

POSMRŠŤOVÉ VTÁČIE ZOSKUPENIA A BIOTOPY V NPR TICHÁ DOLINA: ŠTRUKTÚRA, ČINITELE, MANAŽMENTOVÝ VÝZNAM

Ján Topercer

Botanická záhrada Univerzity Komenského, 03815 Blatnica 315, topercer@rec.uniba.sk

Abstract

Post-windstorm bird assemblages and habitats in the National Nature Reserve Tichá Dolina Valley (Tatry Mts, Slovakia): structure, habitat factors, management implications

In 2006-2009 I studied breeding bird assemblages in post-windstorm patchy environments at the bottom of Tichá Dolina (Tatry Mts) using belt and point transects. Bi- and multivariate analyses of bird species composition, structure and habitat relationships (62 habitat variables) allow to conclude that a) distribution of species richness and relative abundances corresponds closely to the typical distribution along the valley gradients; b) valley mouths and lower tracts play an important role in conservation of species and habitat diversity, in migrations and dispersal; c) unmanaged windthrows may have high conservation value and provide suitable habitats for many bird species breeding there in such a high numbers that make them vulnerable to any sanitary logging; d) the validity of the ecosystem definition of the forest type (ZLATNÍK, 1959; 1975) is supported instead of conjectures about the radical change or even destruction of mountain spruce forests by windstorms and bark beetles; e) the results match the concept of cyclic alternation of spruce and rowan in mountain spruce forests (MAGIC, 1986); f) the resilience of local ecosystems apparently remains high, natural selection continues to be the potent force even in forests with altered tree canopies and dead wood matters to habitat selection of many bird species.

Key words: bird-habitat relationships, disturbances, management practices

Abstrakt

V hniezdnom období 2006-2009 som metódou pásového a bodového transektu skúmal vtáčie zoskupenia v mozaike posmršťových biotopov na dne Tichej doliny (TANAP). Analýza ich štruktúry a vzťahov k prostrediu (62 premenných) prostriedkami dvoj- a viacrozmernej štatistiky vedie k týmto záverom: a) rozdelenie druhových bohatostí i relatívnych početností dobre zodpovedá typickému rozdeleniu na dolinových gradientoch; b) ústia a dolné časti dolín hrajú dôležitú rolu pri zachovaní druhovej a biotopovej rozmanitosti, pri migráciach a rozptyle bioty; c) neťažené polomy majú veľký prírodoochranný význam, poskytujú vhodné biotopy pre mnohé druhy vtákov a sú nimi osídlené prihusto a prirodzomane na to, aby sa ich významne nedotkla prípadná ťažba; d) výsledky podporujú platnosť geobiocenologickej definície lesného typu a protirečia dohadom o radikálnej zmene či zániku biotopov horských smrečín vplyvom smrští a podkôrníkov; e) dobre zapadajú do konceptu cyklickej zámene smreka a jarabiny vtáče; f) poukazujú na veľkú rezilienciu tunajších ekosystémov, na dôležitosť prírodného výberu aj v lesoch s hospodársky zmeneným stromovým poschodím a na veľký význam rôznych foriem mŕtveho dreva a údolných mokradí v biotopovej selekcii mnohých druhov vtákov.

Príučové slová: disturbance, manažmentové zásahy, vzťahy vtákov a biotopov

Úvod

Prírodné rušivé činitele (disturbancie) sú bežné vo všetkých typoch ekosystémov a v lesoch k nim patria najmä silné vetry, požiare, suchá, záplavy, sneh, hmyz a veľké cicavce (MOONEY, GODRON, 1983; PICKETT, WHITE, 1985; BEGON *et al.*, 1996). Ich dopady sa líšia podľa druhu činiteľa, intenzity, rozsahu a frekvencie jeho pôsobenia, ako i v závislosti od umelých disturbancií (PICKETT, WHITE, 1985). K tým silnejším v disturbančnej histórii Tatier a vysokých Západných Karpát patrí veterná smršť z 19. novembra 2004. Zasiahla viac ako 120 km² lesov, vyvrátila spolu asi 3 milióny m³ stromov a spustila mohutnú kaskádu vplyvov na populácie, spoločenstvá a ekosystémy/krajinu, ktorú je o. i. zaujímavé skúmať. Z výskumu vtákov bolo zatiaľ zverejnené len málo (KOCIAN *et al.*, 2005; KICKO, 2005; REPEL, KROPIL, 2008). Mojmým zámerom je v modelovom území dolnej a strednej časti Tichej doliny študovať, ako sa posmršťová kaskáda vplyvov odráža na nižších priestorových a časových úrovniach

v zoskupeniach vtákov a v biotopoch a aký to má ekologický, biogeografický, prírodoochranný a manažmentový význam. Konkrétne ciele tejto práce sú:

- a) testovať hypotézu o významnosti rozdielov v rozšírení a početnosti bežných a/alebo charakteristických druhov vtákov medzi silno a slabo zasiahnutými časťami lesov,
- b) testovať hypotézy o významnosti vplyvu polohy (pozdĺž dolinových gradientov), mŕtveho dreva, rôznych typov narušení (perturbácií) a iných biotopových premenných na druhovú bohatosť, početnosť a štruktúru vzťahov medzi populáciami
- c) testovať, aká je relatívna významnosť týchto vplyvov a aké to má dôsledky biogeografické, ekologické, prírodoochranné a manažmentové, zvlášť pre lesníctvo.

Materiál a metodika

V záujme minimalizácie rušenia vtákov i ostatnej prírody, ako aj minimalizácie konfliktov s vlastníkami pozemkov, ich správcami a štátnymi orgánmi v tomto „ostro sledovanom“ území som vzorkovací dizajn založil na pohybe výlučne po dolinovej ceste. Vzorkovanie vtákov som vykonával v hniezdnom období rokov 2006-2009 (2.-5. rok po smršti) v modelovom území najviac zasiahnutej dolnej a strednej časti NPR Tichá dolina (od ústia zhruba po Nižné Nohavice) dvomi metódami:

1. pásový transekt (VERNER, 1985; JANDA, ŘEPA, 1986) v počte 2, s osou na dolinovej ceste, začiatkom v ústí (na rázcestí s Kôprovou dolinou), dĺžkami 2370 m a 3530 m (predel je poniže ústia Kôprovnice), šírkou 35 m na jednu i druhú stranu cesty (t. j. spolu 70 m) a spolu 10 sčítacími návštevami

2. bodový transekt (VERNER, 1985; JANDA, ŘEPA, 1986) v modifikácii vzorkovania vzdialeností (distance sampling, BUCKLAND *et al.*, 1992) s osou takisto na dolinovej ceste, začiatkom v ústí (1. bod 50 m vyše rázcestia s Kôprovou), s 20 sčítacími bodmi 300 m od seba, dĺžkou 5700 m a spolu 3 sčítacími návštevami.

Na pásovom (máj 2008, 50 kruhových plôch s polomerom 50 m) i na bodovom transekte (jún 2009, 20 kruhových plôch s polomerom 50 m a stredom v každom sčítacom bode) som vzorkoval spolu 62 biotopových premenných na analýzu vlastností biotopov a štruktúry vzťahov medzi vtákmi a prostredím. Popri tom som spolu 20 hodín venoval zaznamenávaniu potravného správania (najmä miere využívania rôznych potravných substrátov).

Primárne dáta som spracoval v tabuľkovom procesore. Na ich analýzu a interpretáciu resp. vysvetlenie som použil metódy sumárnej štatistiky, korelačnej analýzy, dvojjvzorkových testov (*t*-test, Aspinov-Welchov test pri nerovnakých rozptyloch, Mannov-Whitneyov U test s korekciou závislých hodnôt a Kolmogorovov-Smirnovov test), nepriamej i priamej ordinácie (detrendovaná i kanonická korešpondenčná analýza a permutačný Monte Carlo test v programe CANOCO - TER BRAAK, ŠMILAUER, 2002) a mnohonásobnej logistickej regresie z programu NCSS 2004 (HINTZE, 1997–2001).

Výsledky

Údaje o druhovej identite, relatívnej početnosti, dominancii početnosti a prírodoochrannom statuse vtákov zistených na transektoch v Tichej doline v období 2006-2009 zhŕňa tab. 1. Vidno z nej veľkú celkovú taxonomickú bohatosť (51 druhov z 9 radov), značný podiel druhov prírodoochranne významných (21.57 %) i podiel tiahnúcich nehniezdičov (7.84 %) a pre zoskupenia vychádza aj nadpriemerná celková relatívna početnosť (asi 450-650 párov.km⁻²) a alfa-diverzita ($H^{\prime}=2.798$) pri menšej ekvitalite (0.712).

Tab. 1 Druhová identita, početnosť, dominancia a prírodoochranný status vtákov zistených v Tichej doline v období 2006-2009

Table 1 Species identity, abundance, dominance and conservation status of birds recorded in Tichá Dolina Valley during 2006-2009

n	vedecké meno ⁽¹⁾	slovenské meno ⁽²⁾	IUCN 1995 ⁽³⁾	počty ⁽⁴⁾	dominancia [%] ⁽⁵⁾
1	<i>Anas platyrhynchos</i>	kačica divá		1	0.08
2	<i>Accipiter nisus</i>	jastrab krahulec	LR:lc	1	0.07
3	<i>Accipiter gentilis</i>	jastrab veľký	LR:lc	0.5	0.04
4	<i>Buteo buteo</i>	myšiak hôrny	LR:lc	0.5	0.04
5	<i>Aquila chrysaetos</i>	orol skalný	VU	0	0
6	<i>Bonasa bonasia</i>	jariabok hôrny	LR:nt	3	0.29
7	<i>Columba palumbus</i>	holub hrivnák		2	0.19
8	<i>Cuculus canorus</i>	kukučka obyčajná		1.5	0.14
9	<i>Glaucidium passerinum</i>	kuvíčok vrabčí	NE	0.5	0.04
10	<i>Aegolius funereus</i>	pôtik kapcavý	NE	0.5	0.04
11	<i>Alcedo atthis</i>	rybárik obyčajný	LR:nt	0	0.01
12	<i>Dryocopus martius</i>	tesár čierny		1.5	0.14
13	<i>Dendrocopos major</i>	ďateľ veľký		2	0.18
14	<i>Picoides tridactylus</i>	ďubník trojprstý		3	0.24
15	<i>Anthus trivialis</i>	ľabtuška hôrna		5	0.42
16	<i>Motacilla cinerea</i>	trasochvost horský		24	2.13
17	<i>Motacilla alba</i>	trasochvost biely		6	0.54
18	<i>Cinclus cinclus</i>	vodnár obyčajný		5	0.47
19	<i>Troglodytes troglodytes</i>	oriešok obyčajný		108	9.62
20	<i>Prunella modularis</i>	vrchárka modrá		171	15.16
21	<i>Erithacus rubecula</i>	červienka obyčajná		140	12.46
22	<i>Phoenicurus ochruros</i>	žltouchvost domový		2	0.18
23	<i>Saxicola rubetra</i>	pŕhľaviar červenkastý	LR:lc	2	0.17
24	<i>Turdus torquatus</i>	drozd kolohrivec	LR:lc	0	0.02
25	<i>Turdus merula</i>	drozd čierny		10	0.92
26	<i>Turdus philomelos</i>	drozd plavý		16	1.46
27	<i>Turdus viscivorus</i>	drozd trskotavý		5	0.4
28	<i>Sylvia curruca</i>	penica popolavá		3	0.25
29	<i>Sylvia communis</i>	penica obyčajná		4	0.38
30	<i>Sylvia borin</i>	penica slávikovitá		5	0.42
31	<i>Sylvia atricapilla</i>	penica čiernohlavá		95	8.48
32	<i>Phylloscopus collybita</i>	kolibiarik čipčavý		71	6.34
33	<i>Phylloscopus trochilus</i>	kolibiarik spevavý		102	9.03
34	<i>Regulus regulus</i>	králik zlatohlavý		35	3.1
35	<i>Regulus ignicapillus</i>	králik ohnivohlavý		4	0.33
36	<i>Muscicapa striata</i>	muchár sivý		2	0.17
37	<i>Aegithalos caudatus</i>	mlynárka dlhochvostá		1	0.08
38	<i>Parus montanus</i>	sýkorka čiernohlavá		24	2.17
39	<i>Parus cristatus</i>	sýkorka chochlatá		14	1.25
40	<i>Parus ater</i>	sýkorka uhliarka		54	4.81
41	<i>Parus major</i>	sýkorka veľká		2	0.17
42	<i>Certhia familiaris</i>	kôrovník dlhoprstý		24	2.17
43	<i>Garrulus glandarius</i>	sojka obyčajná		3	0.29
44	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	orešnica perlavá		2	0.18
45	<i>Fringilla coelebs</i>	pinka obyčajná		127	11.29
46	<i>Fringilla montifringilla</i>	pinka severská		0.5	0.04
47	<i>Carduelis spinus</i>	stehlík čížavý		24	2.09
48	<i>Loxia curvirostra</i>	krivonos obyčajný		7	0.64
49	<i>Carpodacus erythrinus</i>	červenák karminový	NE	2	0.14
50	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	hýľ obyčajný		8	0.67
51	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	glezg obyčajný		0.5	0.06

⁽¹⁾scientific name, ⁽²⁾Slovak vernacular name, ⁽³⁾conservation status according to current Red List (KRIŠTÍN *et al.* 2001),

⁽⁴⁾mean relative abundance [individuals.1 km⁻²], ⁽⁵⁾dominance [medium grey shade - eudominant species with 10.1 % and more, light grey shade - dominant species with 5.1-10 % of the total relative abundance]

Na dátach z bodového transektu som testoval nulovú hypotézu, že nie sú štatisticky významné rozdiely v početnostiach 15 (eu)dominantných, subdominantných a recedentných druhov medzi plochami s nadpriemernými vz. podpriemernými hodnotami pokryvnosti stromového poschodia, ktoré citlivo odráža vplyvy polomu a podkôrníkov. Testovanie

s použitím dvojvzorkových testov na hladine významnosti 0.05 a vzorke s $n=20$ vyvrátilo túto nulovú hypotézu pri druhoch *Motacilla cinerea* (t -test; $t_{0.05}=-2.177$, $p=0.022$, sila=0.673), *Parus cristatus* (Mannov-Whitneyov test; $z_{0.05}=1.658$, $p=0.049$) a *Fringilla coelebs* (t -test; $t_{0.05}=-3.578$, $p=0.001$, sila=0.964) so štatisticky významne menšími relatívnymi početnosťami na plochách s menšou pokryvnosťou E_3 (teda viac narušených) a *Troglodytes troglodytes* (t -test; $t_{0.05}=1.9$, $p=0.037$, sila=0.573), *Turdus philomelos* (Mannov-Whitneyov test; $z_{0.05}=-2.445$, $p=0.007$), *Phylloscopus trochilus* (t -test; $t_{0.05}=2.224$, $p=0.02$, sila=0.689) a *Parus montanus* (Mannov-Whitneyov test; $z_{0.05}=-2.165$, $p=0.015$) so štatisticky významne väčšími relatívnymi početnosťami na plochách s menšou pokryvnosťou E_3 .

V prvej skupine druhov, odpovedajúcich na pokles pokryvnosti E_3 významným poklesom početnosti, treba odhliadnuť od *Motacilla cinerea* (prípotočný druh, ktorého počty závisia najmä od polohy voči vodným tokom, nie od vlastností E_3) a čiastočne aj od *Parus cristatus* (síce ihličnanový špecialista, ale len s marginálnym výsledkom testu). Jediný spoľahlivý dôkaz o významnom negatívnom vplyve polomu na početnosť či dokonca prezenciu/absenciu vtákov tak poskytuje *Fringilla coelebs*, najhojnejší lesný generalista. V hodnotách celkovej relatívnej početnosti ani celkovej druhovej bohatosti zoskupení sa štatisticky významné rozdiely podľa pokryvnosti E_3 neukazujú.

Výsledky testov hypotéz o významnosti vplyvu polohy (pozdĺž dolinových gradientov), rôznych typov narušení (perturbácií) a iných biotopových premenných na štruktúru vzťahov medzi vtákmi znázorňuje diagram kanonickej korešpondenčnej analýzy (CCA) na obr. 1. Pri priamej ordinácii početností 41 druhov vtákov vybral test Monte Carlo (hladina významnosti 0.05, počet permutácií 999 pri redukovanom modeli) zo 62 premenných 8 najvplyvnejších:

1. POLT - podiel odumretej ležiacej tenčiny ($F=2.42$, $p=0.043$), vysvetľuje 11.96 %
2. DTcE2 - dominancia *Tilia cordata* v E_2 ($F=2.38$, $p=0.03$), vysvetľuje 9.96 %
3. DUdE1 - dominancia *Urtica dioica* v E_1 ($F=2.34$, $p=0.029$), vysvetľuje 10.62 %
4. DVmE1 - dominancia *Vaccinium myrtillus* v E_1 ($F=1.89$, $p=0.024$), vysvetľuje 7.64 %
5. OP - orientácia povrchu ($F=1.94$, $p=0.024$), vysvetľuje 7.3 %
6. DScE3 - dominancia *Salix caprea* v E_3 ($F=1.99$, $p=0.023$), vysvetľuje 6.97 %
7. DAiE2 - dominancia *Alnus incana* v E_2 ($F=1.5$, $p=0.043$), vysvetľuje 4.98 %
8. PSPa - podiel snehovej pokrývky v apríli ($F=1.55$, $p=0.048$), vysvetľuje 4.98 %.

Poznámka: premenné č. 2 a 3 sú tzv. vzáčne premenné s 1-2 malými hodnotami, ktorým algoritmus korešpondenčnej analýzy dáva priveľké váhy a skresľuje tak výsledky (HILL, 1973; GAUCH, 1982).

Tieto premenné spolu vysvetľujú 64.4 % premenlivosti všetkých biotopových premenných a v dvojrozmernom priestore 24.6 % z premenlivosti druhových dát a 38.2 % z premenlivosti vzťahov medzi druhmi a prostredím.

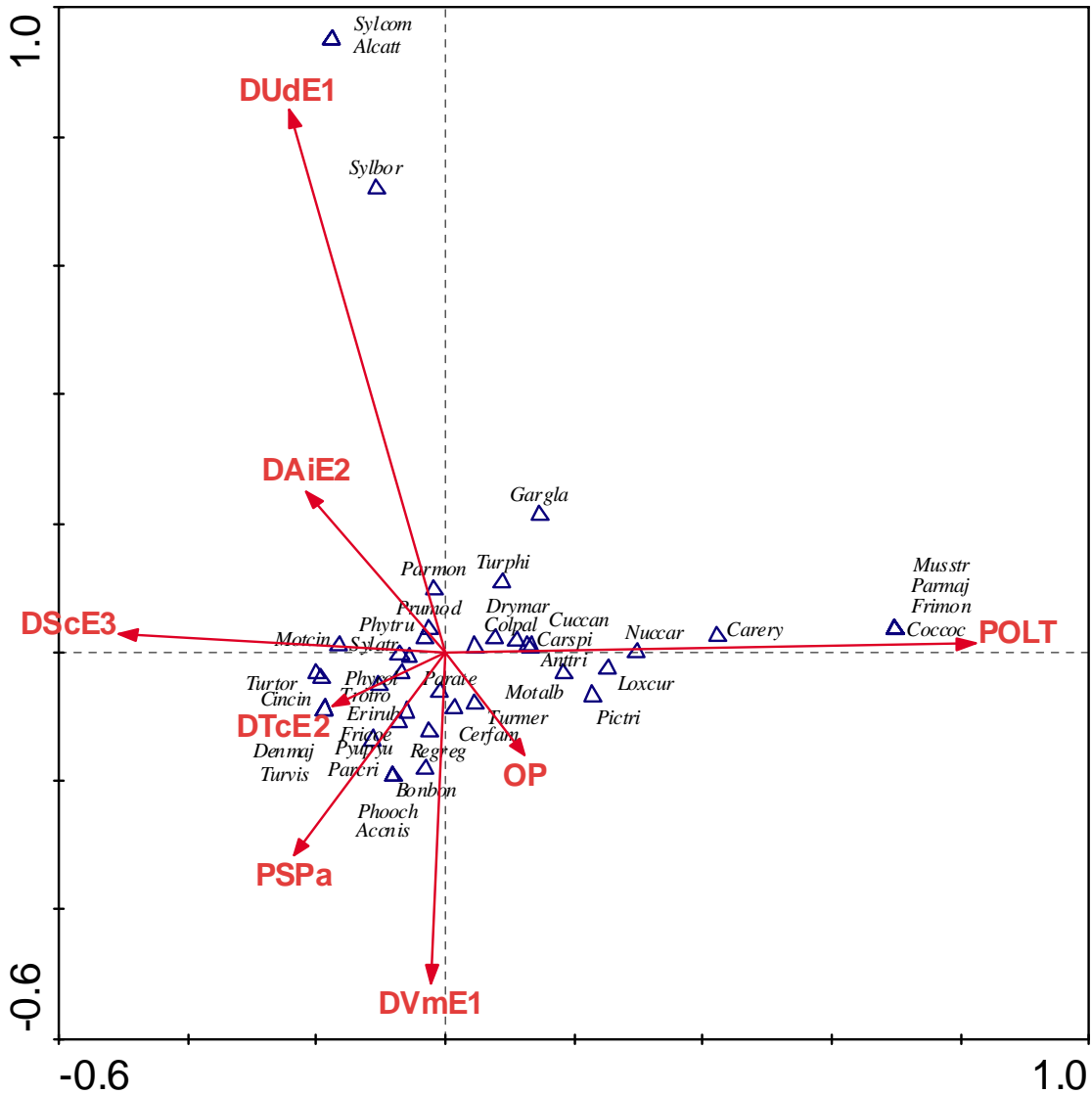
Prvá os x vysvetľuje 13.5 % premenlivosti druhových dát a 20.9 % premenlivosti vzťahov medzi druhmi a prostredím. Z biotopových premenných s ňou najtesnejšie koreluje POLT (0.81) a DScE3 (-0.499). Takúto kombináciu možno dobre interpretovať ako priečny (transverzálny) dolinový gradient kolmej vzdialenosti od vodného toku (TOPERCER, 1996; 2000), tu konkrétne od jeho brehov s významnou účasťou *Salix caprea*, malým podielom mŕtveho dreva a väčšou početnosťou *Motacilla cinerea*, *Cinclus cinclus* a *Turdus torquatus* až po rozsiahlejšie plochy suchších polomov a ekotonov odumretého lesa ďaleko od potoka a v podstránových polohách s veľkým podielom mŕtveho dreva vrátane ležiacej tenčiny (konáre) a charakteristickým výskytom zriedkavejších druhov ako *Parus major*, *Muscicapa striata*, *Coccothraustes coccothraustes*, *Fringilla montifringilla* i *Carpodacus erythrinus*.

V druhej osi y sa sústreďuje informácia o 11.1 % premenlivosti druhových dát a 17.3 % premenlivosti vzťahov medzi druhmi a prostredím. K jej kladnému koncu má najtesnejší vzťah premenná DUdE1 (0.83), k zápornému DVmE1 (-0.505) a PSPa (-0.311). Týmto vzorcom premenných je verne reprezentovaný hlavný dolinový (údolnicový) gradient prostredia od ústia (živnejšie biotopy a zväčša vyťažený polom s miestne významnejším výskytom *Urtica dioica* a z vtákov zriedkavejších peníc *Sylvia communis* a *S. borin*) po

stredné časti doliny charakteru čučoriedkových smrečín s dominanciou *Vaccinium myrtillus*, väčším podielom aprílovej snehovej pokrývky a väčšou účasťou *Parus cristatus*, *Regulus regulus* a *Bonasa bonasia*.

Obr. 1 Štruktúra vzťahov medzi vtákmi a najvplyvnejšími biotopovými premennými na bodovom transekte v Tichej doline, modelovaná priamou ordináciou druhov a premenných pomocou kanonickej korešpondenčnej analýzy (CCA)

Fig. 1 Structure of relationships between birds and the most influential habitat variables along the point transect in Tichá Dolina Valley, modelled by direct ordination of species and habitat variables using canonical correspondence analysis (CCA)



DAiE2 - dominance of *Alnus incana* in the shrub layer, DSceE3 - dominance of *Salix caprea* in the tree layer, DTcE2 - dominance of *Tilia cordata* in the shrub layer, DUdE1 - dominance of *Urtica dioica* in the herb layer, DVmE1 - dominance of *Vaccinium myrtillus* in the herb layer, OP - orientation of surface, POLT - percentage cover of dead fine woody debris (tree branches etc), PSPa - percentage snow cover in April; *Accnis* - *Accipiter nisus*, *Alcatt* - *Alcedo atthis* and analogous six-letter abbreviations of bird species names (first three letters of the genus name plus first three letters of species name, for details see TOPERCER 1997)

Napriek nemalej beta-diverzite čiže dĺžke oboch gradientov (prvý 2.873, druhý 2.39) zostáva veľký centrálny zhluk lesných druhov vtákov kompaktný a nejaví známky delenia na skupiny druhov menej vz. viac zasiahnutých lesov (pozrite obr. 1).

Výsledky analýzy závislostí celkovej druhovej bohatosti (CDB) a celkovej relatívnej početnosti (CRP) od 62 biotopových premenných, získané informačno-teoretickým prístupom (BURNHAM, ANDERSON, 1998) metódou mnohonásobnej logistickej regresie, zhŕňa tab. 2.

Tab. 2 Závislosti celkovej druhovej bohatosti a celkovej relatívnej početnosti vtákov od biotopových premenných v Tichej doline, modelované mnohonásobnou logistickou regresiou
Table 2 Dependences of total bird species richness and total relative abundances on habitat variables in Tichá Dolina Valley, modelled by multiple logistic regression

biotopové premenné ⁽¹⁾	celková druhová bohatosť ⁽²⁾			celková relatívna početnosť ⁽³⁾		
	regresný koeficient ⁽⁴⁾	testovacia štatistika (z/χ^2) ⁽⁵⁾	p-hodnota ⁽⁶⁾	regresný koeficient	testovacia štatistika (z/χ^2)	p-hodnota
b ₀ (úsek) ⁽⁷⁾	-11.258	-21.266	0.0000	-2.969	-1.425	ns
b ₁ PVIM (podiel vôd a iných mokradí) ⁽⁸⁾	-	-	-	-15.129	-1.994	0.0462
vzrast odchýlky bez tejto premennej ⁽⁹⁾	-	-	-	-	13.231	0.0003
b ₂ DScE3 (dominancia <i>Salix caprea</i> v E ₃) ⁽¹⁰⁾	-	-	-	10.974	2.048	0.0462
vzrast odchýlky bez tejto premennej	-	-	-	-	10.806	0.001
b ₃ POSS (počet odumretých stojacich stromov) ⁽¹¹⁾	-	-	-	10.489	1.869	0.0616
vzrast odchýlky bez tejto premennej	-	-	-	-	9.819	0.002
b ₄ POLT (podiel odumretej ležiacej tenčiny) ⁽¹²⁾	114.848	8392.571	0.0000	-	-	-
vzrast odchýlky bez tejto premennej	-	12.876	0.0003	-	-	-
b ₅ DAiE2 (dominancia <i>Alnus incana</i> v E ₂) ⁽¹³⁾	16.913	60.762	0.0000	-	-	-
vzrast odchýlky bez tejto premennej	-	15.226	0.0001	-	-	-
logaritmus vierohodnosti ⁽¹⁴⁾	-1.279	-	-	-5.069	-	-
odchýlka (deviancia) modelu ⁽¹⁵⁾	25.898	-	-	27.526	-	-
vzrast odchýlky bez premenných ⁽¹⁶⁾	23.339	-	-	17.387	-	-
p-hodnota vzrastu ⁽¹⁷⁾	0.0000	-	-	0.0006	-	-
AIC ⁽¹⁸⁾	8.558	-	-	18.139	-	-
koeficient determinácie (R ²) ⁽¹⁹⁾	0.973	-	-	0.632	-	-
skutočný vz. predikovaný R ²⁽²⁰⁾	0.995	-	-	0.664	-	-
% správne klasifikovaných riadkov ⁽²¹⁾	100	-	-	85	-	-
plocha pod ROC krivkou ⁽²²⁾	1	-	-	0.965	-	-

⁽¹⁾habitat variables, ⁽²⁾total species richness, ⁽³⁾total relative abundance, ⁽⁴⁾regression coefficient, ⁽⁵⁾test statistic (z/χ^2), ⁽⁶⁾p-value, ⁽⁷⁾intercept, ⁽⁸⁾percentage cover of waterbodies and other wetlands, ⁽⁹⁾increase from model deviance (if the term omitted), ⁽¹⁰⁾dominance of *Salix caprea* in the tree layer, ⁽¹¹⁾number of dead standing trees, ⁽¹²⁾percentage cover of dead fine woody debris (tree branches etc), ⁽¹³⁾dominance of *Alnus incana* in the shrub layer, ⁽¹⁴⁾final log likelihood, ⁽¹⁵⁾model deviance, ⁽¹⁶⁾increase from model deviance (if all terms omitted), ⁽¹⁷⁾p-value of increase, ⁽¹⁸⁾Akaike's information criterion, ⁽¹⁹⁾coefficient of determination (model R-squared), ⁽²⁰⁾actual vs predicted R-squared, ⁽²¹⁾% of correctly classified rows, ⁽²²⁾area under ROC curve

Na výber nezávisle premenných do logistickoregresných modelov som použil procedúru hierarchického výberu s pridávaním a s možnosťou výmen (hierarchical forward subset selection with switching - HINTZE, 1997–2001), pričom veľkosť vzorky dovolila analyzovať len interakcie medzi nezávisle premennými do 1. rádu.

Do 2 regresných modelov (pre každú závisle premennú jeden) sa dostalo spolu 5 nezávisle premenných. Oba modely sa ukázali štatisticky významné, platné a špecifické (nemajú žiadnu spoločnú nezávisle premennú). Pri každej z 2 resp. 3 nezávisle premenných pozorujeme štatisticky významné efekty na CDB resp. CRP (testy odchýlok; $p < 0.05$). Zo

zmyslu regresných koeficientov (-/+) vo vzťahu k referenčným hodnotám CDB a CRP (pre obe 0) možno usúdiť toto:

- a) pravdepodobnosť, že hodnoty CDB budú nadpriemerne veľké, štatisticky významne vzrastá s rastom podielu odumretej ležaniny (veľmi rýchly vzrast) i s rastom účasti *Alnus incana* v E_2 ako proxy pre údolné mokradňové biotopy (pomalší vzrast)
- b) pravdepodobnosť, že hodnoty CRP budú nadpriemerne veľké, štatisticky významne vzrastá s rastom účasti *Salix caprea* v E_3 , s rastom počtu odumretých stojacich stromov a s poklesom podielu vôd a iných mokradí

Podľa Akaikeho informačného kritéria (AIC=8.558) i podľa ostatných kritérií v spodnej časti tab. 2 možno za lepšiu považovať model pre CDB, ktorý má takýto tvar:

$$p1 = \frac{e}{1 + e^{[-11.258 + 16.913 * DAiE2 + 114.848 * POLT]}}$$

kde $p1$ je pravdepodobnosť, že hodnota CDB bude nadpriemerná a e je základ prirodzených logaritmov (ostatné skratky sú vysvetlené vyššie). Vysoká presnosť tohto modelu (podiel správne klasifikovaných prípadov 100 %) hovorí o jeho výbornej schopnosti predikovať veľkosť CDB. Rovnako dobre je na tom model čo do kvality vyhodnotenia dát (plocha pod ROC krivkou 1) a vysvetľujúcej sily ($R^2=0.973$), čo však bude do istej miery aj dôsledok menšej veľkosti vzorky.

Diskusia

Doterajší vývoj a terajšie štádium vtáčích zoskupení na neťaženom polome a na plôškach odumretého stojaceho lesa pri dne Tichej doliny sa spektrom dominantných druhov, druhov tesnejšie viazaných na mŕtve drevo i na preživšie stromy významnejšie nelíši od polomových plôch v švajčiarskych Alpách (GLUTZ VON BLOTZHEIM, 2001), Bavorskom lese (BIBELRIETHER *et al.*, 1995; HEURICH *et al.*, 2001) či v hospodárskych lesoch južného Bavorska (UTSCHICK, 1991). Odlišnosti plynú asi najmä z odlišnej krajinskej situácie Tichej (veľká vysokohorská „smrečinová“ dolina s veľkým dolinovým tokom, vyvinutými ramenami, lúkou a niekoľkými stavbami v ústí).

Rozdelenie druhových bohatostí i relatívnych početností vtákov na transektoch v Tichej doline dobre zodpovedá ich rozdeleniu pozdĺž údolnicového gradientu (TOPERCER, 1997; 2000) s maximami pri ústiach a postupným poklesom dovnútra dolín. Podobné rozdelenie vychádza pre druhovú bohatosť pôvodných krov, bylín, niektorých iných biotopových premenných (pozrite výsledky CCA) i pre heterogenitu biotopov a použité testy nenaznačujú, že by polom alebo podkôrniky tento vzorec významne ovplyvňovali (ak, tak ho skôr nevýznamne zvýrazňujú).

Veľká celková bohatosť (51 druhov vtákov) v tunajších biotopoch ovplyvnených smršťou a podkôrníkmi sa približuje k odhadom KOCIANA *et al.* (2005) pre nevyťažené polomy (56 druhov). Spolu so značnou alfa-diverzitou ($H' = 2.8$), početnosťou zoskupení (450-650 párov.km⁻²), podielom druhov prírodoochrane významných (21.57 %), podielom tiahnúcich nehniezdičov (7.84 %), celoplošnou silnou teritorialitou hniezdičov, veľkou štruktúrnou komplexitou a heterogenitou ich biotopov nasvedčuje, že:

- a) takto agregovanú rozmanitosť môže vysvetliť hypotéza strednej intenzity disturbancií (PETRAITIS *et al.*, 1989) a okrajový efekt regionického ekotonu (TOPERCER, 2000)
- b) ústia a dolné časti dolín hrajú aj vďaka prírodným disturbanciám dôležitú rolu pri zachovaní druhovej a biotopovej rozmanitosti, pri migráciách a rozptyle bioty
- c) neťažené polomy majú veľký prírodoochranný význam a poskytujú vhodné - nielen hniezdne - (mikro)biotopy pre mnohé druhy vtákov (cf. KOCIAN *et al.*, 2005)

- d) neťažené polomy a ohniská podkôrníkov sú vtákmi osídlené príliš husto a príliš rozmanito na to, aby sa prípadná ťažba a podobné zásahy v nich významne nedotkli úspešnosti hniezdenia, zberu potravy, možností nocovania, úkrytov a pod.

Nedostatok dôkazov o nepriaznivých zmenách distribúcie a početnosti lesných druhov vtákov na polome (okrem poklesu početnosti *Fringilla coelebs* a čiastočne *Parus cristatus*), kompaktnosť a centrálna poloha zhľuku lesných druhov na gradientoch CCA (obr. 1), trvajúci veľký podiel gildy stromových (29.4 %) i dutinových hniezdičov (21.57 %), nevýznamnosť rozdielov v dominantných spektrách vtákov medzi plochami s nadpriemernou vz.

podpriemernou intenzitou disturbancií, nevýznamnosť rozdielov v zložení poschodia krovín (okrem expanzie *Sorbus aucuparia*) a bylín i značná úspešnosť prirodzenej obnovy drevín:

- podporuje platnosť geobiocenologickej definície lesného typu (ZLATNÍK, 1959; 1975) zahŕňajúcej aj rozpadové a počiatkové štádiá, a popiera platnosť dohadov o radikálnej zmene či zániku biotopov horských smrečín pôsobením smrští a podkôrníkov
- dobře zapadá do konceptu cyklickej zámesty smreka a jarabiny vtácej v spoločenstvách horských smrečín (MAGIC, 1986)
- poukazuje na veľkú rezilienciu tunajších ekosystémov a dôležitú úlohu prírodného výberu aj v lesoch s hospodársky pomeneným stromovým poschodím.

Výsledky CCA a logistickoregresnej analýzy závislostí distribúcie a početnosti jednotlivých druhov vtákov, ich celkových druhových bohatostí (CDB) a celkových relatívnych početností (CRP) od 62 biotopových premenných sú nové a indikujú, že:

- na CDB pôsobí odlišný súbor faktorov ako na CRP, čo môže naznačovať aj rozdiely v typoch a intenzitách selekčných tlakov vplývajúcich na tieto vlastnosti zoskupení
- rôzne formy mŕtveho dreva (nielen hrubé, ale aj ležiaca tenčina a odumreté stojace stromy) vystupujú ako veľmi významný faktor biotopovej selekcie pri mnohých druhoch vtákov i pri CDB a CRP so značnými veľkosťami účinkov (pozrite tab. 2 a obr. 1) a širokou škálou pôsobenia (mŕtve drevo tu ako potravný substrát vo významnejšej miere využíva najmenej 60.8 % všetkých zistených druhov)
- selekciu biotopov viacerých druhov i hodnoty CDB a CRP významne ovplyvňujú aj siete údolných mokradí (tok, ramená a ich príbrežné porasty).

Zistený priemerný podiel 5.8 % odumretých podkôrníkmi opustených stojacich stromov na transektoch na dne Tichej doliny v júni 2009, ich odhadnutý podiel 15 % v lesoch priľahlých k polomu a asi 5-6 % v lesoch celej Tichej, ako i poznatky o priestorovočasovom vzorci šírenia podkôrníkov (vrchol v roku 2006-2007, rýchlosť nie väčšia ako inde v TANAP-e) a zmenách distribúcie ich hlavného vtáčieho predátora (ďubníka *Picoides tridactylus*) znamenajú skôr podporu pre závery autorov GRODZKI *et al.* (2006) o vplyve (ne)manažmentu na priebeh gradácií lykožrúta smrekového.

Záver

Vecne významné závery výskumu už zväčša obsahuje predchádzajúca kapitola. Z metodicky významných záverov by som rád zdôraznil potrebu otvorenejšie a menej predpojatú komunikovať o výsledkoch výskumu disturbancií, viac ich využívať pri prijímaní informovaných rozhodnutí, pokračovať v takýchto výskumoch na viacerých územiach, dlhodobo a so zlepšeným vzorkovacím dizajnom (zahŕňajúcim o. i. dostatočne veľkú a reprezentatívnu vzorku kontrolných plôch vyňatých z akýchkoľvek zámerných zásahov), viac úsilia venovať testovaniu zamlčaných predpokladov lesníckych vz. biologických vied o zákonitostiach vývoja druhov, ekosystémov a krajiny po disturbanciách a nachádzať tak presnejšie a spoľahlivejšie odpovede na otázky typu: aké sú vhodné ukazovatele priaznivého stavu zachovania biotopov, ktoré činitele na ne majú dlhodobo priaznivý a ktoré nepriaznivý vplyv, aká je relatívna významnosť a/alebo veľkosť účinkov prírodného vz. umelého výberu v rôznych typoch lesa, akú rolu v tom hrá história disturbancií a pod.

Pod'akovanie

Ďakujem Botanickej záhrade UK za podporu pri tomto výskume. Túto prácu podporila aj Agentúra na podporu výskumu a vývoja na základe zmluvy č. APVV-0456-07. Za spoluprácu ďakujem M. Badidovej-Brinzikovej, E. Balážovi, M. Brinzikovi, M. Čeluchovi, V. Kacerovej, K. Kaliskému, P. Kučerovi a A. Popovičovi.

Literatúra

- BEGON, M., HARPER, J. L., TOWNSEND, C. R., 1996: Ecology. Individuals, Populations and Communities. 3rd ed. Blackwell Science, Oxford, 1076 s.
- BIBELRIETHER, H., RALL, H., STRUNZ, H., SCHOPF, R., KÖHLER, U., JEHL, H., SCHERZINGER, W., 1995: 25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald. Berichte über die wissenschaftliche Beobachtung der Waldentwicklung. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald, Passau, 190 s.
- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P., LAAKE, J. L., 1993: Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations. Chapman & Hall, London, 446 pp.
- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., 1998: Model Selection and Inference: A Practical Information-theoretic Approach. Springer-Verlag, New York.
- GAUCH, H. G., Jr., 1982: Multivariate Analysis in Community Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 299 pp.
- GRODZKI, W., JAKUŠ, R., LAJZOVÁ, E., SITKOVÁ, Z., MACZKA, T., ŠKVARENINA, J., 2006: Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts in Poland and Slovakia. *Ann. For. Sci.* **63**: 55–61.
- HEURICH, M., REINELT, A., FAHSE, L., 2001: Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. National park Bayerischer Wald, Grafenau, 187 pp.
- HILL, M. O., 1973: Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.* **61**: 237–249.
- HINTZE, J. L., 1997–2001: User's Guide - I, II, IV. NCSS Statistical System. Number Cruncher Statistical Systems, Kaysville, 3492 pp.
- JANDA, J., ŘEPA, P., 1986: Metody kvantitativního výzkumu v ornitologii. SZN, Praha, 160 pp.
- KICKO, J., 2005: Náčrt vplyvu veternej kalamity na subpopuláciu orla krikl'avého (*Aquila pomarina*) na Hornom Pohroní. *Folia Faun. Slov.* **10**: 35–36.
- KOCIAN, E., TOPERCER, J., BALÁŽ, E., FIALA, J., 2002: Vtáky TANAP-u hniezdiace v prostredí zasiahnutom smršťou a ich hniezdne nároky v rôznych typoch prostredia. *Folia Faun. Slov.* **10**: 37–43.
- KRIŠTÍN, A., KOCIAN, E., RÁC, P., 2001: Červený (ekozozologický) zoznam vtákov (Aves) Slovenska. In: BALÁŽ, D., MARHOLD, K., URBAN, P. (eds): Červený zoznam rastlín a živočíchov Slovenska. *Ochr. Prír.* **20** (Suppl.): 150–153.
- MAGIC, D., 1986: 6.2.30 Smrekové lesy vysokobylinné Athyrio-Piceetalia Hadač 1962. In: MICHALKO, J., BERTA, J., MAGIC, D.: Geobotanická mapa ČSSR, Slovenská socialistická republika, textová časť. Veda, Bratislava, pp. 118–122.
- MOONEY, H. A., GODRON, M. (eds), 1983: Disturbance and Ecosystems: Components of Response. Springer-Verlag, New York.
- PETRAITIS, P. S., LATHAM, R. E., NIESENBAUM, R. A., 1989: The maintenance of species diversity by disturbance. *Quart. Rev. Biol.* **64**: 393–418.
- PICKETT, S. T. A., WHITE, P. S. (eds), 1985: The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, Orlando, 472 pp.
- REPEL, M., KROPIL, R., 2008: Vtáky v zmenených podmienkach prostredia postihnutého vetrovou kalamitou (Vysoké Tatry): vybrané pozorovania. *Tichodroma* **20**: 143–149.
- TER BRAAK, C. J. F., ŠMILAUER, P., 2002: CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Biometris, Wageningen & České Budějovice, 500 pp.
- TOPERCER, J., 1997: Ročný cyklus dominance vtákov v prostrediach dolín vysokých pohorí Západných Karpát. *Tichodroma* **10**: 36–77.
- TOPERCER, J., 2000: Hlavné výsledky výskumu zoskupení vtákov a ich habitatov v západokarpatských horských dolinách. *Správy Slov. zool. spol.* **18**: 61–80.
- UTSCHICK, H., 1991: Beziehungen zwischen Totholzreichtum und Vogelwelt in Wirtschaftswäldern. *Forstw. Cbl.* **110**: 135–148.

- VERNER, J., 1985: Assessment of counting techniques. *In*: JOHNSTON, R. F. (ed.): *Current Ornithology*, Vol. 2. Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 247–302.
- ZLATNÍK, A., 1959: Přehled slovenských lesů podle skupin lesních typů. Spisy Vědecké laboratoře biocenologie a typologie lesa LF VSŽ v Brně, č. 3, Brno, 195 pp.
- ZLATNÍK, A., 1975: Ekologie krajiny a geobiocenologie. TIS a VSŽ, Brno, 172 pp.