

**Slovenská ekologická spoločnosť pri SAV  
v spolupráci s  
Ústavom krajinnej ekológie SAV, v. v. i., Bratislava  
a Katedrou ekológie a environmentalistiky FPVal UKF v Nitre**



---

---

# EKOLOGICKÉ ŠTÚDIE

---

---

**Ročník 15**

**Číslo 2/2024**

**Slovenská ekologická spoločnosť pri SAV  
v spolupráci s  
Ústavom krajinnej ekológie SAV, v. v. i., Bratislava  
a Katedrou ekológie a environmentalistiky FPVaI UKF v Nitre**



# EKOLOGICKÉ ŠTÚDIE

**Ročník 15**

**Číslo 2/2024**

# EKOLOGICKÉ ŠTÚDIE

Recenzovaný vedecký časopis venovaný aktuálnym problémom ekológie, krajinej ekológie a príbuzných vedných disciplín

## Hlavný redaktor / Editor-in-Chief:

prof. RNDr. František Petrovič, PhD., MBA.

## Výkonný redaktor / Executive editor:

prof. PaedDr. PhDr. RNDr. Martin Boltžiar, PhD.

## Redakčná rada / Editorial board:

RNDr. Peter Gajdoš, CSc.

prof. Fedir Hamor, DrSc. (Ukrajina)

RNDr. Vladimír Herber, CSc. (Česká republika)

prof. RNDr. Juraj Hreško, CSc.

prof. RNDr. Zita Izakovičová, PhD.

doc. RNDr. Zdeněk Lipský, CSc. (Česká republika)

Dr.h.c. prof. RNDr. László Miklós, DrSc.

RNDr. Milena Moyzeová, PhD.

Ing. Július Oszlányi, CSc.

Dr. László Podmanický (Maďarsko)

Dr.h.c. prof. RNDr. Florin Žigrai, DrSc. (Rakúsko)

## Technické spracovanie / Computer typesetting:

Mgr. Jakub Košša

Za obsahovú a jazykovú stránku príspevkov zodpovedajú autori

**Vydavateľ:** Slovenská ekologická spoločnosť pri SAV v spolupráci s Ústavom krajinej ekológie SAV, v. v. i., Bratislava a Katedrou ekológie a environmentalistiky FPVal UKF v Nitre

**Dátum vydania:** december 2024

**Číslo:** 2

**Ročník:** 15

Vychádza 2x ročne

Časopis Ekologické štúdie je dostupný online na stránke <http://publikacie.uke.sav.sk/>

**Evidenčné číslo MK SR:** EV 4174/10

**ISSN 1338-2853**

## OBSAH

BOROVSKÁ, J., RUSŇÁK, T.: Sledovanie obsahu toxických ťažkých kovov Pb, Cd, As, Hg prostredníctvom machorastov ako bioindikátorov v období 1990 – 2020 na území Slovenska.....	4
GERHÁTOVÁ, K., FORRO, P., DAVID, S.: Ekologické hodnotenie vážok (Odonata) a ich biotopov v Dolnovážskej nive (JZ Slovensko).....	16
GDUĽOVÁ, D., MIŠOVIČOVÁ R., PISCOVÁ V.: Vývoj separácie komunálneho odpadu v Hrušovsko-Beňadickom mikroregióne v rokoch 2016 a 2020.....	38
BABICOVÁ, D., KOZELOVÁ, I., ŠTEFUNKOVÁ, D., PALAJ, A.: Podmienky vývoja záhradkárskych osád v Bratislave a zmeny ich krajinej štruktúry od 50tych rokov 20. storočia po súčasnosť .....	61
MAJZLAN, O., CUNEV, J.: Bzdochy (Heteroptera) v okolí Sládkovičova (južné Slovensko).....	82
MIKLÓS, L.: Teoreticko-metodické východiská tvorby atlasu prírodného kapitálu Slovenska.....	99
MATEČEK, A., HLŔŠKA, L., BALÁŽ, I.: Vplyv habitatovej selekcie na disperziu a abundanciu sympatrických lesných hlodavcov.....	125

## VPLYV HABITATOVEJ SELEKCIE NA DISPERZIU A ABUNDANCIU SYMPATRIKÝCH LESNÝCH HLODAVCOV

## THE IMPACT OF HABITAT SELECTION ON THE DISPERSION AND ABUNDANCE OF SYMPATRIC FOREST RODENTS

Andrej MATEČEK<sup>1</sup>, Ladislav HLÔŠKA<sup>2</sup>, Ivan BALÁŽ<sup>1</sup>

<sup>1</sup>RNDr. Andrej Mateček, andrej.matecek@gmail.com, Planky 2789/88, 841 06 Bratislava – Záhorská Bystrica

<sup>1</sup>prof. Mgr. Ivan Baláž, PhD., ibalaz@msnet.ukf.sk, Katedra ekológie a environmentalistiky, FPVal UKF v Nitre, Tr. A. Hlinku 1, 949 01 Nitra

<sup>2</sup>RNDr. Ladislav Hlôška, PhD., hloska@pmza.sk, Považské múzeum v Žiline, Topoľová 1, 010 03 Žilina

**Abstract:** *The paper discusses microclimatically differentiated habitats and seeks causal relationships between the sylvicolous populations of rodents and floristic factors. The dataset indicated the presence of a cyclical gradient with an assumed amplitude of 3 to 5 years. By comparing the outputs of the modified Morisita's index and multidimensional, spatiotemporal models of environmental preferences, the hypothesis was confirmed that *Clethrionomys glareolus* responds to higher densities of *Apodemus flavicollis* as a result of overproduction of beech and oak. In high-altitude climax spruce forests without a dominant deciduous component, *C. glareolus* exhibits a significantly random distribution during peak years. This phenomenon corresponds to a strategy where *C. glareolus* resists competitive pressure from *A. flavicollis*. During the phases of progression and latency, the species are more closely tied to environmental resources. Depending on stand structure, but with an emphasis on the herbaceous layer, significant interspecies differences in preferences for this component were confirmed. The preference rate was subject to the phase of the population cycle. The affinity of *A. flavicollis* for increasing height and grass cover was confirmed, along with a negative correlation with this gradient for *C. glareolus*.*

**Key words:** *small mammals, competition, distribution, seasonality, fluctuation*

## Úvod

Životné prostredie drobných zemných cicavcov predstavuje širokú škálu habitatov so sezónne varíujúcimi podmienkami. Populácie drobných zemných cicavcov predstavujú vhodné modelové systémy pre štúdium fenoménov spôsobujúcich variabilitu v štruktúre populácií (Stenseth, Saitoh, 1998). Mikrohabitat, ako priestor bezprostredného vplyvu viacerých premenlivých faktorov na jedinca, modifikuje veľkosť využívaného okrsku, čím reflektuje variabilitu časopriestorového usporiadania zdrojov (potravy a úkrytov) určujúcich mieru teritoriality (Lin, Shiraishi, 1992). Faktory vplývajúce na abundanciu a distribúciu drobných zemných cicavcov ako sú vegetačná pokrývka, lesný okraj, opad, balvany, poréznosť pôdy, možno sumarizovať termínom „úkryt“ a predstavujú variácie určujúce schopnosť úniku predátorom (Hansson, 1978).

Znalosť abundancie a distribúcie podmieňuje skúmanie interakcií medzi organizmami a ich prostredím a umožňuje vytvárať rôzne zložité, prediktívne modely. Tieto vychádzajú z premisy primárneho obsadzovania výhodnejších stanovišť pri vyššej hustote jedincov v lepších habitatoch za súčasného nárastu tlaku na tie podmienky, ktoré zvyšujú reprodukčný úspech (Orians, 2000).

Väčšina publikovaných údajov potvrdzuje platnosť troch základných modelov vysvetľujúcich fluktuácie populácií drobných zemných cicavcov. Primárnu dostupnosť potravných zdrojov popisuje „the bottom-up model“, „the top-down model“ popisuje úlohu predácie, parazitizmu a ochorení (Hansson, 1979). „Social behavior model“ zdôrazňuje, že kľúčovými faktormi sociálnej interakcie sú teritorialita alebo infanticída (Korpimäkki et al., 2002). Miera pomerného uplatnenia týchto schém priamo podlieha ročnému aspektu a fáze populačného cyklu, odlišná je v rôznych populáciách (Stenseth, Saitoh, 1998).

Cieľom príspevku je zistiť vplyv habitatovej selekcie na disperziu, početnosť a biomasu populácií lesných hlodavcov počas populačného cyklu v troch štruktúrne a mikroklimaticky odlišných typoch karpatského lesa Malej Fatry.

## Materiál a metodika

Výskum bol uskutočnený na území Malej Fatry (49°08' N, 18°50' E). Napriek tomu, že celé územie spadá do klimaticky mierne chladnej oblasti, kvadrát č. 1 je situovaný v teplomilnej dúbrave (*Quercetum pubescentis*), prináleží do mierne teplej oblasti, podoblasti mierne vlhkej. Kvadrát č. 2 je situovaný v kyslomilnej bučine (*Fagetum acidofilum*) a kvadrát č. 3 v jarabinovej smrečine (*Sorbeto-Piceetum*) a oba podliehajú výraznému vplyvu vrcholovej horskej klímy. Priemerná

hodnota nadmorskej výšky výskumného kvadrátu č. 1 dosahuje 482,44 m n. m. (457 min. a 507 max.). Lesné porasty NPR Kľačianska Magura (kvadrát č. 2) patria do smrekovo-bukovo-jedľového vegetačného stupňa. Rozsah nadmorských výšok výskumnej plochy dosahuje hodnoty 1230 a 1280 m n. m. (priemer 1249,193). Trvalý výskumný kvadrát č. 3 sa nachádza v NPR Kľačianska Magura, charakterizovaný priemernou nadmorskou výškou 1261,033 m n. m. (min. 1210, max. 1370).

V homogénnych, relatívne reprezentatívnych častiach fytoocenóz boli založené 3 trvalé výskumné plochy štvorcového formátu o výmere 75 x 75 m (Pelikán, 1971) s dizajnom siete 6 rovnobežných osí vedených kolmo z oboch strán, za vzniku 3 relatívne pravidelne distribuovaných priesečníkov (chytacích bodov), osadených živolovnými pascami metódou CMR (capture – mark – release). Použitie kvadrátovej siete s 15 m sponom predstavujúcim štandardizovaný rozmer pre lesné geobiocény (Pelikán, 1975). Odchytené jedince boli determinované a následne boli registrované nasledovné údaje: vekové kategória, hmotnosť, pohlavná aktivita, pohlavie, dĺžka tela, dĺžka zadnej končatiny, gravidita samíc.

Mikrohabitatové premenné sú tvorené priemernými hodnotami veličín vzťahujúcimi sa na okrskok kruhového tvaru s polomerom 2 m, ktorých stred je totožný s chytacím bodom. Mezohabitátové premenné pozostávajú z veličín, ktorých pole rozsahu nepresahuje hranicu kruhu s polomerom 5 m od stredu totožného s chytacím stacionárom.

Všetky získané údaje boli spracované použitím štandardných štatistických procedúr. Testy analýzy variancie ANOVA boli uskutočnené v prostredí štatistického balíka NCSS (Hintze, 2005), disperzia hlodavcov bola testovaná pomocou Programs for Ecological Methodology 2nd ed. Version 7.0 (Krebs, 2009b), Mnohorozmerné, časopriestorové (ekologické) modely preferencie prostredia druhov boli zostavené a vypočítané pomocou CANOCO for Windows Version 4.5 (Braak, Šmilauer, 2002).

## Výsledky

V sezónach 2005 až 2012 boli odchyťované drobné zemné cicavce (Rodentia, Eulipotyphla) v rôznych typoch sukcesne relatívne stabilizovaných fytoocenóz. Spolu bolo odchytených a označených 446 jedincov sympatrických druhov drobných zemných cicavcov (tab. 1); najviac zastúpený bol *Apodemus flavicollis* (ex. 247) a *Clethrionomys glareolus* (ex. 197). Pomerné zastúpenie exemplárov všetkých odchytených druhov vo vzorke predstavovalo percentuálny pomer 55,381 : 44,170 : 0,224 : 0,224 (v poradí: *A. flavicollis* : *C. glareolus* : *Sorex araneus* : *Sorex minutus*).

**Tab. 1.** Prehľad materiálu, druhová skladba, prezencia, abundancia (prvý údaj), zastúpenie vo vzorke a frekvencia chytania (druhý údaj) vyjadrená podielom počtu ulovených jedincov a počtu exponovaných pascí podľa vzorca  $F = n / 36$

sp.	FA				SB				QP				Σ		
	2006		2007		2008		2010		2011		2012				
	VIII.	VI.	VI.	IX.	VI.	IX.	VII.	IX.	VI.	VIII.	X.	VIII.		X.	
<b>Af</b>	19/ 0,53	47/ 1,25	33/ 0,92	3/ 0,08	34/ 0,94	2/ 0,06	31/ 0,86	20/ 0,56		4/ 0,11	5/ 0,14	30/ 0,75	19/ 0,25	247	
<b>Cg</b>	13/ 0,36	48/ 1,33	47/ 1,31	15/ 0,42	25/ 0,69	26/ 0,72	-	2/ 0,06		1/ 0,28	3/ 0,08	-	9/ 0,25	8/ 0,19	197
<b>Sa</b>	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	1/ 0,03	1
<b>Sm</b>	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	1/ 0,03	1
<b>Σ</b>	32	95	80	18	59	28	31	22		1	7	5	39	29	446

**Af** / *A. flavicollis*, **Cg** / *C. glareolus*, **Sa** / *S. araneus*, **Sm** / *S. minutus*, **FA** / kyslomilná bučina, **SB** / jarabinová smrečina, **QP** / teplomilná dúbava, **VI.-X.** / mesiace

Hodnoty početnosti a biomasy oboch druhov medzi jednotlivými sezónami vo všetkých troch habitatoch vykazovali signifikantné rozdiely.

### Dynamika disperzie populácií lesných hlodavcov

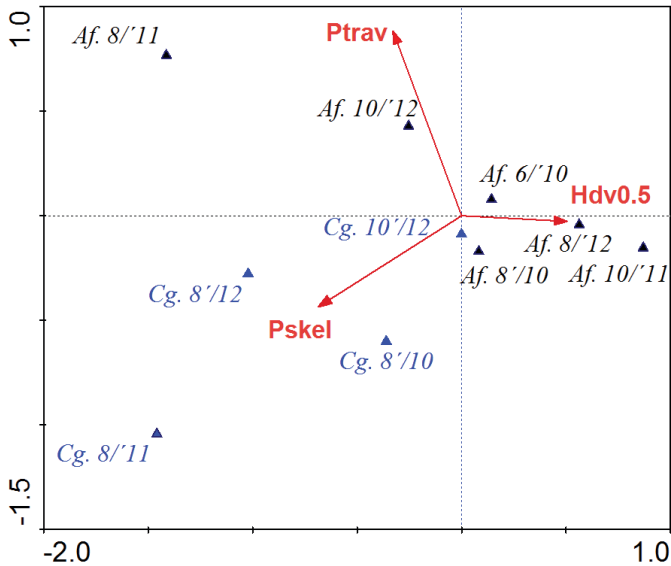
Potrebnú veľkosť vzorky nevyhnutnú na dosiahnutie spoľahlivého indexu disperzie je pomerne ťažké odhadnúť, nakoľko odhady spoľahlivosti pre väčšinu koeficientov nie sú dostupné (Krebs, 2009a). V simulačných štúdiách Myers (1978) zistil že štandardizovaný Morisita index vykazoval najvyššiu mieru nezávislosti na populačnej hustote a veľkosti vzorky. Vypočítaním aritmetických priemerov disperzie jednotlivých druhov drobných zemných cicavcov sme vyjadrili prevažujúce usporiadanie jedincov v skúmaných fytoocenózach. Ich porovnaním sme zistili tendencie oboch sympatrických druhov k agregácii v priestore. V prostredí kyslomilnej bučiny (FA) vykazoval *A. flavicollis* vo väčšej miere skupinové usporiadanie ( $I_p = 0,153$ ) v porovnaní s *C. glareolus* ( $I_p = -0,055$ ), rozdiel však nie je signifikantný. Obe hodnoty boli blízke nule a signalizovali tak tendencie k náhodnej distribúcií. V jarabinovo smrekovom lese (SP) usporiadanie *A. flavicollis* ( $I_p = 0,388$ ) a *C. glareolus* ( $I_p = 0,421$ ) dosahovalo priemernú mieru agregácie v priestore, hodnoty sú blízke k skupinovej distribúcii. V teplomilnej dúbave (QP) koeficienty oboch druhov (*A. flavicollis* -  $I_p = 0,175$ , *C. glareolus* -  $I_p = -0,052$ ) naznačovali vysokú mieru náhodnosti v priestorovom usporiadaní jedincov.



## Fázy mikrohabitatovej selekcie v časopriestore

### *Quercetum pubescentis*

Pre testovanie významnosti charakteristík prostredia (platnosť nulovej hypotézy) bol použitý Monte Carlo permutačný test ( $\alpha = 0,05$ ). Z modelu situácie vzťahov medzi druhmi a ich prostredím, je zrejmá afinita oboch druhov k trom faktorom mikrohabitatu (obr. 1). V júni 2010 (Af 6/10:  $x = 0,861$ , SD = 0,866) a auguste 2010 (Af 8/10:  $x = 0,555$ , SD = 0,694) *A. flavicollis* preferoval miesta s nižšími (na grafe hodnoty blízke nule) hodnotami denzity drevitých výhonkov vo výške 0,5m (Hdv0,5:  $x = 62,778$ , SD = 68,745). Optimum druhu bolo v spodnom kvadrante osi predstavujúcej gradient premennej. V októbri 2011 (Af 10/11:  $x = 0,138$ , SD = 0,424) a v auguste 2012 (Af 8/12:  $x = 0,833$ , SD = 0,810) možno pozorovať zvýšenú afinitu *A. flavicollis* k miestam s väčšou hustotou drevitých výhonkov s výškou 0,5 m. V auguste 2011 vykazovali dáta o *A. flavicollis* (Af 8/11:  $x = 0,111$ , SD = 0,318) pomerne nízky stupeň konzistentnosti premietnutý do jeho grafického zobrazenia a hodnotám blízky nule. Plôšky s pokryvnosťou tráv (Ptrav:  $x = 0,916$ , SD = 2,208) boli v jesennom aspekte (autumnal) sezóny 2012 vo zvýšenej miere preferované druhom *A. flavicollis* (Af 10/12:  $x = 0,527$ , SD = 0,774). Jedince preferovali miesta položené približne na polovici gradientu, predstavujúc tak približne hodnotu mediánu rozsahu výberu pokryvnosti tráv. Percentuálny podiel skeletu na povrchu pôdy (Pskel:  $x = 0,833$ , SD = 0,810) bol v silnom korelačnom vzťahu s *C. glareolus* v auguste (serotinal) 2010 (Cg 8/10:  $x = 0,055$ , SD = 0,232), 2011 (Cg 8/11:  $x = 0,083$ , SD = 0,28) a 2012 (Cg 8/12:  $x = 0,25$ , SD = 0,554). V októbri 2012 (autumnal) predstavovalo optimum situované na gradiente podielu skeletu na povrchu hodnoty blízke nule (Cg 10/12:  $x = 0,222$ , SD = 0,484) a naznačovalo tak mieru využívania týchto miest druhom *C. glareolus*.

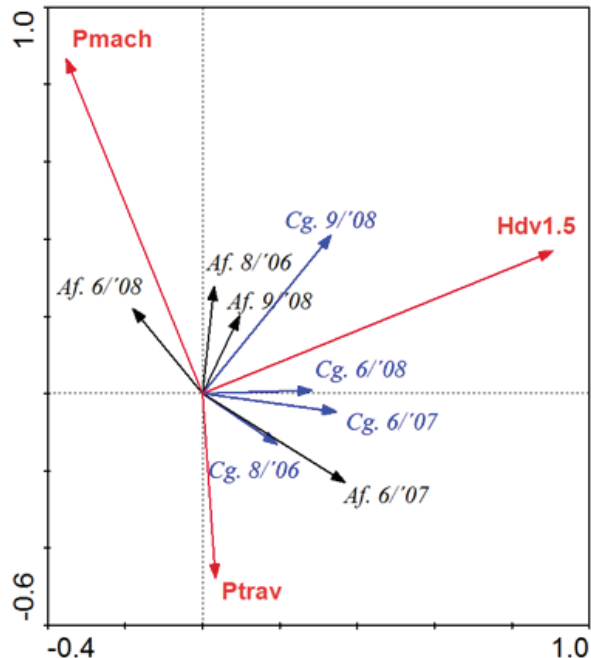


**Obr. 1.** Model signifikantných časopriestorových vzťahov v *Quercetum pubescens*. Priama gradientová analýza s unimodálnou odpoveďou CCA:  $p = 0,004$ ,  $F = 3,34$ ,  $\text{Var}[X] = 80,555\%$  (Af / *Apodemus flavicollis*, Cg / *Clethrionomys glareolus*, mesiac/rok, Ptrav / pokryvnosť tráv, Hdv0.5 / hustota drevitých výhonkov vo výške 0,5 m nad zemou, Pskel / percentuálny podiel skeletu na povrchu pôdy)

### **Fagetum acidofilum**

V auguste 2006 (Af8/06:  $x = 0,527$ ,  $SD = 0,608$ ) a v septembri 2008 (Af9/08:  $x = 0,083$ ,  $SD = 0,280$ ) vykazoval *A. flavicollis* pomerne slabú väzbu k miestam s vyššou hustotou drevitých výhonkov vo výške 1,5 m (Hdv1.5:  $x = 29,555$ ,  $SD = 20,554$ , obr. 2). Uhol medzi osami reprezentujúcimi september 2008 a hustotu drevitých stoniek vo výške 1,5 m je však ostrejší a naznačuje tak vyššiu afinitu druhu k premennej. Dĺžka gradientu *C. glareolus* v rovnakom období (Cg9/08:  $x = 0,416$ ,  $SD = 0,649$ ) dosahovala vyšších hodnôt. Uhol zvieraný s osou gradientu prostredia bol pomerne ostrý, podobne aj smer šípok oboch osí naznačuje tesný vzťah *C. glareolus* a hustotou drevitého porastu vo výške 1.5m. V júni 2008 bola os reprezentujúca *C. glareolus* (Cg6/08:  $x = 1,305$ ,  $SD = 1,009$ ) s osou denzity drevitých výhonkov (Hdv1.5:  $x = 29,555$ ,  $SD = 20,554$ ) najviac vzájomne korelovaná (podľa veľkosti uhla  $\alpha$  zvieraného osami). V tomto období *A. flavicollis* (Af 6/08:  $x = 0,916$ ,  $SD = 0,841$ ) silne preferoval miesta s vyššou pokryvnosťou machovej etáže

(Pmach:  $x = 3,777$ ,  $SD = 7,761$ ). K plôškam s väčšou pokryvnosťou tráv (Poaceae) (Ptrav:  $x = 0,555$ ,  $SD = 0,734$ ) vykazoval v letnom aspekte (serotinal) 2006 najväčšie preferencie *C. glareolus* (Cg 8/06:  $x = 0,361$ ,  $SD = 0,592$ ), s relatívne malým vychýlením osi v nasledujúcej sezóne *A. flavicollis* (Af 6/07:  $x = 1,388$ ,  $SD = 1,201$ ). Dĺžka gradientu *A. flavicollis* mala však väčšiu hodnotu. V rovnakej sezóne vykazoval *C. glareolus* (Cg 6/07) pomerne nízke preferencie k miestam s vyššou pokryvnosťou travinného porastu. Zastúpenie tráv v habitatoch kyslomilných bučín je všeobecne nízke (kyslý charakter opadu buka, pomalý rozklad).

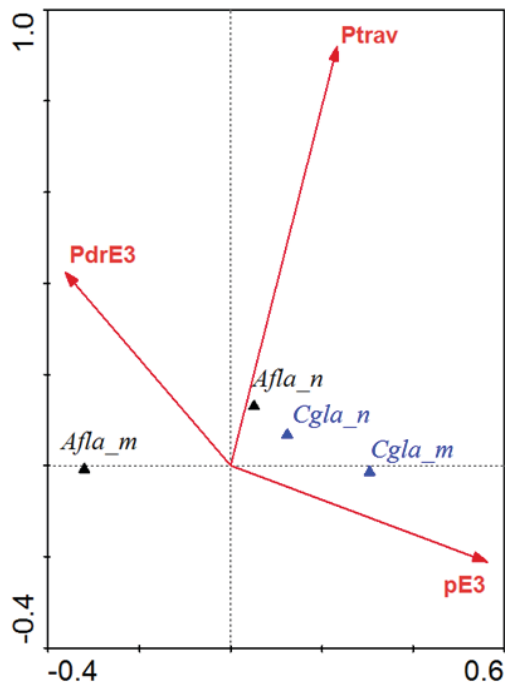


**Obr. 2.** Model (štatisticky signifikantných) časopriestorových vzťahov v habitate *Fagetum acidophilum*. RDA:  $p = 0,012$ ,  $F = 2,24$ ,  $\text{Var}[X] = 40\%$  DCA: dĺžka gradientu = 3,316 (Af / *Apodemus flavicollis*, Cg / *Clethrionomys glareolus*, mesiac/rok, Ptrav / pokryvnosť tráv, Hdv1.5 / hustota drevitých výhonkov vo výške 1,5 m nad zemou, Pmach / pokravnosť machorastov, Hpnov / denzita pňov)

### **Sorbeto piceetum**

V spodnej časti gradientu pokryvnosti tráv (Poaceae) (Ptrav,  $x = 12,636$ ,  $SD = 17,278$ ) nachádzal svoje optimum *A. flavicollis* (Afla \_n:  $x = 38,515$ ,  $SD = 25,86$ ) s pomerne silnou väzbou (dĺžka spojnice bodu a osi) ku gradientu. *C. glareolus* (Cgla \_n:  $x = 0,454$ ,  $SD = 0,505$ ) vykazoval pomerne slabšiu väzbu k danej

premennej. Hmotnosť *A. flavicollis* (Afla\_m:  $x = 17,121$ ,  $SD = 11,741$ ) vzhľadom k osi s premietnutým gradientom počtu druhov drevín (PdrE3:  $x = 1,969$ ,  $SD = 0,394$ ) sa vo fytocenóze mikrohabitatu nepreukázal intenzívnejší súvis, nakoľko pozícia bodu reprezentujúca hmotnosť druhu dosahovala hodnôt blízkych nule. Pokryvnosť drevinnej etáže (pE3:  $x = 38,515$ ,  $SD = 25,86$ ) však bola v pomerne užšom korelačnom vzťahu s hmotnosťou *C. glareolus* (Cgla\_m:  $x = 15,121$ ,  $SD = 7,716$ ), ktorého optimum bolo položené približne na polovici gradientu pokryvnosti drevín (obr. 3).



**Obr. 3.** Model štatisticky významných časopriestorových vzťahov v *Sorbeto pi- ceetum*. CCA:  $p = 0,048$ ,  $F = 2,78$ ,  $\text{Var} [X] = 75\%$  (Afla / *Apodemus flavicollis*, Cgla / *Clethrionomys glareolus*, n / abundancia, m / hmotnosť, Ptrav / pokryvnosť tráv (*Poaceae*), PdrE3 / početnosť druhov drevinnej etáže, Pmach / pokryvnosť machorastov, Hpnov / denzita pňov)

## Diskusia

Gradient početnosti (so zreteľne odlišenými jednotlivými fázami) podporený hodnotami biomasy a frekvencie chytania oboch druhov bol naznačený v kyslomilnej bučine (*Fagetum acidofilum*), avšak 4- ročná séria meraní nie je dostatočne preukazná pre potvrdenie prítomnosti hlavného 3- až 5-ročného gradačného cyklu uvádzaného viacerými autormi. Gradačné cykly eudominantných zástupcov taxocenóz Západných Karpát majú spravidla 3 – 4 ročnú periodicitu (Hlôška, 2009). *A. flavicollis* nefluktuuje v pravidelných populačných cykloch a jeho oscilácie sú acyklické – nepravé (Pachinger, 1984). Densita *A. flavicollis* akceleruje s osciláciou produktivity semien veľkých listnáčov. Podľa Pucek et al. (1993) sa gradácie *A. flavicollis* a *C. glareolus* líšia najmä v cyklicite gradientu, ktorý v prípade *A. flavicollis*, aj keď citlivo koreluje s dostatkom semien (semenné roky), nedosahuje takú pravidelnosť. Populačný cyklus drobných zemných cicavcov má v horských častiach Krivánskej Malej Fatry typický 4 až 6 ročný gradient (Hlôška, 2006) potvrdený dlhodobými terénnymi výsledkami systematického sledovania populácií. V teplomilnej dúbrove (*Quercetum pubescens*) početnosť *A. flavicollis* dosahovala vysokých hodnôt pravdepodobne synchronizovane so semenným rokom duba (*Quercus* sp.), prežívajúc tak zo zimných zásob z predošlej sezóny (Mateček, 2012). Zvýšené hladiny početnosti v dúbavách v sezóne 2012 možno vysvetliť expanziou populácií oboch druhov kulminujúcich v neďalekých bučinách, reagujúc tak bezprostredne na produktivitu buka (*F. sylvatica*). Gradient početnosti *A. flavicollis* a *C. glareolus* v dúbavách naznačuje určité disproporcie vplyvom heterogenity mezohabitatu, v našom prípade na úrovni fytoocenóz dobre definovaných južnou až juhozápadnou expozíciou, vo vyšších polohách kontaktovaných bučinami v nižších jelšohrabinami. Pravdepodobné výrazné agregované štruktúry disperzie na úrovni mezohabitatu (striedanie expozícií) sa budú meniť v závislosti na fázach populačného cyklu a produkčných limitoch prevažujúcich druhov listnáčov.

Základom pre väčšinu prác pojednávajúcich o distribúcií jedincov v priestore je teória ideálnej distribúcie, ktorá vychádza z predpokladu, že vhodnosť akejkoľvek oblasti životného prostredia bude funkciou denzity kompetítorov inhabitujúcich toto prostredie (Tregenza, 1995). Analýzou časopriestorových vzorcov mikrohabitatovej distribúcie sme identifikovali kompetičný model, totožný s predikciami habitatovej selekcie, podľa ktorého *C. glareolus* eliminovaný kompetíciou, môže odolávať tlaku, ak sú jeho zástupcovia rozptýlení vo väčšej miere než jedince konkurenčne dominantného druhu *A. flavicollis* (Orians, 2000). Reverzne vplýva na distribúciu gradient taxonomickej a priestorovej heterogenity vegetačného profilu, v smere ktorého prirodzene narastá tendencia k agregovaniu jedincov. Priestorovým rozdelením mikrohabitatu (niky) a časovou separáciou reprodukčných periód,

zmierňujú oba druhy účinkov kompetície zjavnej len v gradačných rokoch (Bujalska, Grum, 2008). Veľkosť sledovaného priestoru určuje typ distribúcie organizmov, referenčnou hodnotou je veľkosť domovského okrsku (Tkadlec, 2008). Zvýšené hladiny denzity *A. flavicollis* podporené nadprodukciou semien buka (*F. sylvatica*, kvadrát č. 1) a duba (*Quercus* spp., kvadrát č. 3) nútia *C. glareolus* k modifikáciám časopriestorových vzorcov distribúcie. Signifikantne kumulatívna distribúcia jedincov *C. glareolus* v gradačnom roku v jarabinovej smrečine (*Sorbeto piceetum*, kvadrát č. 2), teda vo fytocenóze bez dominantnej listnatej dreviny, je pravdepodobne odpoveďou na zmeny v početnosti *A. flavicollis*. Toto zistenie potvrdzuje hypotézu, podľa ktorej je intenzita teritoriality spravidla rôzna pri odlišných typoch zdrojov vo varirujúcich habitatových komplexoch. *A. flavicollis* citlivo reaguje na potravnú ponuku agregovaním v časopriestore a súčasne je možné odhadovať odpoveď *C. glareolus*, v závislosti na fáze populačného cyklu oboch sympatrických druhov. Podľa Montgomery (1979) je zhlukovitá distribúcia typická na začiatku reprodukčnej sezóny a dodáva, že mladé jedince sa agregujú oveľa častejšie ako adultné. Závislosť distribúcie od hustoty je zjavná viac v subpopuláciách (samce, samice, juvenily) než v celej populácii (Baláž, 2010).

Vo všeobecnosti vnútrodruhovú kompetíciu nútí jednotlivcov akceptovať stanovištia nižšej kvality, napriek tomu najvyššia hustota nie je očakávaná na najlepších plôškach (Oriens, 2000). V kontraste s medzidruhovou kompetíciou, ktorá môže mať za následok vylúčenie taxónu z vhodného stanovišťa, alebo ho nútí k špecializácii na iné typy biotopu s premietnutím do vzorcov priestorového usporiadania (Brown, 1971). Nižšia dostupnosť a horšia obnoviteľnosť zdrojov favorizujú silnejšiu teritorialitu druhov (Boundrup-Nielsen, 1985), odpoveďou však môže byť udržiavanie hladiny rozptylu na úrovni signalizujúcej určitý stupeň nezávislosti od plôškovite distribuovaných zdrojov. To môže predstavovať stratégiu, ktorou *C. glareolus* tlmi účinky kompetície sympatrického *A. flavicollis*. Podľa Andrzejewski, Olszewski (1963) agresívnejší *A. flavicollis* fyzicky atakuje *C. glareolus*, čím ho účinne vytláča od zdrojov potravy. Pravdepodobne zvýšená denzita *A. flavicollis*, podporená nadprodukciou semien buka (*Fagetum acidofilum*, kvadrát 1) a duba (*Quercetum pubescens*, kvadrát 3), nútí *C. glareolus* k modifikáciám časopriestorových vzorcov distribúcie. Tieto naznačujú signifikantne náhodnú distribúciu jedincov oboch druhov v gradačnom roku v jarabinovej smrečine (*Sorbeto-piceetum*, kvadrát 2). Vyššia denzita *C. glareolus* kompenzuje synchronizovanými zmenami dennej aktivity *A. flavicollis*, čím predchádza vzájomným interakciám (Wójcik, Wolk, 1985).

*C. glareolus*, ako primárne oportunistický druh, dokáže v kompetičnom vzťahu s *A. flavicollis* pružne reagovať na zmenu potravných zdrojov diktovaných produkčnými limitmi dominantných listnatých drevín a využiť tak potravné zdroje, ktoré primárne

granivorný *A. flavicollis* využíva menej ochotne (Mateček, 2012). Z pohľadu preferencie stratégie úniku pred predátorom, väčšina druhov drobných cicavcov preferuje hustý porast (Hansson, 1979). Pri nižších hustotách (za absencie priamych interakcií) rezultujúcich do vyššej mobility jedincov, dochádza k ustáleniu distribúcie na ploškach s rovnakou profitabilitou (Tkadlec, 2008). V najbližších dekádach môže byť hlavným modifikátorom distribúcie hlodavcov v jarabinovej smrečine (*Sorbetto-Piceetum*) postupujúci sukcesný nárast hustoty rôznych vekových štádií buka (*F. sylvatica*). Nárast buka v silno náveterných polohách priamo mení štruktúru a zloženie jednotlivých etáží porastu (a podrastu) a má potenciálny priamy vplyv na zloženie potravy hlodavcov v tomto type habitatu (Kučera, 2012). Reprodukčná perióda *A. flavicollis* v rokoch bez masívnej produkcie semien býva ukončená v auguste (Zeida 1976) a začína skoro na jar – skôr než v prípade *C. glareolus* (Bujalska, Grum, 2008).

Rozdelením mikrohabitatu (niky) hlodavce redukujú kompetíciu, čo poukazuje na fakt, že taxóny silne interagujú len v kulminačných rokoch. Časová separácia intenzívnych reprodukčných období oboch druhov favorizuje vysoké hustoty neskoršieho druhu (*C. glareolus*) na úkor *A. flavicollis*. Jeho početnosť je závislá na prežívaní dospelých samíc v jarom období (Bujalska, Grum, 2008) a to aj napriek tomu, že v kompetičnom vzťahu na úrovni jedinca sa *A. flavicollis* prejavuje agresívnejšie v úlohe modifikátora časopriestorovej aktivity a potravnnej stratégie *C. glareolus*. Selekcia jednotlivých mikrohabitatov môže byť odlišná v rôznych fázach vegetačných sezón (Mateček, 2012), indukovaná sezónnymi zmenami vegetácie a populačnými dynamikami alebo sociálnou štruktúrou. Mnohé štúdie popisujú dva základné aspekty vegetačného krytu, štruktúrny či fyziognomický alebo flóristický, pričom oba tieto aspekty sú dôležité pre predikciu distribúcie drobných cicavcov (Mohammadi, 2010). Vertikálna i horizontálna štruktúra vegetácie ovplyvňuje distribúciu drobných cicavcov a poskytuje populáciám buď priamo trofickú bázu alebo priaznivejšie mikroklimatické podmienky (Hlôška, 2005).

Aktivita hlodavcov, populačná denzita, alebo druhová skladba sa významne líšia medzi otvorenými habitatmi a habitatmi s rozvinutým podrastom (Falkenberg, Clarke, 1998). Na lúke s postupným prechodom do mladého porastu až hustej krovinej vrstvy zaznamenali Miklós, Žiak (2002) výrazný negatívny vzťah medzi výškou bylinnej vrstvy a zvýšeným výskytom *A. flavicollis*. Autori tento jav vysvetľujú zvýšeným tieňom krovinného až stromového poschodia na miestach s chýbajúcim bylinným porastom. V habitatoch starých bukových a dubových lesov preferuje *A. flavicollis* miesta s nerozvinutou alebo chýbajúcou krovinnou vrstvou (Niethammer, Krapp, 1978). Podľa našich výsledkov jej prítomnosť obvykle negatívne koreluje so zastúpením, pokryvnosťou, či hustotou bylinnej etáže a tráv. Zhodne s našimi



zisteniami zaznamenali Suchomel et al. (2009) dominanciu *A. flavicollis* v dúbravách s rozvinutou bylinnou etážou.

Miklós, Žiak (2002) nachádzali *C. glareolus* vo väčšej časti roka v miestach s väčším množstvom ležiacej mŕtvej drevnej hmoty. Priestory v tesnom kontakte s rizosférami drevín a kmeňové dutiny využíva *C. glareolus* ako zásobárne potraviny počas zimy (Mateček, 2012). Pre účely presunov na iné (vzdialené) miesta využíva *C. glareolus* špecificky trasované cesty pod ležiacimi kmeňmi (Olsewski, 1968), v zimnom období ich prepája s tunelmi v subniválnom priestore (Boundrup-Nielsen, Karlson, 1985). Niektoré populácie *C. glareolus* vytvárajú zásobárne potraviny a hniezda vysoko v korunách (Montgomery, 1979).

Podľa Hlôška (2006) preferencie *C. glareolus* k miestam s vyššou pokryvnosťou stromového poschodia so zapojeným podrastom reprezentujú vlhšie biotopy s vlhšou mikroklimou a súvislou vrstvou tlejúcej hrabanky, s dobre vyvinutým humusovým horizontom na povrchu. Vo fatranských dúbravách xerotermofilného rázu boli tieto miesta vlhkejšie a zatienenejšie so zostupujúcim bukom z vyšších polôh a hrabu vystupujúceho z nižších polôh kontaktovaných vodným tokom. Mateček (2012) zaznamenal v teplomilných dúbravách signifikantne významné pozitívne korelácie medzi fossoriálnou aktivitou *A. flavicollis* a *C. glareolus* na plôškach s dominantným bukom. Buk sa vyskytuje na miestach s vyššou hladinou spodných vôd, vyhýba sa presychavým stanovištiam.

Vo všeobecnosti však *A. flavicollis* preferuje staré porasty (Miklós, Žiak, 2002). Sezonálnu habitatovú preferenciu u *C. glareolus* nepozorovali Miklós, Žiak (2002), uvádzajú však v určitých obdobiach afinitu k určitým druhom drevín, ktorú vysvetľujú štruktúrnou zmenou mikrohabitatu, nie preferenciou druhu. Toto zistenie nie je možné s istotou potvrdiť. V jarabinových smrečinách je druhové zloženie drevinovej etáže pomerne chudobné a dominantný smrekový porast nepodlieha sezónnym štruktúrnym zmenám do takej miery ako opadavý les. Preferenciu hustého porastu drobnými cicavcami vysvetľuje Hansson (1979) ako stratégiu úniku pred predátormi, dostupnosťou nôr v rašelinovej alebo veľmi poréznej pôde a prítomnosťou hniezd v hustom podraste.



## Záver

V xerothermofilných dúbavách Malej Fatry boli zastúpené sylvikolné druhy drobných cicavcov (*Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*) so širokou toleranciou k podmienkam prostredia a s celoplošným rozšírením. V kyslomilných bučinách a jarabinovej smrečine bola zistená prítomnosť iba *A. flavicollis* a *C. glareolus*. Tieto sú diagnostické pre fytoceenózy s nízkou priemernou úživnosťou, avšak s charakteristickou ročnou sezonalitou.

V teplomilnej dúbave dosahoval *A. flavicollis* vysokú početnosť pravdepodobne synchronizovane so semenným rokom duba. Gradient početnosti *A. flavicollis* a *C. glareolus* v dúbavách naznačuje určité disproporcie vplyvom heterogenity mezohabitatu, na úrovni fytoceenóz definovaných južnou až juhozápadnou expozíciou, vo vyšších polohách kontaktovaných bučinami, v nižších jelšovými hrabinami. Výrazné agregované štruktúry disperzie na úrovni mezohabitatu sa pravdepodobne menia v závislosti na fázach populačného cyklu a produkčných limitoch prevažujúcich druhov listnatých stromov.

Potvrdili sme kompetičný model habitatovej selekcie, podľa ktorého *C. glareolus* odoláva tlaku, ak sú jedince rozptýlené vo väčšej miere než jedince konkurenčne dominantného, sympatrického *A. flavicollis*. Priestorovým rozdelením mikrohabitatu a časovou separáciou reprodukčných období zmiernujú druhy účinok kompetície zjavnej v gradačných rokoch.

Preferencie *A. flavicollis* k miestam s väčším zastúpením tráv, inak chudobného podrastu kyslomilnej bučiny, sú zrejmé počas kulminačných rokov za nárastu kompetície a postupnej zmeny orientácie *C. glareolus* na iné typy plôšok. V teplomilných dúbavách s bohatším podrastom tráv sa *C. glareolus* a *A. flavicollis* prejavujú odlišne a atribút pokryvnosti travinného podrastu koreluje negatívne v prípade oboch druhov. Výslnné trávnaté plôšky môže obsadzovať *A. flavicollis* v kulminačných rokoch. V jarabinovej smrečine, s výrazne odlišnou a redukovanou štruktúrou porastu s parkovým charakterom a skupinovite distribuovanými starými smrekmi, využíva *A. flavicollis* miesta s vyššou pokryvnosťou travinnej etáže. Oportunistický *C. glareolus* vykazuje väčšiu nezávislosť od tohto gradientu.

**PodĎakovanie:** Táto štúdia bola vytvorená s finančnou podporou vedeckej grantovej agentúry VEGA, grant č. 1/0080/23.

## Literatúra

Andrzejewski, R., Olszewski, J.: Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriologica* 1963, 7, p. 155 – 168.

Baláž, I.: Somatic characteristic and reproduction of common vole, *Microtus arvalis* (Mammalia: Rodentia) populations in Slovakia. *Biologia* 2010, 65, 6, Sect. Zoology, Bratislava, p. 1 – 8.

Boundrup-Nielsen, S., Karlsson, F.: Movements and spatial patterns in population of *Clethrionomys* species: The review. *Ann. Zool. Fennici* 22, 1985, p. 385 – 392.

Braak, C.J.F., Šmilauer, P.: CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Section On Permutation Methods, Microcomputer Power, USA, NY, Ithaca, 2002, 500 pp.

Brown, J.H.: Mechanisms of competitive exclusion between two species of chipmunks. *Ecology* 52, 1971, 305 – 311.

Bujalska, G., Grum, L.: Interaction between populations of bank vole (*C. glareolus*) and the yellow necked mouse (*A. flavicollis*). *Ann. Zool. Fennici* 45, 2008, 248 – 254.

Falkenberg, J.C., Clarke, J.A.: Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risk. *Journal Of Mammalogy* 79, 1998, p. 558 – 565.

Górecki, M.: Caloric values of the body in small rodents. *Prod. Terr. Esoc.* 3, Warszawa-Kraków, 1967, p. 15 – 321.

Hansson, L.: Small mammals in relation to environmental variables in three Swedish forest phases. *Studia Forestalta Svecica* 147, 1978, 47 pp.

Hansson, L.: Food as limiting factor for small rodent numbers: Test of two hypotheses. *Oecologia* 37, 1979, 297 – 314.

Hintze, J.L.: NCSS Quick start & Self help manual. Kaysville, Utah, 2005, 91 pp.

Hložka, L.: Vplyv antropického narušenia na štruktúru spoločenstiev mikromamálií. In: MRVA, M. (ed.): *Vlastivedný zborník Považia*, Považské múzeum v Žiline, Žilina, 2005, 22 s.

Hložka, L.: Distribúcia drobných cicavcov a variabilita mikrohabitátov v údolí Krivánskej rizne. *Vlastivedný zborník Považia* 23, 2006, 170 – 184.

Hložka, L.: Vplyv habitatových gradientov na štruktúru spoločenstiev drobných zemných cicavcov (Insectivora, Rodentia). Msc. [Dizertačná práca]. Depon in:

Ústav ekológie lesa SAV vo Zvolene, Zvolen, 2009, 87 s.

Korpimäki, E., Norrdahl, K., Klemola, T., Pettersen, T., Stenseth, N.C.: Dynamic effects of predators on cyclic voles: Field experimentation and model extrapolation. *Proceedings: Biological Sciences* 2002, 269, p. 991 – 997.

Krebs, C.J.: Population dynamics of large and small mammals: Graeme Caughley's grand vision. *Wildlife research* 2009a, 36, p. 1 – 7.

Krebs, C.J.: *Ecological methodology*. 2nd ed., Version 7.0. University of British Columbia, Menlo Park, Benjamin/Cummings, 2009b, 620 pp.

Kučera, P.: Vegetačný stupeň smrečín v Západných Karpatoch: Rozšírenie a spoločenstvá. Spis so zvláštnym zreteľom na pohorie Veľká Fatra. *Botanická záhrada Univerzity Komenského v Blatnici*, 2012, 342 s.

Lin, L.K., Shiraishi, S.: Home range and microhabitat utilization in the formosan wood mouse (*Apodemus semotus*). *Journal of the Faculty of Agriculture Kyushu University* 1992, 37, 1, p. 13 – 27.

Mateček, A.: Vplyv vybraných ekologických faktorov na ekológiu silvikolných hlodavcov. Msc. [Diplomová práca] Depon In: Univerzita Konštantína Filozofa, Fakulta Prírodných Vied, Nitra, 2012, 100 s.

Miklós, P., Žiak, D.: Microhabitat selection by three small mammal species in oakelm forest. *Folia Zoologica* 2002, 51, 4, p. 275 – 288.

Mohammadi, S.: Microhabitat Selection by Small Mammals. *Advances in Biological Research* 2010, 4, 5, p. 283 – 287.

Montgomery, W.I.: Seasonal variation in numbers of *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis* and *Clethrionomys glareolus*. *J. Zool., Lond.* 1979, 188, p. 183 – 186.

Myers, J.H. 1993: Population outbreaks in forest Lepidoptera. *American Scientist*, 1993, 81, p. 240 – 251.

Niethammer, J., Krapp, F.: *Handbuch der Säugetiere Europas*, 1, Akademische Gesellschaft Wiesbaden, 1978, 309 pp.

Olszewski, J.L.: Role of up-rooted trees in the movement of rodents in forest. *Oikos* 1968, 19, p. 99 – 104.

Orians, G.H.: Behavior and community structure. *Etologia* 2000, 8, p. 43 – 51.

Pachinger, K.: Zloženie a produktivita spoločenstiev mikromamálií v dvoch typoch lesa s rozličným stupňom ovplyvnenia človeka. *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae, Zoologia* 1984, 27, p. 57 – 70.

Pelikán, J.: Quadrat size and density estimates of small mammals. *Zoologické listy* 1971, 20, p. 139 – 152.

Pelikán, J.: K ujednocení odchytového kvadrátu a linie pro zjišťování populační hustoty drobných savců v lesích. *Lynx* 1975, 17, p. 58 – 71.

Pucek, Z., Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Pucek, M.: Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Bialowieza National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriologica* 1993, 38, p. 199 – 232.

Stenseth, N.C., Saitoh, T.: So, what do we know and what do we need to know more about the population ecology of the vole *Clethrionomys rufocanus* ? *Researches on Population Ecology* 1998, 40, p. 153 – 158.

Suchomel, J., Krojerová-Prokešová, J., Heroldová, M., Purchart, L., Barančková, M., Homolka, M.: Habitat preferences of small terrestrial mammals in the mountain forest clearings. *Beskydy* 2009, 2, 2, p. 195 – 200.

Tkadlec, E.: Populační ekologie: Struktura, růst a dynamika populací. Vydavatelstvo univerzity Palackého v Olomouci, Olomouc, 2008, 400 pp.

Tregenza, T.: Building on the ideal free distribution. *Advances in Ecological Research* 1995, 26, p. 253 – 302.

Wójcik J. M., Wolk K.: The daily activity rhythm of two competitive rodents: *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Acta Theriologica* 1985, 30, p. 241 – 258.

Zejda, J.: The small mammal community of a lowland forest. *Acta Scientiarum Naturalium* 1976, 10, p. 1 – 39.