

## Porovnanie a priori a a posteriori prístupov pri analýze potravných gíld vo vtáčích spoločenstvách: modelový príklad

M. KORŇAN<sup>1</sup> a P. ADAMÍK<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Správa národných parkov Slovenskej republiky, Správa národného parku Malá Fatra, Nám. sv. Floriána 1002, 013 03 Varín, Slovenská republika;*

<sup>2</sup>*014 01 Hrabové 159, Slovenská republika*

**Abstract.** Two fundamental approaches of guild structure analyses – a priori and a posteriori have not been empirically compared within the framework of a model study at one site up to now. This is the first attempt to describe, compare, and analyze the main differences between the two approaches using the example of bird assemblage. The study was conducted in a primeval beech-fir forest in the Šrámková National Nature Reserve. Population densities of breeding birds were estimated using an improved version of the mapping method in a 27.5 ha (500 × 550 m) study plot. An a priori foraging guild analysis was based on the foraging characteristics of birds from previous studies. In total, 10 types of guilds were defined for a priori assemblage analysis: stream foragers, ground foragers, foliage gleaners, bark foragers, air-space foragers, and plant eaters. An a priori data matrices (25 × 10, 57 × 10) was prepared for comparative analyses. Bird species were divided into guild categories before the field observations of foraging birds started. The a posteriori classification was based on extensive field survey of the study plot. Foraging observations were collected from the middle of May until the end of July in 1997-99. In total, 2 921 random point observations of foraging birds were recorded on the data sheets with a standardized set of variables indicating species, sex, day time, duration, foraging height, direction of foraging movement, substrate type, and foraging strategy. Only, 25 bird species were subjected to further statistical analyses based on the criterion  $\geq 40$  observations per species. Multivariate statistical procedures such as hierarchical cluster analysis and correspondence analysis were applied to the classification of guild patterns. The emerged pattern consists of 7 types of guilds: ground foragers, stream foragers, bark peckers, bark gleaners, foliage gleaners, airspace foragers, and sky foragers. Comparing the same set 25 bird species, a priori approach detected only 6 guild types and incorrectly classified 5 species (20 %). Only 5 types of identical a priori guilds (71.43 %) were detected in the emerged a posteriori pattern. Incorrect classification was mainly cause by the lack of previous information on foraging ecology and niche requirement of species. It is summarized that when correctly applied and based on reliable

information from past studies, a priori approach is a fast, cheap, and powerful tool for basic functional analyses in wildlife management. In contrast, a posteriori approach is very time consuming and requires large sample sizes of foraging observations. Only, 40-50 % of species meets satisfactory sample size for further statistical analyses. In addition to practical application for wildlife management and landscape planning, such study may be used for testing hypothesis in theoretical ecology. Further recommendations and improvements based on the experience in the field, with data analyses, and general methodology are given.

**Key words:** birds, community ecology, guilds, resource partitioning, Šrámková National Nature Reserve, the Malá Fatra Mts.

### Úvod

Gildová príslušnosť druhov v spoločenstvách a charakteristika vlastností spoločenstiev vyjadrená na základe štruktúry gíld sa stala v posledných desaťročiach základom mnohých cenologických štúdií. Mac Nally (1994) konštatuje, že determinácia gíld je pre ekológov výhodná minimálne z dvoch dôvodov: (1) uľahčuje analýzu a interpretáciu ekosystémov a spoločenstiev, ktoré sú vo všeobecnosti ťažko analyzovateľné, (2) gildy sú chápané ako "prirodzené ekologické jednotky", ktoré sú akýmsi stavebnými jednotkami spoločenstiev a v istom zmysle reprezentujú daný typ spoločenstva. Jaksic (1981) konštatuje, že na objektívnu analýzu spoločenstva alebo ekosystému je potrebné analyzovať všetky druhy, ktoré patria do danej gildy. Jaksic tiež navrhuje, že je potrebné rozlišovať medzi "skutočnými" gildami spoločenstva založenými na reálnom využívaní zdrojov spoločenstva druhmi z rôznych systematických skupín a taxonomickými gildami zoskupení (spoločenstiev v zmysle taxocenóz). Na rozdiel od pôvodnej definície gíld v zmysle Roota (1967), kde jedným z hlavných kritérií pri definícii gíld bolo využívanie zdrojov "podobným spôsobom" (in similar manner), MacMahon *et al* (1981) a Jaksic (1981) sa odklňajú od tejto koncepcie a navrhujú, že hlavným kritériom pri klasifikácii druhu do gildy by mal byť vplyv využívania zdroja organizmom na samotný zdroj v ekosystéme. Autori diskutujú "...nie je podstatné či organizmus využíva listy na hniezdny materiál, potravu, alebo substrát, na ktorom môžu rásť huby, ktoré sú následne konzumované; v konečnom dôsledku listy sú spotrebované a druhy, ktoré ich využívajú patria do jednej gildy." Z metodického hľadiska existujú dva principiálne odlišné postupy ako vyjadriť štruktúru gíld v spoločenstvách: a priori a a posteriori postup (pozri Wiens 1989, Simberloff and Dayan 1991).

Apriori prístup (ďalej apriórny prístup) je založený na subjektívnej definícii gíld na základe poznatkov z predchádzajúcich štúdií. Klasifikácia druhov sa uskutočňuje podľa existujúcich poznatkov predovšetkým z literatúry. Autor si vopred stanoví gíldové kategórie a následne zaradiť druhy do týchto kategórií (napr. Cody 1983, Korňan 1996, 1998a, Kropil 1993, 1996a, b ai.). Tento postup vo všeobecnosti nevyžaduje žiadne exaktné terénne pozorovania alebo merania v skúmaných lokalitách a následné štatistické spracovanie údajov, ktorých výsledkom by mala byť determinácia gíld. Pri tomto prístupe zohráva veľmi dôležitú úlohu intuícia a predchádzajúce skúsenosti autora. Vo všeobecnosti možno apriori postup hodnotiť ako subjektívny a poskytujúci len hrubý pohľad na gíldové zoskupenia druhov.

A posteriori prístup (ďalej aposteriórny prístup) je naopak založený na reálnych pozorovaniach a meraniach rozličných premenných, charakterizujúcich potravné niky druhov (napr. Cooper *et al.* 1990, Holmes *et al.* 1979, Jaksić and Medel 1990, Korňan 1998b, Korňan and Adamík 1999). Primárne údaje sú väčšinou analyzované pomocou rôznych štatistických techník spravidla viacrozmerných. Výsledkom sú zoskupenia druhov do gíld podľa podobnosti využívania stanovených premenných, ktoré by mali popisovať spôsob využívania ekologického priestoru a zdrojov v ekosystémoch. Na základe podobnosti ich využívania je možné uvažovať o prekryve druhových ník a ďalších zákonitostiach vychádzajúcich z medzidruhovej konkurencie a koncepcie formovania spoločenstiev a ekosystémov.

Cieľom príspevku je porovnať výsledky apriórneho a aposteriórneho prístupu pri analýze potravných gíld na modelovom príklade vtáčieho spoločenstva a zhodnotiť výhody, nevýhody a obmedzenia oboch postupov. Porovnanie je predovšetkým zamerané na nasledovné okruhy problémov: (1) zistenie rozdielov v štruktúre potravných gíld definovaných podľa oboch prístupov, (2) zistenie rozdielov v klasifikácii jednotlivých druhov do gíld, (3) zhodnotenie príčin rozdielov v klasifikácii jednotlivých druhov a štruktúre potravných gíld podľa oboch prístupov, (4) zhodnotenie metodologickej univerzálnosti prístupov, (5) načrtnutie doporučení a aplikácie oboch prístupov pre potreby štúdia ekológie spoločenstiev a ich manažmentu, (6) vytvorenie novej vylepšenej klasifikácie vtáčích druhov zmiešaných lesov podľa výsledkov aposteriórnej štúdie.

#### Charakteristika štúdijskej plochy

Výskum bol uskutočnený na 27,5 ha (500 × 550 m) štúdijskej ploche lokalizovanej v Národnej prírodnej rezervácii Šrámková (Národný park Malá Fatra) v orografickom celku Krivánska Fatra. Rezervácia sa nachádza v nadmorských výškach 800–1 250 m a je východne až juhovýchodne exponovaná so sklonom svahov 20° až 65°. Štúdijská plocha je lokalizovaná v nadmorských výškach 905–1 123 m.

V súčasnej drevinovej skladbe je zachovaný pôvodný pomer drevín: prevláda *Fagus sylvatica*, menej *Abies alba* a *Picea abies*. Doplnkovo sú taktiež zastúpené *Ulmus montana* a *Sorbus aucuparia*. Krovinná etáž je tvorená *Corylus avellana*, mladými jedincami *Fagus sylvatica*, *Abies alba* a *Picea abies*. Podrast je tvorený *Rubus hirtus*, *Oxalis acetosella*, *Dryopteris filix mas*, *Dryopteris austriaca*, *Vaccinium myrtillus*, *Homogyne alpina*, *Luzula nemorosa* a iné. Vek drevín je odhadovaný

na 100–200 rokov (Vološčuk 1986). Porast má značnú vertikálnu aj horizontálnu priestorovú heterogenitu.

Podľa Braun-Blanquetovej klasifikácie (Michalík *et al.* 1986) plocha patrí do asociácie bukových kyslomilných lesov podhorských až bukových kyslomilných lesov horských (zväz *Luzulo-Fagion*). Vyskot *et al.* (1981) klasifikoval štúdijsnú plochu do skupiny lesných typov *Fageto-Abietum* až *Fageto-Aceretum*.

## Metodika

### Kvantitatívny výskum

Kvantitatívny výskum vtáčieho zoskupenia bol realizovaný s použitím zlepšenej (kombinovanej) verzie mapovacej metódy. Sčítanie bolo realizované v 27,5 ha kvadráte (500 × 550 m) lokalizovanom v lesnom interiéri bukovo-jedľového pralesa. Kvantitatívny výskum prebiehal od apríla až do polovice júla v rokoch 1997–99, pričom plocha bola snímovaná 10–11 krát počas hniezdnej sezóny. Analýza kvantitatívnej štruktúry hniezdnej ornitocenózy bude predmetom samostatného článku.

### Apriórny prístup

Pri zaradovaní druhov do jednotlivých kategórií trofických gíld bola vopred stanovená gíldová príslušnosť druhov na základe prác Tomiačaja and Wesołowského (1990), Krištína (1990), Korňana (1996) a Kropila (1996a, b). Z dôvodu zhodnotenia oboch boli vybraté tie isté druhy na porovnanie gíldového zaradenia podľa aposteriórneho prístupu, ale analyzované bolo aj celé spoločenstvo na základe sčítania z rokov 1997–99. 57 druhov vtákov zistených v rokoch 1997–99 bolo rozdelených do 10 typov gíld. V prípade, že istý druh patril do viacerých gíldových kategórií, gíldová charakteristika druhu vyjadrovala pomerné (percentuálne) zastúpenie jednotlivých kategórií. Časť zodpovedajúca prezencii v jednotlivých typoch bola odhadovaná. Z týchto údajov boli vytvorené vstupné matice 57 druhov × 10 premenných a 25 druhov × 6 premenných pre štatistické analýzy. Štatistické spracovanie údajov je popísané v časti aposteriórny prístup.

### Klasifikácia potravných gíld podľa apriórneho prístupu:

- a) evertebratófagy na zemi (ground foragers) – **GF**,
- b) evertebratófagy viazané na vodu (aquatic foragers) – **WF**,
- c) evertebratófagy viazané na toky (stream foragers) – **SF**,
- d) evertebratófagy v korune stromov (foliage gleaners) – **FG**,
- e) evertebratófagy na kmeni (bark foragers) – **BF**,
- f) evertebratófagy vo vzduchu (airspace foragers) – **AF**,
- g) fytofagy (plant eaters) – **FY**,
- h) myofagy (raptors) – **MY**,
- i) generalisti (omnivorous) – **OM** (nepreferujú žiadnu etáž a sú všežravé),
- j) konzumenti mimo lesa (outside forest foragers) – **OF**.

### Aposteriórny prístup

Výskum bol realizovaný počas hniezdnej sezóny

ny od polovice mája do konca júla v rokoch 1997-99. Na charakteristiku potravných ník jednotlivých druhov bolo celkovo navrhnutých 39 premenných indikujúcich využívanie potravných stratégií a substrátov a výšky kĺmenia. Jednotlivé premenné sú podrobnejšie charakterizované v prílohe 2 v práci Korňana (1998b). Počas terénneho výskumu bolo sledované potravné správanie náhodne pozorovaných jedincov. Každý jedinec bol zaznačený do záznamových kariet, v ktorých bola zapísaná príslušná kombinácia premenných, určujúca potravné správanie pozorovaných jedincov. Pri každom pozorovaní boli do záznamovej karty zapísané nasledovné informácie: druh, pohlavie, čas pozorovania, dĺžka vyhľadávania potravy a kĺmenia, výška kĺmenia a príslušná kombinácia premenných indikujúca potravné správanie pozorovaných jedincov. Potravné snímokovanie realizovali obaja autori v čase od 5:00 do 19:00 SEČ. Vstupná matica je publikovaná len čiastočne v Table 1. V prípade bližšieho záujmu treba kontaktovať autorov článku.

Celkovo bolo zaznamenaných 2 921 záznamov 39 druhov vtákov počas potravného snímokovania v období 1997-99. Údaje z terénnych záznamových kariet boli prepísané do databázy v MS Access™ a MS Excel™, kde bola vytvorená matica pre následné štatistické analýzy. Z celkového počtu druhov vtákov bolo len 25 druhov ( $\geq 40$  záznamov alebo 1 500 z čistého času pozorovania) vybraných pre ďalšie štatistické spracovanie. Výnimkou bol len druh *Prunella modularis*. Jedná sa o nasledovné druhy: *Ficedula parva* = 134 záznamov (celkový čas 561 s), *Muscicapa striata* = 65 (630 s), *Ficedula albicollis* = 67 (461 s), *Erithacus rubecula* = 61 (638 s), *Delichon urbica* = 224, *Troglodytes troglodytes* = 70 (1878 s), *Turdus philomelos* = 15 (1 643 s), *Turdus torquatus* = 20 (2 234 s), *Turdus merula* = 22 (2 855), *Prunella modularis* = 28 (455 s), *Motacilla cinerea* = 86 (2 464 s), *Cinclus cinclus* = 56 (2 044 s), *Picoides tridactylus* = 43 (10 901 s), *Dendrocopos leucotos* = 69 (3 895 s), *Sitta europaea* = 144 (3 200 s), *Certhia familiaris* = 165 (4 495 s), *Regulus regulus* = 148 (3 526 s), *Parus ater* = 390 (6402 s), *Phylloscopus trochilus* = 110 (1 441 s), *Phylloscopus collybita* = 183 (2 196 s), *Phylloscopus sibilatrix* = 152 (1 380 s), *Fringilla coelebs* = 246 (4 131 s), *Sylvia atricapilla* = 103 (1 498 s), *Parus palustris* = 112 (2 114 s) a *Aegithalos caudatus* = 46 záznamov (550 s). Jednotlivé premenné charakterizujúce potravné správanie vtákov boli matematicky vyjadrené ako percentá indikujúce frekvenciu využívania jednotlivých premenných z celkovej sumy štandardizovaného súboru premenných. Premenné "maximálna" a "minimálna výška kĺmenia" boli z matice vylúčené, miesto nich bola použitá premenná "štandardná odchýlka (SD) výšky kĺmenia". Zoznam použitých premenných je uvedený v práci Adamíka *et al.* (in prep.). Viacrozmerné štatistické analýzy ako zhluková analýza (UPGMA) a korešpondenčná analýza (CA) boli použité na klasifikáciu druhov do potravných gíld a interpretáciu gíldových vzorcov.

Pred vlastnou klasifikáciou bola vstupná matica štandardizovaná rozpätím hodnôt premenných jednotlivých druhov ("range") v module NCLAS (UPGMA Euklidovských vzdialeností) programu Syntax 5.0 (Podani 1993). Porovnávanie dendrogramov bolo realizované v moduloch MANIP, DENTEST, DENCOT a DISPLOT v prostredí programu Syntax 5.0. Všetky ostatné analýzy boli robené na PC v programe NCSS '97 (Hintze 1997).

## Výsledky a diskusia

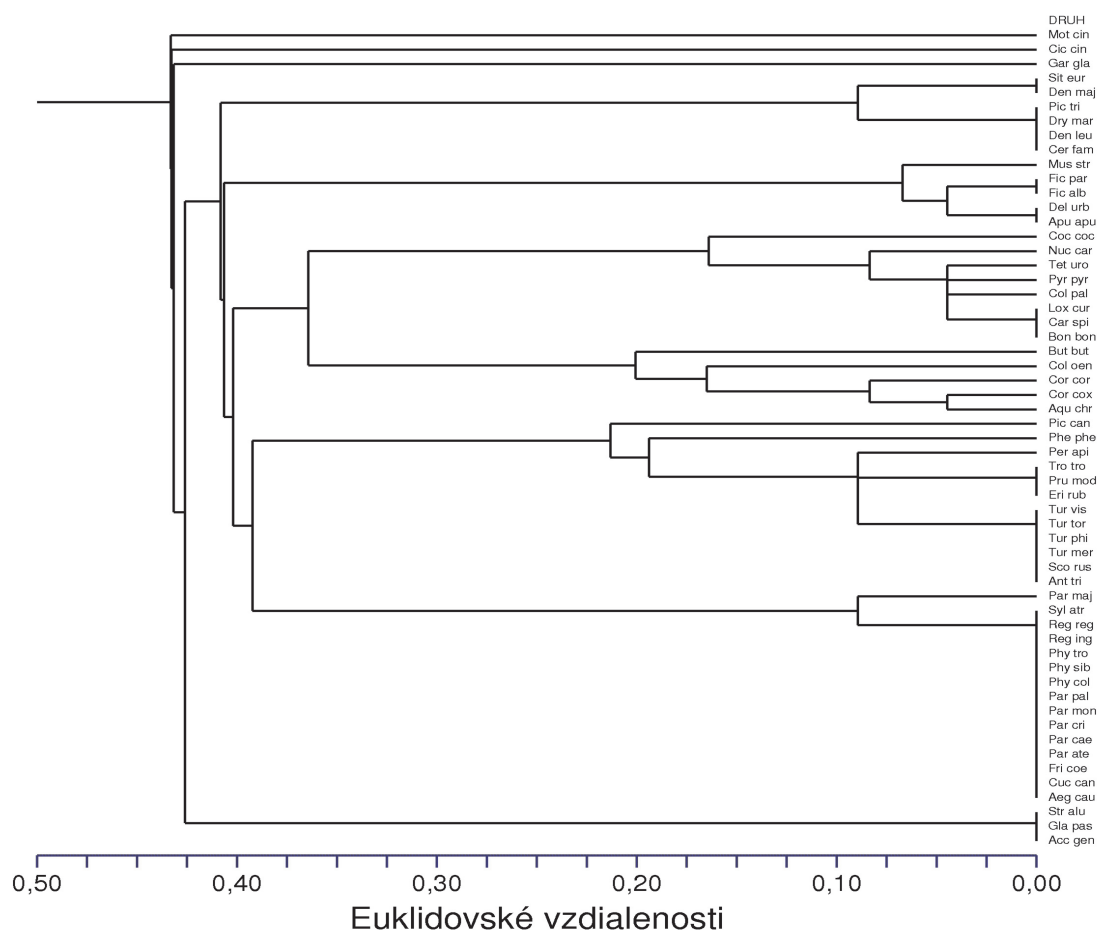
### Porovnanie štruktúry potravných gíld

Podľa apriórneho prístupu bolo vyčlenených celkovo 10 typov potravných gíld, ktoré reprezentovali zastúpenie všetkých 57 druhov zistených počas rokov 1997-99 v študijnom kvadráte. Spoločenstvo bolo rozdelené do nasledovných typov gíld: evertebratófágy na zemi, evertebratófágy viazané na vodu, evertebratófágy viazané na toky, evertebratófágy v korune, evertebratófágy na kmeni, evertebratófágy vo vzduchu, fytofágy, myofágy, generalisti a konzumenti mimo lesa (Príloha 1, Fig. 1). Podľa aposteriórneho postupu spoločenstvo bolo rozdelené do gíld na základe výsledkov štatistickej analýzy s využitím hierarchickej klasifikácie a ordinácie. Celkovo bolo analyzovaných len 25 druhov (43,86 %) spoločenstva (Table 1, 2), pričom bolo definovaných sedem typov potravných gíld na úrovni nepodobnosti dendrogramu 3,5: evertebratófágy na zemi, evertebratófágy viazané na toky, evertebratófágy na kmeni, zberače na kmeni, evertebratófágy v korune, evertebratófágy v ovzduší a evertebratófágy vo vzduchu (Fig. 2b). Rozdiely v celkovom počte gíld sú predovšetkým dôsledkom nedostatočnej veľkosti vzoriek, ktoré by dovoľovali analyzovať všetky druhy spoločenstva. Z metodického hľadiska je v súčasných podmienkach prakticky nemožné realizovať analýzu všetkých druhov spoločenstva v zmysle aposteriórneho prístupu. Ide predovšetkým o stopové druhy spoločenstva t.j. druhy s veľmi nízkou populačnou hustotou – vzácne druhy alebo druhy s veľkými teritóriami, u ktorých nie je možné získať reprezentatívnu vzorku pozorovaní pre analýzy. Výnimkou sú druhy, ktoré sú nápadné a pomerne ľahko pozorovateľné v teréne napr. *Aegithalos caudatus*, *Parus palustris*. Tu treba podčiarknuť, že potravné pozorovania musia byť náhodné a nezávislé s dôvodu rizika pseudoreplikácií (Hurlbert 1984). Vo všeobecnosti možno konštatovať, že aposteriórny prístup je aplikovateľný len na nosné druhy spoločenstva t.j. hlavne na dominantné a subdominantné druhy, u ktorých je vysoká pravdepodobnosť získania dostatočných štatistických vzoriek. V podmienkach druhovo bohatých zmiešaných lesov Slovenska sa jedná približne o 40–50 % druhov spoločenstva.

### Zhodnotenie klasifikácie druhov

Holmes *et al.* (1979) a Jaksic (1981) doporučujú gíldy klasifikovať podľa kritéria minimálne 50 % prekryvu potravných ník druhov resp. ich podobnosti využívania zdrojov. Holmes *et al.* (1979) aplikoval tento princíp v klasickej štúdii gíld vtáčieho zoskupenia v zmiešanom lese v Hubbard Brook Experimental Forest v New Hampshire, USA. Gíldy klasifikoval na základe priemernej Euklidovskej vzdialenosti medzi všetkými kombináciami druhov v analyzovanej matici. V praxi však samotný výsledok hierarchickej klasifikácie alebo ordinácie ovplyvňuje samotná štruktúra údajov vo vstupnej matici a jej matematické vlastnosti napr. počet premenných, typ vstupných údajov, typ rozdelenia údajov, použitie rôznych typov transformácií, atď. Tieto faktory veľmi významne ovplyvňujú výslednú klasifikáciu druhov a štruktúru gíld, pričom môžu viesť až k zavádzajúcim výsledkom (Jackson 1997). V každej štúdii je v konečnom dôsledku výsledná determinácia gíld vždy výsledkom kritéria stanoveného autorom, preto nie vždy





**Fig. 1.** Dendrogram Euklidovských vzdialeností (UPGMA) 57 druhov vtákov zobrazujúcej organizáciu potravných gíld v bukovo-jedľovom pralese v NPR Šrámková zostrojený apriórnym prístupom. Uvedené druhy boli zaznamenané počas kvantitatívneho výskumu v rokoch 1997-99.

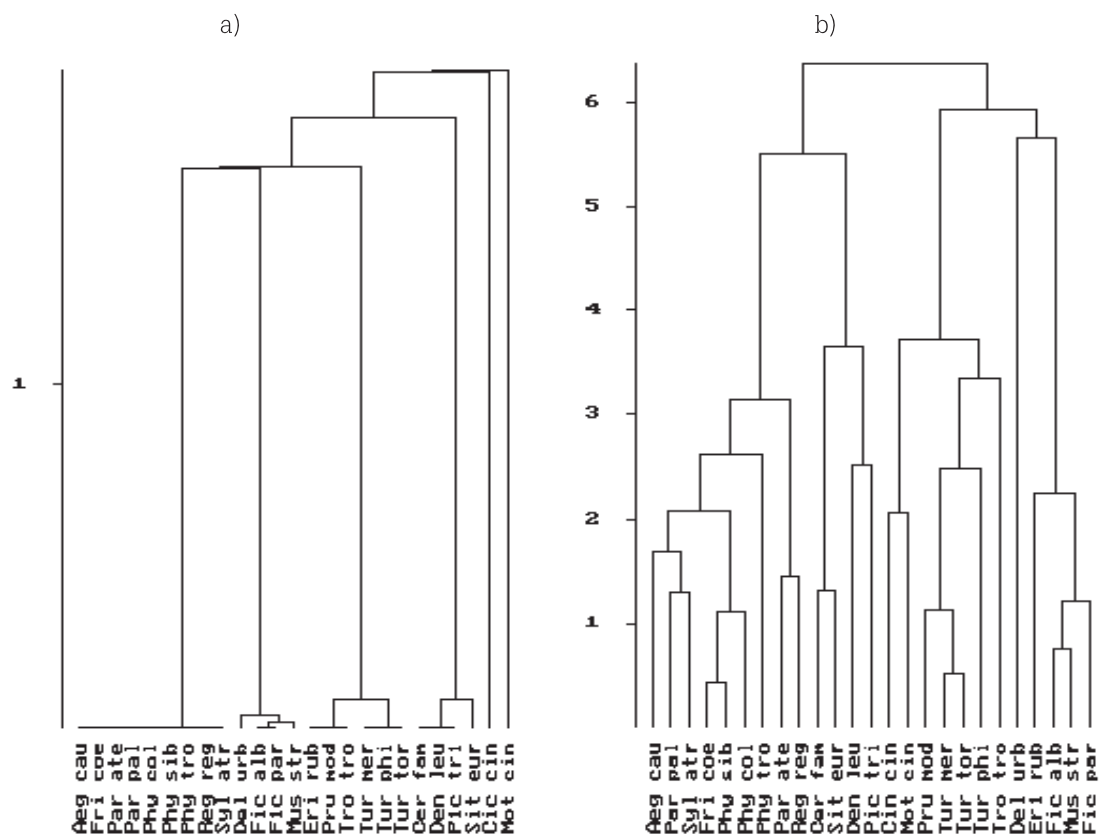
vychádza optimálna gildová štruktúra spoločenstva pri 50 % prekryve potravných gíld.

Celkovo bolo determinovaných 10 typov potravných gíld na základe výsledkov štatistickej analýzy a aprióri matice 57 druhov  $\times$  10 premenných (Fig. 1). Štruktúra dendrogramu výborne odrážala štruktúru vstupnej matice. Jednotlivé gildy boli veľmi dobre definovateľné v rozpätí Euklidovských vzdialeností približne od 22,5–36. Druhovú zloženie jednotlivých gíld a podobnosť jednotlivých druhových párov výborne reflektovalo ich apriórnu

gildovú charakteristiku. Nutné tu je však podotknúť veľmi slabú rozlišovaciu schopnosť tohto prístupu pre detailnejšie štúdium medzidruhovej konkurencie, využívania potravných ník a rozdeľovanie zdrojov na úrovni jednotlivých gíld. Samotná a priori klasifikácia je veľmi hrubá. Pri jej aplikácii sa strácajú rozdiely medzi jednotlivými druhmi v rámci gíld, ktoré sú spôsobené špecifickým využívaním potravných substrátov, stratégií a preferovanej priemernej výšky vyhľadávania potravy. Priamym dôsledkom toho je uniformné usporiada-

SPÔSOB DETERMINÁCIE GÍLD	APRIORI	A POSTERIORI
Celkový počet gíld v zoskupení	10	7
Počet typov gíld pri klasifikácii rovnakých druhov (25 pre oba prístupy)	6	7 (5)
Počet rovnakých typov gíld	5. VI	5. VII
Percento aposteriorných gíld z celkového počtu apriórnych gíld	83,33 %	–
Percento apriórnych gíld z celkového počtu aposteriorných gíld	–	71,43 %
Celkový počet analyzovaných druhov zoskupenia	57	25
Percento z celkového počtu zistených druhov	100,00 %	43,86 %
Celkový počet analyzovaných hniezdičov v 27,5 ha kvadráte	47	24
Percento z celkového počtu hniezdičov v 27,5 ha kvadráte	100,00 %	51,06 %
Počet rozdielne klasifikovaných druhov pri porovnaní 25 druhov	5	5
Percento rozdielne klasifikovaných druhov/ celá vzorka 25 druhov	20,00 %	20,00 %

**Table 1.** Porovnanie výsledkov klasifikácie druhov do gíld podľa apriórneho a aposteriórneho prístupu v modelovej študijnej ploche v NPR Šrámková.



**Fig. 2a, b.** Porovnanie apriórneho a a posteriori prístupu na vzorke 25 druhov spoločenstva bukovo-jedľového pralesa, ktoré boli zahrnuté do aposteriórnej analýzy v zmysle štatistických kritérií. Analýza bola štandardizovaná rozpätím hodnôt premenných jednotlivých druhov. Použitá bola metóda nevážených priemerov (UPGMA) a metrika Euklidovských vzdialeností.

nie druhov v gildách, čo možno najlepšie vidieť u gildy evertibratofágov v korune a evertibratofágov na zemi. Tu vzniká dojem ako keby druhy mali identické potravné niky. Z tohto dôvodu matica nebola analyzovaná ordinačnou technikou, lebo jeden bod vo viacrozmernom hyperpriestore by zodpovedal mnohým druhom. Gilda evertibratofágov v korune by bola v tomto prípade reprezentovaná len dvomi bodmi, pričom jeden z nich by reprezentoval až 14 druhov gildy (Fig. 1).

Na základe výsledku hierarchickej klasifikácie možno definovať 5–7 gíld v závislosti od zvolenej hladiny rozdelenia dendrogramu (Fig. 2b). Na hladine 4,70 možno definovať celkovo 5 typov potravných gíld: evertibratofágy v korune, evertibratofágy na zemi, evertibratofágy vo vzduchu a evertibratofágy v ovzduší. Na rádo nižšej hladine 3,70 sa gilda evertibratofágov na zemi člení na dve gildy – evertibratofágy na zemi a evertibratofágy viazané na toky, čím možno definovať celkovo 6 typov potravných gíld. Ovzdušie je v tomto prípade chápané ako časť atmosféry nad stromovou etážou. Vzhľadom nato, že gilda evertibratofágov v ovzduší bola reprezentovaná len jedným druhom *Delichon urbica*, tento druh bol na základe prakticky 100 % kŕmenia len vo vzduchu priradený ku gilde evertibratofágov vo vzduchu, ktorá bola reprezentovaná muchárikmi. *Delichon urbica* sa lišil vyššou priemernou výškou kŕmenia a špecifickou potravnou stratégiou. Z hľadiska využívania typu potravného substrátu patrilo do tejto gildy, kde reprezentoval potravného špecialistu viazaného prakticky 100 % na vzduch. Uvedenými kritériami sa javil v porovnaní s os-

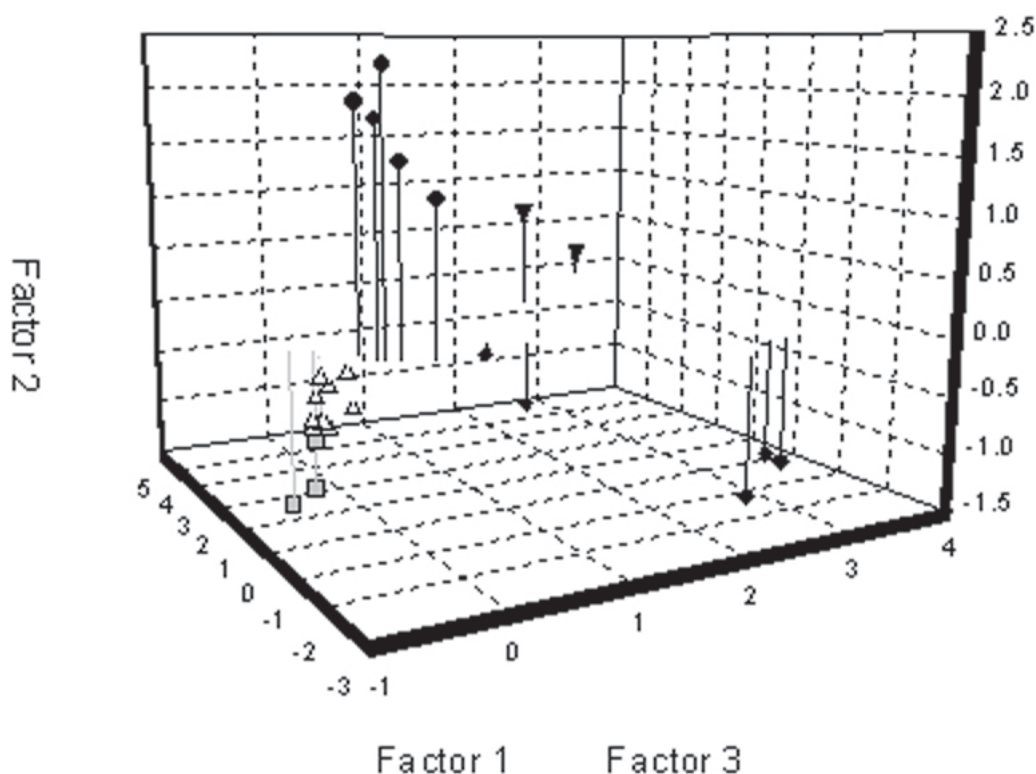
tatnými druhmi spoločenstva veľmi odlišný, preto sa napájal do výslednej štruktúry dendrogramu ako posledný.

Na hladine nepodobnosti dendrogramu 3,50 sa gilda evertibratofágov na kmeni sa rozčlenila na dve gildy – datle a zberače na kmeni, čím možno definovať až 7 typov gíld. Dve z týchto gíld boli reprezentované len jedným druhom (Table 2). Pri klasifikácii na tejto úrovni možno vidieť prioritný vplyv priemernej výšky kŕmenia na segregáciu druhov do jednotlivých subtypov gíld. Tento fakt sa odráža aj vo výsledkoch korešpondenčnej analýzy (CA), kde prvý faktor (vektor) bol výrazne asociovaný s premennými súvisiacimi s výškou kŕmenia (Fig. 3, Korňan 1998b, Korňan a Adamík 1999). V porovnaní s a priori, aposteriórny prístup má výbornú rozlišovaciu schopnosť na úrovni gíld aj na úrovni jednotlivých druhov. Podľa údajov o využívaní potravných substrátov, stratégií a priemernej výšky kŕmenia možno zistiť medzidruhové rozdiely a špecifitu potravných ník.

Na vzorke 25 druhov, ktoré spĺňali kritérium minimálneho počtu 40 potravných pozorovaní bola porovnávaná podobnosť klasifikácie a príslušnosť jednotlivých druhov do gíld. Z celkového počtu 25 porovnávaných druhov bolo apriórnu klasifikáciu vyčlenených celkovo 6 typov gíld: evertibratofágy na zemi, evertibratofágy viazané na vodu, evertibratofágy viazané na toky, evertibratofágy v korune, evertibratofágy na kmeni a evertibratofágy vo vzduchu. Aposteriórna klasifikácia vyčlenila 5–7 typov gíld v závislosti od úrovne rozdelenia na osi nepodobnosti dendrogramu: evertibratofágy na zemi, evertibratofágy viazané na toky, datle (ever-

TYP GILDY/ SPÔSOB KLASIFIKÁCIE	APRIORI	A POSTERIORI
GF – evertibratófágy na zemi	Tro tro, Pru mod, Tur tor, Tur mer, Tur phi, Eri rub	Tro tro, Pru mod, Tur tor, Tur mer, Tur phi
WF – evertibratófágy viazané na vodu	<b>Cin cin</b>	–
SF – evertibratófágy viazané na toky	Mot cin	<b>Cin cin</b> , Mot cin
FG – evertibratófágy v korune	Fri coe, Phy sib, Phy col, Par pal, Syl atr, Aeg cau, Phy tro, Reg reg, Par ate	Fri coe, Phy sib, Phy col, Par pal, Syl atr, Aeg cau, Phy tro, Reg reg, Par ate
BF – evertibratófágy na kmeni	<b>Sit eur, Cer fam</b> , Pic tri, Den leu	Pic tri, Den leu
BG – zberače na kmeni	–	<b>Sit eur, Cer fam</b>
AF – evertibratófágy vo vzduchu	Fic par, Fic alb, <b>Del urb</b> , Mus str	Fic alb, Mus str, Fic par, <b>Eri rub</b>
SF – evertibratófágy v ovzduší	–	<b>Del urb</b>
FY – fytofágy	neporovnávane	–
MY – myofágy	neporovnávane	–
OM – generalisti	neporovnávane	–
OF – konzumenti mimo lesa	neporovnávane	–

**Table 2.** Porovnanie druhového zloženia jednotlivých gíld determinovaných apriórny a aposteriorným prístupom na hladine 0,335 v modelovej študijnej ploche v NPR Sránková (Fig. 2). Porovnanie bolo robené len pre 25 druhov, ktoré boli zahrnuté do aposteriornej analýzy. Druhy, ktoré boli rozdielne klasifikované sú vyznačené hrubým písmom a podčiarknuté. Detailná charakteristika jednotlivých druhov a ich príslušnosť do gíldových kategórií spolu s druhovými skratkami je uvedená v Prílohe 1.



**Fig. 3.** Ordinačný diagram korešpondenčnej analýzy (CA) znázorňujúci ordináciu 25 druhov spoločenstva vybraných na aposteriornu analýzu. Legenda: **plný kruh** – evertibratófágy vo vzduchu a ovzduší, **plný štvorec** – evertibratófágy na kmeni (ďatle a zberače), **prázdny trojuholník** – evertibratófágy v korune, **plný odvrátený trojuholník** – evertibratófágy viazané na toky, **plný kosoštvorec** – evertibratófágy na zemi.

tebratófágy na kmeni), zberače na kmeni, evertibratófágy v korune a evertibratófágy vo vzduchu, evertibratófágy v ovzduší (Table 1, 2). Pri aposteriornom postupe nebola determinovaná len gilda evertibratófágov viazaných na vodu reprezentovaná druhom *Cinclus cinclus*. Ostatné gíldy determinované podľa apriórneho prístupu boli zastúpené aj pri aposteriornej klasifikácii.

Celkovo len 5 druhov (*Erithacus rubecula*, *Cinclus cinclus*, *Certhia familiaris*, *Sitta europaea* a *Delichon urbica*), čo reprezentuje 20,00 %

spoločenstva, bolo rozdielne klasifikovaných (Table 2). Druhy *Certhia familiaris*, *Sitta europaea* a *Delichon urbica* pri aposteriornej klasifikácii reprezentovali dve samostatné gíldy – zberačov na kmeni a evertibratófágov v ovzduší. Obe boli odlišené od ekologicky podobných druhov predovšetkým priemernou výškou hľadania potravy a potravnou stratégiou (Table 1). Druh *Erithacus rubecula* pri aposteriornej klasifikácii bol začlenený do gíldy evertibratófágov vo vzduchu spolu s muchárikmi, čo bolo predovšetkým dôsledkom podobnej lovnéj

Index podobnosti	Vzdialenosti	Dvojmocné vzdialenosti	Absolútny rozdiel
Kladistický rozdiel	54,59*	2980,00	760,00
Kofenetický rozdiel	602,30	362767,60	7153,04
Koeficient divergencie zhlukov	151,89**	23070,00	2108,00
Počet zmien v ultrametrickom vzťahu	1140,00	-	-
Ultrametrická nepodobnosť	0,496	-	-
Počet vnútorných hrán	43	-	-
Počet nesúhlasných hrán	39	-	-
Rozdiel nesúhlasných hrán	785,92	-	-
Koeficient zhody hrán	0,91	-	-

\*P<0,01; Monte Carlo SSQ kritická hodnota = 54,72

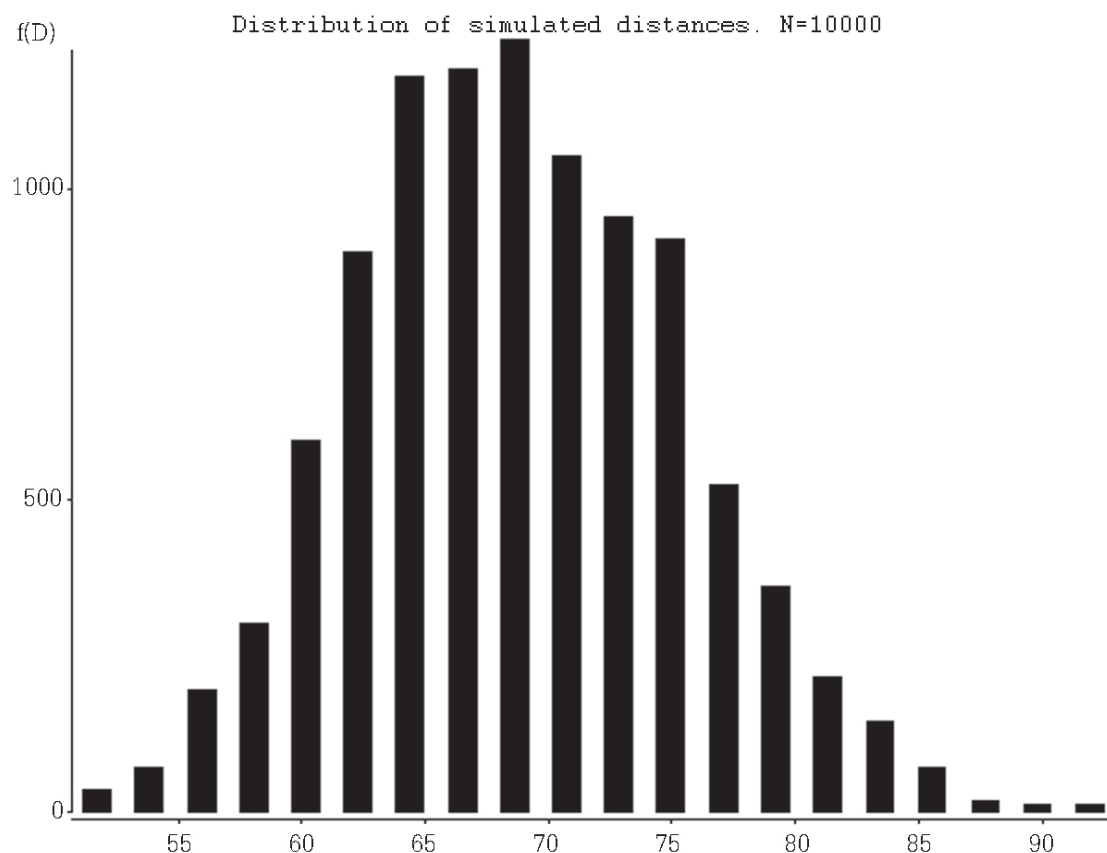
\*\*P<0,01; Monte Carlo SSQ kritická hodnota = 166,82

**Table 3.** Porovnanie apriórneho (25 × 6) a aposteriórneho (25 × 38) dendrogramu pomocou Monte Carlo simulácií (Obr. 4) na základe indexov podobnosti dendrogramov a ultrametrického porovnania. Porovnávané dendrogramy boli signifikantne rozdielne (P<0,01) na základe kladistického rozdielu a koeficientu divergencie zhlukov.

stratégie a omnivorného využívania potravných substrátov. Druh pri apriórnej klasifikácii patril medzi evertibratófagy na zemi. Toto bolo spôsobené nedostatočnými znalosťami potravnej ekológie druhu. Druh *Cinclus cinclus* pri apriórnej klasifikácii reprezentoval samostatnú gildu, predovšetkým z dôvodu veľmi špecifickej potravnej stratégie, zberanie a vydošobávanie lárí vodného hmyzu na dne potoka. V tomto prípade je nutné podotknúť, že pre danú potravnú stratégiu nebola vytvorená žiadna samostatná premenná, dôsledkom čoho druh nebol dostatočne pri štatistickej analýze odlíšený,

aby tvoril samostatnú gildu. Z hľadiska funkčnej ekológie je druh veľmi potravné špecifický, a preto možno o ňom uvažovať aj ako o reprezentantovi samostatnej potravnej gildy. Z tohto dôvodu bol priradený k ekologicky najpodobnejšiemu druhu *Motacilla cinerea*, s ktorým vytvárali gildu evertibratófagov viazaných na toky.

Signifikantné rozdiely v štruktúre apriórneho a aposteriórneho dendrogramu (Fig. 2a, b) boli štatisticky testované pomocou kladistického rozdielu a koeficientu divergencie zhlukov. Na základe 10 000 náhodných simulácií metódou Monte Carlo boli



**Fig. 4.** Histogram frekvencie vzdialeností  $f(D)$  25 objektov náhodne generovaných dendrogramov počítaných podľa indexu kladistického rozdielu na základe 10 000 Monte Carlo simulácií v 20 triedach vzdialeností. Maximálna frekvencia náhodne vygenerovaných hodnôt indexu 1240 bola zaznamenaná v triede 67,6 – 69,7 (najvyšší stĺpec), priemerná hodnota vzdialeností je 68,81.

stanovené kritické hodnoty distribučnej funkcie pre kladistický rozdiel (Fig. 4) a koeficient divergencie zhlukov náhodne vygenerovaných dendrogramov. Oba indexy pri porovnaní apriórneho a aposteriórneho dendrogramu boli signifikantne rozdielne ( $P < 0,01$ ) od indexov náhodne porovnávaných dendrogramov metódou Monte Carlo (Table 3). Uvedené indexy potvrdili signifikantné rozdiely medzi testovanými dendrogramami v hierarchickej štruktúre, v príslušnosti jednotlivých druhov do zhlukov a štruktúre klastrov. Výrazné rozdiely boli zistené aj v ostatných kvantitatívnych parametroch popisujúcich štruktúru dendrogramov, napr. ultrametrická nepodobnosť 0,50, počet nesúhlasných hrán 39 z celkového počtu vnútorných hrán 43, atď. (Table 3.).

Sumárne možno konštatovať, že počet typov potravných gild pri aposteriórnej analýze závisí vždy od úrovne interpretácie dendrogramu na osi nepodobnosti, zatiaľ čo pri apriórnom prístupe je počet gild vždy stanovený pred samotnou analýzou.

#### Problémy klasifikácie druhov

Hlavný metodickým problémom pri aposteriórnom prístupe použitom v tomto štúdiu bola rozlíšiteľnosť fytofágov v korunách od evertebratofágov v korunách na základe terénnych pozorovaní. Jedná sa predovšetkým o druhy *Carduelis spinus*, *Coccothraustes coccothraustes* a *Pyrrhula pyrrhula*, ktoré využívajú podobné potravné substráty, stratégie (hlavne zberanie) a výšku kmenia ako ostatní príslušníci gildy evertebratofágov v korunách. Na základe vizuálnych pozorovaní je prakticky nemožné ich odlíšiť od ostatných druhov tejto gildy, lebo nie je možné vo všetkých prípadoch určiť typ konzumovanej potravy. Pre objektívnejšiu klasifikáciu druhov doporučujeme pridať do vstupnej matice jednu premennú charakterizujúcu typ preferovanej potravy pomocou premennej napr. fytofág a evertebratofág. Je to možno istý "subjektívny" prvok, ale zároveň prevencia ako miešať diametrálne rozdielne druhy podľa zloženia "jedálneho lístka".

#### Syntéza, aplikácia a doporučenia pre praktický manažment

Základným a zároveň principiálnym rozdielom, ktorý sa najvýraznejšie odráža v konečnej štruktúre gildového vzorca t.j. grafickej klasifikácii druhov spoločenstva do gild a vysvetľuje rozdielnosť výsledkov je samotný metodický postup rozdelenia druhov do gild. Táto rozdielnosť odráža všetky ďalej diskutované rozdielnosti týkajúce sa výhod, nevýhod a praktického použitia oboch postupov.

Pri apriórnom prístupe sú gildové kategórie gildy vopred definované autorom a druhy sú do jednotlivých kategórií zaraďované na základe doterajších poznatkov. Priamym dôsledkom a najväčším handicapom prístupu je strata špecifickosti prístupu pre jednotlivé typy spoločenstiev resp. ekosystémov. "Hrubosť" metódy nedovoľuje zohľadniť špecifitu potravných ník a usporiadania zdrojov, ktoré optimálne popisujú študovaný ekosystém a popisujú hlavné dimenzie potravných ník druhov sledovaného spoločenstva v zmysle Hutchinsonovej (1957) teórie viacrozmernej ekologickej niky. Prístup je do značnej miery subjektívny a jeho presnosť je závislá od stupňa poznatkov o potravnnej ekológii a nárokoch jednotlivých druhov a odbornosti autora. U druhov, kde sú tieto poznatky dostatočne známe a boli pred-

metom rozsiahlych štúdií v minulosti možno tento postup pokladať za dostatočný a vyhovujúci pre potreby bežnej analýzy štruktúry vtáčích zoskupení. Komplikovanejšia situácia je u druhov z málo preskúmaných oblastí napr. tropické lesy, o ktorých nie sú známe žiadne informácie o potravnnej ekológii a ekologickej nike. V tomto prípade možno odhadovať funkčné postavenie druhu a jeho gildovú príslušnosť len podľa ekomorfologických adaptácií. Výsledky klasifikácie sa však môžu veľmi významne líšiť od skutočnosti. Azda najväčšou výhodou apriórneho postupu je jeho časová nenáročnosť. Bežná klasifikácia druhov spoločenstva do gild sa dá uskutočniť v priebehu niekoľkých hodín, zatiaľ čo kvalitná aposteriórna klasifikácia je časovo nesmierne náročná a trvá niekoľko mesiacov čistej práce v teréne počas niekoľkých rokov.

Aposteriórny prístup je založený na determinácii gildy na základe výsledkov štatistickej analýzy. Aj tu však treba podotknúť, že samotný výber premenných a popis hlavných komponentov sledovaného ekosystému je závislý od pozorovateľa a jeho odbornosti. Cieľom výberu premenných je zachytiť spôsob využívania potravných zdrojov a najdôležitejšie dimenzie potravných ník sledovaných druhov, ktoré zároveň reflektujú rozloženie potravných zdrojov v ekosystéme (Príloha 1). Je vhodné sledovaný ekosystém popísať veľkým počtom premenných a tie potom redukovat do niekoľkých najlepšie popisujúcich informačnú hodnotu vstupnej matice. Medzi premennými existujú rozličné stupne a typy nelineárnych závislostí (korelácií), ktoré v praxi spôsobujú "šum" pri analýze. Z tohto dôvodu matice obsahujúce veľké množstvo premenných (dimenzií) je nutné redukovat len do niekoľkých "nezávislých" premenných, ktoré dostatočne reprezentujú rozptyl resp. informačnú hodnotu celej matice. Maticu možno redukovat viacerými spôsobmi napr. aplikáciou algoritmov založených na teórii informácií (Podani 1993). Možno je aj aplikácia ordinačných technik napr. analýzy hlavných komponentov (PCA). Tento postup však redukuje maticu do niekoľkých "virtuálnych" premenných, ktoré sú vo všeobecnosti ťažšie definovateľné a interpretovateľné. Toto je veľmi dôležité hlavne pri aplikácii ordinačných technik, lebo vstupná matica by mala spĺňať kritérium menšieho počtu premenných ako objektov v našom prípade druhov.

Dôležitým kritériom pri výbere premenných a stratégii snímkovania je potreba minimalizovania typov jednotiek merania do maximálnej možnej miery. V prípade používania širokej škály premenných (napr. kvantitatívne, intervalové, zlomkové premenné) je nutné údaje transformovať, čo v mnohých prípadoch môže viesť k vytváraniu pseudohodnôt a umelých korelácií medzi premennými a vytváraniu zavádzajúcich výsledkov analýz vzdialených od skutočnej biologickej podstaty (Jackson 1997). Pokiaľ je však nutné vstupnú maticu zloženú z percentuálnych údajov transformovať ako napr. pri analýze hlavných komponentov (PCA), doporučuje sa "logratio" transformácia (Kučera and Malmgren 1998). Na základe vlastných skúseností sa však ako ideálna javí aplikácia korešpondenčnej analýzy (CA) a používanie netransformovaných údajov pokiaľ je rozptyl hodnôt medzi jednotlivými premennými podobný (Jackson 1997).

Hlavnou výhodou, takto postaveného štúdia, je jeho široká aplikovateľnosť pre štúdiá teoretickej ekológie (medzidruhová konkurencia, rozdeľovanie zdrojov, formovanie zoskupení, atď.) ako i prakticky orientované práce pre potreby manaž-



mentu druhov, zoskupení a ekosystémov. Chápanie potravných nárokov druhov (viď Príloha 1) spolu s nárokmi na habitat má nesmierny význam pri modelovaní vplyvov človeka v krajinej ekológii a predpovedaní negatívnych vplyvov na ekosystémy a druhové zoskupenia. Výsledky sú využiteľné pre lesnícku prax a stratégiu obnovy porastov (trvalo udržateľné lesníctvo), manažment chránených území a ekologické plánovanie. Šírku použitia a aplikovateľnosť výsledkov by bolo nutné v budúcnosti testovať v širších priestorových škálach a rôznych typoch ekosystémov. Apriórny prístup na riešenie hore uvedených otázok nie je vhodný. Je to dôsledkom hrubej druhej kategórie, ktorej priamym dôsledkom je strata medzi druhových rozdielov v rámci gíld, ktoré zamedzuje podrobnejšej analýze jednotlivých druhov (Fig. 1). Z tohto dôvodu nie je ani potrebné realizovať klasifikáciu druhov pomocou ordinačných techník, lebo mnohé druhy by boli reprezentované v rovnakom bode v ordinačnom priestore. Pri podrobnejšej analýze dendrogramu vzniká dojem, že väčšina druhov v jednotlivých gíldach má úplne rovnaké nároky na potravnú nik. Taktiež tu vzniká dojem ako keby druhy v gíldach mali takmer úplný prekryv potravných ník a v ekosystéme vôbec neexistovala radiácia druhov počas evolúcie smerom k zvyšovaniu špecifity potravných ník.

Sumárne možno konštatovať, že apriórny prístup je vhodný len na veľmi hrubé porovnanie potravných charakteristík druhov v spoločenstvách. Hlavnou nevýhodou je výrazná tendencia k schematizmu potravných vzťahov. Naopak hlavná výhoda je časová nenáročnosť, ľahká aplikovateľnosť a možnosť zaradenia všetkých druhov v spoločenstve do príslušných gíld. Oproti tomu aposteriórny prístup sa ďaleko širšie uplatňuje v ekologických štúdiách. Základná nevýhoda je obrovská časová náročnosť a veľká citlivosť na malý počet pozorovaní (registrácií), čo môže viesť k nesprávnej predstave o potravných níkach druhov. Pri tomto prístupe sa takmer nikdy nepodari analyzovať potravné nároky a gíldovú príslušnosť všetkých druhov v spoločenstve, nakoľko druhy s malou populačnou hustotou a veľkými teritóriami nespĺňajú kritérium minimálneho počtu potravných registrácií pre následné analýzy.

## Literatúra

- Cody, M.L. 1983: Bird diversity and density in south African forests. *Oecologia*, **59**: 201-215.
- Cooper, R.J., Martinat, P.J. & Whitmore, R.C. 1990: Dietary similarity among insectivorous birds: influence of taxonomic versus ecological categorization of prey. *Stud. in Avian Biol.*, **13**: 104-109.
- Hintze, J.L. 1997: NCSS '97 User's Guide. 1st edn, Kaysville, Utah.
- 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.
- Hurlbert, S.H. 1984: Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.*, **54**: 187-211.
- Hutchinson, G.E. 1957: Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology **22**: 415-427.
- Jackson, D.A. 1997: Compositional data in community ecology: the paradigm or peril of proportions? *Ecology* **78**: 929-940.
- Jaksić, F.M. 1981: Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos* **37**: 397-400.
- Jaksić, F.M., & Medel, R.G. 1990: Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. *Oecologia, Berlin* **82**: 87-92.
- Korňan, M. 1996: Analýza štruktúry ornitocenóz nížinných lesov na Slovensku a vplyv migračných gíld na formovanie lesných ornitocenóz v závislosti od výškového gradientu. Diplomová práca, Bratislava, Prírodovedecká fakulta UK, 114 pp.
- Korňan, M. 1998a: Effect of migratory guilds on forming forest bird community structure in elevational gradient. In Abstracts of 1998 North American Ornithological Conference Anonymous (Eds.), p. 140. University of Missouri, St. Louis.
- Korňan, M. 1998b: Analýza potravných gíld hniezdnej ornitocenózy prírodného bukovo-jedľového lesa v NPR Šrámková v Krivánskej Fatre. In: Korňan, M. (Ed.), Výskum a ochrana Krivánskej Fatry. Správa NP Malá Fatra, Varín, Slovakia, pp. 94-102.
- Korňan, M., & Adamík, P. 1999: Resource partitioning and interspecific competition within a pristine beech-fir forest bird community in the Malá Fatra Mts., Western Carpathians, during the breeding season. *Ring* **21**: 124.
- Krištín, A. 1990: Pokus o klasifikáciu lesných Passeriformes a Piciformes podľa potravy. *Tichodroma*, **3**: 133-143.
- Kropil, R. 1993: Štruktúra a produkcia ornitocenóz vybraných prírodných lesov Slovenska. Kandidátska dizertačná práca. Zvolen, Lesnícka fakulta TU, 129 pp.
- Kropil, R. 1996a: The breeding bird community of the Western Carpathians fir-spruce-beech forest (The Dobroč nature reservation). *Biologia, Bratislava* **51**: 585-598.
- Kropil, R. 1996b: Structure of the breeding bird assemblage of the fir-beech primeval forest in the West Carpathians (Badin Nature Reserve). *Folia Zool.* **45**: 311-324.
- Kucera, M. & Malmgren, B.A. 1998: Logratio transformation of compositional data – a resolution of the constant sum constraint. *Marine Micropaleontology* **34**: 117-120.
- MacMahon, J.A., Schimpf, D.J., Andersen, D.C., Smith, K.G., Bayn, R.L. 1981: An organism based approach to some community and ecosystem concepts. *J. Theor. Biol.* **88**: 287-307.
- Mac Nally, R. 1994: Habitat-specific guild structure of forest birds in south-eastern Australia: a regional scale perspective. *J. Anim. Ecol.* **63**: 988-1001.
- Michalko, J., Berta, J. & Magic, D. 1986: Geobotanická mapa ČSSR-SSR. Veda, Bratislava.
- Podani, J. 1993: SYN-TAX-pc. Computer programs for multivariate data analysis in ecology and systematics. Version 5.0. User's guide. 1st edn., Scientia Publishing, Budapest.
- Root, R.B. 1967: The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* **37**: 317-350.
- Tomiałojć, L., & T. Wesolowski 1990: Bird communities of the primaveal temperate forest of Białowieża, Poland. In: Keast, A. (Ed.), Biogeography and ecology of forest bird communities, SPB Academic Publishing bv, Hague, The Netherlands, pp. 141-165.
- Simberloff, D., & Dayan, T. 1991: The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **22**: 115-143.
- Vološčuk, I. 1986: Vegetácia lesov štátnej prírodnej rezervácie Šrámková. *Ochrana prírody*, **7**: 237-251.
- Vyskot, M., et al. 1981: Československé pralesy. Academia, Praha.
- Wiens, J.A. 1989: The Ecology of bird communities. Vol. I. Foundations and patterns. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 539 pp.

DRUH	Hniezdenie	GF	WF	SF	FG	BF	AF	FY	MY	OM	OF
<i>Accipiter gentilis</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
<i>Aegithalos caudatus</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Anthus trivialis</i>	+	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apus apus</i>	—	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0
<i>Aquila chrysaetos</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	10	0	90
<i>Bonasa bonasia</i>	+	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0
<i>Buteo buteo</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	50	0	50
<i>Carduelis spinus</i>	+	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0
<i>Certhia familiaris</i>	+	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0
<i>Cinclus cinclus</i>	+	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	+	0	0	0	40	0	0	60	0	0	0
<i>Columba oenas</i>	+	0	0	0	0	0	0	40	0	0	60
<i>Columba palumbus</i>	+	0	0	0	0	0	0	90	0	0	10
<i>Corvus corax</i>	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
<i>Corvus corone cornix</i>	—	0	0	0	0	0	0	0	0	20	80
<i>Cuculus canorus</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Delichon urbica</i>	—	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0
<i>Dendrocopos leucotos</i>	+	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0
<i>Dendrocopos major</i>	+	0	0	0	20	80	0	0	0	0	0
<i>Dryocopus martius</i>	+	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0
<i>Erithacus rubecula</i>	+	80	0	0	20	0	0	0	0	0	0
<i>Ficedula albicollis</i>	+	0	0	0	10	0	90	0	0	0	0
<i>Ficedula parva</i>	+	0	0	0	10	0	90	0	0	0	0
<i>Fringilla coelebs</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Garrulus glandarius</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0
<i>Glaucidium passerinum</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
<i>Loxia curvirostra</i>	+	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0
<i>Motacilla cinerea</i>	+	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0
<i>Muscicapa striata</i>	+	0	0	0	20	0	80	0	0	0	0
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	—	0	0	0	0	0	0	80	20	0	0
<i>Parus ater</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Parus caeruleus</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Parus cristatus</i>	—	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Parus major</i>	+	20	0	0	80	0	0	0	0	0	0
<i>Parus montanus</i>	—	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Parus palustris</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Pernis apivorus</i>	—	80	0	0	0	0	0	0	20	0	0
<i>Pheonicurus pheonicurus</i>	—	50	0	0	50	0	0	0	0	0	0
<i>Phylloscopus collybita</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Phylloscopus trochilus</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Picoides tridactylus</i>	+	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0
<i>Picus canus</i>	—	50	0	0	0	50	0	0	0	0	0
<i>Prunella modularis</i>	+	80	0	0	20	0	0	0	0	0	0
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	+	0	0	0	10	0	0	90	0	0	0
<i>Regulus ignicapileus</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Regulus regulus</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Scolopax rusticola</i>	+	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sitta europaea</i>	+	0	0	0	20	80	0	0	0	0	0
<i>Strix aluco</i>	+	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
<i>Sylvia atricapilla</i>	+	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Tetrao urogallus</i>	—	10	0	0	0	0	0	90	0	0	0
<i>Troglodytes troglodytes</i>	+	80	0	0	20	0	0	0	0	0	0
<i>Turdus merula</i>	+	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turdus philomelos</i>	+	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turdus torquatus</i>	+	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turdus viscivorus</i>	+	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0

**Príloha 1.** A priori klasifikácia vtákov zistených počas hniezdných období 1997-99 v 27,5 ha kvadráte v NPR Šrámková. Vysvetlivky: GF – evertibratófágy na zemi (ground foraging), WF – evertibratófágy viazané na vodu (water foragers), SF – evertibratófágy viazané na toky (stream foragers), FG – evertibratófágy v korune (foliage gleaging), BF – evertibratófágy na kmeni (bark foraging), AF – evertibratófágy vo vzduchu (airspace foraging), FY – fytofágy (plant eaters), MY – myofágy (raptors), OM – generalisti (omnivorous), OF – konzumenti mimo lesa (outside forest foraging).

**Príloha 2.** Priemerná výška krmenia, jej štandardná odchýlka a potravné preferencie (%) 25 druhov vtákov vybraných na štatistickú analýzu pri determinácii potravných gíld v zmysle a posteriori prístupu. Potravné substráty reprezentovali hlavné typy zdrojov v sledovanom ekosystéme. Údaje boli získané na základe náhodných bodových pozorovaní v bukovo-jedľovom pralese v NPR Šrámková v rokoch 1997-99.

DRUH	Priemerná výška kfm.	SD	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Acer pseudop.</i>	<i>Ulmus glabra</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Corylus avellana</i>	Iné druhy stromov	Hrabanka	Holá zem	Bylinná etáž	Suchý strom	Padnutý strom	Voda	Skaly
<i>Aeg cau</i>	12,26	7,16	30,43	19,57	8,70	13,04	6,52	10,87	4,35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,17	0,00	0,00
<i>Cer fam</i>	11,48	7,65	18,63	37,25	12,75	13,24	1,47	0,00	0,00	0,49	0,00	0,00	0,00	15,69	0,98	0,00	0,00
<i>Cin cin</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	10,71	67,86	75,00
<i>Del urb</i>	76,63	35,44	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Den leu</i>	15,20	8,63	21,74	14,49	11,59	8,70	11,59	0,00	1,45	0,00	0,00	0,00	0,00	26,09	7,25	0,00	0,00
<i>Eri rub</i>	2,83	3,72	27,87	8,20	11,48	4,92	0,00	0,00	0,00	3,28	6,56	24,59	3,28	4,92	3,28	0,00	3,28
<i>Fic alb</i>	16,71	7,24	26,87	5,97	1,49	14,93	2,99	0,00	0,00	0,00	2,99	0,00	0,00	1,49	0,00	0,00	0,00
<i>Fic par</i>	6,54	6,24	24,63	9,70	0,75	8,21	2,24	0,75	0,75	2,24	0,00	5,97	5,97	4,48	11,19	0,00	0,00
<i>Fri coe</i>	12,19	8,09	46,75	16,26	8,94	5,69	3,25	0,81	1,63	1,22	0,81	5,28	0,81	0,41	2,03	0,00	0,00
<i>Mot cin</i>	0,93	1,87	1,16	0,00	0,00	1,16	0,00	0,00	0,00	0,00	5,81	4,65	3,49	0,00	13,95	11,63	60,47
<i>Mus str</i>	18,65	7,34	12,31	12,31	3,08	3,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,54
<i>Par ate</i>	15,44	8,62	32,31	33,85	24,87	2,31	0,26	0,77	0,00	1,03	0,00	0,00	0,26	2,05	0,00	0,00	0,00
<i>Phy col</i>	10,86	8,63	49,73	18,58	16,39	4,37	2,19	1,09	1,09	0,00	0,55	0,00	1,09	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Phy sib</i>	11,70	7,64	62,50	13,16	3,95	8,55	2,63	0,66	2,63	1,32	0,00	0,00	0,00	0,66	0,00	0,00	0,00
<i>Phy tro</i>	9,29	4,49	12,73	10,91	15,45	40,00	0,00	10,00	2,73	0,00	0,00	0,00	3,64	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pic tri</i>	11,39	6,50	0,00	41,86	37,21	4,65	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	39,53	2,33	0,00	0,00
<i>Par pal</i>	10,20	5,95	35,71	24,11	11,61	11,61	5,36	0,89	5,36	1,79	0,00	0,00	0,89	6,25	0,00	0,00	0,89
<i>Pru mod</i>	1,36	2,39	10,71	3,57	7,14	3,57	0,00	0,00	0,00	0,00	25,00	32,14	10,71	0,00	10,71	0,00	3,57
<i>Reg reg</i>	18,91	8,14	0,68	69,59	27,03	0,68	0,68	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Syl atr</i>	5,55	5,16	39,81	18,45	2,91	10,68	1,94	0,97	5,83	2,91	0,00	2,91	17,48	0,97	0,00	0,00	0,97
<i>Sit eur</i>	12,73	7,54	26,39	33,33	9,72	6,25	0,69	0,00	0,00	0,69	0,00	0,00	0,00	22,92	1,39	0,00	0,00
<i>Tur mer</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	72,73	27,27	0,00	0,00	0,00	0,00	4,55
<i>Tur phi</i>	0,10	0,39	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	66,67	33,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Tro tro</i>	0,44	0,60	8,57	4,29	2,86	0,00	0,00	0,00	0,00	1,43	5,71	38,57	22,86	4,29	30,00	0,00	2,86
<i>Tur tor</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	40,00	60,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

**Príloha****Skratka**

*Aeg cau*  
*Cer fam*  
*Cin cin*  
*Coc coc*  
*Car spi*  
*Del urb*  
*Den leu*  
*Den maj*  
*Eri rub*  
*Fic alb*  
*Fic par*

**Celé meno**

*AEGITHALOS CAUDATUS*  
*CERTHIA FAMILIARIS*  
*CINCLUS CINCLUS*  
*C. COCCOTHAUSTES*  
*CARDUELIS SPINUS*  
*DELICHON URBICA*  
*DEDROCOPOS LEUCOTOS*  
*DENDROCOPOS MAJOR*  
*ERITHACUS RUBECULA*  
*FICEDULA ALBICOLLIS*  
*FICEDULA PARVA*

*Fri coe*  
*Mot cin*  
*Mus str*  
*Par ate*  
*Phy col*  
*Phy sib*  
*Par pal*  
*Pru mod*  
*Pyr pyr*  
*Syl atr*  
*Sit eur*  
*Tur mer*  
*Tro tro*  
*Tur tor*

*FRINGILLA COELEBS*  
*MOTACILLA CINEREA*  
*MUSCICAPA STRIATA*  
*PARUS ATER*  
*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA*  
*PHYLLOSCOPUS SIBILATRIX*  
*PARUS PALUSTRIS*  
*PRUNELLA MODULARIS*  
*PYRHULLA PYRHULLA*  
*SYLVIA ATRICAPILLA*  
*SITTA EUROPAEA*  
*TURDUS MERULA*  
*TROGLODYTES TROGLODYTES*  
*TURDUS TORQUATUS*