

Konvergencia štruktúry potravných gíld ornitocenóz medzi lesmi dvoch zoogeografických oblastí

Convergence in foraging guild structure of bird assemblages between forests in two zoogeographic regions

Martin KORŇAN^{1,2} & Richard T. HOLMES³

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

²Katedra ochrany lesa a poľovníctva, Lesnícka fakulta TU vo Zvolene, Masarykova 20, 960 53 Zvolen, Slovensko; kornan@vsld.tuzvo.sk

³Department of Biological Sciences, Dartmouth College, Hanover, New Hampshire 03755, USA; richard.t.holmes@dartmouth.edu

We compared the foraging guild structure of bird assemblages between two model plots in two zoogeographic regions. The research was conducted in a beech-maple-birch forest with admixture of spruce in the Hubbard Brook Experimental Forest in USA (Nearctic region) and beech-fir forest in the Šrámková National Nature Reserve in Slovakia (Palearctic region). Foraging guild structure was determined from observed frequencies of foraging substrates used by individual species. Data matrices 22 species × 35 variables (Nearctic) and 26 species × 47 variables (Palearctic) were constructed from the database of foraging observations. Multivariate numerical procedures such as bootstrapped cluster analysis (UPGMA) and correspondence analysis (CA) were applied for determination and interpretation of the foraging guild structure. Four guild categories (litter and trunk foragers, two distinct guilds of foliage gleaners) and one significantly different dendrogram branch were determined in the bird assemblage of Nearctic forest (critical threshold level $\alpha = 0.1$). Six guild categories (litter foragers, herb foragers, trunk foragers, foliage gleaners, flycatchers, and stream foragers) and one independent dendrogram branch were detected in the bird assemblage in the Palearctic forest. Presence of three analogous guild categories connected to foraging in/on litter/ground, on trunk and on leaves implies convergence in evolution of bird assemblages. Similar basic division of guilds has been described in the eucalypt forests in the Australian region indicating rough patterns of convergent evolution in the structure of forest bird assemblages on the global scale, perhaps related to similarities in the physical structure and types of food resources of these geographically distinct forests.

Úvod

Konvergencia je chápaná ako fenomén, keď v ekologicky podobných podmienkach na rôznych kontinentoch alebo oblastiach s izolovaným vývojom dochádza k vzniku podobných ekologických adaptácií alebo štruktúr na rôznych úrovniach organizácie ekologických systémov. Myšlienka, že druhy s rozdielnou fylogenezou, ktoré obývajú podobné niky

v podobných environmentálnych podmienkach na rôznych kontinentoch, konvergujú v morfológických, etologických a ekologických znakoch, je pomerne stará. Ešte Darwin (1897 in Wiens 1989, 1991) poukázal na podobnosť v morfológii a etológii medzi morskými druhmi vtákov čeľade Pelecanoididae, ktoré obývajú južnú hemisféru, a alkami čeľade Alcidae severnej hemisféry. Od toho času bola konvergencia dokumentovaná na mnohých druhoch

(napr. Cody 1973, Karr & James 1975, Niemi 1985, Ben-Moshe et al. 2001). V súčasnosti sa konvergencia skúma na viacerých úrovniach organizácie ekologických systémov – na úrovni druhov, gíld a spoločenstiev (Wiens 1989).

Pokiaľ druhy konvergujú v morfológii, správaní a ekológii v podobnom prostredí, potom môže existovať aj konvergencia na úrovni gíld alebo vzorcov organizácie spoločenstiev. Základné predpoklady tejto konvergenencie popísali Cody & Diamond (1975): „Pokiaľ popísané vzorce štruktúry spoločenstiev sú produktom prirodzeného výberu, potom podobný výber v podobných podmienkach by mal vytvárať podobné optimálne prispôsobenia štruktúry spoločenstiev. Konkrétne, ak sú druhy nenáhodne zoskupené do spoločenstiev a ak výsledná štruktúra týchto spoločenstiev je determinovaná fyzikálnym a biologickým prostredím, potom vzorce štruktúry spoločenstiev by mali byť reprodukovateľné nezávisle na vzorke druhov, z ktorej sú štruktúrne druhy vyberané.“ Konvergencia v parametroch spoločenstiev a gíld bola popísaná vo viacerých štúdiách (Cody & Mooney 1978, Karr 1980, Ricklefs & Travis 1980, Orians & Paine 1983, Blondel et al. 1984, Emlen 1986, Schluter 1986, Ben-Moshe et al. 2001, Ibanez et al. 2009), ale existujú aj prípady, keď sa ju nepodarilo potvrdiť (napr. Wiens 1991). Relatívne málo prác bolo do súčasnosti publikovaných, ktoré boli postavené na a posteriori princípoch determinácie gíld a tematicky riešili konvergenciu v štruktúre potravných gíld medzi kontinentmi, resp. zoogeografickými oblasťami (napr. Holmes & Recher 1986, Jaksic & Delibes 1987, Ben-Moshe et al. 2001, Zapata et al. 2007).

Holmes & Recher (1986) študovali konvergenciu štruktúry vtáčích gíld medzi zmiešaným lesom v Severnej Amerike (nearktická oblasť) a eukalyptovými lesmi v Austrálii (austrálska oblasť). Porovnanie metodicky vychádza z práce Holmesa et al. (1979) v Hubbard Brook Experimental Forest v New Hampshire. Táto štúdia dala metodický základ aj štúdiu potravných gíld zmiešaného lesa v Národnej prírodnej rezervácii Šrámková v Malej Fatre (Adamík et al. 2003, Korňan & Adamík 2007). Štúdia v rezervácii Šrámková bola navrhnutá

tak, aby jej výsledky boli porovnateľné s výsledkami analýzy potravných gíld zmiešaného lesa v Hubbard Brook a dali podklady pre ďalšie medzikontinentálne porovnanie, ktoré je prezentované v tejto štúdiu.

Ciele tejto práce boli definované do nasledovných bodov: 1) Reanalyzovať primárne údaje potravného správania vtákov z monitorovacej plochy v Hubbard Brook Experimental Forest a pripraviť kompatibilnú vstupnú maticu na porovnanie v zmysle definície gíld podľa koncepcie MacMahona et al. (1981) (Korňan & Adamík 2007). 2) Štatisticky determinovať potravné gíldy v oboch porovnávaných lesoch dvoch kontinentov. 3) Na základe faktorovej analýzy určiť, ktoré komponenty a gradienty habitatu najlepšie segregovali druhy do potravných gíld. Analýza by mala determinovať štruktúrne prvky habitatu, ktoré sa najviac podieľali na vytváraní špecifických ekomorfologických adaptácií a tým aj na radiácii druhov do gíld. 4) Porovnať podobnosť štruktúry gíld a mechanizmus ich vzniku na základe hlavných faktorov, ktoré determinujú gíldovú štruktúru.

Charakteristika študijných plôch

Výskum bol realizovaný na dvoch študijných plochách na dvoch kontinentoch, ktoré sú opísané v nasledujúcej časti.

Experimentálny les Hubbard Brook (nearktický les)

Experimentálny les v Hubbard Brook (Hubbard Brook Experimental Forest) leží asi 116 km od pobrežia Atlantického oceánu v orografickom celku White Mts., Appalačské pohorie. Pokrýva 3160 ha lesov a je súčasťou podstatne väčšieho komplexu White Mountain National Forest (Národný les Biele hory). Výskum sa uskutočnil v období rokov 1974–1976 na 10 ha ploche, 500–600 m n. m. Výskumná 10 ha plocha sa nachádza približne v strede tejto oblasti: 43°54'57,4" – 43°57'43,7" s. š., 71°48'17,9" – 71°41'50,5" z. d. (súradnice v systéme WGS84). Klíma je charakteristická dlhými snehovými zimami a relatívne chladnými vlhkými letami. Priemerná teplota vzduchu v januári je –9 °C, v júni a júli 16 až 19 °C. Severné tvrdodrevné

lesy (northern hardwood forests) Severnej Ameriky ležia geograficky medzi severnými ihličnatými alebo boreálnymi lesmi a hlavným areálom rozšírenia východných listnatých lesov smerom na juh (Holmes 1990). Oblasť údolia Hubbard Brook, v ktorej sa v súčasnosti nachádza študijný kvadrát, bola vyrúbaná v období 1910–1915. Ide o sekundárny les vo veku 94–99 rokov s niekoľkými staršími stromami, ktoré prežili ťažbu.

Študijná plocha predstavuje rôznoveký les s výraznou priestorovou heterogenitou spôsobenou každoročnými vývratmi, ako aj veľkoplošnými vývratmi zapríčinenými silným hurikánom v septembri 1938. V stromovej skladbe lesa prevládajú *Fagus grandifolia*, *Acer saccharum* a *Betula alleghaniensis* približne v rovnakom pomere. *Fraxinus americanus* a *Picea rubens* sa vyskytujú v nižších frekvenciách. Priemerná výška porastu je 25–30 m, prízemná a bylinná etáž sú husto zarastené a zložené zo semenáčikov a mladých dominantných drevín (s výnimkou *B. alleghaniensis*), *Acer pensylvanicum*, *Acer spicatum*, *Viburnum alnifolium*), papradí (hlavne *Dryopteris spinulosa*) a rôznych bylín. Detailnejší popis klímy a vegetácie lesa je prezentovaný v prácach Likensa & Bormanna (1972) a Holmesa & Sherryho (2001).

Národná prírodná rezervácia Šrámková (palearktický les)

Výskum bol robený na 27,5 ha (500 × 550 m) študijnej ploche lokalizovanej v Národnej prírodnej rezervácii Šrámková v orografickom celku Krivánska Fatra, Západné Karpaty, Európa v období 1997–2000. Geografické súradnice plochy odpovedajú spodnej hrane kvadrátu: 49°11'12,0" – 49°11'23,7" s. š., 19°06'37,4" – 19°06'50,6" v. d. (súradnice v systéme WGS84). Vlastné územie rezervácie sa rozprestiera na ploche 243,65 ha a je východne až juhovýchodne exponované so sklonom svahov 20° až 60°. Študijný kvadrát bol lokalizovaný v nadmorskej výške 825–1123 m n. m. Oblasť patrí do chladného horského okrsku s priemernou júlovou teplotou ≥ 10 °C až < 12 °C. Študijná plocha reprezentuje zachovalý ekosystém západokarpatského zmiešaného bukovo-jedľového pra-

lesa. Cez plochu tečie horský potôčik na úseku približne 320 m, ktorý ústi do potoka Bystrička. Študijná plocha predstavuje dobre izolovaný lesný interiér od lesného okraja. Študijný kvadrát predstavuje floristicky homogénny porast, ale štrukturálne značne heterogénny, charakterizovaný viacerými vývojovými štádiami (štádium rozpadu až štádium regenerácie) západokarpatského pralesa. Vek drevín je odhadovaný na 200–250 rokov. Priestorová štruktúra rôznych vývojových štádií veľmi dobre reflektuje Wattov model „rôznych fáz“ (gap phase) popisujúci dynamiku a regeneráciu klimaxových lesov. Výber študijnej plochy reflektoval požiadavky vysokej rozpojenosti a otvorenosti porastu, čo spolu s vysokým sklonom terénu umožňovalo veľmi dobrú prehľadnosť a výhľad do korún pre pozorovanie potravného správania vtákov v prírodných podmienkach, kde maximálna výška stromov presahovala 40 m. Sklon terénu umožňoval relatívne rovnaké pozorovacie možnosti vo všetkých výškach, tzn. pravdepodobnosť náhodného pozorovania vtáka pri kŕmení bola podobná vo všetkých výškových kategóriách.

V súčasnej vegetačnej skladbe lesa je zachovaný pôvodný pomer drevín. Prevláda *Fagus sylvatica* (44,8%) a *Abies alba* (20,2%), v menšej miere sú prítomné aj *Picea abies* (4,8%), *Acer pseudoplatanus* (4,3%), *Ulmus glabra* (2,9%) a *Sorbus aucuparia* (2,4%) s prímiesou *Betula pendula*, *Larix decidua* a *Acer platanoides*. Krovinová etáž je tvorená predovšetkým *Corylus avellana* a mladými jedincami *F. sylvatica*, *A. alba* a *P. abies*. Bylinná etáž je tvorená semenáčikmi dominantných stromov, papradami, rôznymi bylinami a trávami. Detailnejší popis štruktúry vegetácie je prezentovaný v prácach Korňana (2000, 2004).

Materiál a metodika

Potravné snímkovanie

Metodika výskumu potravného správania vtákov vychádza z výskumu robeného v lokalite Hubbard Brook v období rokov 1974–1976 (Holmes et al. 1979). Snímkovanie potravného správania vtákov sa uskutočnilo v mesiacoch

jún až júl, kedy už boli listy na všetkých druhoch rastlín rozvinuté. Výskum na študijnej ploche Šrámková bol realizovaný počas hniezdnej sezóny od polovice mája do konca júla v období 1997–2000. Na charakteristiku mikrohabitatových ník jednotlivých druhov bol navrhnutý súbor premenných, ktoré popisovali využívanie potravných stratégií, potravných substrátov a výšky kŕmenia jednotlivých druhov vtákov. V tejto práci však budú analyzované len matice zložené z premenných popisujúcich využívanie potravných substrátov a výšky kŕmenia, čo reflektuje MacMahonovu et al. koncepciu gíld (MacMahon et al. 1981, Korňan & Adamík 2007). Detailný popis metodiky výskumu je v prácach Holmesa et al. (1979) a Korňana & Adamíka (2007).

Štatistická analýza

Príprava vstupných matíc

Počas dvojročného snímkovania v lokalite Hubbard Brooka bolo zaznamenaných celkovo 9285 záznamov 22 druhov vtákov (príloha 1), z ktorých bola vytvorená vstupná matica 22 druhov \times 35 premenných. Všetkých 22 druhov dosiahlo vysoké počty pozorovaní. Druhy s nízkym počtom pozorovaní neboli v štúdiu Holmesa et al. (1979) menované. Z celkového počtu 4214 záznamov 41 druhov vtákov (príloha 2) zaznamenaných v NPR Šrámková bola vytvorená vstupná matica 26 druhov \times 47 premenných, pričom len druhy z väčším počtom ako ≥ 30 terénnych pozorovaní alebo 1500 s čistého času pozorovania boli zahrnuté do matice pre štatistické spracovanie.

Jednotlivé premenné boli vypočítané ako frekvencie (%) využívania potravných substrátov z celkového počtu pozorovaní daného druhu v danom období. Priemerná výška kŕmenia a jej výberová smerodajná odchýlka (s_x) pre jednotlivé druhy boli taktiež počítané z celkového počtu pozorovaní, pričom pozorovania, kde bol uvádzaný výškový interval kŕmenia (min. a max. výška), boli pridávané ako dve samostatné hodnoty do výpočtu jednoduchého aritmetického priemeru a výberovej smerodajnej odchýlky.

Determinácia gíld

Na objektívnu determináciu potravných gíld bez umelých rozdeľovacích kritérií bola použitá zhluková analýza s prevzorkovaním vstupnej matice (bootstrapped cluster analysis), ktorá sama určí, koľko signifikantne rozdielnych zhlukov objektov existuje v matici na danej hladine významnosti (Pillar 1999, 2004). Použitý bol algoritmus metódy nevážených priemerov (UPGMA) tetivových vzdialeností (chord distances). Analýzy boli robené v programe MULTIV 2.3.9 (Pillar 2004). Pri oboch výpočtoch bolo použitých 10000 opakovaní. Obe analýzy začali náhodne vygenerovaným číslom, ktoré určil program. Kritická hranica, na ktorej bola testovaná ostrosť klasifikácie, bola nastavená na $\alpha = 0,1$. Na presnejšiu interpretáciu výsledkov zhlukovej analýzy a determináciu gradientov habitatu, ktoré sa maximálnou mierou podieľali na segregácii druhov do gíld, bola použitá symetrická korešpondenčná analýza (CA). Analýza oboch matíc bola robená v programe SYNTAX 5.10 (Podani 1997).

Výsledky

Štruktúra gíld nearktického lesa

Hierarchická klasifikácia

Zhluková analýza (UPGMA) s prevzorkovaním vstupnej matice determinovala päť signifikantne rozdielnych skupinových partií na $\alpha = 0,10$ (tab. 1). Partície odpovedajú štyrom kategóriám potravných gíld a jednej vetve dendrogramu tvorenej druhom *Picoides pubescens* (obr. 1). Na základe preferencií potravných substrátov sa dajú definovať štyri nasledovné gildy: zberači v hrabanke, evertibratófágy na kmeni a dve gildy zberačov z listov stromov, ktoré sa líšili vo frekvencii využívania jednotlivých druhov stromov a ich substrátov. V ďalšej časti budú stručne charakterizované jednotlivé gildy.

Prvú gildu (zberači v hrabanke), tvorilo sedem druhov (*Catharus fuscescens*, *Catharus guttatus*, *Catharus ustulatus*, *Hylocichla ustulata*, *Junco hyemalis*, *Seiurus aurocapillus* a *Troglodytes troglodytes*). Pre všetky tieto druhy je charakteristická vysoká frekvencia

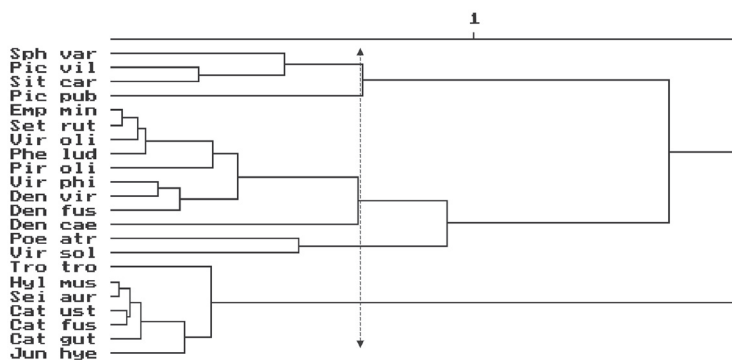
Tab. 1. Štatistické pravdepodobnosti $P(G^0 \leq G^*)$ rozdielnosti a priemer atribútu vzorky pre definovaný počet zhlukov (gíld) vygenerované procedúrou prevzorkovania matice s opakovaním podľa algoritmu Pillara (1999). Výpočet bol robený v programe MULTIV 2.3.9 (Pillar 2004). Pri jednotlivých cykloch bola použitá voľba automatického vygenerovania počiatkových pseudonáhodných čísel. Počty rozdielných zhlukov, ktoré odpovedajú gíldám pre danú kritickú hodnotu, sú vyznačené hrubým písmom. Kritická hodnota bola zvolená na $\alpha = 0,10$.

Table 1. Statistical probabilities $P(G^0 \leq G^*)$ and averages of sample attributes at different partition levels generated by bootstrapped resampling of two foraging guild matrices based on the algorithm of Pillar (1999). Computations were carried out in the program MULTIV 2.3.9 (Pillar 2004). Initializer of pseudo-random number generator was set to automatic mode. The numbers of significantly different clusters that correspond to guilds at the given threshold level are indicated by bold letters. The threshold level was set at $\alpha = 0.10$.

	Počet skupín (zhlukov) / Number of groups (clusters)									
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Matica / Matrix 22 × 35										
$P(G^0 \leq G^*)$	0,4704	0,3513	0,2253	0,1183	0,0722	0,0426	0,0212	0,0229	0,0099	
Priemer atribútu vzorky / Average of sample attribute	0,9750	0,9855	0,9719	0,9617	0,9612	0,9571	0,9427	0,9416	0,9335	
Matica / Matrix 26 × 47										
$P(G^0 \leq G^*)$	0,3067	0,3109	0,2936	0,3731	0,2052	0,1473	0,0736	0,0186	0,0069	
Priemer atribútu vzorky / Average of sample attribute	0,9589	0,9569	0,9589	0,9719	0,9603	0,9566	0,9456	0,9352	0,9324	

kŕmenia na zemi, resp. v hrabanke. Druhá gilda bola odlišená ako evertrebratófágy na kmeni a reprezentovali ju tri druhy: *Picoides villosus*, *Sitta carolinensis* a *Sphyrapicus varius*. Všetky druhy gildy preferovali kŕmenie na vetvách a kmeni. Kŕmenie bolo pozorované na celom spektre druhov listnatých stromov rastúcich na študijnej ploche, avšak oba druhy dŕaťov neboli pozorované pri kŕmení na ihličnatých stromoch. Samostatná vetva dendrogramu reprezentovaná dŕaťom *P. pubescens* je pravdepodobne snímokovací artefakt, čo podporuje relatívne vysoká podobnosť s gíldou evertrebratófágov

na kmeni. Tento druh pravdepodobne odlišila od ostatných druhov dŕaťov vysoká frekvencia kŕmenia na kmeni *F. grandifolia*. Toto zistenie by mohlo vytvárať dojem, že sa jedná o potravného špecialistu, ale pravdepodobne ide len o náhodu. V študovanom ekosystéme bol zistený ešte jeden druh dŕaťa *Dryocopus pileatus*, ktorý by sa s vysokou pravdepodobnosťou v dendrograme nespájal s *P. pubescens*. Tento druh má pomerne veľké domovské okrsky, preto sa nepodarilo získať dostatočný počet registrácií na štatistické analýzy. Druhovo najpočetnejšia bola tretia gilda zberačov z listov stromov. Tvorilo



Obr. 1. Dendrogram štruktúry potravných gíld v ornitocenóze bukovo-javorovo-brezového lesa v Hubbard Brook v USA. Prerušovanou čiarou je znázornené odlišenie jednotlivých gíld. V hornej časti dendrogramu sa nachádzajú evertrebratófágy na kmeni, nasledujú dve gildy zberačov z listov stromov a v dolnej časti sú zberači v hrabanke. Skratky druhov vid' príloha 1.

Fig. 1. Dendrogram of foraging guild structure of bird assemblage of beech-maple-birch forest in Hubbard Brook in USA. Dashed line indicates the number of significantly different guilds. Trunk foragers are placed in the upper part of dendrogram, followed by two guilds of foliage gleaners, and litter foragers are in the lower part. Abbreviations of species names are given in Appendix 1.

Tab. 2. Vlastné hodnoty, percento celkovej variácie, kumulatívna variácia a skóre jednotlivých premenných pre prvé tri hlavné vektory (faktory) korešpondenčnej analýzy. Analýza bola robená z matice 22 druhov × 35 premenných. Premenné popisovali využívanie potravných substrátov jednotlivými druhmi vtákov v ekosystéme sekundárneho bukovo-javorovo-brezového lesa v Hubbard Brook.

Table 2. Eigenvalues, contribution to total inertia, cumulative contributions, and individual variable scores for the first three factors of correspondence analysis revealed from the matrix 22 species × 35 variables. The variables described utilisation of foraging substrates by individual bird species in the ecosystem of secondary beech-maple-birch forest in Hubbard Brook.

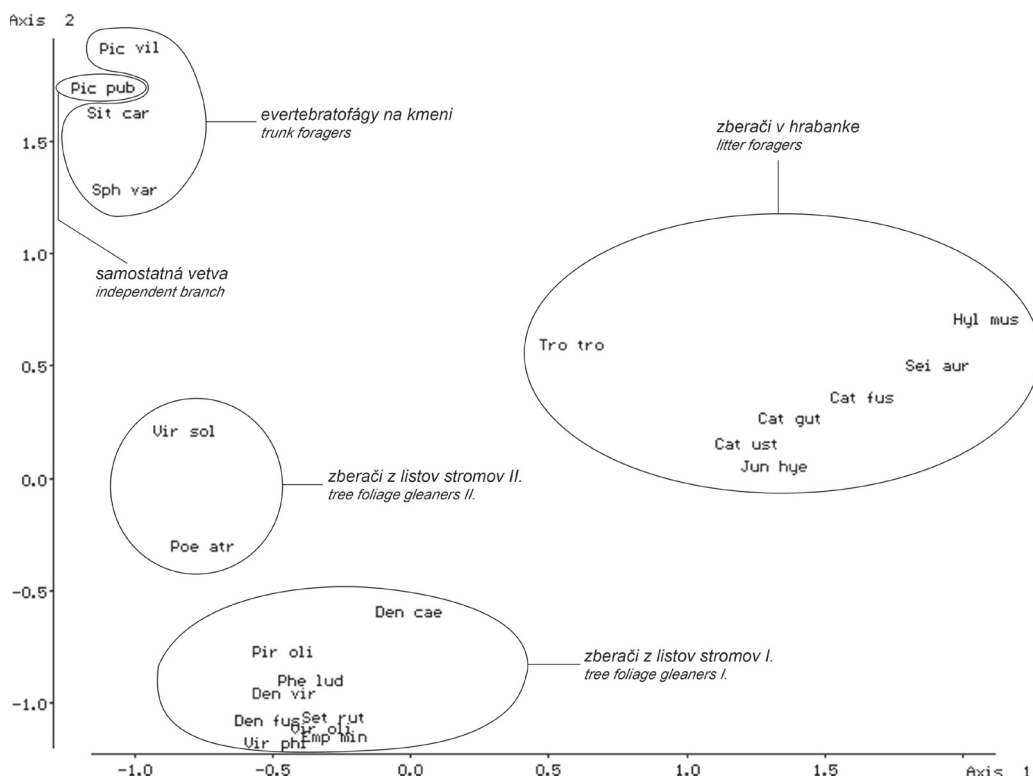
	Faktory / Factors		
	I.	II.	III.
Vlastné hodnoty <i>Eigenvalues</i>	0,65	0,50	0,16
Percento z celkovej variácie (%) <i>Factor contribution to total variance (%)</i>	34,50	26,59	8,26
Kumulatívne percento (%) <i>Cumulative percent (%)</i>	34,50	61,08	69,34
Na liste <i>Fagus grandifolia</i>			
<i>On beech Fagus grandifolia leaf</i>	0,05	-0,89	-1,17
Na vetvičke <i>Fagus grandifolia</i> †			
<i>On beech Fagus grandifolia twig†</i>	-0,44	-0,78	-0,53
Na vetve <i>Fagus grandifolia</i> ‡			
<i>On beech Fagus grandifolia branch‡</i>	-0,91	0,91	-1,13
Na kmeni <i>Fagus grandifolia</i>			
<i>On beech Fagus grandifolia trunk</i>	-0,96	1,73	-1,46
Na liste <i>Acer saccharum</i>			
<i>On maple Acer saccharum leaf</i>	-0,16	-1,10	-1,04
Na vetvičke <i>Acer saccharum</i> †			
<i>On maple Acer saccharum twig†</i>	-0,46	-0,98	-0,06
Na vetve <i>Acer saccharum</i> ‡			
<i>On maple Acer saccharum branch‡</i>	-1,07	1,41	-0,02
Na kmeni <i>Acer saccharum</i>			
<i>On maple Acer saccharum trunk</i>	-0,91	1,60	-0,01
Na liste <i>Fraxinus americanus</i>			
<i>On ash Fraxinus americanus leaf</i>	-0,50	-1,14	0,79
Na vetvičke <i>Fraxinus americanus</i> †			
<i>On ash Fraxinus americanus twig†</i>	-0,58	-0,92	1,85
Na vetve <i>Fraxinus americanus</i> ‡			
<i>On ash Fraxinus americanus branch‡</i>	-0,97	0,37	1,66
Na kmeni <i>Fraxinus americanus</i>			
<i>On ash Fraxinus americanus trunk</i>	-0,84	0,88	1,01
Na liste <i>Betula</i> sp.			
<i>On birch Betula sp. leaf</i>	-0,60	-1,40	1,15
Na vetvičke <i>Betula</i> sp.†			
<i>On birch Betula sp. twig†</i>	-0,79	-0,94	2,95
Na vetve <i>Betula</i> sp.‡			
<i>On birch Betula sp. branch‡</i>	-1,03	0,71	-0,63
Na kmeni <i>Betula</i> sp.			
<i>On birch Betula sp. trunk</i>	-1,22	1,92	-0,72
Na liste iného druhu javora*			
<i>On leaf of the other maple species*</i>	0,78	-0,31	-1,31
Na vetvičke iného druhu javora*†			
<i>On twig of the other maple species*†</i>	0,19	-0,81	-3,38
Na vetve iného druhu javora*‡			
<i>On branch of other maple species*‡</i>	-0,01	-0,75	-1,59
Na kmeni iného druhu javora*			
<i>On trunk of other maple species*</i>	-0,44	0,72	-0,97
Na liste <i>Viburnum</i> sp.			
<i>On Viburnum sp. leaf</i>	1,24	0,13	-1,46
Na vetvičke <i>Viburnum</i> sp.†			
<i>On Viburnum sp. twig†</i>	0,53	-0,14	-3,03
Na vetve <i>Viburnum</i> sp.‡			
<i>On Viburnum sp. branch‡</i>	0,90	0,31	-1,38
Na liste <i>Picea rubens</i>			
<i>On spruce Picea rubens leaf</i>	-0,46	-0,50	3,00
Na vetvičke <i>Picea rubens</i> †			
<i>On spruce Picea rubens twig†</i>	-0,37	-0,61	1,84
Na vetve <i>Picea rubens</i> ‡			
<i>On spruce Picea rubens branch‡</i>	-0,64	0,26	3,88
Na kmeni <i>Picea rubens</i>			
<i>On spruce Picea rubens trunk</i>	0,39	0,75	0,93
Na vetvičke stojaceho odumretého stromu†			
<i>On standing dead wood twig†</i>	0,91	0,96	0,23
Na vetve stojaceho odumretého stromu‡			
<i>On standing dead wood branch‡</i>	-0,58	1,92	-0,82

	Faktory / Factors		
	I.	II.	III.
Na kmeni stojaceho odumretého stromu <i>On standing dead wood trunk</i>	-1,12	2,32	-1,06
Na bylinách alebo papradi <i>On herb or forb</i>	1,45	0,23	-0,39
Na zemi (hrabanke) <i>On ground (litter)</i>	1,92	0,59	0,54
Vo vzduchu <i>In airspace</i>	-0,12	-0,76	-0,55
Priemerná výška kĺmenia <i>Mean foraging height</i>	-0,63	-0,27	0,17
Smerodajná odchýlka výšky kĺmenia <i>Standard deviation (SD) of foraging height</i>	-0,27	-0,19	-0,07

**Acer pensylvanicum* alebo *Acer spicatum* / *Acer pensylvanicum* or *Acer spicatum*

†vetvička je chápaná ako konárík vyrastajúci z hlavnej vetvy / *twig is understood as a side branch growing from the main branch*

‡vetva je chápaná ako hlavný konár vyrastajúci z kmeňa / *branch is understood as a main branch growing from a trunk*



Obr. 2. Ordinačný diagram korešpondenčnej analýzy zostrojený z matice ornitocenózy (22 druhov × 35 premenných) buko-javorovo-brezového lesa v Hubbard Brooku. Štyri skupiny druhov zodpovedajú potravným gildám, ktoré boli odlišené na základe výsledkov zhlukovej analýzy s prevzorkovaním vstupnej matice. V ornitocenóze sa nachádza aj jeden významne odlišný druh *Picoides pubescens*, ktorý je v potravnnej stratégii najpodobnejší evertebratófágom na kmeni. Druhové skratky sú uvedené v prílohe 1.

Fig. 2. Correspondence analysis ordination constructed from the matrix of the bird assemblage (22 species × 35 variables) of the beech-maple-birch forest in Hubbard Brook. Four species groups correspond to the foraging guilds that were determined by the bootstrapped cluster analysis. In the assemblage there is one significantly different species *Picoides pubescens* that is the most closely related in foraging tactics to trunk foragers. Species abbreviations are given in Appendix 1.

ju celkovo deväť druhov: *Dendroica caerulescens*, *Dendroica virens*, *Dendroica fusca*, *Empidonax minimus*, *Pheucticus ludovicianus*, *Piranga olivacea*, *Setophaga ruticilla*, *Vireo olivaceus* a *Vireo philadelphicus*. Maximálne frekvencie kŕmenia boli zaznamenané na listoch, predovšetkým listnatých druhoch stromov. Prekvapením sú pomerne nízke frekvencie kŕmenia na vetvičkách. U druhov *E. minimus* a *D. fusca* bola zaznamenaná vysoká frekvencia kŕmenia na kmeni. Posledná štvrtá gilda bola taktiež pomenovaná ako gilda zberačov z listov stromov z hľadiska funkčného. Gilda bola zložená len z dvoch druhov: *Poecile atricapillus* a *Vireo solitarius*. Pre oba druhy je charakteristická vysoká frekvencia kŕmenia na strome *B. allegheniensis*, pričom *P. atricapillus* preferoval listy a kmeň a *V. solitarius* kmeň a vetvu. *V. solitarius* sa kŕmil pomerne často aj na ihličnatých stromoch v porovnaní s ostatnými druhmi gíld zberačov z listov stromov s výnimkou druhu *D. fusca*.

Korešpondenčná analýza

Prvých päť hlavných vektorov ($\geq 5\%$) korešpondenčnej analýzy vysvetlilo 81,0% celkovej variancie matice. Pri analýze prvých sedem hlavných vektorov korešpondenčnej analýzy sa podarilo interpretovať len prvé tri vektory ako gradienty prostredia (tab. 2). Segregácia druhov do zhlukov v ordinačnom priestore odpovedala výsledkom štruktúry potravných gíld podľa zhlukovej analýzy (obr. 2).

Prvá os (faktor) korešpondenčnej analýzy sa dá interpretovať ako gradient výškového rozloženia potravných substrátov. Túto interpretáciu podporuje vysoké pozitívne skóre premenných popisujúcich kŕmenie na zemi (hrabanke) a bylinnej etáži, pričom na opačnej strane osi stoja premenné popisujúce kŕmenie na jednotlivých druhoch stromov s vysokým negatívnym skóre (tab. 2). Stredné hodnoty na tejto osi dosiahli premenné popisujúce kŕmenie na krovine *Viburnum*. Druhý faktor bol interpretovaný ako gradient priestorovej morfológie stromu: kmeň – vetva – vetvička – list. Na väčšine druhov stromov maximálne skóre dosiahol substrát kmeň, nižšie skóre mali substráty vetva a vetvička a

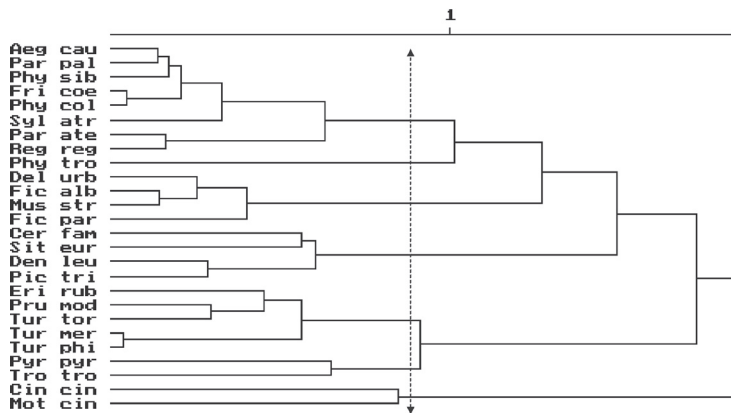
najnižšie skóre bolo zaznamenané u substrátu list. Tento vzorec neplatil u skupiny premenných kŕmenie na substrátoch iného javora a u skupiny premenných kŕmenie na *P. rubens*. V prípade *P. rubens* list dosiahol vyššiu hodnotu skóre ako vetvička (tab. 2). Tretí faktor korešpondenčnej analýzy nie je jednoznačne interpretovateľný, ale pravdepodobne súvisí s gradientom morfológie listu a habitusu stromov (ihličnaté versus listnaté stromy). Tomuto vzorcu by nasvedčovalo vysoké pozitívne skóre premenných kŕmenie na vetve a liste stromu *P. rubens*, oproti čomu na opačnej strane osi stoja premenné popisujúce kŕmenie na *Viburnum*, javoroch *A. pensylvanicum* a *A. spicatum* a *F. grandifolia*. Ostatné faktory sa nepodarilo interpretovať. Rozloženie jednotlivých premenných na osiach nevytváralo žiadny gradient. Možno konštatovať, že šum jednotlivých premenných bol tak vysoký, že zakryl možné gradienty prostredia.

Štruktúra gíld palearktického lesa

Hierarchická klasifikácia

Zhluková analýza s prevzorkovaním vstupnej matice vytvorila sedem signifikantne rozdielnych skupinových partícií, resp. zhlukov na $\alpha = 0,1$ (tab. 1). Tieto skupiny partícií korešponujú so siedmimi skupinami, ktoré formujú šesť kategórií potravných gíld a jednu samostatnú vetvu dendrogramu reprezentujúcu druh *Phylloscopus trochilus* (obr. 3). Šesť kategórií potravných gíld sa dá charakterizovať ako zberači v hrabanke, zberači v bylinnej etáži, evertبراتofágy viazané na toky, mucháriky, evertبراتofágy na kmeni a zberači z listov stromov. V ďalšej časti bude stručne popísaná štruktúra jednotlivých gíld.

Otázkou zostáva príslušnosť druhu *P. trochilus* v štruktúre potravného vzorca. Ťažko povedať, či druh formuje samostatnú kategóriu gíldy s inými druhmi vtáčieho zoskupenia, ktoré neboli do analýzy zahrnuté, alebo sa jedná len o snímkový artefakt. Na základe priestorovej distribúcie teritórií v roku 1998 možno konštatovať, že boli umiestnené do oblastí s vysokou dominanciou *A. pseudoplatanus*. Práve vysoký počet potravných pozorovaní na liste tohto



Obr. 3. Dendrogram štruktúry potravných gíld v ornitocenóze bukovo-jedľového lesa v NPR Šrámková na Slovensku. Prerušovanou čiarou je znázornené odlišenie jednotlivých gíld. Nasledovné kategórie gíld boli determinované v ornitocenóze, poradie gíld nasleduje z hornej do dolnej strany dendrogramu: zberači z listov stromov, mucháriky, evertebratófágy na kmeni, zberači v hrabanke, zberači v bylinnej etáži a evertebratófágy viazané na toky. Skratky druhov viď príloha 2.

Fig. 3. Dendrogram of foraging guild structure of the bird assemblage of the beech-fir forest in the Šrámková National Nature Reserve in Slovakia. Dashed line indicates the number of significantly different guilds. The following guild categories were determined in the bird assemblage, from upper to lower part of dendrogram: foliage gleaners, flycatchers, trunk foragers, litter foragers, herb forager, and stream foragers. Abbreviations of species names are given in Appendix 2.

druhu stromu môže byť odrazom priestorového rozmiestnenia teritórií. Vysoká frekvencia kĺmenia na listoch *A. pseudoplatanus* môže vytvárať dojem, že sa jedná o špecialistu, ktorý sa odlišuje od ostatných druhov gíldy zberačov z listov stromov. Preferencia kĺmenia na *A. pseudoplatanus* môže súvisieť s väčšou veľkosťou listu tohto druhu stromu, čo môže byť faktorom vyššej hustoty hmyzu. Toto mohol byť dôvod priestorového rozloženia teritórií v miestach vysokej hustoty *A. pseudoplatanus*. Preferencia kĺmenia na *A. pseudoplatanus* bola pozorovaná aj u *Ficedula albicollis*, *Ficedula parva* a *Muscicapa striata* (Korňan 2000). Preferencia kĺmenia spevavcov na rode *Acer* bola dokumentovaná aj z iných oblastí (napr. Peck 1989).

Prvá gilda, zberači v hrabanke, bola zložená z piatich druhov: *Erithacus rubecula*, *Prunella modularis*, *Turdus torquatus*, *Turdus merula* a *Turdus philomelos*. Všetky druhy sú charakteristické vysokou frekvenciou kĺmenia v hrabanke a na holej zemi, čo ich významne odlišuje od ostatných druhov zoskupenia. Druhá gilda, zberači v bylinnej etáži, je reprezentovaná len dvomi druhmi: *Pyrrhula pyrrhula* a *Troglodytes troglodytes*. *Pyrrhula pyrrhula* sa s najvyššou

frekvenciou kĺmil v hrabanke a v bylinnej etáži. *T. troglodytes* najčastejšie využíval na kĺmenie bylinnú etáž, holú zem a spadnuté tlejúce kmene. Tretiu gildu, evertebratófágy viazané na toky, tvoria dva druhy: *Cinclus cinclus* a *Motacilla cinerea*. Gilda vytvárala samostatnú vetvu, ktorá sa napájala na ostatné terestrické gíldy na maximálnej hladine nepodobnosti. *Cinclus cinclus* sa kĺmil s najvyššou frekvenciou vo vode alebo z vodnej hladiny a na skalách. Oba potravné substráty sú charakteristické pre vlastný tok horského potoka. *Motacilla cinerea* sa najčastejšie kĺmil na pobrežných skalách a vo vzduchu. Štvrtá gilda, mucháriky, bola formovaná štyrmi druhmi: *Delichon urbica*, *M. striata*, *F. albicollis* a *F. parva*. Všetky druhy sú charakteristické vysokou frekvenciou kĺmenia vo vzduchu. Druhy rodu *Ficedula* a *M. striata* sa významne kĺmili aj na stromových substrátoch, zatiaľ čo *D. urbica* bol potravný špecialista len na kĺmenie v otvorenom vzdušnom priestore. Piata štatisticky definovaná gilda bola pomenovaná evertebratófágy na kmeni. Tvorili ju štyri druhy: *Dendrocopos leucotos*, *Picoides tridactylus*, *Sitta europaea* a *Certhia familiaris*. Všetky druhy sú charakteristické preferovaním kĺmenia na kmeni stromov. Pre

Tab. 3. Vlastné hodnoty, percento celkovej variancie, kumulatívna variancia a skóre jednotlivých premenných pre prvých sedem hlavných vektorov (faktorov) korešpondenčnej analýzy. Analýza bola robená z matice 26 druhov × 47 premenných. Premenné popisovali využívanie potravných substrátov jednotlivými druhmi vtákov v ekosystéme bukovo-jedľového pralesa v NPR Šrámková. Rozdiely medzi vetvou a vetvičkou sú vysvetlené pri tab. 2.

Table 3. Eigenvalues, contribution to total inertia, cumulative contributions, and individual variable scores for the first seven factors of correspondence analysis revealed from the matrix 26 species × 47 variables. The variables described utilisation of foraging substrates by individual bird species in the ecosystem of primeval beech-fir forest in the Šrámková National Nature Reserve. The difference between a branch and a twig is explained in Table 2.

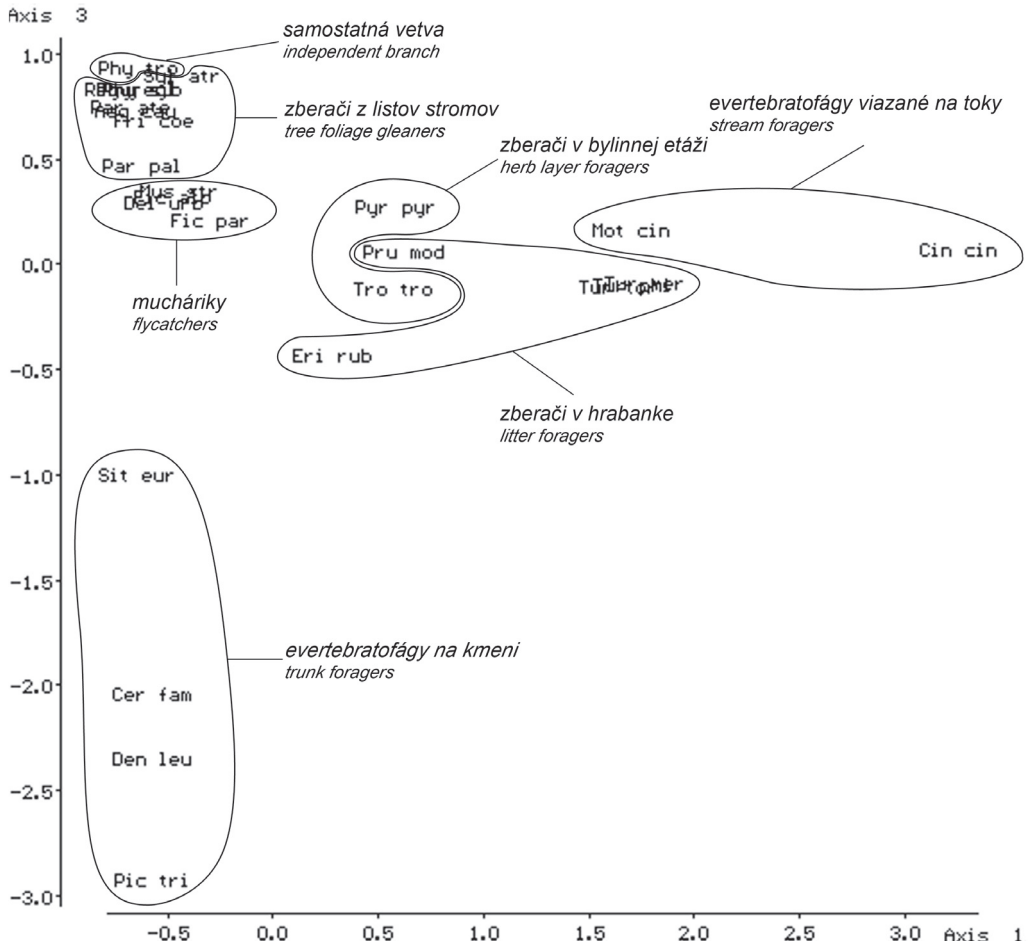
	Faktory / Factors						
	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
Vlastné hodnoty Eigenvalues	0,77	0,73	0,52	0,40	0,24	0,16	0,13
Percento z celkovej variancie (%) Factor contribution to total variance (%)	21,42	20,36	14,39	11,28	6,64	4,47	3,66
Kumulatívne percento (%) Cumulative percent (%)	21,42	41,78	56,18	67,45	74,09	78,56	82,22
Na liste <i>Fagus sylvatica</i> On beech <i>Fagus sylvatica</i> leaf	-0,53	-0,03	0,82	-0,61	0,28	0,44	-0,45
Na vetvičke <i>Fagus sylvatica</i> On beech <i>Fagus sylvatica</i> twig	-0,41	0,02	0,54	-0,16	0,00	0,90	-0,10
Na vetve <i>Fagus sylvatica</i> On beech <i>Fagus sylvatica</i> branch	-0,45	-0,02	-1,07	-0,51	0,35	-0,07	-0,39
Na kmeni <i>Fagus sylvatica</i> On beech <i>Fagus sylvatica</i> trunk	-0,35	-0,11	-1,38	0,02	0,20	-0,25	0,93
Na liste <i>Abies alba</i> On fir <i>Abies alba</i> leaf	-0,65	-0,09	0,81	-1,06	-0,63	-1,58	0,28
Na vetvičke <i>Abies alba</i> On fir <i>Abies alba</i> twig	-0,65	-0,10	0,78	-0,95	-0,59	-1,32	0,21
Na vetve <i>Abies alba</i> On fir <i>Abies alba</i> branch	-0,59	-0,14	-0,62	-0,37	-0,35	-0,09	0,04
Na kmeni <i>Abies alba</i> On fir <i>Abies alba</i> trunk	-0,65	-0,26	-2,73	-0,31	-0,31	0,27	0,24
Na liste <i>Picea abies</i> On spruce <i>Picea abies</i> leaf	-0,58	-0,04	0,80	-0,98	-0,84	-0,54	0,82
Na vetvičke <i>Picea abies</i> On spruce <i>Picea abies</i> twig	-0,56	-0,02	0,76	-1,05	-0,76	-0,65	0,78
Na vetve <i>Picea abies</i> On spruce <i>Picea abies</i> branch	-0,49	-0,07	-1,37	-0,56	-0,19	0,69	0,12
Na kmeni <i>Picea abies</i> On spruce <i>Picea abies</i> trunk	-0,59	-0,22	-3,24	-0,48	-0,16	0,40	0,16
Na liste <i>Acer pseudoplatanus</i> On sycamore <i>Acer pseudoplatanus</i> leaf	-0,56	-0,09	0,92	-0,48	0,02	3,65	0,67
Na vetvičke <i>Acer pseudoplatanus</i> On sycamore <i>Acer pseudoplatanus</i> twig	-0,69	-0,10	0,99	-1,10	-0,37	3,20	0,84
Na vetve <i>Acer pseudoplatanus</i> On sycamore <i>Acer pseudoplatanus</i> branch	-0,60	-0,20	-1,57	-0,10	-0,21	1,00	0,03
Na kmeni <i>Acer pseudoplatanus</i> On sycamore <i>Acer pseudoplatanus</i> trunk	-0,54	-0,16	-2,36	-0,41	-0,22	0,02	0,53
Na liste <i>Ulmus glabra</i> On elm <i>Ulmus glabra</i> leaf	-0,37	0,14	0,80	-0,86	1,14	0,92	-0,85
Na vetvičke <i>Ulmus glabra</i> On elm <i>Ulmus glabra</i> twig	-0,73	-0,13	0,79	-1,13	-0,68	-0,18	-0,56
Na vetve <i>Ulmus glabra</i> On elm <i>Ulmus glabra</i> branch	-0,69	-0,23	-2,48	-0,56	-0,21	0,11	-0,72
Na kmeni <i>Ulmus glabra</i> On elm <i>Ulmus glabra</i> trunk	-0,63	-0,24	-1,86	0,13	-0,11	0,48	-0,39
Na liste <i>Sorbus aucuparia</i> On rowan <i>Sorbus aucuparia</i> leaf	-0,68	-0,09	1,70	-1,16	-0,37	4,35	1,16
Na vetvičke <i>Sorbus aucuparia</i> On rowan <i>Sorbus aucuparia</i> twig	-0,74	-0,13	0,91	-1,17	-0,70	5,50	1,71
Na vetve <i>Sorbus aucuparia</i> On rowan <i>Sorbus aucuparia</i> branch	-0,31	0,12	0,38	-0,83	-0,12	1,67	1,45
Na kmeni <i>Sorbus aucuparia</i> On rowan <i>Sorbus aucuparia</i> trunk	-0,67	-0,29	-2,84	-0,23	-0,58	-0,10	1,26
Na liste <i>Corylus avellana</i> On hazel <i>Corylus avellana</i> leaf	-0,62	-0,07	0,98	-0,95	0,53	1,75	-0,21
Na vetvičke <i>Corylus avellana</i> On hazel <i>Corylus avellana</i> twig	-0,65	-0,07	1,60	-1,25	0,50	1,62	-0,26
Na vetve <i>Corylus avellana</i> On hazel <i>Corylus avellana</i> branch	-0,49	0,04	1,26	-1,46	2,68	-0,15	-1,28
Na kmeni <i>Corylus avellana</i> On hazel <i>Corylus avellana</i> trunk	-0,67	-0,25	-3,26	-0,44	0,06	0,41	-0,98

	Faktory / Factors						
	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
Na liste iného druhu stromu <i>On other live tree species leaf</i>	-0,59	-0,06	0,89	-0,97	0,72	-0,07	-0,80
Na vetvičke iného druhu stromu <i>On other live tree species twig</i>	0,02	0,31	-0,14	-0,64	0,05	-1,64	1,92
Na vetve iného druhu stromu <i>On other live tree species branch</i>	0,16	0,33	0,06	-0,93	4,24	-1,77	-0,07
Na kmeni iného druhu stromu <i>On other live tree species trunk</i>	-0,73	-0,21	-1,51	-0,74	-0,92	-1,19	-0,09
Na alebo v hrabanke <i>On or in litter</i>	1,57	1,92	-0,06	0,21	-0,84	0,28	-0,35
Na holej zemi <i>On bare ground</i>	1,32	1,63	-0,07	0,00	-0,01	-0,38	0,43
Na liste byliny alebo papradia <i>On herb or forb leaf</i>	0,38	0,53	0,40	-0,57	4,34	-0,38	-0,90
Na byľke byliny alebo papradia <i>On herb or forb stem</i>	-0,78	-0,14	1,50	-1,28	-1,76	-3,55	0,62
Na vetvičke stojaceho odumretého stromu <i>On standing dead wood twig</i>	-0,30	0,09	0,37	-0,83	1,37	0,02	-0,34
Na vetve stojaceho odumretého stromu <i>On standing dead wood branch</i>	-0,70	-0,20	-1,29	-0,74	-0,44	-0,01	-0,51
Na kmeni stojaceho odumretého stromu <i>On standing dead wood trunk</i>	-0,57	-0,20	-2,83	-0,47	0,08	0,12	-0,14
Na vetvičke padnutého odumretého stromu <i>On fallen dead wood twig</i>	0,36	0,31	0,12	-0,25	3,74	-0,70	0,42
Na vetve padnutého odumretého stromu <i>On fallen dead wood branch</i>	0,13	0,29	-0,82	-0,43	2,35	-1,07	0,86
Na kmeni padnutého odumretého stromu <i>On fallen dead wood trunk</i>	0,97	-0,55	-0,51	-0,43	2,22	-0,59	0,41
Na alebo vo vode <i>On or in water</i>	3,47	-3,76	0,13	-1,08	-1,07	0,31	-3,60
Na kameni <i>On rock</i>	2,33	-2,26	0,11	0,23	0,16	-0,16	4,10
Vo vzduchu <i>In airspace</i>	-0,29	-0,44	0,39	2,47	0,18	-0,04	0,06
Priemerná výška kĺmenia <i>Mean foraging height</i>	-0,61	-0,24	0,10	0,86	-0,37	-0,24	-0,60
Smerodajná odchýlka výšky kĺmenia <i>Standard deviation (SD) of foraging height</i>	-0,57	-0,21	0,04	0,79	-0,22	-0,27	-0,61

ďatle je typická aj vysoká frekvencia využívania odumretých stojacich stromov. *Sitta europaea* bol pomerne často pozorovaný aj pri kĺmení na stromových substrátoch. Zberači z listov stromov tvorili poslednú šiestu gildu zloženú celkovo z ôsmich druhov. Jednalo sa o nasledovné druhy: *Aegithalos caudatus*, *Parus palustris*, *Phylloscopus sibilatrix*, *Phylloscopus collybita*, *Fringilla coelebs*, *Sylvia atricapilla*, *Parus ater* a *Regulus regulus*. Pre všetky druhy bolo typické kĺmenie na vetvičkách a listoch stromov. Druhy gildy sa dajú rozdeliť do troch skupín, ktoré nie sú ale signifikantne rozdielne. Prvou skupinou sú druhy s vyššou frekvenciou kĺmenia na listnatých stromoch, druhou skupinou na ihličnatých stromoch a treťou skupinou sú generalisti (obr. 3, pozri interpretáciu faktora 6 korešpondenčnej analýzy). Toto usporiadanie naznačuje aj vývoj zloženia fauny

zmiešaných lesov, ktoré je tvorené druhmi, ktoré sú špecializované na výškové pásmo listnatých a ihličnatých lesov. Samostatnou skupinou sú generalisti, ktorí využívajú potravné zdroje oportunisticky podľa ich momentálnej disperzie a majú širšie niky.

Korešpondenčná analýza
Prvých päť korešpondenčných faktorov ($\geq 5\%$) vysvetlilo 74,1 % celkovej variácie matice (tab. 3). Štruktúra zhlukov druhov dobre odpovedala štruktúre potravných gild podľa výsledkov hierarchickej klasifikácie (obr. 4). Skóre jednotlivých premenných, ktoré bolo použité na interpretáciu siedmich gradientov prostredia, je uvedené v tab. 3. Prvých sedem vlastných vektorov (faktorov) bolo interpretovateľných, takže bolo možné identifikovať hlavné environmentálne gradienty zodpovedné za segregáciu



Obr. 4. Ordinačný diagram korešpondenčnej analýzy zostrojený z matice ornitocenózy (26 druhov × 47 premenných) bukovojedľového lesa v NPR Šrámková. Šesť skupín druhov zodpovedá potravným gildám, ktoré boli odlišené na základe výsledkov zhlukovej analýzy s prevzorkovaním vstupnej matice. V ornitocenóze sa nachádza aj jeden významne odlišný druh *Phylloscopus trochilus*, ktorý je v potravnnej stratégii najpodobnejší zberačom z listov stromov. Druhové skratky sú uvedené v prílohe 2.

Fig. 4. Correspondence analysis ordination constructed from the matrix of the bird assemblage (26 species × 47 variables) of the beech-fir forest in the Šrámková National Nature Reserve. Six species groups correspond to the foraging guilds that were determined by the bootstrapped cluster analysis. In the assemblage, there is one significantly different species *Phylloscopus trochilus* that is the most closely related in foraging tactics to foliage gleaners. Species abbreviations are given in Appendix 2.

druhov do gíld. Šum vo zvyšných faktoroch bol tak vysoký, že neumožňoval interpretáciu ďalších environmentálnych gradientov.

Prvý vlastný vektor bol identifikovaný ako výškový gradient potravných substrátov, ktorý reflektoval výškovú segregáciu najdôležitejších potravných substrátov habitatu. Vektor bol tvorený gradientom potravných substrátov v nasledovnom poradí: vodné prostredie – skaly – hrabanke – holá zem – padnuté odumreté

kmene stromov – vzdušné prostredie – stromové prostredie. Tento gradient veľmi dobre vyjadruje hlavné miesta koncentrácie potravy v študovanom ekosystéme a tým aj vznik špecifických ekomorfológických adaptácií evertebratofágnych druhov, ktoré umožnili druhom efektívne vyhľadávanie a lov koristi. Druhý faktor bol interpretovaný ako gradient vodné prostredie – holé kamene – padnuté drevo – bylinná etáž – holá zem – hrabanke.

Tento gradient jasne segreguje aquatické druhy vtákov od terestrických. Tretí faktor môže byť interpretovaný ako gradient priestorovej morfológie stromu. Gradient reflektuje horizontálne pozície hlavných typov potravných substrátov stromu: kmeň – vetvy – vetvičky – listy. Štvrtý faktor oddeľuje druhy stromových gíld od muchárikov. Tento substrátový gradient segreguje stromové druhy spevavcov zberajúce hmyz predovšetkým z listov od muchárikov krmiacich sa na stromoch a vo vzduchu a od muchárikov špecializovaných len na lov vo vzduchu. Piaty faktor bol interpretovaný ako gradient terestrického prostredia: hrabanka – holá zem – padnuté drevo – bylinná etáž. Tento faktor rozdeľoval gildy zberáčov v hrabanke a zberáčov v bylinnej etáži. Šiesty faktor reflektoval rozdelenie stromových substrátov na gradient potravných substrátov ihličnatých stromov smerom k potravným substrátom listnatých stromov (gradient morfológie listu a habitusu stromov). Tento faktor rozdelil gildu zberáčov z listov stromov do troch ekologických skupín: druhy preferujúce ihličnaté stromy (*P. ater*, *R. regulus*), generalistov a druhy preferujúce listnaté stromy (*P. sibilatrix*, *P. trochilus*, *P. palustris* a *A. caudatus*). Siedmy faktor sa dá interpretovať ako gradient horského potoka: vodné prostredie – litorálna zóna – supralitorálna zóna. Tento faktor spôsobil segregáciu dvoch aquatických druhov vtákov *C. cinclus* a *M. cinerea*.

Konvergencia v štruktúre gíld

Tri kategórie analogických gíld (zberači v hrabanke, evertebratófágy na kmeni a zberači z listov stromov) boli zistené v oboch študovaných lesoch. Toto zistenie naznačuje istú základnú kostru v štruktúre gíld ornitocenóz lesných ekosystémov s odlišnou históriou vývoja. Oproti tomu, tri kategórie gíld (mucháriky, zberači v bylinnej etáži a evertebratófágy viazané na toky) neboli zaznamenané v nearktickom lese. Prítomnosť evertebratófágov viazaných na toky súvisí s pretakaním horského potoka študijnou plochou. Absenciu tejto gildy možno vysvetliť absenciou tohto prostredia na študijnej ploche Hubbard Brooku.

Tri interpretované faktory z matice nearktického lesa reprezentovali gradienty výškového

rozmiestnenia potravných substrátov, priestorovú morfológiu stromu a gradient morfológie listu a celkového habitusu stromov (ihličnaté verzus listnaté stromy). Tieto tri gradienty sa podarilo determinovať aj v matici Šrámková, avšak mali iné poradie významnosti pre segregáciu druhov do gíld (tab. 3). V matici Šrámková boli navyše zistené tieto faktory prostredia: gradient prostredia (vodné verzus terestrické), gradient substrátovo-priestorových ník muchárikov (stromové verzus vzdušné prostredie), gradient terestrického prostredia a gradient vodného prostredia. Vyšší počet interpretovaných gradientov súvisí jednak s vyššou diverzitou prostredia v podmienkach lesného ekosystému v Šrámkovej, kadiaľ pretekal aj horský potok vytvárajúci špecifické prostredie, na ktoré boli viazané dva druhy, ktoré vytvárali samostatnú gildu.

Konvergencia v štruktúre gíld je reflektovaná v podobných gradientoch prostredia a podobných zoskupeniach potravných substrátov, ktoré vytvárali analogické podmienky na vznik podobne adaptovaných skupín druhov. Táto analógia je zrejme odrazom analogickej štruktúry lesných porastov na všetkých kontinentoch, čo môže vytvárať predpoklady pre istú základnú štrukturálnu podobnosť aj vtáčích gíld. Pozdĺž týchto gradientov prostredia sa vytvárala potravná špecializácia na potravné substráty prostredníctvom špecifických ekomorfologických adaptácií, kde si druhy v priebehu evolúcie vytvorili špecifické niky. Druhy so významným prekryvom ník vytvorili jednotlivé gildy.

Diskusia

Výsledky štúdie naznačujú, že existuje istá základná kostra štruktúry potravných gíld ornitocenóz medzi dvomi porovnávanými lesmi dvoch zoogeografických oblastí. Na základe interpretácie výsledkov zhlukovej a korešpondenčnej analýzy možno konštatovať analógiu štruktúry gíld zberáčov z listov v korune stromov, evertebratófágov na kmeni a zberáčov v hrabanke. Otázkou je, čo spôsobuje túto podobnosť štruktúry gíld dvoch ornitocenóz s rozdielnou fylogenezou. Logickou odpoveďou by mohlo byť podobné priestorové rozmiest-

nenie zdrojov pozdĺž dvoch najvýznamnejších gradientov – výškové rozloženie substrátov a priestorová morfológia stromu. Tieto dva gradienty by bolo možné nazvať aj gradientmi vertikálneho a horizontálneho rozloženia zdrojov v lesných ekosystémoch. Prvý gradient reprezentuje nasledovné rozloženie substrátov v zmysle vertikálnej stratifikácie lesa: hrabanka – bylinná etáž – krovinná etáž – stromová etáž. Druhým gradientom je priestorová morfológia stromu: kmeň – vetva – vetvička – list. Pozdĺž týchto dvoch gradientov sa vytvorili analogické gildy zložené z druhov, ktoré využívajú podobné potravné substráty podobnými potravnými stratégiami. Toto zistenie naznačuje istý stupeň konvergencie štruktúry vtáčieho spoločenstva. Do akej miery ide o skutočnú konvergenciu, je v tomto štádiu výskumu veľmi ťažké odpovedať. Základná charakteristika využívania potravných substrátov a potravných stratégií analogických druhov naznačuje konvergenciu, avšak na dôkaz, či ide o skutočnú konvergenciu, by bolo nutné realizovať detailné ekomorfológické analýzy jednotlivých druhov v spomínaných párových gildách dvoch zoogeografických oblastí. Ekomorfológia druhov by mala reflektovať evolučné prispôbenia na plnenie životných funkcií. Pokiaľ došlo ku konvergencii, mala by byť viditeľná vo vzniku podobných morfológických štruktúr súvisiacich so stratégiami využívania zdrojov, predovšetkým kŕmenia, ktoré zaberá najviac času z celkového spektra aktivity jedinca. Výsledkom takejto analýzy by mali byť páry druhov, ktoré sú ekologické ekvivalenty v podobných podmienkach prostredia. Už na prvý pohľad možno vidieť analogické morfológické štruktúry u gildy evertegratofágov na kmeni, napr. dĺžka a tvar zobáka, morfológia beháka, celkový tvar tela atď. Vznik týchto štruktúr súvisí s analogickým prispôbením prostrediu u druhov rodu *Picoides* v nearktickej oblasti a rodu *Dendrocopos* v paleartickej oblasti. Podobné morfológické vzorce by bolo možné nájsť aj u ostatných dvoch párových gíld.

Po stručnom zhodnotení podobnosti štruktúry gíld prichádza na rad analýza a vysvetlenie rozdielov medzi dvomi porovnávanými plo-

chami. Hlavným rozdielom v štruktúre gíld je prítomnosť troch kategórií gíld (evertegratofágy viazané na toky, zberači v bylinnej etáži a mucháriky) v bukovo-jedľovom pralesi v Šrámkovej, ktoré nie sú prítomné v nearktickej ornitocenóze. Ľahko sa dá vysvetliť neprítomnosť evertegratofágov viazaných na toky, a to neprítomnosťou potoka pretekajúceho cez nearktickú študijnú plochu. Problematickejšie je vysvetliť absenciu zvyšných dvoch gíld. Možné sú vysvetlenia z hľadiska ekologického a štatistického. Základom ekologického vysvetlenia je vyššia horizontálna a vertikálna priestorová heterogenita bukovo-jedľového pralesa, ktorá je predovšetkým odrazom veku porastu a podmienok prostredia. Z podmienok prostredia spomeniem vyššiu nadmorskú výšku, plytkú pôdu pokrývku a extrémny sklon svahu. Vo vysokohorskom podnebí sa častejšie vyskytujú silné búrky a víchrice, ktoré spôsobujú rozsiahle porastové diery. V desaťročnom období výskumu, 1997–2006, takáto víchrica prišla dvakrát a v oblasti študijnej plochy vytvorila dve kalamitné plochy o rozlohe 0,5–1 ha. Plytká pôda a sutinovitost' prostredia spôsobujú, že stromy tu nedosahujú svoj prirodzený maximálny vek, ale po dosiahnutí vysokej váhy sa vplyvom vetra ľahko vyvracajú. Toto spôsobuje početné maloplošné porastové diery. Výsledkom vyššej heterogenity je aj vyššia diverzita ekologických ník, odrazom čoho je aj vysoká druhová bohatosť ornitocenózy (Korňan 2004). V päťročnom období, 1997–2001, počas ktorého bol realizovaný aj výskum gíld (Korňan & Adamík 2007), bolo zistených na študijnej ploche celkovo 48 hniezdičov (Korňan 2004). Výsledkom tejto vysokej heterogenity prostredia môže byť aj vyššia heterogenita potravných substrátov a tým aj zdrojov pre vtáky. Jedným z typov prostredia, ktoré vytvárali vhodné podmienky pre muchárika *M. striata*, sú porastové diery po vývratoch stromov a víchriciach. Celková rozvolnenosť porastu vytvárala zase vhodné podmienky pre mucháriky rodu *Ficedula*. Toto mohli byť hlavné faktory, ktoré ovplyvnili prítomnosť muchárikov v bukovo-jedľovom pralesi a tým aj prítomnosť tejto gildy v ornitocenóze. Oproti tomu študijná plocha Hubbard Brook predsta-

vuje sekundárny les s vekom okolo 59–64 rokov v období výskumu gíld v rokoch 1974–1976 (Holmes et al. 1979, Holmes 1990). I keď ide o les s istým stupňom heterogenity porastu (Holmes 1990), jeho heterogenita prostredia je podstatne nižšia v porovnaní s pralesom. Obrovský rozdiel je aj vo výške porastu, ktorá dosahovala v priemere 25 m v čase výskumu gíld (Holmes et al. 1979), oproti čomu výška porastu v pralese dosahovala až 45 m (Korňan 2004). Výška porastu je práve jeden z faktorov rozdelenia ník muchárikov v priestore (Korňan 2000). Všetky tieto faktory sa odrážajú aj na relatívne nízkej druhovej bohatosti bukovo-javorového lesa v Hubbard Brooku. Počas päťročného obdobia 1974–78 tu bolo celkovo zistených len 28 hniezdičov (Holmes & Sherry 2001). I keď študijná plocha v Hubbard Brooku bola podstatne menšia – 10 ha oproti 27,5 ha, vidno tu výrazne zníženú druhovú bohatosť ornitocenózy. Prepočtom druhovej bohatosti na 10 ha plochu palearktického lesa pomocou metódy „rarefaction“ by sa mohlo zdať, že nearktický les je druhovo bohatší na základe porovnania päťročných priemerov (24,8 oproti 20,15 druhu, Korňan 2004). „Rarefaction“ má v tomto prípade zavádzajúcu výpovednú hodnotu, lebo pri kvantitatívnom výskume vtákov rovnakou metódou na 10 ha ploche, ktorá bola súčasťou 27,5 ha plochy, bola zistená druhová bohatosť 32–40 druhov v jednotlivých rokoch dvoma nezávislými pozorovateľmi (nepublikované údaje). Napriek tomu samotná vyššia heterogenita a tým aj diverzita mikrohabitatov súvisiaca s nižším vekom porastu nie je dostačujúca na vysvetlenie neprítomnosti gildy muchárikov preferujúcich kŕmenie vo vzduchu. Vysvetlením môže byť samotná radiácia druhov novosvetskej čeľade muchárikov Tyrannidae, z ktorých sa v súvislých tvrdodrevných listnatých lesoch na severovýchode USA vyskytujú len dva druhy (*E. minimus*, *Contopus virens*). Podstatne väčší počet druhov tejto čeľade obýva otvorené nelesné biotopy v západnej časti nearktického oblasti. *Empidonax minimus* preferuje kŕmenie na listoch, preto bol pričlenený ku gilde zberačov z listov stromov. *Contopus virens* hniezdi vo veľmi nízkych populačných hustotách (Holmes

& Sherry 2001). Z tohto dôvodu nebol získaný dostatočný počet pozorovaní, aby mohol byť začlenený do analýzy gíld. *Contopus virens* preferuje porastové diery a otvorenejšie plochy, preto je predpoklad, že by vytváral samostatnú vetvu viazanú na lovenie vo vzduchu. Medzi mucháriky študijnej plochy Hubbard Brook podľa spôsobu lovu ešte patrí *S. ruticilla*. *Setophaga ruticilla* sa kŕmil vo vzduchu s vyššou frekvenciou ako *E. minimus*, ale i tak nepatrila tento substrát medzi preferované v porovnaní s listom stromov. Aj tento druh bol preto pričlenený ku gilde zberačov z listov stromov. Na príklade muchárikov možno konštatovať, že rozdiely v štruktúre gíld ornitocenóz treba hľadať v komplexných evolučno-ekologických súvislostiach. Hľadanie analógií v nárokoch druhov medzi kontinentmi by mohlo viesť k zavádzajúcim interpretáciám.

Druhým možným vysvetlením rozdielov v štruktúre gíld sa javia rozdiely v počte premenných použitých na popis využívania potravných substrátov pri kŕmení. V matici využívania potravných substrátov vtákmi v neaktickej ploche Hubbard Brook bolo použitých len 35 premenných, zatiaľ čo v matici zo Šrámkovej až 47 premenných. Matica zo Šrámkovej bola postavená podrobnejšie. Niektoré použité premenné zvyrazňovali špecializáciu niektorých druhov na špecifické potravné substráty. Toto mohlo ovplyvniť napríklad segregáciu zberačov v bylinnej etáži od zberačov v hrabanke. Príkladom môže byť vysoká frekvencia kŕmenia *T. troglodytes* na kmeňoch spadnutých stromov, čo ho výrazne odlišovalo od ostatných druhov. Pri potravnom snímkovaní v Hubbard Brook nebola táto premenná použitá, preto bol *T. troglodytes* pričlenený k zberačom v hrabanke. Z tohto možno usudzovať, že aj počet a typy použitých premenných môžu čiastočne prispievať k rozdielom v štruktúre gíld.

Nesmierne dôležitou otázkou je, do akej miery možno popísané zistenia naznačujúce konvergenciu v štruktúre gíld zovšeobecňovať aj na ostatné zoogeografické oblasti. Čiastočnou odpoveďou na tento problém by mohla byť práca Holmesa & Rechera (1986), ktorá porovnáva štruktúru potravných gíld medzi orni-

tocenózou bukovo-javorového lesa v Hubbard Brooku v USA a ornitocenózami eukalyptových lesov v Bondi State Foreste v Austrálii. V eukalyptových lesoch bolo celkovo determinovaných až 9 kategórií potravných gíld, ktoré boli segregované výškou kŕmenia, špecifickými potravnými substrátmi, využívaním špecifických potravných stratégií a veľkosťou tela (Holmes & Recher 1986). Vysoký počet gíld je jednak odrazom vysokej rôznorodosti zdrojov a s tým súvisiacej potravnjej špecializácie, ale i vyššej druhovej bohatosti (41 druhov) ornitocenóz. Vysoká druhová bohatosť eukalyptových lesov bola dôsledkom okrajového efektu (Holmes & Recher 1986).

Najdôležitejším zistením vyššie uvedenej práce je, že aj ornitocenózy eukalyptových lesov sú rozdelené do troch základných skupín gíld, ktoré sú charakterizované kŕmením z listov, kmeňa a zeme. Týmto základná kostra štruktúry ornitocenóz (zberači z listov stromov, evertibratófágy na kmeni a zberači v hrabanke) bola popísaná na troch modelových výskumných plochách na troch kontinentoch, resp. v troch zoogeografických oblastiach. Táto štúdia by podporovala hypotézu, že základná štruktúra lesa, ako bola vykreslená v úvode diskusie, je determinantom základnej štruktúry gíld, nakoľko reflektuje aj základné rozloženie potravných zdrojov.

Pod'akovanie

Záverom by sme chceli vyjadriť vďaku recenzentom Ľudovítovi Kocianovi a Petrovi Kaňuchovi za cenné pripomienky k prvej verzii rukopisu. Príprava článku bola sčasti hradená z grantu VEGA 1/4383/07.

Literatúra

- ADAMÍK P., KORŇAN M. & VOJTEK J. 2003: The effect of habitat structure on guild patterns and the foraging strategies of insectivorous birds in forests. — *Biologia, Bratislava* **58**: 275–286.
- BEN-MOSHE A., DAYAN T. & SIMBERLOFF D. 2001: Convergence in morphological patterns and community organization between old and new world rodent guilds. — *Am. Nat.* **158**: 484–495.
- BLONDEL J., VUILLEUMIER F., MARCUS L. F. & TEROUANNE E. 1984: Is there ecomorphological convergence among Mediterranean bird communities of Chile, California, and France? — *Evol. Biol.* **18**: 141–213.
- CODY M. L. 1973: Character convergence. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **4**: 189–211.
- CODY M. L. & DIAMOND J. M. 1975: Ecology and evolution of communities. — Harvard University Press, Cambridge.
- CODY M. L. & MOONEY H. A. 1978: Convergence versus nonconvergence in Mediterranean-climate ecosystems. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **9**: 265–321.
- HOLMES R. T. 1990: The structure of a temperate deciduous forest bird community: variability in time and space. — Pp.: 121–139. In: KEAST A. (ed.): *Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing bv, The Hague.
- HOLMES R. T., BONNEY R. E. JR. & PACALA S. W. 1979: Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. — *Ecology* **60**: 512–520.
- HOLMES R. T. & RECHER H. F. 1986: Determinants of guild structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. — *Condor* **88**: 427–439.
- HOLMES R. T. & SHERRY T. W. 2001: Thirty-year bird population trends in an unfragmented temperate deciduous forest: importance of habitat change. — *Auk* **118**: 589–609.
- IBANEZ C., BELLIARD J., HUGHES R. M., IRZ P., KAMDEM-TOHAM A., LAMOUREUX N., TEDESCO P. A. & OBERDORFF T. 2009: Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. — *Ecography* **32**: 658–670.
- JAKSIĆ F. M. & DELIBES M. 1987: A comparative analysis of food-niche relationships and trophic guild structure in two assemblages of vertebrate predators differing in species richness: causes, correlations, and consequences. — *Oecologia* **71**: 461–472.
- KARR J. R. 1980: Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth. — *Auk* **97**: 283–298.
- KARR J. R. & JAMES F. C. 1975: Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. — Pp.: 258–291. In: CODY M. L. & DIAMOND J. M. (eds.): *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- KORŇAN M. 2000: Interspecific foraging substrate preferences among flycatchers in a primeval mixed forest (Šrámková National Nature Reserve). — *Oecologia Montana* **9**: 36–43.
- KORŇAN M. 2004: Structure of the breeding bird assemblage of a primaeval beech-fir forest in the Šrámková Natio-

- nal Nature Reserve, the Malá Fatra Mts. — *Biologia, Bratislava* **59**: 219–231.
- KORŇAN M. & ADAMÍK P. 2007: Foraging guild structure within a primaevael mixed forest bird assemblage: a comparison of two concepts. — *Community Ecol.* **8**: 133–149.
- LIKENS G. E. & BORMANN F. H. 1972: Nutrient cycling in ecosystem. — Pp.: 25–67. In: WIENS J. A. (ed.): *Proceedings 31st Annual Biology Colloquium*, Corvallis.
- MACMAHON J. A., SCHIMPF D. J., ANDERSEN D. C., SMITH K. G. & BAYN R. L. JR. 1981: An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts. — *J. Theor. Biol.* **29**: 287–307.
- NIEMI G. J. 1985: Patterns of morphological evolution in bird genera of New World and Old World peatlands. — *Ecology* **66**: 1215–1228.
- ORIANI G. H. & PAINE R. T. 1983: Convergent evolution at the community level. — Pp.: 431–458. In: FUTUYMA D. J. & SLATKIN M. (eds.): *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- PECK K. M. 1989: Tree species preferences shown by foraging birds in forest plantations in northern England. — *Biol. Conserv.* **48**: 41–57.
- PILLAR V. D. 1999: How sharp are classifications? — *Ecology* **80**: 2508–2516.
- PILLAR V. D. 2004: MULTIV–Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling. User's guide v. 2.3.9. — Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- PODANI J. 1997: SYN-TAX 5.10-pc. Supplement to the User's Manual. — Scientia Publishing, Budapest.
- RICKLEFS R. E. & TRAVIS J. 1980: A morphological approach to the study of avian community organization. — *Auk* **97**: 321–338.
- SCHLUTER D. 1986: Tests for similarity and convergence of finch communities. — *Ecology* **67**: 1073–1085.
- WIENS J. A. 1989: *The ecology of bird communities*. Vol. I. Foundations and patterns. — Cambridge University Press, Cambridge.
- WIENS J. A. 1991: Ecological similarity of shrub-desert avifaunas of Australia and North America. — *Ecology* **72**: 479–495.
- ZAPATA S. C., TRAVAINI A., FERRERAS P. & DELIBES M. 2007: Analysis of trophic structure of two carnivore assemblages by means of guild identification. — *Eur. J. Wildl. Res.* **53**: 276–286.

Došlo: 24. 5. 2009

Prijaté: 9. 11. 2009

Príloha 1. Zoznam druhov vtákov z lokality Hubbard Brook, ktoré boli použité na analýzu potravných gild v období 1974–1976. Celkový počet náhodných bodových pozorovaní je uvádzaný pre každý druh.

Appendix 1. *Bird species list from the site Hubbard Brook that were used for the analysis of foraging guilds in the period 1974–1976. Total number of random point observations is indicated for each species.*

Catharus fuscescens (Cat fus) – 106, *Catharus guttatus (Cat gut)* – 177, *Catharus ustulatus (Cat ust)* – 344, *Picooides pubescens (Pic pub)* – 189, *Picooides villosus (Pic vil)* – 121, *Dendroica caerulescens (Den cae)* – 193, *Dendroica fusca (Den fus)* – 570, *Dendroica virens (Den vir)* – 587, *Empidonax minimus (Emp min)* – 609, *Hylocichla mustelina (Hyl mus)* – 193, *Junco hyemalis (Jun hye)* – 375, *Pheucticus ludovicianus (Phe lud)* – 378, *Piranga olivacea (Pir oli)* – 207, *Poecile atricapillus (Poe atr)* – 451, *Seiurus aurocapillus (Sei aur)* – 404, *Setophaga ruticilla (Set rut)* – 1223, *Sitta carolinensis (Sit car)* – 285, *Sphyrapicus varius (Sph var)* – 169, *Troglodytes troglodytes (Tro tro)* – 243, *Vireo olivaceus (Vir oli)* – 1719, *Vireo philadelphicus (Vir phi)* – 628, *Vireo solitarius (Vir sol)* – 114.

Príloha 2. Zoznam druhov pozorovaných počas kŕmenia v bukovo-jedľovom pralese v Národnej prírodnej rezervácii Šrámková v období 1997–2000. Celkový počet náhodných bodových pozorovaní a celkový čas pozorovania v sekundách sú uvádzané pre každý druh.

Appendix 2. *List of bird species observed while foraging in the primeval beech-fir forest in the Šrámková National Nature Reserve in the period 1997–2000. The total number of random point observation and total observation time in seconds are indicated for each species.*

Accipiter gentilis (Acc gen) – 1 (3 s), *Aegithalos caudatus (Aeg cau)* – 60 (604 s), *Bonasa bonasia (Bon bon)* – 16 (68 s), *Carduelis spinus (Car spl)* – 12 (246 s), *Certhia familiaris (Cer fam)* – 337 (6183 s), *Cinclus cinclus (Cin cin)* – 67 (2044 s), *Coccothraustes coccothraustes (Coc coc)* – 11 (941 s), *Delichon urbica (Del urb)* – 247 (2288 s), *Dendrocopus leucotos (Den leu)* – 86 (9919 s), *Dendrocopus major (Den maj)* – 10 (380 s), *Dryocopus martius (Dry mar)* – 12 (572 s), *Erithacus rubecula (Eri rub)* – 115 (908 s), *Ficedula albicollis (Fic alb)* – 70 (477 s), *Ficedula parva (Fic par)* – 179 (745 s), *Fringilla coelebs (Fri coe)* – 335 (4798 s), *Garrulus glandarius (Gar gla)* – 4 (25 s), *Loxia curvirostra (Lox cur)* – 20 (780 s), *Motacilla cinerea (Mot*

cin) – 121 (2515 s), *Muscicapa striata* (*Mus str*) – 65 (649 s), *Nucifraga caryocatactes* (*Nuc car*) – 3 (99 s), *Parus ater* (*Par ate*) – 547 (7217 s), *Parus careuleus* – (*Par cae*) – 16 (144 s), *Parus cristatus* (*Par cri*) – 17 (335 s), *Parus major* (*Par maj*) – 6 (27 s), *Parus palustris* (*Par pal*) – 179 (2525 s), *Phylloscopus collybita* (*Phy col*) – 297 (2645 s), *Phylloscopus sibilatrix* (*Phy sib*) – 156 (1402 s), *Phylloscopus trochilus* (*Phy tro*) – 110 (1441 s), *Picoides tridactylus* (*Pic tri*) – 45 (11222 s), *Prunella modularis* (*Pru mod*) – 31 (455 s), *Pyrrhula pyrrhula* (*Pyr pyr*) – 36 (1256 s), *Regulus ignicapileus* (*Reg ign*) – 18 (408 s), *Regulus regulus* (*Reg reg*) – 321 (4590 s), *Scolopax rusticola* (*Sco rus*) – 1 (2 s), *Sitta europaea* (*Sit eur*) – 305 (4615 s), *Sylvia atricapilla* (*Syl atr*) – 178 (1955 s), *Troglodytes troglodytes* (*Tro tro*) – 102 (1998 s), *Turdus merula* (*Tur mer*) – 36 (3038 s), *Turdus philomelos* (*Tur phi*) – 20 (1887 s), *Turdus torquatus* (*Tur tor*) – 21 (2244 s), *Turdus viscivorus* (*Tur vis*) – 1 (3 s).