Acta Carp. Occ., 16: 1–11, 2025 | ISSN 2787-9976 (On-line) | Received: 9. 1. 2025 | Accepted: 18. 2. 2025

# Distribúcia dier a fossoriálna aktivita lesných hlodavcov v lesnom poraste typu *Quercetalia pubescentis* v Malej Fatre

## *Burrow Distribution and Fossorial Activity of Forest Rodents in a* Quercetalia pubescentis *Forest Stand in Malá Fatra Mts.*

**Andrej Mateček[1], Ladislav Hlôška[2] & Ivan Baláž[3]**

[1]*Planky 2789/88, SK-841 06 Bratislava – Záhorská Bystrica, Slovenská republika*
[2]*Partizánov 40/196, SK-038 51 Turčianska Štiavnička, Slovenská republika*
[3]*Katedra ekológie a environmentalistiky, Fakulta prírodných vied a informatiky, Univerzita Konštantína Filozofa v Nitre, Tr. A. Hlinku 1, SK-949 01 Nitra, Slovenská republika; e-mail: ibalaz@msnet.ukf.sk*

**Keywords:** bank vole, spatial activity, xerothermophilous oak forest, yellow-necked mouse
**Klíčová slova:** hrdziak lesný, priestorová aktivita, ryšavka žltohrdlá, xerotermofilný dubový les

## ABSTRACT

Populations of forest rodents change their structure and density depending on environmental conditions, causing variations in their fossorial activity and burrow distribution. Research conducted over two years focused on forest rodent species, *Apodemus flavicollis* and *Myodes glareolus*. A correlation was recorded between rodent clustering and the aggregation of burrow openings in systems located in plots with a significantly higher representation of European beech (*Fagus sylvatica*). Plots with scattered oaks (*Quercus* spp.) were intensively used by forest rodents. This tree species provides numerous cavities widely used for creating storage sites by small mammals. The activity of small terrestrial mammals was assessed based on fossorial activity. The highest number of clustered openings was recorded in the late summer period.

## ABSTRAKT

Populácie lesných hlodavcov menia svoju štruktúru a denzitu v závislosti od podmienok prostredia, čo spôsobuje zmeny ich fossoriálnej aktivity a distribúcie nôr. Výskum realizovaný počas dvoch rokov bol zameraný na lesné druhy hlodavcov, *Apodemus flavicollis* a *Clethrionomys glareolus*. Zaznamenaná bola korelácia v zhlukovaní hlodavcov a agregácii otvorov v systémoch situovaných na plôškach so signifikantne vyšším zastúpením buka lesného (*Fagus sylvatica*). Plôšky s vtrúseným dubom (*Quercus* spp.) boli intenzívne využívané lesnými hlodavcami. Táto drevina poskytuje množstvo dutín hojne využívaných pre vytváranie zásobární drobných cicavcov. Aktivitu drobných zemných cicavcov posudzujeme na základe fossoriálnej činnosti. Najvyšší počet otvorov sústredených v zhlukoch sme zaznamenali v neskoro letnom období.

## ÚVOD

Sezónne a medziročné varírovanie početnosti populácií ryšavky žltohrdlej *Apodemus flavicollis* (Melichor 1834) a hrdziaka lesného *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780) v Európe sledovali viacerí autori (Kalela 1962; Hansson & Henttonen 1985; Norrdahl 1995; Jędrzejewski & Jędrzejewska 1996; Solonen 2006; Wereszczyńska et al. 2007). Niektoré populácie vykazujú acyklické populačné výkyvy obvykle korelované kvalitou (Holišová 1971; Hansson 1987), dostupnosťou a početnosťou potravných zdrojov (Jensen 1982, 1985; Turchin & Batzli 2001). Rýchly populačný rast asociovaný fossoriálnym správaním a využívaním podzemného priestoru sa môže významne spolupodieľať na architektúre krajiny (Andersen & Cooper 2000; Wijnhoven 2007), premiešavaní a transporte živín v pôdnom horizonte (Grinnell 1923; Hole 1981; Clark et al. 2005).

Ďalej sa podieľa na zvýšených koncentráciách, mobilite a mineralizácii dusíka v pôde (Sirotnak & Huntly 2000; Jorgensen 2002), strate alebo zvýšení aeračného statusu pôd (Bekker 2003), intercepcií a infiltrácií vôd do pôdneho profilu (Cassidy 2002), na intenzite kumulácie exkrécií odpadu a materiálu z hniezd a zásobární potravy. Uvedené vplýva na úrodnosť pôd (Woodmansee 1978). Laundre & Reynolds (1993) sledovali efekt kvality pôd na geometriu nôr budovaných piatimi semifosoriálnymi druhmi. Údaje o závislosti odlišných štruktúr nôr na početnosti inhabitujúcich populácií dokladujú Mankin & Getz (1994).

Mnohé výskumy dokazujú tesné vzťahy medzi distribúciou, abundanciou drobných cicavcov a štruktúrou habitatu na dvoch základných úrovniach, krajinnej – makrohabitat a stanovištnej – mikrohabitat (Hlôška 2009). Mikrohabitat je reprezentovaný dôležitými dynamickými faktormi, ako sú zásobárne potravy a norové systémy, v ktorých semifossoriálne hlodavce budujú hniezda a privádzajú mláďatá (Mackin-Rogalska et al. 1986; Miklós & Žiak 2002). Norové systémy zmierňujú účinok predácie a extrémnych podmienok prostredia, tým priamo vplývajú na domovský okrsok (Boundrup-Nielsen 1985; Brugger & Nentwig 2010). Kritickým obdobím pre prežívanie drobných terestrických hlodavcov je zimné obdobie s nízkymi teplotami a chýbajúcou snehovou pokrývkou, kedy jedinci využívajú k prežitiu iba terénne mikrodepresie a ostrovčeky vegetácie, kde sa drží sneh tlmiaci teplotné extrémy (Pruit 1957; Vlasák 1986). Príčinou vysokej zimnej mortality môže byť znížené množstvo vhodných úkrytov (Vlasák 1986).

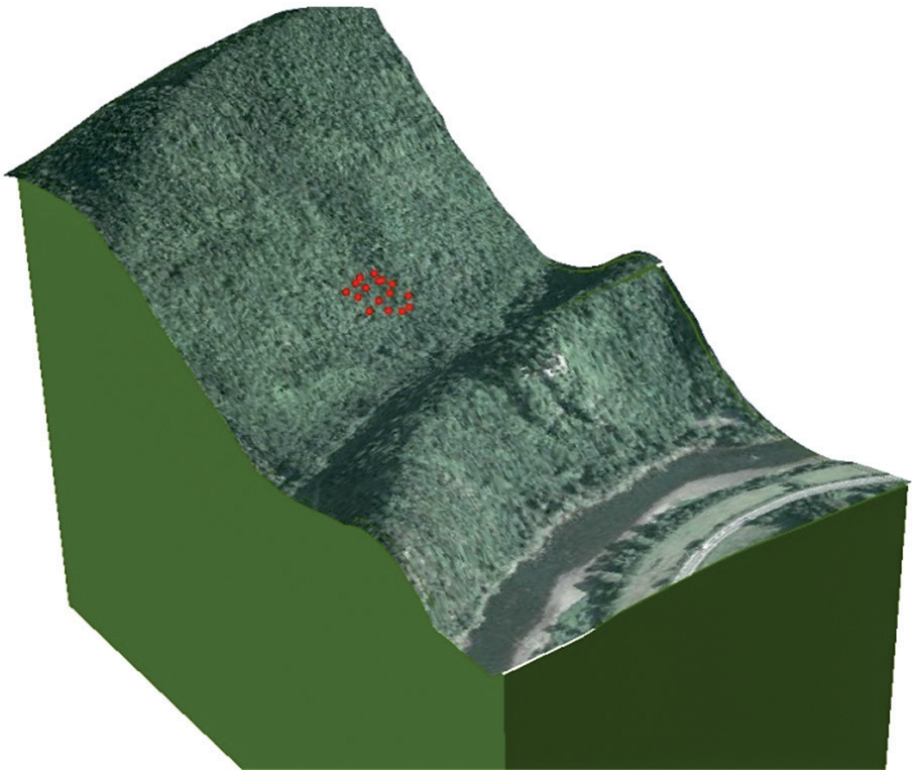
Pre semifossoriálne cicavce sú čerstvé výhraby pri vstupoch do nôr dôkazom ich prítomnosti (Lord et al. 1970; Schmutz & Hungle 1989) a počet nôr je ideálnym údajom k relatívne presnému odhadu populačnej denzity (Hubbs & Karels 2000), početnosť nôr však nedokáže reflektovať mierne fluktuácie v populáciách (Van Horneetet et al. 1997). Gervais et al. (2010) uvádzajú celoročné zachovanie niektorých nôr na trvalých lúčnych ekosystémoch po náhlom zimnom populačnom páde hrabošov.

Cieľom príspevku je analyzovať dynamiku zmien distribúcií jedincov a nôr populácií lesných hlodavcov v súvislosti s fossoriálnou aktivitou a preferenciou optimálneho prostredia (mikrohabitatu a mezohabitatu).

## POPIS ÚZEMIA A METODIKA

### Skúmané územie

Skúmané územie (Obr. 1) je situované na juhovýchodne exponovanom svahu spodnej časti doliny Hradské (N49° 10' 46.9" E18° 53' 23.4"), v správnej pôsobnosti Národného parku Malá Fatra. Fytocenologicky zaraďujeme tieto porasty do 6. skupiny „teplomilné a suchomilné zmiešané dubové lesy" rádu *Quercetalia pubescentis* (Zlatník 1959, 1970), v skúmanej lokalite považované za reliktné. Vegetácia je združená v prirodzených lesných porastoch obmedzených na plytké údolné ryhy s južnou a juhozápadnou expozíciou s priemerným sklonom svahov 35° až 40° na relatívne hlbších, ale minerálne chudobných, degradovaných pôdach na vyslovene acídnom podklade. Fyziognomicky veľmi chudobné, presychavé biotopy riedko-trávnatého charakteru s prevahou druhov *Luzula nemorosa*, *Hieracium mu-*



Obr. 1: Situácia skúmanej lokality v doline Hradské (Malá Fatra).
*Fig. 1: Situation of the study site in the Hradská Valley (Malá Fatra).*

Obr. 2: Dubový les *Quercetalia pubescentis.*
*Fig. 2: Oak forest of the* Quercetalia pubescentis.

*rorum*, *Melampyrum pratense*, *Melampyrum nemorosum*, *Vaccinium myrtillus*. Drevinná etáž je zastúpená *Quercus petraea*, *Quercus robur*, ich krížencami *Quercus × rosacea*, žľabmi zostupoval *Fagus sylvatica*, sekundárne nalietnutá boli *Pinus nigra* a *Betula pendula* (Obr. 2). Oligotrofné pôdne subtypy, kambizem podzolová so sprievodnými podzolmi kambizemnými a rankrami vzniknutými zo zvetralín kyslých hornín (Obr. 3), v kombinácii s presýchavosťou stanovíšť tvorenou pravdepodobne zrážkovým tieňom (Zlatník 1970), prispeli k odolnosti skúmaných nôr, ktoré tak obvykle mohli dlhšie odolávať vplyvom okolia.

Hrab obyčajný (*Carpinus betulus*) sa vyskytoval v spodných častiach údolia ako podstatná zložka spoločenstiev determinujúcich prítomnosť vodného toku (Hradský potok) a kontaktujúcich spodnú hranicu výskumného kvadrátu tvorenú líniou „A“ a stacionármi 1 až 6. Prihliadajúc na homogenitu fytocenóz bol výskumný kvadrát situovaný tak, že horný okraj tvorený líniou „F“ (stacionáre 1 až 6), tvoril pomyselnú hranicu, na ktorej dochádzalo k plynulým zmenám druhovej skladby spoločenstiev (ekoton) s rastúcou dominanciou buka lesného (*F. sylvatica*). Pravou stranou výskumného kvadrátu, na úrovni stacionárov A1 až D3, viedol súvislý žľab s hĺbkou približne 200 cm, ktorý mal svoj spodný koniec situovaný na úrovni vodného toku (Hradský potok) a svojou hornou časťou sa pozvoľne strácal na línii D medzi 1. a 3. stacionárom (chytacím bodom).

**Vzorkovací dizajn**

Živolovné pasce typu Chmela, exponované počas 3 dní a 3 nocí pri 3 denných kontrolách (e.g. Hlôška 2009), boli pravidelne rozmiestnené v štandardizovanej matici 75 × 75 m s 36 chytacími bodmi (Pelikán 1971), pričom jedince vnadené zmesou mletých vlašských orechov, sardelovej pasty a slnečnicového oleja kombinovanou s ovsenými vločkami, kuklami dvojkrídlovcov a sušenými kôrovcami (*Niphargus*). Jedince boli po odchytení a označení ušnice mosadznou značkou s identifikačným

Obr. 3: Pedologická sonda, úrodný pôdny horizont s hrúbkou 10 cm.
*Fig. 3: Pedological probe, fertile soil layer with a thickness of 10 cm.*

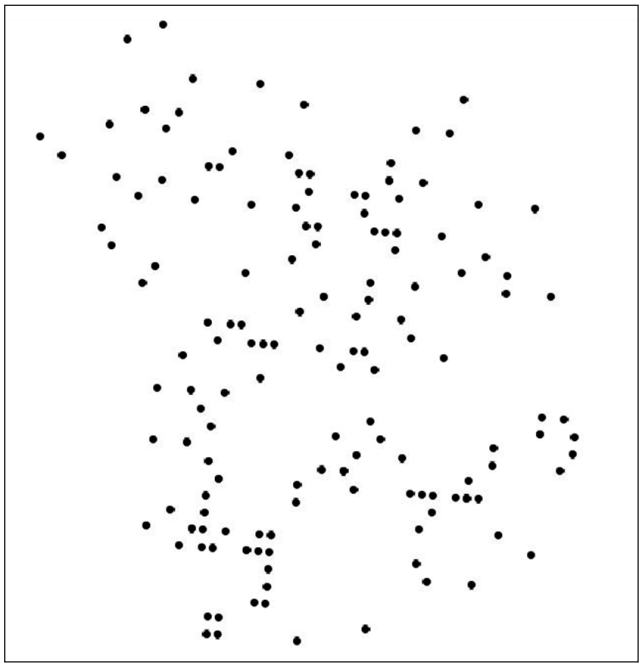
kódom spätne vypustené s predpokladom opätovného odchytu (e.g. Miklós & Žiak 2002).

Zo zisťovaných morfologických a demografických údajov bola pre účel tejto práce použitá len druhová príslušnosť, abundancia a veková kategória. V letnom období 2010 bolo odchytených a označených 33 (56 n.ha$^{-1}$) jedincov *A. flavicollis*, *C. glareolus* vo vzorke absentoval. V jesennom období bolo odchytených 19 (53 n.ha$^{-1}$) jedincov *A. flavicollis,* z toho 6 opätovne, *C. glareolus* bol zastúpený 2 jedincami. Uvedené naznačuje podiel usadlých rezidentov, resp. mieru migrácie cez plochu zodpovedajúcu fáze populačného cyklu.

Pomer pohlavne aktívnych samcov a samíc *A. flavicollis* na ploche v prvom roku bol 30:26, v prípade *C. glareolus* bol 0:6, pri 2 odchytových sériách v júli a septembri. V nasledujúcom roku bola pohlavná štruktúra v prospech samcov, v prípade *A. flavicollis* v pomere 3:8 a v prípade *C. glareolus* v pomere 4:6 pri 3 odchytových sériách v júni, auguste a októbri.

### Mapovanie, fixácia a systém triedenia nôr a ich zhlukov

V prvej terénnej etape sme sa pokúsili o obsiahnutie čo najväčšej vzorky nôr sčítaním ich otvorov v rozsahu výskumného kvadrátu. Nižšia pokryvnosť a hustota bylinného poschodia na exponovanom svahu umožňovala pomerne spoľahlivú (makroskopickú) vizuálnu identifikáciu nôr, keďže v takýchto podmienkach obvykle neboli prekryté opadom z listnatých drevín. Plocha a nadmorská výška otvorov bola zameraná GPS zariadením GARMIN s presnosťou na 1,5 m (Obr. 4). Otvory boli separované do dvoch skupín z hľadiska ich predpokladanej konektivity pod povrchom alebo komunikácie medzi jednotlivými otvormi na povrchu. Priechodnosť nory bola determinovaná merateľnosťou jej hĺbky, lokalizovaním druhého výstupu a podľa možností prehliadnutá endoskopom (FVE 150) s dĺžkou 1,5 m. Kritériom pre zaradenie nôr do kategórie zhluky, resp. komplexy (S), bol počet otvorov (viac ako 1) a vzdialenosť medzi jednotlivými otvormi (max. 1,5 m). Zjednodušenie vzorkovacieho dizajnu sme dosiahli randomizovanou selekciou 50 zhlukov nôr (S) a 50 neprepojených výhrabov (N). Takto zmenšená vzorka bola počas sezóny 2010 monitorovaná 2 razy (september, november), 3 razy v roku 2011 (február, jún/júl, október). Počas prvej výskumnej série (september 2010) boli registrované relatívne statické premenné s fixným charakterom. Rozlišovali sme využívanie dominantných terénnych depresií alebo dutín hlodavcami pri budovaní a situovaní nôr a tieto sme kategorizovali v rozsahu zostrojenej škály v poradí: umiestnenie pod balvanom (1), v pňoch a rizosférach (2), na holej pôde (3), v kmeňoch (4) a ich kombinácie. Aktivitu drobných zemných cicavcov, súvisiacu s hĺbením nôr a ich systémov, sme nepriamo vyjadrili kvantifikovaním dôsledkov norovej činnosti, t.j. počtom otvorov v závislosti na sezóne (PNor), počtom otvorov,



Obr. 4: Počiatočná distribúcia celej (základnej) množiny nôr a ich systémov (n = 226) zložený z jednotlivých otvorov (n = 631) usporiadaných do zhlukov (n = 132) a samostatných otvorov, výhrabov alebo antipredačných ukrytov (n = 95) v priestore o rozlohe 75 × 75 m bol pomocou GPS súradníc zameraný ich približný stred s presnosťou 1,5 m, grafické zobrazenie v prostredí QGIS.
*Fig. 4: The initial distribution of the entire (basic) set of burrows and their systems (n = 226), consisting of individual holes (n = 631) arranged into clusters (n = 132) and isolated holes, excavations, or anti-predatory shelters (n = 95) in an area of 75 × 75 m was mapped using GPS coordinates, with an accuracy of 1.5 m, and graphical representation in the QGIS environment.*

ktorých hĺbka sa zväčšovala, prípadne sa stali priechodnými vzhľadom na otvorenosť ich dna (POtvD).

### Štatistická analýza dát

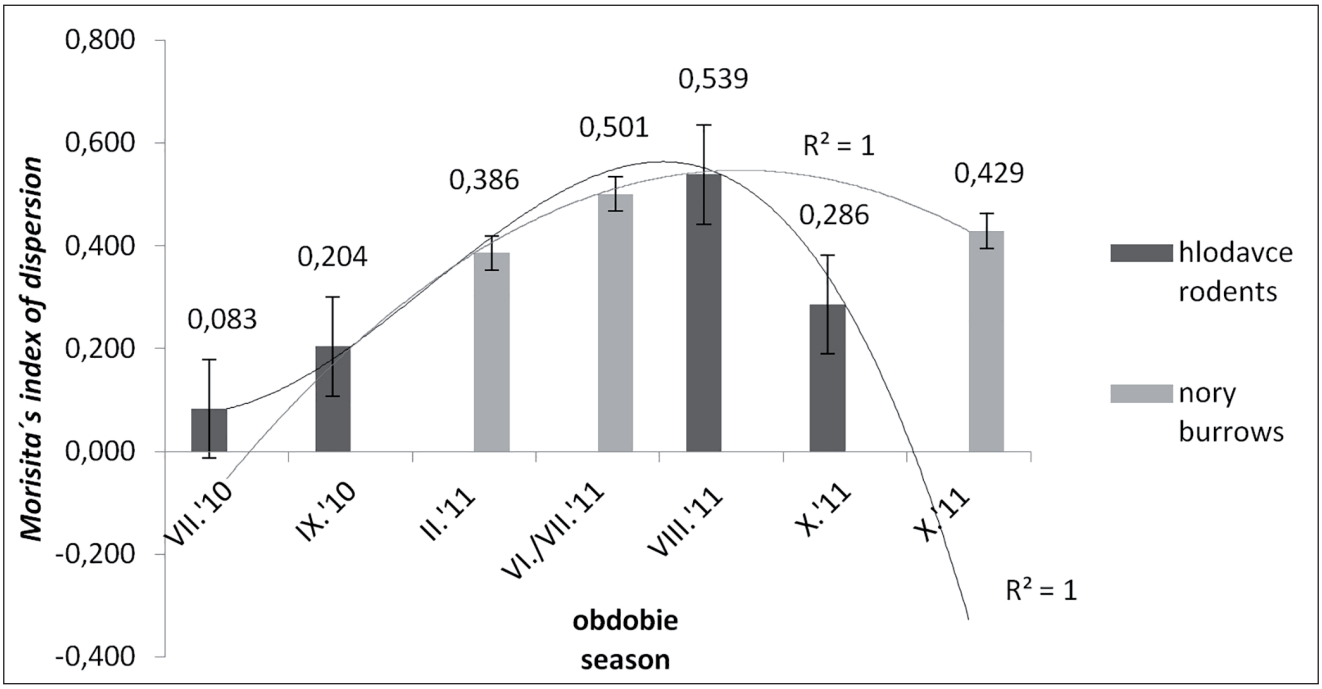
Základné vlastnosti matice habitatových premenných boli vyjadrené pomocou deskriptívnej štatistiky v prostredí programu NCSS. Dynamika preferencií hlodavcov k prostrediu fossoriálneho charakteru bola testovaná pomocou *ONE WAY ANOVA, Kruskal - Wallis test* softvérom *NCSS 2004* (Hintze 2001). Kvadrátová denzita *A. flavicollis* bola stanovená metódou odhadu Poissonovej distribúcie (*Poisson's index*) a prepočítaná na 1 ha. Vzájomné porovnania environmentálnych atribútov prostredia lesného žľabu (odvodňovací) s jeho okolím pre preferencie mikrohabitatu boli uskutočnené logistickou regresiou v programe *NCSS 2004* (Hintze 2001). Disperzia nôr a disperzia hlodavcov v časopriestore boli testované v *Programs for Ecological Methodology 2nd ed. Version 7.0* (Krebs 2009) s použitím *Morisita's index of dispersion* (SM $I_p$) (Morisita 1959, 1962), *Morisita's standardized index of dispersion* (Smith-Gill 1975), kvôli svojej nezávislosti od hustoty populácie a veľkosti vzorky Myers (1978).

## VÝSLEDKY

V priebehu výskumu bolo odchytených 72 jedincov *A. flavicollis* a 58 jedincov *C. glareolus*. Výskumná sezóna 2010 bola zastúpená dvoma odchytovými sériami v letnom (*aestival*) aspekte v júli 2010 s najvyššou denzitou *A. flavicollis* 56 n.ha$^{-1}$ a hektárovou biomasou 1619,46 g, *C. glareolus* vo vzorke absentoval. V jesennom (*autumnal*) aspekte v septembri 2010 hodnoty denzity *A. flavicollis* poklesli na 53 n.ha$^{-1}$ a hektárovej biomasy na 1573,471 g., *C. glareolus* bol zastúpený len 2 jedincami. V sezóne 2011 zastúpenej letným (*aestival*) aspektom v júni 2011, *A. flavicollis* vo vzorke absentoval, *C. glareolus* bol zastúpený jedným jedincom. V neskoro letnom aspekte (*serotinal*) v auguste 2011, bola stanovená denzita *A. flavicollis* na 10 n.ha$^{-1}$ a biomasa 346,61 g.ha$^{-1}$, *C. glareolus* bol zastúpený 5 jedincami vo vzorke. V jesennom aspekte (*autumnal*) bola v októbri 2011 potvrdená prezencia *A. flavicollis*, *C. glareolus* absentoval.

### Korelácie distribúcie lesných hlodavcov, nôr a ich systémov

Rozmiestnenie nôr v septembri 2010 vykazovalo zvýšený stupeň homogenity (SM $I_p$ = - 0,359, SM $I_p$< 0, df = 3, $\chi^2$ = 1), ktorý mohol vzniknúť kategorizáciou vzorky nôr v zastúpení jednotlivých výhrabov s rovnakým počtom ako zhlukov (n = 50). V nasledujúcej sérii (február 2011), hodnoty disperzie ukazujú posun smerom ku kumulatívnemu usporiadaniu (SM $I_p$ = 0,386, SM $I_p$< 0, df = 35, $\chi^2$= 49,065). V júli 2010 naznačovala distribúcia hlodavcov náhodný typ rozmiestnenia indivíduí v priestore (SM $I_p$ = 0,083, SM $I_p$ = 0, df = 35, $\chi^2$= 38,029). V septembri 2010 bol v zhlukovaní hlodavcov (n = 21) zaznamenaný medzimesačný nárast (SM $I_p$ = 0,204, SM $I_p$> 0, df = 35, $\chi^2$= 42,429), ktorý pozitívne koreloval s rastúcim gradientom agregácie jednotlivých otvorov v zhlukoch vo februári 2011 (SM $I_p$= 0.386, SM $I_p$> 0, df = 35, $\chi^2$= 49,065). Signifikantne zhlukovité usporiadanie bolo zaznamenané v letnom aspekte (*aestival*) v júni 2011 (SM $I_p$= 0,501, SM Ip = 0,5, df = 36, $\chi^2$= 59,416), zhodne s kumuláciou hlodavcov v auguste 2011 (SM $I_p$ = 0,539, SM $I_p$ = 0,5, df = 35, $\chi^2$= 76,4). V októbri 2011 bol pozorovaný nápadný pokles v zhlukovaní hlodavcov smerom




Obr. 5: Vývoj usporiadania nôr a hlodavcov v časopriestore.
*Fig. 5: The development of burrow and rodent distribution in space and time.*

k náhodnej disperzii (SM $I_p$ = 0,286, SM $I_p$> 0, df = 35, $\chi^2$= 45,4), ktorý koreluje s miernym poklesom smerom k náhodnej disperzií nôr v zhlukoch (SM $I_p$= 0,428, SM *I*p < 0, df = 35, $\chi^2$= 50,613, Obr. 5).

Interval distribučnej škály: kumulatívne skupiny SM $I_p$> 0; náhodné rozmiestnenie SM $I_p$ = 0; uniformné, homogénne rozmiestnenie SM $I_p$< 0 (Smith–Gill 1975 in Krebs 2009) s rozpätím -1,0 do +1,0 a s 95 % konfidenčnými limitmi na úrovni +0,5 a -0,5 (Chen et al. 1989).

## Využívanie nôr a sezónna fossoriálna aktivita lesných hlodavcov

Početnosť otvorov v zhlukoch (S) dosahovala v septembri 2010 hodnotu 226 pri 50 zhlukoch a priemernom počte 4,52 otvoru na zhluk. Samostatných výhrabov (N) bolo zameraných 50. V októbri 2010 sme zaznamenali 49 zhlukov (S) pri 226 otvoroch s priemerným počtom otvorov na zhluk 4,612. Súčasne sme zistili rozšírenie 7 samostatných výhrabov (N) s 22 otvormi pri priemernom počte 3,142 otvoru na zhluk. Vo februári 2011 sme napočítali 41 zhlukov (S) pri 155 otvoroch s priemerným počtom 3,78 otvoru na zhluk. V tomto období došlo rovnako k rozširovaniu v prípade 18 samostatných výhrabov (SN) so 63 otvormi, s priemerným počtom 3,5 otvoru na zhluk. Na prelome jún/júl 2011 sme zaznamenali úbytok v počte zhlukov nôr (S) 39 pri súčasnom miernom poklese počtu otvorov na 152, s priemerným počtom otvorov na zhluk 3,897. Rovnako sme zaznamenali zníženie počtu samostatných výhrabov (N) na 21, pri náraste novovzniknutých zhlukov (SN) 26 a náraste počtu otvorov v týchto zhlukoch na 71. V prípade 3 zhlukov došlo k redukcii počtu otvorov na 1 (NS). V októbri 2011 bol zaznamenaný nárast v počte zhlukov (S) na 41 pri 174 otvoroch, s priemerom 4,243 otvoru na zhluk. Počet samostatných výhrabov (N) klesol na 18 za vzniku nových zhlukov (SN) s celkovým počtom 31, so 106 otvormi a priemerným počtom 3,419 nory v zhluku (Tab. 1). Počet zhlukov v sledovanom období klesal (z 50 na 18), zaznamenali sme tiež pokles počtu otvorov v zhlukoch (z 226 na 174). Ukazuje sa, že fossoriálna aktivita lesných hlodavcov sa počas roka mení, najvyššia bola zistená v neskoro letnom období.

## Habitatová selekcia a distribúcia zhlukov nôr drobných cicavcov

Použitím logistickej regresie sme zisťovali rozdiely v preferencii druhovej skladby drevinovej etáže vo vzťahu k fossoriálnej aktivite hlodavcov. Na plôškach s relatívne vyrovnanou vodnou bilanciou (e. g. prostredie žľabov) bolo štatisticky vysoko významné (SD = 0,070, p = 0,001, ROC = 88,7%) využívanie a fossoriálna činnosť v priestoroch rizosfér a pňov (Typ1) duba a jeho krížencov (*Quercus* sp.), korelované počtom otvorov v zhlukoch. Počet otvorov nôr bol významne vyšší v ri-

Tabuľka 1: Dynamika vzniku nôr a ich zhlukov.
*Table 1: The dynamics of burrow formation and their cluster.*

| | IX.'10 | | | XI.'10 | | | II.'11 | | | VI./VII.'11 | | | X.'11 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | n | n1 | $\bar{x}$ | n | n1 | $\bar{x}$ | n | n1 | $\bar{x}$ | n | n1 | $\bar{x}$ | n | n1 | $\bar{x}$ |
| **S** | 50 | 226 | 4,52 | 49 | 226 | 4,612 | 41 | 155 | 3,78 | 39 | 152 | 3,897 | 41 | 174 | 4,243 |
| **N** | 50 | 50 | 1 | 43 | 43 | 1 | 29 | 29 | 1 | 21 | 21 | 1 | 18 | 18 | 1 |
| **SN** | 0 | 0 | 0 | 7 | 22 | 3,142 | 18 | 63 | 3,5 | 26 | 71 | 2,73 | 31 | 106 | 3,419 |
| **NS** | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 5 | 1 | 3 | 3 | 1 | 3 | 3 | 1 |
| **Σ** | 100 | 276 | 5,52 | 98 | 290 | 2,959 | 93 | 252 | 2,709 | 89 | 247 | 2,775 | 93 | 301 | 3,236 |

n – počet zhlukov; nl – počet otvorov v zhlukoch; $\bar{x}$ – priemerný počet otvorov v zhluku; S – zhluky; N – jednotlivé výhraby; SN – v minulosti jednotlivé výhraby, aktuálne zhluky; NS – v minulosti zhluky, aktuálne jednotlivé nory
*n – number of clusters; nl – number of openings in the clusters; $\bar{x}$ – average number of openings per cluster; S – clusters; N – individual burrows; SN – in the past individual burrows, currently clusters; NS – in the past clusters, currently individual burrows*

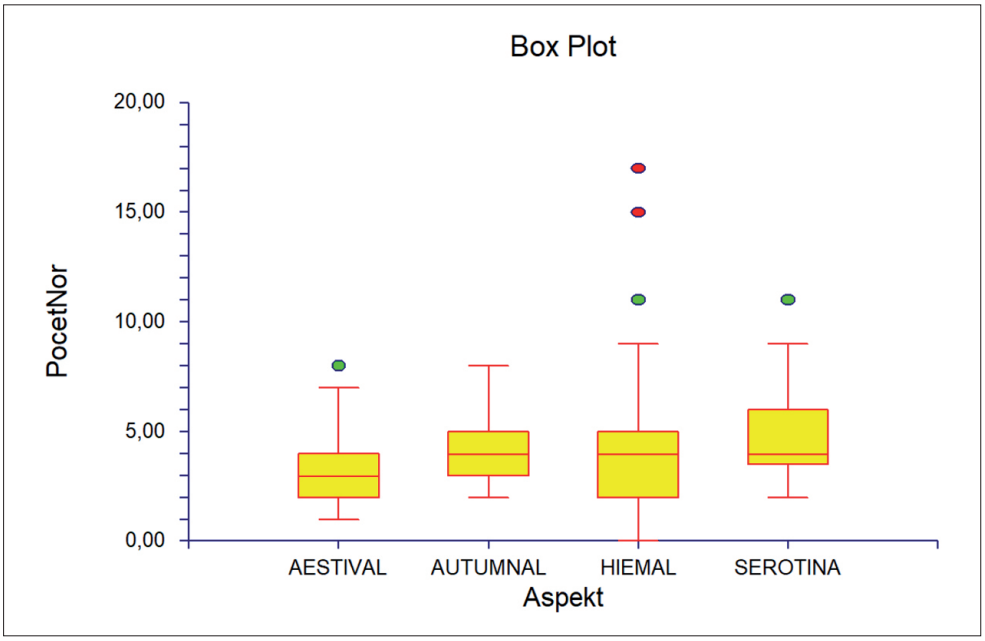
zosférach a pňoch s dominanciou duba. Prítomnosť pňov a koreňových dutín duba (Typ1) bola štatisticky významná pre výskyt nôr so zvyškami potravy (SD = 0,173, p = 0.042, ROC = 64,7%) a naznačovala preferenciu týchto miest pre vytváranie zimných zásob. Prítomnosť pňov indikovala nory so zvyškami potravy. V prostredí žľabového koryta, a ani na jeho okrajoch, nebolo potvrdené väčšie zastúpenie sutí pre tvorbu nôr a ich prítomnosť nebola štatisticky významná ani v prípade tesného kontaktu s habitusom duba (*Quercus* sp.). Pre nory budované v substráte (Typ2) bez využitia danosti terénnych depresií, skál, vývratov, pňov alebo dutín bola početnosť otvorov v zhlukoch signifikantná s dominanciou buka (*Fagus* sp.) v stromovej etáži resp. ako najbližšej dreviny (SD = 0,378, p < 0,001, ROC = 86,4%). Zvýšená početnosť nôr na holej zemi bola podmienená prítomnosťou buka (*Fagus sylvatica*). Prítomnosť duba (*Quercus* sp.) a brezy (*Betula* sp.) nebola štatisticky významná pre nory situované na holej pôde (Typ2).

### Využívanie nôr a sezónna fossoriálna aktivita lesných hlodavcov

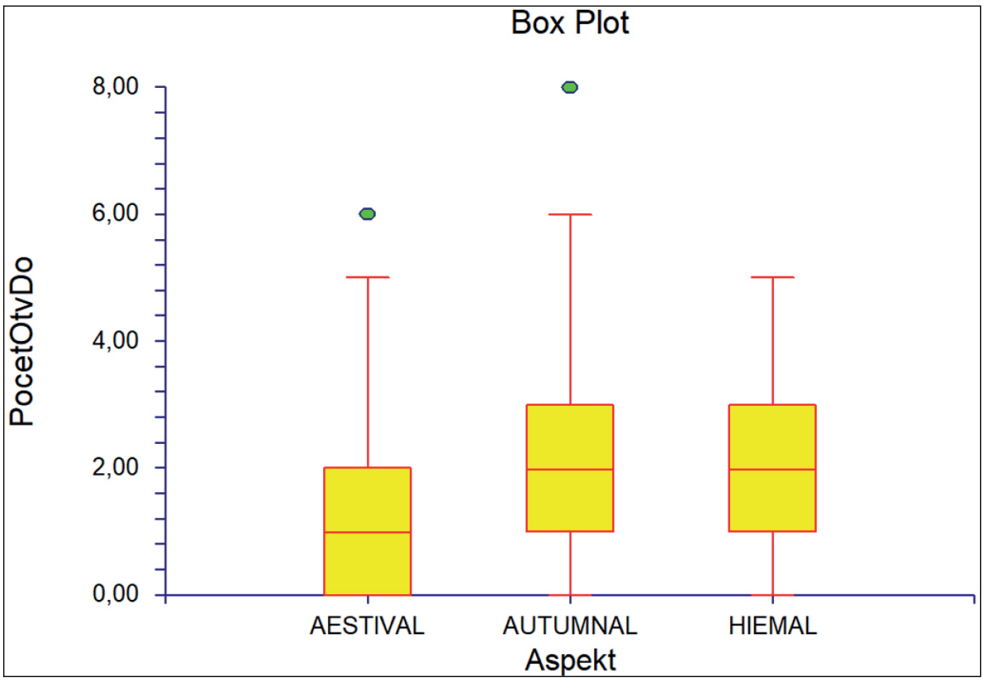
Nory s otvoreným dnom mali charakter priechodných tunelov s rozdielnym parametrom hĺbky. Norová činnosť drobných zemných cicavcov bola tak nepriamo vyjadrená pomocou viacerých koeficientov priemerných hodnôt. Počet otvorov bol testovaný na zhlukoch nôr (S, SN). Najvyšší počet otvorov sústredených v zhlukoch bol zistený v neskoro letnom aspekte (*serotinal*, Obr. 6, 7).

## DISKUSIA

Fossoriálnu aktivitu sme sledovali u dvoch typických lesných hlodavcov (*A. flavicollis, C. glareolus*), ktorí dominovali v synúziách drobných zemných cicavcov teplomilných dubín. Počas výskumu drobných zemných cicavcov v dubovom lese Malej Fatry mal v odchytoch väčšie zastúpenie druh *A. flavicollis*, najmä v neskoro letnom období. *C. glareolus* bol chytaný takmer výlučne v letnom období, ale v oveľa menšom počte ako *A. flavicollis*. Uvedené mohlo byť spôsobené nízkou pokryvnosťou bylinného podrastu v lesnom ekosystéme, nakoľko *C. glareolus* vyžaduje súvislejšiu bylinnú etáž. Vo všeobecnosti nízke denzity mikromamálií mohli byť spôsobené suboptimálnou trofickou bázou fytocenózy *Quercetalia pubescentis* v Malej Fatre. Baláž et al. (2008) uvádzajú z prostredia teplomilných dubín, okrem druhov *A. flavicollis* a *C. glareolus*, aj prítomnosť *Apodemus uralensis*, *Apodemus sylvaticus, Microtus arvalis* a tiež insektivórnych taxónov. Piskorovité hmyzožravce (Eulipotyphla), napriek vnadeniu kombinovaným atraktantom, vo vzorkách absentovali. Fázu typickej 6-ročnej periodicity gradačného cyklu malofatranských populácií *A. flavicollis* a *C. glareolus* (Hlôška 2005) nebolo možné s istotou potvrdiť a odlíšiť tak extrémne nízke hladiny vrcholov denzít od medziročných oscilačných pádov populácií. Fossoriálna aktivita vyjadrená nárastom počtu otvorov v zhlukoch bola signifikantná v miestach, kde prevládal buk (*F. sylvatica*), indikujúc tak vlhšie, zapojenejšie a vyššie položené stanovišťa biotopu. Grulich (1980) zaraďuje *A. flavicollis* a *C. glareolus* do skupiny mezofilov, osídľujúcich hlavne vlhšie zóny, pričom nevylučuje výskyt aj v miestach so




Obr. 6: Nárasty v počtoch otvorov združených v zhlukoch počas jednotlivých sezón s maximálnymi hodnotami v neskoro letnom období. Štatistická významnosť bola potvrdená (Kruskal – Wallis, $\chi^2 = 13{,}281$, df = 3, p = 0,004).
*Fig. 6: Increases in the number of openings grouped in clusters during individual seasons, with maximum values in the late summer period. Statistical significance was confirmed (Kruskal – Wallis, $\chi^2 = 13.281$, df = 3, p = 0.004).*




Obr. 7: Nárast počtu nôr s otvoreným, priechodným dnom v jesennom a v zimnom období (One Way Anova, F = 5,53, df = 2, p = 0,004).
*Fig. 7: The increase in the number of burrows with open, passable bottoms during the autumn and winter periods (One Way Anova, F = 5.53, df = 2, p = 0.004).*

silno presvetlenou drevinovou vegetáciou. Pre vznik nôr situovaných v pôde nebol výskyt duba (*Quercus* sp.) a brezy (*Betula* sp.) štatisticky významný. Príčinou bola preferencia xerotermných stanovíšť sledovanými druhmi a vo všeobecnosti väčšia miera nepoddajnosti substrátu. Tieto miesta boli suboptimálne pre fossoriálnu aktivitu a boli využívané v menšej miere. V prostredí, kde bol edifikátorom drevinnej etáže buk (*Fagus* sp.) indikujúci vyšší vlhkostný gradient, boli fossoriálnou činnosťou hlodavcov preferované miesta s vtrúseným dubom (*Quercus* sp.), ktorý poskytoval množstvo dutín intenzívne využívaných ako zásobárne potravy, svojimi plodmi a ich produktivitou vyhovoval potravným nárokom hlodavcov. Toto prostredie bolo intenzívnejšie využívané k fossoriálnej aktivite. Sezónne hodnoty disperzie do značnej miery zodpovedali pohybom populačných denzít, reflektujúc tak heterogenitu habitatu. Podľa Hlôška (2005) nárast druhovej i priestorovej heterogenity vegetačného profilu preukázateľne koreluje s tendenciou mikromamálií k nárastu agregácie. Pri zhlukovej disperzii sú jedince priťahované zložkami prostredia s plôškovitou distribúciou (Begon et al.

1997; Tkadlec 2008). Prežívanie populácií v hiemálnom aspekte 2010/2011 určovalo početnosť populácií v letnej sezóne 2011. Zimné obdobie s nízkymi teplotami a s chýbajúcou snehovou pokrývkou býva kritické (Vlasák 1986), využívané sú miesta so snehom, ktorý tlmí teplotné extrémy (Pruit 1957). Zimná mortalita *C. glareolus* býva v obdobiach mimo fázy populačných maxím a pesím signifikantne zvyšovaná absenciou snehovej pokrývky (Pucek et al. 1993), vplyvom predácie pri cyklických populáciách a absenciou úkrytov (Jędrzejewski & Jędrzejewska 1993). Vhodnosť nôr pre život fossoriálnych hlodavcov je daná množstvom jedincov osídľujúcich jednotku plochy (Grulich 1954, 1968). Distribúcia nôr v júni/júli 2011, korelujúc s augustovými hodnotami disperzie hlodavcov (august 2011), vykazovala signifikantný stupeň agregácie v priestore, pričom nory a výhraby pozvoľne vznikali v preferovaných mnohopočetných zhlukoch nôr (S, SN). K rozširovaniu a prepájaniu jednotlivých výhrabov (N) dochádzalo v menšej miere. Početnosť hlodavcov v tomto období dosahovala najnižšie hodnoty. Montgomery (1979) uvádza, že na začiatku reprodukčnej sezóny jedince častejšie vykazujú zhlukovitú distribúciu, pričom mladé jedince sa agregujú oveľa častejšie ako adultné. Populácie hlodavcov v tomto období nepodliehali silnejším kompetičným tlakom a tak jedince neboli vystavení konkurenčnému súpereniu o potravné zdroje a životný priestor. Pri nižších hodnotách populačných denzít obsadzujú hlodavce vhodnejšie priestory e. g. Mazurkiewicz & Rajska-Jurgiel (1987). Tkadlec (2008) dodáva, že pokiaľ medzi jedincami nedochádza k priamym interakciám, dochádza k ustáleniu priestorovej distribúcie pri rovnakej profitabilite na všetkých plôškach. Zhlukovitá disperzia je najbežnejším typom, kedy sú jedince priťahované niektorými zložkami prostredia s plôškovitou distribúciou, pravdepodobnosť výskytu nie je konštantná v celom využívanom priestore a výskyt jedinca zvyšuje pravdepodobnosť výskytu iného indivídua (Begon et al. 1997; Tkadlec 2008). Grulich (1980) uvádza, že *C. glareolus* mnohokrát nehĺbi vlastné nory, ale ochotne využíva opustené či málo užívané nory *Talpa europaea*. Je zrejmé, že labyrinty nôr a norových zhlukov svojou štruktúrou a rozsahom dokázali pokryť potreby prítomných populácií hlodavcov. Svojou početnosťou a distribúciou v priestore mohli byť využívané počas vyšších letných teplôt týchto xerotermnych stanovišť a mohli poskytovať vhodné podmienky pre uplatnenie antipredačných stratégií s ohľadom na rozvoľnenosť zápoja drevinnej etáže. V auguste 2011 sme už zaznamenali prítomnosť adultných jedincov *A. flavicollis* a *C. glareolus*. Baláž (2010) upozorňuje, že závislosť distribúcie od hustoty je zjavná viac v subpopuláciách (samce, samice, juvenily) než v celej populácií. V októbri 2011 stupeň kumulácie nôr a výhrabov klesol, napriek vplyvom zvýšeného prírastku nových otvorov v zhlukoch, ako aj prepájaniu jednotlivých výhrabov. Vo vzorke mikromamálií boli zastúpené adultné jedince *A. flavicollis*, *C. glareolus* absentoval. V tejto sezóne sme rovnako zaznamenali dramatický pokles v zhlukovaní hlodavcov predikujúc tak nápadný posun smerom k náhodnej disperzii. Zvýšenú mieru rozptylu nôr možno vysvetliť zánikom niektorých nevyužívaných otvorov v sústredených zhlukoch a tým aj zväčšenie vzdialeností medzi jednotlivými otvormi. Náhodná distribúcia vyžaduje plynulé, dostupné a uniformne distribuované zdroje v prostredí, žiadne interakcie medzi jedincami ako aj ich konštantnú pravdepodobnosť výskytu v celom využívanom priestore (Tkadlec 2008). Hlodavce obsadzovali a aktívne prehlbovali tie labyrinty nôr, ktoré boli od seba vzdialenejšie, pričom dochádzalo v týchto zhlukoch k nárastu početnosti aj priechodných otvorov. Avšak, krátke a mierne fluktuácie v populačných denzitách, početnosť nôr a pobytových znakov nedokážu reflektovať, nakoľko resistencia nôr je rozdielna v priestore a čase (Van Horne et al. 1997).

## ZÁVER

Rozmiestnenie nôr vykazovalo zvýšený stupeň homogenity až kumulatívneho usporiadania. Zaznamenali sme signifikantne zhlukovité usporiadanie s kumuláciou hlodavcov v letnom období, na jeseň bol pozorovaný nápadný pokles v zhlukovaní hlodavcov smerom k náhodnej disperzii. Početnosť otvorov v zhlukoch dosahovala priemernú hodnotu od 3,1 do 4,6 na jeden zhluk (postupný nárast počas sezóny). Pri zisťovaní preferencií druhovej skladby drevinnej etáže vo vzťahu k fossoriálnej aktivite hlodavcov bol počet otvorov nôr významne vyšší v rizosférach a pňoch s dominanciou duba. Prítomnosť pňov a koreňových dutín duba bola štatisticky významná pre výskyt nôr so zvyškami potravy a naznačovala preferenciu týchto miest pre vytváranie zimných zásob. Prítomnosť pňov indikovala nory so zvyškami potravy. Aktivitu drobných zemných cicavcov je možné posúdiť aj na základe norovej činnosti, t.j. hĺbením nôr a ich systémov. Najvyšší počet otvorov sústredených v zhlukoch sme zaznamenali v nesko-

ro letnom období. Uvedená skutočnosť môže súvisieť s prirodzenými osciláciami drobných cicavcov s maximálnou abundanciou na konci reprodukčnej sezóny.

## POĎAKOVANIE

Tento príspevok bol finančne podporený vedeckou grantovou agentúrou VEGA, grant č. 1/0080/23.

## LITERATÚRA

Andersen D. & Cooper D. (2000): Plant-herbivore-hydroperiod interactions: effects of native mammals on floodplain tree recruitment. *Ecol. Applic.* 10: 1384–1399.

Baláž I. (2010): *Vplyv výškového gradientu na synúzie a biológiu drobných cicavcov v podmienkach Slovenska*. Habilitačná práca, 234 pp. [Depon in: UKF, Nitra]

Baláž I., Jančová A., Ambros M. & Bridišová Z. (2008): Dynamika populácií drobných zemných cicavcov v lesných ekosystémoch Nitrianskej pahorkatiny. *Phytopedon,* 7(2): 155–162.

Begon M., Harper J.L. & Tawnsend R.C. (1997): *Ekológie jedinců, populace a spoločenstva.* Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc, 949 pp.

Bekker E.S. (2003): *Herivores as mediators of their environment: the impact f large and small species on vegetation dynamics*. Ph.D dissertation, 225 pp. [Wageningen University, Wageningen, The Netherlands]

Boundrup-Nielsen S. (1985): An evaluation of the effects of space use and habitat patternson dispersal in small mammals. *Ann. Zool. Fenn.*, 22: 373–383.

Brugger A. & Nentwig W. Airoldi J.P. (2010): The burrow system of the common vole (M. arvalis, Rodentia) in Switzerland. *Mammalia,* 74: 311–315.

Cassidy J. (2002): *The role of microtine rodents in contaminant/ solute trasport at the landscape leve*l. M.S. Thesis, 162 pp. [Depon in: Oregon state university, Corvallis]

Clark J.E., Hellgren E.C., Parsons J.L., Jorgensen E.E, Engle D.M. & Leslie D.M. Jr. (2005): Nitrogen outputs from fecal and urine deposition of small mammals: Implications for nitrogen cycling. *Oecologia,* 144: 447–455.

Gervais J.A., Griffith S.M., Davis J.H., Cassidy J.R. & Dragila M.I. (2010): Effects of grai-tailed vole activity on soil properties. *Northwest Science,* 84(1): 159–169.

Grinnel J. (1923): The burrowing rodents of California as agents in soil formation. *J. Mammal.*, 4: 137–149.

Grulich I. (1954): *Evropskij suslik (Citellus citellus L.) i obykovennaja polevka (Microtus arvalis Pall.) v ČSR*. Dissertacia dja soisk. Uč. St. kandidata biol. nauk, 160 pp. [Depon in: TSCHA]

Grulich I. (1968): *Metody hubení hraboše polního a vliv použitých rodenticidů na zvěř*. Sborník ochrana rostlin: 63–68.

Grulich I. (1980): *Savci a zemní stavby v kulturocenózach*. Ústav pro výzkum obratlovců ČSAV. Problémy biológie krajiny 24/25: 159 pp.

Hanson L. (1987): An interpretation of rodent dynamics as due to trophic interactions. *Oikos*, 50: 308–318.

Hansson L. & Henttonen H. (1985): Gradients in density variations of small rodents: theimportance of latitude and snowcover. *Oecologia*, 67: 394–402.

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

Hlôška L. (2005): Rozbor štruktúry spoločenstiev drobných zemných cicavcov (*Insectivora, Rodentia*) na zjazdovkách v oblasti Vrátnej doliny. *Výskum a ochrana cicavcov na Slovensku*, 7: 201–216.

Hlôška L. (2009): *Vplyv habitatových gradientov na štruktúru spoločenstiev drobných zemných cicavcov (Insectivora, Rodentia)*, Dizertačná práca, 87pp. [Depon in: Ústav ekológie lesa SAV vo Zvolene]

Hole F.D. (1981): Effects of animals on soil. *Geoderma*, 25: 75–112.

Holišová V. (1971): The food of *Clethrionomys glareolus* at different population densities. *Acta Sc. Nat. Brno*, 5: 1–43.

Hubbs A.H., Karels T. & Boonstra R. (2000): Indices of population size for burrowing mammals. *J. Wildl. Manage.*, 64: 296–301.

Chen Ch.T, Tanigoshi L.K & Long E.G. 1989: Spatial distribution and dispersion indices for *Panonychus ulmi* (Koch) (*Acari: Tetranychidae*) on Apple in central Washington. *Chinese J. Entomol.*, 9: 157–168.

Jędrzejewski W. & Jędrzejewska B. (1993): Predation on rodents in Bialowieza Primeval Forest. *Poland Ecography*, 16: 47–64.

Jędrzejewski W. & Jędrzejewska B. (1996): Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. *Acta Theriol.*, 41: 1–34.

Jensen T.S. (1982): Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests. *Oecologia*, 54: 184–192.

Jensen T.S. (1985): Seed predator interactions of European beech *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*, 44: 149–156.

Jorgensen E.E. (2002): Small mammals: Consequences of stochastic data variation for modeling indicators of habitat sustability for a well-studied resource. *Ecol. Indicat.*, 1: 313–321.

Kalela O. (1962): On the fluctuation in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology. *Ann. Acad. Sci. Fennicae* A, (IV) 66: 1–38.

Krebs Ch.J. (2009): *Ecological methodology. 2nd ed., version 7.0.* University of British Columbia, Menlo Park, Benjamin/Cummings, London, 620 pp.

Laundre J.W. & Reynolds T.D. (1993): Effects of soil-structure on burrow characteristics of 5 small mammal species. *Great Basin Nat.*, 53: 358–366.

Lord R.D., Vilches A.M., Maiztegui J.I. & Soldini C.A. (1970): The tracking board:a relative census technique for studying rodents. *J. Mammal.*, 51: 828–829.

Mackin-Rogalska G. K., Adamczewska-Andrzejewska & Nabaglo L. (1986): Common vole numbers in relation to the utilization of burrow systems. *Acta Theriol.*, 31: 17–44.

Mankin P.C. & Getz L.L. (1994): Burrow morphology as related to social organization of *Microtus ochrogaster*. *J. Mammal.,* 75: 492–499.

Mazurkiewitz M. & Rajska-Jurgiel E. (1987): Numbers, species composition and residency of a rodent community in forest and field – forest ecotones. *Acta Theriol.*, 32(25): 413–432.

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

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

Morisita M. (1959): Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser E (Biol.)*, 2: 215–235.

Morisita M. (1962): Id-index, a measure of dispersion of individuals. *Res. Popul. Ecol.*, 4: 1–7.

Myers J.H. (1978): Selecting a measure of dispersion of individuals. *Environmental Entomology*, 7: 612–619.

Norrdahl K. (1995): Population cycles in northern small mammals. *Biol. Rev.*, 70: 621–637.

Pelikán J. (1971): Calculated densities of small mammals in relation to quadrat size. *Ann. Zool. Fenn.*, 8: 3–6.

Pruit W.O. (1957): Observations on the bioclimate of some tajga mammals. *Arctic*, 10: 130–138.

Pucek Z., Jędrzejewski W., Jędrzejewska B. & Pucek M. (1993): Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Bialowieza National Park) in relation toweather, seed crop, and predation. *Acta Theriol.*, 38: 199–232.

Schmutz J.K. & Hungle D.J. (1989): Population of Ferruginous and Swainson's Hawks increase in synchrony with ground squirels. *Can. J. Zool.*, 67: 2596–2601.

Sirotnak J.M. & Huntly N.J. (2000): Direct and indirect effects of herbivores on nitrogen Dynamics: Voles in riparian areas. *Ecology*, 81: 78–97.

Smith-Gill S.J. (1975): Cytophysiological basis of disruptive pigmentary patterns in theleopard frog, *Rana pipiens*. II. Wild type and mutant cell specific patterns. *J. Morphol.*, 146: 35–54.

Solonen T. (2006): Overwinter population change of small mammals in southern Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, 43: 295–302.

Tkadlec E. (2008): *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*. Univerzita Palackého v Olomouci, 400 pp.

Turchin P. & Batzli G.O. (2001): Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology*, 82: 1521–1534.

Van Horne B., Olson G.S., Schooley R.L., Corn J.G. & Burnham K.P. (1997): Effects of drought and prolonged winter on demography of Townsend's ground squirrels in different shrubsteppe habitats. *Ecol. Monogr.*, 66: 295–315.

Vlasák P. (1986): *Ecology of Mammals. Academy of Science CSSR*, Academy, 291 pp.

Wereszczyńska A.M., Nowakowski W.K., Nowakowski J.K. & Jędrzejewska B. (2007): Is food quality responsible for the cold-season decline in bank vole density? Laboratory experiment with herb and acorn diets. *Folia Zool.*, 56(1): 23–32.

Wijnhoven S. (2007): *Small mammal–heavy metal interactions in contaminated floodplains. Bioturbation and accumulation in periodicaly flooded environments*. Radboud University Nijmegen, 200 pp.

Woodmansee R.G. (1978): Additions and losses of nitrogen in grassland ecosystems. *Bioscience*, 28: 488–453.

Zlatník A. (1959): *Přehled slovenských lesů podle skupin lesních typů*. Spisy Vědecké laboratoře biocenologie a typologie lesa LF VŠZ v Brně, 3, 195 pp.

Zlatník A. (1970): Ekologicko-synekologický, cenologický a fytogeografický výskum na trvalých výskumných plochách. *Zborník prác TANAP*, 12: 79–152.