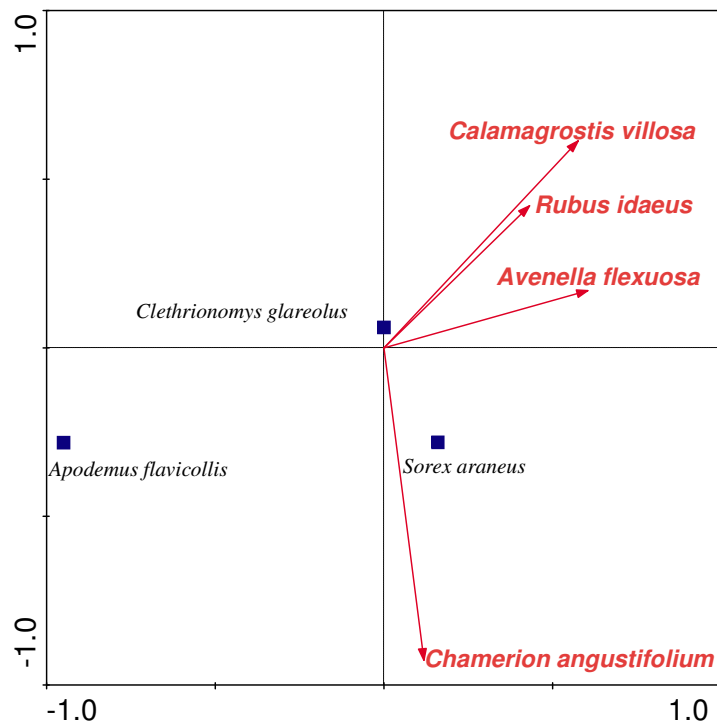
Na TPP EXT (obr. 6) druhy *Apodemus flavicollis* a *Microtus agrestis* preferovali mikrohabitaty s vyššou pokrývnosťou *Calamagrostis arundinacea*. *Sorex minutus* vykazoval zvýšenú afinitu k porastom s dominanciou *Calamagrostis villosa*. *Clethrionomys glareolus* sa najčastejšie vyskytoval vo fytoocenózach s *Chamerion angustifolium*. Ako vyplynulo z výsledkov nášho výskumu, rastlinné dominanty modifikovali časopriestorovú distribúciu mikromamálií aj na ostatných TPP (obr. 7, 8 a 9).



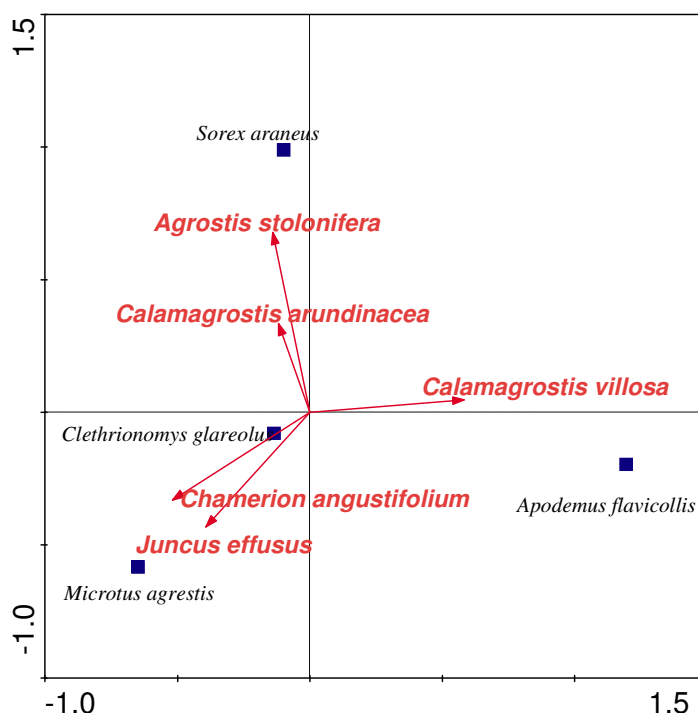
Obr. 6. CCA, priestorová distribúcia mikromamálií na TPP EXT vo vzťahu k pokrývnosti dominantných rastlinných taxónov. Zdrojové dáta: Druhové údaje o početnosti odchytených mikromamálií a charakteristiky prostredia – pokrývnosť dominánt bylinného poschodia.



Obr. 7. CCA, priestorová distribúcia mikromamálií na TPP **FIRE 1A** vo vzťahu k pokryvnosti dominantných rastlinných taxónov. Zdrojové dáta: Druhové údaje o početnosti odchytených mikromamálií a charakteristiky prostredia – pokryvnosť dominant bylinného poschodia.



Obr. 8. CCA, priestorová distribúcia mikromamálií na TPP **FIRE 3A** vo vzťahu k pokryvnosti dominantných rastlinných taxónov. Zdrojové dáta: Druhové údaje o početnosti odchytených mikromamálií a charakteristiky prostredia – pokryvnosť dominant bylinného poschodia.



Obr. 9. CCA, priestorová distribúcia mikromamálií na TPP CVL vo vzťahu k pokryvnosti dominantných rastlinných taxónov. Zdrojové dáta: Druhové údaje o početnosti odchytených mikromamálií a charakteristiky prostredia – pokryvnosť dominant bylinného poschodia.

Diskusia

Druhová diverzita, populačná hustota a biomasa spoločenstiev mikromamálií bola na sukcesne mladších pokalamitných plochách vyššia než na referenčnej ploche (REF) reprezentujúcej nepoškodený dospelý lesný porast. Je to v súlade so sukcesnou teóriou, podľa ktorej sa hodnoty uvedených populačných parametrov zvyšujú v iníciaľných a stredných štádiách sekundárnej sukcesie (BEGON et al. 1997). KRATOCHVÍL & GAISLER (1967) uvádzajú, že biodiverzita stúpa v populáciách drobných zemných cicavcov lesných ekosystémov synchronicky s biomasou. Paralelne s biodiverzitou a biomasou stúpa podľa týchto autorov taktiež vyrovnanosť (ekvitabilita) spoločenstiev mikromamálií, čo sa zhoduje aj s našimi výsledkami. Najvyššie hodnoty biodiverzity sme počas výskumu zistili na TPP OVL a CVL, ktoré zároveň vykazovali aj najvyššiu ekvitabilitu ($E = 0,519$ a $0,514$). Na základe našich výsledkov výskumu predpokladáme, že pod vplyvom povrchovej a podzemnej vody sa na týchto pokalamitných plochách vyvinuli priaznivešie podmienky pre sukcesný vývoj fytoocenóz s vyššou diverzitou a mikrohabitatov s vyššou heterogenitou prvkov prostredia. Vyššiu biodiverzitu a produktivitu v populáciách mikromamálií aluviálnych, resp. vodou ovplyvňovaných habitatoch tiež konštatujú vo svojich prácach viacerí autori (PELIKÁN et al. 1974; HLŔŠKA 1998; HANLEY & BARNARD 1999). Špecifické pomery sme zaznamenali v sukcesných spoločenstvách mikromamálií na TPP EXT, kde boli hodnoty biodiverzity a ekvitability nižšie ako na vodou podmienených stanovištiach (CVL, OVL), avšak súčasne vyššie ako na spálenisku (FIRE 1A a 3A). Túto disproporciu vysvetľujeme extrémnejšími ekologickými podmienkami a nižšou druhovou diverzitou bylinnej vrstvy v nami skúmanej fáze postpožiarnnej sukcesie. Postpožiarnu sukcesiu vegetácie považuje za jednu z hlavných príčin zmien v abundancii a biodiverzite drobných cicavcov napr. FOX (1982).

Počas výskumu sme sledovali prekrývanie ekologických ník drobných cicavcov, ako prejav medzidruhovej kompetície vo využívaní zdrojov. Na základe výsledkov našich analýz možno

konštatovať, že k maximálnemu prekryvaniu ník dochádza na stanovištiach s menšou druhovou diverzitou vegetácie (FIRE, EXT) a v období gradácie (jeseň 2008).

Významnou endogénnou zložkou ekologickej niky sú podľa Formana a Gordona okrem potravných reťazcov tiež gradienty prostredia (FORMAN & GORDON 1993), ktoré modifikujú priestorovú disperziu mikromamálií. Analýzou priestorovej distribúcie mikromamálií sme dospeli k poznatku, že nízka variabilita gradientov prostredia podmieňuje vznik náhodného typu disperzie (napr. TPP REF). Zhlukovitý typ disperzie sa vyskytoval na stanovištiach s vyššou variabilitou monitorovaných habitatových gradientov (napr. TPP CVL, EXT) (HLÔŠKA et al. 2007).

Analýza časopriestorových zmien v distribúcii mikromamálií potvrdila našu hypotézu o významnom vplyve druhovej skladby, horizontálnej a vertikálnej štruktúry vegetácie na sukcesný vývoj spoločenstiev mikromamálií. Vegetácia určitej rastovej formy či druhového zloženia vytvára pre mnohé druhy cicavcov vhodné podmienky pre výskyt ich rastlinnej alebo živočíšnej potravy, resp. im poskytuje miesta na úkryt a odpočinok (VLASÁK 1986). Výsledky nášho výskumu potvrdzujú, že herbivorné hlodavce spätne ovplyvňujú priestorovú štruktúru a druhovú diverzitu vegetácie. Počas nášho výskumu sme zaregistrovali zvýšenú frekvenciu a rozsah poškodenia sadeníc a semenáčikov lesných drevín najmä v roku 2008, kedy ich populačná hustota na pokalamitných plochách kulminovala. Zvýšenú intenzitu poškodzovania sadeníc a náletov drobnými lesnými hlodavcami v období gradácie vo svojich prácach konštatujú viacerí autori (TURČEK 1953, 1967; STOLINA et al. 1986; SANIGA 1998). V ďalšom výskume by sme sa preto chceli zamerať na systematické sledovanie a analýzu negatívnych účinkov sylvikolných hlodavcov na umelú a prirodzenú obnovu lesných porastov.

Záver

V rokoch 2005 – 2008 sme na šiestich pokalamitných a jednej refrenčnej ploche vykonávali výskum sekundárnej sukcesie v spoločenstvách drobných zemných cicavcov. Celkove sme vo vymedzenej časovej perióde odchytili 571 jedincov patriacich k 9 druhom. Najnižšie hodnoty biodiverzity, denzity a zoomasy sme zaznamenali v lesnom spoločenstve smrekovcovo-smrekového porastu (REF), stredné na ploche ovplyvnenej veternou kalamitou (EXT) a na spálenisku (FIRE 1A, FIRE 3A) a najvyššie v habitatoch ovplyvnených veternou kalamitou, ponechaných na samovývoj (NEX) či ovplyvňovaných podzemnou a povrchovou vodou (OVL a CVL).

Náš výskum potvrdil vplyv zmien štruktúry a druhového zloženia vegetácie na biodiverzitu, populačnú hustotu, zoomasu a ekologickú distribúciu mikromamálií počas sukcesie.

Pod'akovanie

Autori ďakujú Milanovi Kornajčíkovi a všetkým kolegom a spolupracovníkom z Výskumnej stanice a múzea ŠL TANAPu za všestrannú a obetavú pomoc pri práci v teréne.

Literatúra

- ABRAMS P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology* 61: 44-49.
- BARRETT W.G. & PELES J.D. 1999. *Landscape Ecology of Small Mammals*. The University of Georgia, USA, 347 pp.
- BEGON M., HARPER L.J. & TOWNSEND R.C. 1997: *Ekologie – jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc, 949 pp.

- CAJO J.E. & ŠMILAUER P. 2002: CANOCO Reference Manual and Canoco Draw for Windows, Users Guide. Software for Canonical Community Ordination, Version 4.5. Biometrics, 500 pp.
- FORMAN T.T.R. & GORDON M. 1993. Krajinná ekologie. Academia, Praha, 583 pp.
- FOX B.J. 1982. Fire and mammalian secondary succession in an australian coastal heath. Ecology 63(5): 1332-1341.
- HANLEY A.T. & BARNARD J.C. 1999. Spatial variation in population dynamics of Sitka Mice in floodplain forests. Journal of Mammalogy 80(3): 866-879.
- HINTZE J.L. 2005. NCSS Quick start & Self help manual, Kaysville, Utah, 91 pp.
- HLÔŠKA L. 1998. Vybrané kvantitatívne parametre a biodiverzita spoločenstiev mikromammálií mokradňových biotopov v NP Malá Fatra a Žilinskej kotline. Pp. 103-107. In: Korňan M. (ed.): Výskum a ochrana Krivánskej Fatry, Správa Národného parku Malá Fatra, Varín.
- HLÔŠKA L., CHOVANCOVÁ B., KORNAJČÍK M. & KUBALA R. 2007. Sukcesia spoločenstiev drobných zemných cicavcov (Insectivora, Rodentia) na kalamitných plochách TANAPu – stav po troch rokoch. In: Fleischer P. & Matejka F. (eds.): Pokalamitný výskum v TANAPe 2007. Zborník príspevkov z konferencie, Tatranská Lomnica, 25.-26. okt. 2007, Geofyzikálny ústav SAV, Bratislava. CD-ROM.
- KRATOCHVÍL J. & GAISLER J. 1967. Die Sukzession der kleinen Erdsäugetiere in einem Bergwald *Sorbeto-Piceetum*. Zool. Listy 16: 301-324.
- KREBS J. CH. 1999: Ecological methodology – 2nd ed., University of British Columbia, 620 pp.
- LEPŠ J. 1996. Biostatistika. Jihočeská univerzita, České Budějovice, 166 pp.
- PEARSON P. G. 1959. Small mammals and old field succession on the Piedmond of New Jersey. Ecology 40: 249-254.
- PELIKÁN J. & ZEJDA J., HOLIŠOVÁ V. 1974. Standing crop estimates of small mammals in Moravian Forests. Zool. Listy 23(3): 197-216.
- SANIGA M. 1998. Kvantitatívno – kvalitatívne poškodenie lesných drevín cicavcami a vtákmi vo výsadbách a náletoch. Lesnícky časopis – Forestry Journal 44(1-2): 101-109.
- STOLINA M et al. 1986. Ochrana lesa, Příroda, Bratislava, 473 pp.
- TURČEK F. J. 1953. Činnost' vtákov a cicavcov pri obnove a zalesňovaní. ŠPN, Bratislava, 138 pp.
- TURČEK F. J. 1967. Ökologische Beziehungen der Säugetiere und Gehölze. Vydavateľstvo SAV, Bratislava, 329 pp.
- VLASÁK P. 1986. Ekologie savců. Academia, Praha, 291 pp.