

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Marek Dubský

Determinanty druhové bohatosti a populačních hustot ptáků subsaharské Afriky

**Environmental determinants of bird species richness
and population densities in sub-Saharan Africa**

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček Ph.D.

Praha, 2014

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 22.8.2014

Podpis

Poděkování:

Chtěl bych poděkovat svému školiteli RNDr. Ondřeji Sedláčkovi Ph.D. za pomoc a rady při vedení mé bakalářské práce a své přítelkyni za dohled nad gramatickou a stylistickou úpravou práce.

Obsah

Úvod.....	2
Velkoškálové determinanty ptačí druhové diverzity a abundance.....	3
Lokální determinanty početnosti a druhové bohatosti ptáků v subsaharské Africe.....	6
Lesní druhy.....	6
Druhy savan a křovinatých biotopů.....	10
Druhy travnatých plání.....	18
Elevační gradient (altitudinální gradient).....	20
Závěr.....	21
Seznam literatury.....	23

Úvod

Zvyšující se tlak lidské populace na životní prostor mnoha živočichů si vyžaduje bližší zkoumání faktorů (determinantů), které ovlivňují jejich druhovou diverzitu a abundance. Pro zachování co největší možné druhové diverzity je nutné lépe pochopit tyto determinanty prostředí a aplikovat jejich znalosti nejen při zakládání a spravování národních parků a chráněných rezervací, ale například i při projektování zemědělských oblastí, plánování těžby dřeva a podobně. V této práci se zaměřím na determinanty druhové diverzity a abundance ptáků subsaharské Afriky. Toto zaměření jsem si vybral, protože ptáci jsou dobrou modelovou skupinou organismů; poměrně dobře se dají rozeznávat druhy ptáků na jednotlivých stanovištích, jejich potravní specializace pojmu veškeré možné typy potravy a vyskytují se ve všech suchozemských biotopech. Subsaharskou Afriku jsem zvolil proto, že v tropech se nachází podstatná část ptačí druhové diverzity na planetě. Většina prací na téma tropické diverzity ptačích druhů se týká zejména tropů Jižní Ameriky, naproti tomu subsaharská Afrika je méně probádaným územím a i to je jeden z důvodů, proč jsem si tento region vybral. Dalším důvodem bylo, že Africké deštné lesy ubývají nejrychlejšším tempem ze všech tropických lesů, a je nutné zjistit, jakým způsobem je možné zachovat maximální druhovou diverzitu i na degradovaném a fragmentovaném území.

Nejprve se ve své práci zaměřím na velkoškálové determinanty výskytu ptačích druhů. Toto téma je velice obsáhlé a existuje k němu velké množství studií z celého světa, a proto se spíše zaměřím na platnost obecných hypotéz jen na území Afriky.

Hlavním tématem mé práce bude určit hlavní lokální determinanty druhové diverzity a abundance ptáků subsaharské Afriky. Konkrétněji bych se chtěl zabývat hlavně těmito otázkami: Jaké jsou hlavní determinanty ptačí druhové diverzity na lokální a velkoškálové úrovni v Africe? Jaký vliv má fragmentace a degradace přirozeného habitatu na společenstva ptáků? Může přeměněná zemědělská krajina zachovat stejnou druhovou diverzitu jako přirozený deštný les či savana?

Velkoškálové determinanty ptačí druhové diverzity a abundance

Při posuzování toho, jaké determinanty mají vliv na ptačí druhovou diverzitu a abundanci je nutné vzít v úvahu měřítko, v jakém diverzitu a abundanci zkoumáme. V různých měřítkách se projevují jiné faktory působící na početnosti a druhovou diverzitu ptáků (Rahbek 2004; Bohning-Gaese 1997; Foody 2004). Jen pro ilustraci, proč bylo nutné rozdělit determinanty prostředí na velkoškálové a lokální, zde uvádím pár zajímavých prací na toto téma. V menších měřítkách je hlavním faktorem heterogenita habitatu, ale ve velkých měřítkách (zhruba čtverec o hraně 400 km až kontinenty) jsou to hlavně proměnné spojené s množstvím dostupné energie (Bohning-Gaese 1997). Tyto změny v determinantech zapříčiněné jinou velikostí areálu, na který se zaměřujeme, se projevují i při daleko menším rozdílu ve velikosti měřítek. Studie od jezera Constanza v Německu se zabývá determinanty určujícími ptačí druhovou diverzitu a abundanci v různých měřítkách. Konkrétně zde řeší rozdíly mezi čtverci o obsahu 4 km², 16 km² a 36 km². V nejmenším měřítku byla hlavním faktorem ovlivňujícím ptačí druhovou diverzitu přítomnost lesa. Pokud byla ve čtverci zahrnuta vodní plocha, tak druhová diverzita byla výrazně nižší. Ovšem jinak tomu bylo při obsahu 36 km², zde byla nejvyšší druhová diverzita naměřena ve čtvercích, kde se vyskytoval nějaký neobvyklý typ habitatu (jako například právě vodní plocha), který zvýšil druhovou diverzitu relativně uniformního společenstva lesních ptáků (Bohning-Gaese 1997).

Prací zabývajících se velkoškálovými determinanty druhové diverzity ptáků a obecně živočichů je celosvětově velké množství a vede se širší vědecká debata o tom, které determinanty nejvíce ovlivňují druhovou diverzitu. Já jsem si pro svou práci vybral determinanty na Africkém kontinentu, a tak se v této kapitole budu dále zabývat studii, které přispěly do této debaty a byly provedeny v Africe nebo na afrických druhích ptáků.

Ve studii zkoumané na jihoafrických a britských ptácích byl porovnáván vzájemný vliv dvou obecně přijímaných modelů distribuce druhové diverzity organismů. Prvním byl vztah mezi druhy a areálem (*species-area relationship*; viz např. Williamson 1988, podle Štorch et al. 2005) a druhým je vztah mezi druhy a energií (*species-energy relationship*; viz např. Currie 1991; Hawkins et al. 2003). Jejich vzájemný vztah byl již několikrát zkoumán (např. hypotéza více jedinců - *more individuals hypothesis*, viz např. Gaston 2000), ale jednoznačná data

o tom, jak spolu souvisejí, chybí. Tato studie našla negativní interakci mezi dostupností energie a velikostí areálu v efektu na druhovou diverzitu. Sklon křivky u vztahu mezi druhy a areálem byl nižší v oblastech s vyšší úrovní energie a sklon křivky vztahu mezi druhy a energií byl nižší pro větší území (Štorch et al. 2005). Jiná studie se věnuje otázce, jak reaguje druhová diverzita na různé hodnoty dostupné energie v teorii o vztahu mezi druhy a energií. Data se týkala ptáků v Jihoafrické republice. Bylo zjištěno, že počet druhů roste s produktivitou prostředí, ale také se počet jedinců určitého druhu snižoval s vyšší produktivitou prostředí. Takže počet jedinců druhu v produktivním prostředí byl signifikantně menší než počet jedinců druhu v málo produktivním prostředí. Výsledky této práce podporují platnost hypotézy více jedinců, i když ta předpokládá i zvyšování počtu jedinců jednotlivých druhů podél gradientu produktivity prostředí. Pokles, který našla tato studie, může být vysvětlen redukcemi v šířkách nik jednotlivých druhů ptáků nebo vyšší diverzitou zdrojů v některých oblastech (Bonn et al. 2004).

Jedna z obecně nejuznávanějších teorií týkající se druhové diverzity na velkých územích je energetická hypotéza (*energy hypothesis*; viz např. Hawkins et al. 2003). Energetická hypotéza se dělí na dva základní mechanismy: produktivní energie a sluneční energie. (Hawkins et al. 2003). Mechanismus produktivní energie podporuje diverzitu přes potravní řetězec. Diverzita rostlin je závislá na sluneční energii a dostupnosti vody. Diverzita herbivorů je ovlivněna primární produkcí rostlin, diverzita predátorů je ovlivněna sekundární produkcí herbivorů a tak dále. Z tohoto pohledu je tedy diverzita více ovlivněná energií proudící v potravním řetězci než celkovou energií dopadající na geografickou oblast. Mechanismus sluneční (ambientní) energie (*ambient energy*) je založen na tom, že fyziologické potřeby organismů jsou zajištěny spíše sluneční energií než energií z potravního řetězce (viz např. Currie 1991; Hawkins et al. 2003). Dvě studie z Keni zkoumaly ptačí druhovou diverzitu na plochách 55 x 55 km. První našla pozitivní vztah mezi množstvím druhů a ročními srážkami a také mezi množstvím druhů a průměrnou roční evapotranspirací (AET). Druhá studie našla pozitivní vztah mezi průměrnou roční potencionální evapotranspirací (PET) a druhovou diverzitou. To znamená, že výsledky první studie podporují produktivní hypotézu a výsledky druhé studie podporují hypotézu o sluneční energii (Oindo et al. 2000; Oindo et al. 2001). Ve studii z Jihoafrické republiky bylo nalezeno, že variance v druhové diverzitě je ovlivněna hlavně klimatickými faktory, jako sezonalita srážek a průměrná teplota v růstové sezóně (Fairbanks et al. 2000). Další studie z Jihoafrické republiky zjistila, že za varianci v ptačí druhové diverzitě jsou nejvíce zodpovědné faktory:

primární produkce rostlin, počet srážek, absolutní minimální teplota a na menších měřítkách heterogenita prostředí (van Rensburg et al. 2001).

Dalšími možnými faktory vysvětlujícími ptačí druhovou diverzitu na velkých škálách jsou geografické bariéry. Jednou z nejvíce diskutovaných teorií poslední doby je *Mid-domain effect*. Její podstata spočívá v tom, že největší druhová diverzita je ve středech oblastí, které jsou obklopeny hranicemi (např. kontinenty - jejich hranice je moře na okrajích). Hlavním argumentem pro tuto teorii je pokus, kdy se náhodně promíchá geografické rozšíření všech druhů na kontinentu a pokaždé vyjde, že nejvíce druhů alespoň částí svého rozšíření zasahuje do středu kontinentu (blíže viz např. Colwell & Lees 2000). Studie na 1596 endemických druzích ptáků Afriky dokázala vysvětlit jejich druhovou diverzitu, ať už podél latitudinálního gradientu, longitudinálního gradientu nebo dvourozměrného gradientu pomocí nultého modelu Mid-domain efektu. Ovšem výsledky byly signifikantní pouze pro ptáky s velkými areály výskytu (*wide-ranging species*). Data z této studie hovoří ve prospěch teorie Mid-domain efektu (Jetz & Rahbek 2001). Jiná studie na Afrických endemitech zkoumala měnící se determinanty prostředí pro ptáky s různě velkými areály výskytu. Stejně jako ukázala předchozí studie, pro ptáky s malými areály výskytu nebyla signifikantní teorie o geografických bariérách v predikci počtu jejich druhů. Překvapením bylo, že s klesající velikostí areálu rozšíření klesal i efekt produktivity prostředí na množství ptačích druhů. A naopak s klesající velikostí areálu rozšíření stoupal vliv topografické heterogenity (měřená jako rozsah nadmořských výšek) a heterogenity habitatu na množství druhů ptáků (Jetz & Rahbek 2002).

Doplňujícím faktorem určujícím varianci v druhové diverzitě může být například diverzita rostlin poskytujících potravu. Studie z Afriky se zaměřila na vliv druhové diverzity fíkovníků (jakožto jednoho z hlavních rodů stromů produkujících ovoce v tropech) na frugivorní druhy ptáků. Byla zjištěna pozitivní korelace, což naznačuje, že fíky jsou základní surovinou pro frugivorní ptáky dokonce na kontinentálním měřítku. Model kombinace různých klimatických proměnných dokázal vysvětlit 74,2 % variance v druhové diverzitě frugivorních ptáků Afriky. Pokud byla do modelu vložena i diverzita druhů fíkovníků, tak model vysvětloval 81,7 % variance (Kissling et al. 2007).

Lokální determinanty početnosti a druhové bohatosti ptáků v subsaharské Africe

Ačkoliv se v této práci snažím o maximální zobecnění poznatků, ukázalo se, že je nutné brát v úvahu ekologické a potravní specializace ptáků, protože každá skupina reaguje odlišně na různé gradienty prostředí či disturbance. Proto tuto kapitolu dělím podle ekologických a potravních specializací ptáků a nikoliv podle jednotlivých determinantů jejich početnosti a druhové diverzity. S výjimkou elevačního gradientu, na který většina druhů reaguje podobně.

Podle biotopových vazeb jsem pro účely této práce rozdělil ptáky na druhy lesní (lesní generalisty a lesní specialisty), druhy savan a křovinatých biotopů a druhy otevřených travnatých plání.

Podle potravní specializace jsem druhy rozdělil na insektivory (později podrobněji rozdělení podle toho, jakým způsobem hmyz sbírají), granivory, nektarivory, frugivory, omnivory a dravce.

Lesní druhy

Lesní druhy ptáků pochopitelně potřebují pro své přežití přítomnost lesa, ať už v podobě původního deštného lesa nebo stromové plantáže, sekundárního lesa, či původního lesa vystaveného selektivní těžbě dřeva. A právě zásahy do přirozeného lesního porostu nám umožňují pochopit, jakými determinanty prostředí jsou ptáci ovlivňováni. Lesní druhy ptáků reagují zejména na vertikální (Borghesio 2007; Owino et al. 2008) a horizontální (Sekercioglu 2002) strukturu vegetace. To je nejvíce zřejmé v oblastech spojených s činností člověka, tzn. v oblastech s těžbou dřeva (ať už selektivní či neselektivní), v oblastech přeměny původního lesa na stromové plantáže či zemědělskou krajinu, či v oblastech rozrůstajících se lidských obydlí. Strukturu vegetace však mohou ovlivňovat i přirozené procesy ve formě disturbance (např. požáry, vulkanická činnost, záplavy) nebo biotických faktorů (např. působení velkých herbivorů - Wiafe et al. 2010; Ogada et al. 2008).

Fragmentace deštného lesa je nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím početnosti a druhovou diverzitu lesních druhů ptáků v deštném lese oblasti Upper Guinea forest (pás v západní Africe táhnoucí se zhruba od Guinei na západě po Togo na východě). V oblastech, kde byl vykácen původní deštný les, došlo k úbytku až 70% původních druhů lesních ptáků (Kofron & Chapman 1995). Pouze několik druhů lesních ptáků dokáže osidlovat sekundární porost po vykácení, jiné dokáží přežít ve fragmentech lesa a některé druhy vázané na korunové patro dokáží přežít tam, kde zůstalo alespoň několik vysokých stromů. Nicméně při aplikaci selektivní těžby se z lesa ztratí pouze 38% druhů, což se shoduje se studiemi z Jižní Ameriky (Kofron & Chapman 1995). Celková druhová bohatost ptáků na daném území se ovšem nemění nebo se dokonce zvyšuje, protože druhy lesní jsou nahrazovány druhy ze savany (Kofron & Chapman 1995; Laube et al. 2007; Gove et al. 2013; Waltert et al. 2005; Sekercioglu 2002).

Přežívání lesních druhů ptáků ve fragmentech lesa je ovlivněno několika faktory. Prvním faktorem je velikost fragmentu. Čím menší fragment lesa je, tím méně druhů a jedinců v něm dokáže přežít (Dami et al. 2013; Newmark 1991; Beier et al. 2002; Turner 1996; Wethered & Lawes 2003). Ovšem ne všechny studie se v tomto bodě shodují. Některé přisuzují větší důležitost stupni izolace fragmentu a okrajovému efektu (Manu et al. 2007). Izolovanost fragmentů sice neovlivnila všechny lesní druhy ptáků, ale ovlivněné druhy (v oblasti studie jich byla zhruba třetina) měly nižší početnosti ve více izolovaných fragmentech (Manu et al. 2007; Dami et al. 2013). Některé studie tento efekt vyvrací, co se týče vzdálenosti do 25 km od nejbližšího lesa (Beier et al. 2002). U okrajového efektu je to složitější. Také na něj reagují jen některé druhy ptáků, v západní Africe zhruba 32%. A z těch, kteří na něj nějakým způsobem početně reagují, zhruba 60% je méně početných, čím blíže kraji se nalézá, a 40% je početnějších (Manu et al. 2007). Ovšem například v pobřežních lesích na Madagaskaru reagovalo na okrajový efekt 68% lesních ptáků a většina negativně (Watson et al. 2004). Reakce na okrajový efekt ovšem pravděpodobně není dána přímými podmínkami prostředí (mikroklima či struktura vegetace), ale spíše predací hnízd a možná vyšším hnízdním parazitismem (Manu et al. 2007, Beier et al. 2002; Vergara & Hahn 2009; Turner 1996). Další studie poukazují na důležitost okolí fragmentu. Jestliže jsou menší fragmenty lesa obklopeny stromovými plantážemi, mají větší druhovou diverzitu ptáků. To je pravděpodobně způsobeno přítomností lesních generalistů, kteří dokáží přežít právě i ve stromové plantáži, a nepotřebují přítomnost původního deštného lesa (Wethered & Lawes 2005; Wethered & Lawes 2003). Stromové plantáže tak významně zvětšují celkovou velikost plochy obývané těmito méně

specializovanými druhy. Naopak je tomu u větších fragmentů lesa (nad 50 ha), které vykazují větší druhovou diverzitu, jestliže jsou obklopeny přirozenou travnatou plání. Což je přičítáno vztahu druh-prostředí (*species-area relationship*), kde nepůvodní stromové plantáže nepodporují, narozdíl od přirozených travnatých plání, výskyt lesních specialistů (Wethered & Lawes 2005). Jen okrajem bych dodal, že pravděpodobně nejcitlivější skupinou lesních ptáků vůči fragmentizaci přirozeného lesa jsou pozemní podrostový ptáci žijící v interiéru lesa (*interior understorey birds*). Studie z Tanzanie ukázala, že v menších fragmentech lesa bylo signifikantně méně těchto ptáků oproti kontrolním místům v celistvém lese, ikdyž ne všechny druhy těchto ptáků jsou stejně citlivé na fragmentizaci (Newmark 1991; Péron & Crochet 2009, Turner 1996). A naopak nejlépe na fragmentizaci lesa reagovaly druhy ptáků, kteří jsou dobrými letci a dokáží dále doletět a tudíž kolonizovat i vzdálenější fragmenty lesa (Lens et al. 2002).

Lesní druhy ptáků také signifikantně reagují na uzavřenost korunového patra (*canopy*) v lese a na druhové složení vegetace v lese. V Národním parku Kibale v Ugandě, kde byla v 60. letech minulého století prováděna selektivní těžba dřeva dvojího typu, s malou a vysokou intenzitou, byl pozorován třetinový úbytek lesních druhů ptáků v oblastech, kde v minulosti došlo k intenzivnějšímu zásahu do stromové koruny. Bylo to v oblastech s bývalou vysokou intenzitou selektivní těžby dřeva, kde ani po delší době (cca 40 let) nedošlo k uzavření stromové koruny (Sekercioglu 2002). Důležitost kontinuity stromového zápoje a korunového patra podporují i další studie (Beier et al. 2002). Výzkum ze západní Ghany naznačuje, že stromové plantáže mohou zachovat značné množství druhů lesních specialistů, jsou-li vysázeny v dostatečné hustotě. V takovém případě zde bylo nalezeno až 50 % lesních druhů ptáků s vyšším ochrannářským významem, kteří se v oblasti vyskytují (Holbech 2009). Studie z fragmentů nížinného lesa v Keni ukázala, že populace i druhová diverzita lesních ptáků je negativně ovlivněna menší pokryvností korunového patra stromů a také jeho menší výškou (Owino et al. 2008). Druhové složení vegetace v lese také významně ovlivňuje druhovou diverzitu a abundanci lesních ptáků. V případě, kdy byl původní deštný les nahrazen stromovou plantáží jehličnanů, abundance i druhová diverzita lesních ptáků klesla na třetinu (Sekercioglu 2002). Ovšem v případě, kdy byl původní deštný les nahrazen stromovou plantáží druhů, které jsou původem z Afriky (např. *Maesopsis eminii*) nebo mixem více původních druhů, nebyl pokles druhové diverzity a abundancí ptáků tak značný (Farwig et al. 2008). Navíc pokud ve stíněných (tzn. se souvislou korunou) stromových plantážích (kakao, káva) nebyl kácen ani jinak poškozován bohatý původní

dřevnatý i bylinný podrost po dobu alespoň 5-10 let, vyskytovalo se zde poměrně velké množství původních druhů lesních specialistů, jak už bylo řečeno výše (Holbech 2009). Nejmenší druhové diverzity a abundance lesních ptáků byly pozorovány v monokulturních stromových plantážích s exotickými druhy stromů (Farwig et al. 2008; Holbech 2009; Sekercioglu 2002). Což se shoduje se studii z Jižní Ameriky (Zurita et al. 2006).

Dalším determinanem výskytu a početností lesních druhů ptáků je dostatek vhodných míst k hnízdění. V národním parku Kibale v Ugandě proběhl průzkum hnízdících druhů ptáků v káceném a nekáceném lese. V káceném lese bylo signifikantně méně druhů ptáků hnízdících v dutinách a trhlinách stromů, právě kvůli ztrátě vhodných míst k hnízdění. Naopak některé druhy ptáků byly kácením pozitivně ovlivněny, pravděpodobně kvůli rozvoji bylinného a keřového patra a tudíž většímu množství materiálu na stavbu hnízd (Dranzo 2001).

Na závěr podkapitoly o lesních druzích ptáků bych se chtěl zaměřit na odpovědi skupin ptáků s různými potravními specializacemi na kácení lesa a jeho fragmentaci. Nicméně se ukázalo, že výsledky pozorování se značně liší, a tudíž nelze vyvodit obecný závěr. Důvodem jsou zřejmě jednak různé typy a intenzita lidských aktivit, odlišná prostředí a zejména odlišné zásobníky druhů (*species pool*) v různých částech Afriky. Například v těžbou ovlivněném lese v oblasti Budongo v Ugandě byly oproti primárnímu lesu nalezeny vyšší počty frugivorů, nektarivorů, omnivorů a insektivorů sbírajících hmyz z kůry, negativně ovlivněny pak byly počty dalších druhů insektivorů (Owiunji & Plumptre 1998). V další studii byl zkoumán efekt přeměny lesa na zemědělskou krajinu na skupiny ptáků s různými potravními specializacemi. Počty granivorních a nektarivorních ptáků byly vyšší v zemědělské krajině. Naopak počty insektivorních druhů, a to zejména velkých pozemních insektivorů a druhů lovcí hmyz vyplašený putujícími armádami mravenců (*ant-following birds*), byly výrazně nižší v zemědělské krajině. Počty frugivorů a omnivorů se neměnili napříč habitaty (Waltert et al. 2005). V Madagaskarských pobřežních lesích bylo prokázáno, že místní lesní frugivoři a korunoví insektivoři jsou citliví na okrajový efekt, ale zejména kvůli vertikální změně ve struktuře vegetace u hranic lesa (Watson et al. 2004). Další studie se zaměřili konkrétně na druhy ptáků lovcí hmyz vyplašený putujícími armádami mravenců. Ukázalo se, že ti vůbec nehází v káceném lese, a jsou tudíž velmi náchylní na disturbance způsobené člověkem (Dranzo 2001). Při fragmentizaci lesa se druhové složení hejn těchto ptáků výrazně mění. Ve velkých fragmentech se vyskytují hejna se specialisty na tento specifický typ obstarávání potravy. Čím menší fragment byl, tím menší byla hejna těchto ptáků, a v druhovém složení

hejna více dominovali oportunisté před specialisty. V nejmenších fragmentech se specialisté již vůbec nevyskytovali (Peters et al. 2008).

Jako hlavní determinant výskytu lesních druhů se ukázala být struktura lesní vegetace, ke které musíme započítat jevy jako kontinuální stromová koruna, výška koruny a druhové složení lesní vegetace. Ovšem v dnešní člověkem silně ovlivněné krajině se souvislý lesní porost dělí na menší či větší fragmenty lesa. A tak se zde objevují další determinanty jako velikost fragmentu a s ním související okrajový efekt (čím menší fragment, tím větší podíl plochy, kde působí okrajový efekt oproti vnitřku lesa), izolovanost fragmentu a okolí fragmentu (krajinná matrix). Dalším důležitým determinantem je počet vhodných míst k hnízdění. U odpovědí skupin ptáků různých potravních specializací se mi nepodařilo nalézt obecné zákonitosti. Podle mého názoru zejména proto, že v různých částech Afriky jsou jiné zásobníky druhů (*species pool*).

Druhy savan a křovinatých biotopů

Druhy křovinatých biotopů či savanové druhy ptáků jsou vázané na habitat více či méně křovinné savany. Ukázalo se, že mohou reagovat pozitivně svými početnostmi a druhovou diverzitou na zvyšující se přetvorbu krajiny člověkem na zemědělské oblasti (Laube et al. 2007; Sirami & Monadjem 2011; Söderström et al. 2003; Gregory et al. 2010). To je značný rozdíl oproti druhům lesním a druhům travnatých plání, které právě většinou na úkor člověka a savanových druhů přichází o své životní prostředí. Aby bylo možné zobecnit další úvahy, bylo nutné si tyto druhy ptáků dále rozdělit podle jejich ekologických nároků na druhy otevřené travnaté savany s minimem stromů či keřů, druhy preferující střední denzitu křovin a druhy preferující vysokou denzitu keřů.

Hlavním determinantem výskytu křovinných druhů ptáků je struktura vegetace (Hudson & Bouwman 2007; Seymour & Dean 2010; Dean et al. 2002; Sirami et al. 2009; Ogada et al. 2008; Skowno & Bond 2003). Čím větší heterogenita ve struktuře vegetace je, tím více míst k hnízdění či k úkrytu a tím více potravních příležitostí se zde pro ptáky nalézá. Zvláště důležitá je struktura vegetace ve výškách 0-2 metry nad zemí a více jak 5-6 metrů nad zemí (Seymour & Dean 2010; Dean et al. 2002). Při porovnávání ptačích společenství v přirozeném porostu *Acacia karroo* a dvěma zavlečenými druhy rodu *Prosopis* vyšlo najevo, že původní

porost Akácie poskytuje životní prostor pro signifikantně větší počet druhů ptáků a vyšší abundance ptáků. Porost Prosopis měl daleko hustší větve ve výškách 0-5 m, někdy tvořil až neprostupnou hráz. Tím ovlivnil i druhové složení podrostu. Naopak Akácie měla 40% větví ve výšce nad 5 m a celkově měla více heterogenní strukturu (Dean et al. 2002). Ale ne všechny invazní druhy keřů podporují výrazně nižší druhovou diverzitu ptáků. Studie z Western Cape provincie v Jihoafrické republice zjistila, že krajina s invazivním druhem Akácie z Austrálie může podporovat srovnatelnou druhovou diverzitu jako místa s původními druhy Akácie. Z celkem 76 druhů ptáků, kteří se v oblasti vyskytují, obývalo hustý porost keřů (*thickets*) s invazivní akácií 20 druhů s průměrnou hustotou 7,78 ptáků na hektar. To je podobná druhová diverzita a abundance ptáků, jakou mají některá místa s původními druhy vegetace v této oblasti. Jediné druhy ptáků, kteří se nevyskytovali v porostu invazivní akácie, byly místní typičtí nektarivorní ptáci (Rogers & Chown 2014).

Důležitým determinantem diverzity křovinných druhů ptáků je také počet stromů či keřů v oblasti. Některé studie naznačují, že v určitých prostředí je tento faktor důležitější než struktura vegetace (Laube et al. 2007; Dean et al. 1999), ale většina studií přikládá větší důležitost struktuře vegetace (viz výše). Při studiu společenství zvířat v Kalahari se ukázalo, že klíčovými prvky krajiny aridní savany jsou vysoké stromy *Acacia erioloba*, u kterých se koncentruje veškerá biodiverzita, rostlinná i zvířecí (Dean et al. 1999). V prostředí s malou vertikální heterogenitou převezme hlavní roli v určování ptačí druhové diverzity druhové složení rostlinného podrostu. Toto je dokumentováno například z jihoafrického území s vysokou diverzitou rostlinných druhů tzv. Fynbos. Zde právě kvůli častým přírodním požárům je struktura vegetace spíše homogenní, a tak o ptačí druhové diverzitě rozhoduje více druhové složení rostlin (Chalmandrier et al. 2013). Některé studie naznačují, že také v prostředích s velkou diverzitou rostlinných druhů může být důležitější právě druhové složení rostlinstva než struktura vegetace (Sirami et al. 2009).

Dalším důležitým determinantem druhové diverzity a abundancí křovinných ptáků bývají disturbance, zejména v podobě požárů a okusu vegetace (ať už přírodních či způsobených člověkem a dobyt看em). V jihoafrickém Fynbosu jsou hlavní silou formující podobu ekosystému právě požáry. Byly zde zkoumány společenstva ptáků během postupné sukcese po požáru (od 2 do 18 let od požáru). Ukázalo se, že se společenstva ptáků signifikantně měnila podle fáze sukcese rostlinného podrostu, od společenství ptačích generalistů a granivorních druhů v rané fázi sukcese po společenství Fynbosových specialistů

a nektarivorních druhů v pokročilých fázích sukcese. Nicméně počty druhů se neměnily, byl vyvážený poměr mezi přibývajícimi a ubývajícimi druhy během sukcese. Ovšem s časem od požáru výrazně stoupala abundance ptáků. Signifikantně se měnily početnosti 10 ze 14 sledovaných druhů ptáků v tomto ekosystému v čase od požáru. Po zásahu člověka se zde změnila frekvence požárů z 12-19 let na 6-9 let a to ohrožuje pomalu dospívající rostliny a tím pádem i společenstva ptáků, které jsou na ně vázané, jako například některé endemické druhy nektarivorních ptáků (Chalmandrier et al. 2013). V Krugerově národním parku v Jihoafrické republice se frekvence ohňů pohybuje kolem 4,5 let. A bylo zaznamenáno, že po mírném požáru se na vypálených místech zvýšila abundance ptáků i druhová diverzita oproti kontrolním nevypáleným místům. To je vysvětlováno zvýšením heterogenity prostředí po požáru. Ovšem tento rozdíl se rychle vyrovná díky rychlé sukcesi savany. Při vážnějších požárech nebyla pozorována téměř žádná signifikantní změna v ptačích společenstvech oproti kontrolním stanovištím (Mills 2004). Studie z východní Afriky se zaměřila na vliv požárů a opuštěných farem (tzv. bomas) na druhovou diverzitu a abundance ptáků. Nedávno vypálené plochy a opuštěné bomas přitahovaly větší množství ptáků a měly i jiné složení ptačích společenství oproti okolní krajině. Největší druhovou diverzitu a abundance ptáků přitahovaly vypálená místa pár měsíců po požárech. To bylo pravděpodobně kvůli dočasně daleko vyšší primární produkci, která zajišťovala větší množství potravy. Po roce byla zjištěna daleko menší fluktuace v abundancích a druhovém složení na opuštěných bomas oproti vypáleným místům. Vše bylo umocněno ještě více v období sucha, kdy na bomas byly zaznamenány nejvyšší počty ptáků. Z tohoto vyplývá, že z ohně mohou ptáci těžit pouze po kratší časový úsek a že opuštěné bomas mohou mít dlouho trvající pozitivní efekt na společenstva ptáků a poskytují ptákům zdroje během období sucha. Několik migrujících druhů ptáků bylo přitahováno vypálenými místy, a to bez ohledu na srážky, což naznačuje, že suprese vypalování by mohla ohrozit jejich již klesající populace (Gregory et al. 2010). V centrální Keni byl zkoumán efekt opakovaného vypalování na východoafrické savany. Po 22 měsících od vypálení byla druhová diverzita o 32 % vyšší než na kontrolních nevypálených stanovištích. Nevypálená místa měla oproti vypáleným 5krát vyšší travnatý povrch, větší plochu koruny keřů a vyšší abundance rovnokřídlých a dvoukřídlých. I přesto, že na vypalovaných plochách je menší diverzita hmyzu, nižší vegetační pokryv a menší povrch korun keřů, je zde vyšší druhová bohatost. Je to pravděpodobně díky absenci silného kompetitora v podobě *Rattling cisticola*, který se nevyskytuje na vypálených plochách (O'Reilly et al. 2006). Druhou významnou formou disturbancí je okus vegetace velkými herbivory. Nejvýznamnější z nich jsou sloni, žirafy a dobytek. Ve dvouleté studii z africké

savany bylo zjištěno, že po odstranění velkých herbivorů se zvýšila diverzita ptáků o 30 %. Nejvýznamnější byla ztráta právě slonů a žiraf, kteří mají největší dopad na redukci koruny stromů a pozemních členovců, oba tyto faktory mají vliv na diverzitu ptačích druhů, zejména granivorů a insektivorů (Ogada et al. 2008). Spásání dobyt看kem je hlavní silou formující ekosystém v nechráněných oblastech Kalahari na území Botswany. Při studování efektu spásání vegetace dobyt看kem na společenstva ptáků je nutné brát v úvahu nejen přímý efekt odstranění vegetace a zabránění sukcese křovinaté savany, ale také nepřímý efekt v podobě odstranění velké části primární produkce z tohoto přírodního systému. Dále spásání způsobuje redukci v diverzitě struktury vegetace, v diverzitě druhů rostlin a redukci v produkci semen. Tohle vede k nižší dostupnosti potravy a k redukci dalších důležitých podmínek prostředí pro ptáky (Herremans 1998).

Nejrozsáhlejším typem disturbancí je přeměna přírodní krajiny člověkem na zemědělskou. Tato přeměna krajiny může narušit přirozené procesy formující tuto krajinu a změnit tak její charakter. V severní části oblasti Kwazulu Natal v Jihoafrické republice byla zkoumána ptačí společenstva ve 4 různých typech prostředí: travnaté pláně, křoviny s dominancí *Acacia nilotica*, křoviny s dominancí *Acacia nigrescens* a tvrdolisté houštiny. Největší abundance ptáků byla zaznamenána v porostech tvrdolistých houštin, ovšem vyskytovali se zde pouze druhy přizpůsobené vysoké denzitě keřů. Nejvíce druhů bylo nalezeno v porostech křovin s dominancí akácie *nilotica*, druhové složení zde bylo heterogenní od druhů preferující otevřené savany až po druhy preferující prostředí s vysokou denzitou keřů. Kvůli přeměně krajiny na zemědělskou zde byly narušeny přirozené režimy ohňů a také zde chybí velcí herbivoři, takže se zde projevuje velice rychlá sukcese keřů a křovin (*shrub encroachment*), která není disturbována ohni ani okusem velkými býložravci, a tak zde trvá zhruba 40 let od otevřené travnaté pláně přes křoviny až po tvrdolisté houštiny, což je daleko rychlejší než při nenarušených přírodních procesech. Bez pravidelného režimu ohňů se tato heterogenní oblast změní v homogenní tvrdolisté houštiny, což by vedlo k razantnímu úbytku zdejších savanových druhů ptáků (Skowno & Bond 2003). Jiná studie z Keni zkoumala vliv přetvoření místních lesů na agroekosystémy na ptačí společenstva. Ukázalo se, že agroekosystémy s rozmanitou strukturou habitatu dokáží uživit velké množství druhů ptáků (zde bylo napočítáno 96 druhů ptáků a celkově 1788 jedinců), ale mají jen omezenou kapacitu na kompenzaci ztráty lesa. Celková diverzita druhů v agroekosystémech byla vyšší než v lesích, ale z celkového množství patřilo 60 % druhů a 76 % napočítaných jedinců ptáků k druhům savanových a křovinatých biotopů. Savanové druhy byly nejvíce ovlivněny heterogenitou

prostředí a přítomností velkých stromů a keřů (Laube et al. 2007). V Burkině Faso se zkoumala odpověď ptačích společenství na zintenzivňující se zemědělství. Nejvyšší druhová diverzita byla nalezena na aktivně obdělávané půdě a snižovala se s dobou od disturbance. Čím byla pole starší, tím se jejich vegetace stále více podobala pastvinám, které dokáží zachovat menší druhovou diverzitu. Hlavními faktory ovlivňujícími přítomnost ptáků v místních agroekosystémech byly dostatek míst k hnízdění a dostupnost potravy. S intenzivnějším zemědělstvím by zdejší ekosystémy ztratily na heterogenitě odstraněním keřů a stromů a tím by byla významně narušena i společenstva ptáků, kteří v nich hnízdí (Söderström et al. 2003). Další studie z oblasti národní rezervace Maasai Mara v Keni zkoumala vliv opuštěných farem na distribuci ptáků v savaně. Farmy v minulosti přijaly velké množství hnoje od dobytka, což významně zvýšilo množství živin v půdě. Výsledky ukázaly, že počty ptáků byly významně vyšší do 200 m od farmy oproti okolní krajině. Tento jev byl markantnější v období sucha, kdy je obecně méně potravy. Vyšší obsah živin na farmě způsobil výskyt většího množství dvoukřídlých a brouků na farmě, a tím pádem zde ptáci měli více potravy. Tak hnojení ovlivnilo distribuci ptáků na savaně. Jedny z hlavních důvodů většího množství ptáků na opuštěných farmách byly: poloha farem (vždy stavěny v blízkosti zdroje vody), akumulace hnoje, která ovlivnila růst a tím pádem strukturu vegetace (která má pozitivní efekt na ptačí společenstva, viz výše), vyšší počty bezobratlých, které byly pozitivně ovlivněny množstvím živin (Söderström & Reid 2010). Disturbance způsobené člověkem nemusí mít podobu jen přeměny na zemědělskou krajinu. Jen pro ilustraci zde zmíním jednu studii z Jihoafrické republiky o dopadech výstavby golfového střediska na společenstva ptáků obývajících tzv. Strandveld vegetaci (to je ohrožený typ vegetace vyskytující se v okolí Kapského města na písčných dunách). Výstavba golfového střediska zabrala plochu zhruba 170 ha, ovšem bylo zde ponecháno 43 ha původní Strandveld vegetace uvnitř střediska. Byla porovnána společenstva ptáků v setrvávajících fragmentech Strandveld vegetace v golfovém středisku se společenstvy okolního chráněného území. Celková druhová bohatost byla vyšší v golfovém středisku, ale jednalo se zejména o druhy biotopových generalistů, druhy měly nižší abundance a byly nerovnoměrně rozděleny ve zbývajících fragmentech Strandveld vegetace. Původní ptáci Strandveld vegetace byly druhově bohatší a měly vyšší abundance v okolní chráněné oblasti. Společenstva ptáků v golfovém středisku měla vysoké množství generalistů a granivorních druhů, ale oproti okolnímu chráněnému území ztratila velké množství nektarivorních a frugivorních druhů. Závěrem studie bylo, že golfové středisko je nevhodné pro zachování diverzity druhů ptáků původní vegetace, ale pečlivé projektování s přihlédnutím k ekologickým teoriím by mohlo tento efekt ztráty diverzity zmírnit (např.

kdyby byly ve středisku větší fragmenty Strandveld vegetace - okolo 51 ha) (Fox & Hockey 2007).

Důsledkem narušování přírodního koloběhu disturbancí (zejména ohňů) člověkem může v některých oblastech docházet k nekontrolovatelné sukcesi keřů a houštin (*shrub encroachment*), která významně ovlivňuje druhové složení ptačích společenství v oblasti. V lokálním měřítku byla naměřena nejvyšší diverzita druhů ptáků při středním keřovém pokryvu (zhruba když je oblast pokryta z 40 - 50 % keři, houštinami či stromy a z 50 - 60 % travnatou plání) (Sirami et al. 2009; Skowno & Bond 2003). Kompozice druhů ptáků zažívá velký obrat kolem tohoto gradientu. V podstatě se zde mění společenstva ptáků otevřené savany na společenstva preferující vysokou denzitu dřevin a u tohoto gradientu se obě společenstva setkávají. Další zvyšování denzity keřů by tak vedlo ke ztrátě určitých druhů ptáků, a tím i ke snížení druhové diverzity v celé krajině (Sirami et al. 2009). Studie ze Swazijska zkoumala vliv sukcese keřů na společenstva ptáků v letech 1998 - 2008. Více než polovina ze 106 druhů místních ptáků vykázala signifikantní změnu ve výskytu mezi lety 1998 - 2008. 32 druhů zvýšilo své stavy, 29 druhů snížilo stavy a 45 druhů zůstalo stabilních. Změny ve výskytech druhů byly vysvětleny habitatem druhů, druhy vázané na otevřenou travnatou savanu signifikantně ubývaly, zatímco druhy vázané na vysokou denzitu dřevin přibývaly a druhy vázané na střední denzitu křovin neměnily početnosti. Celková druhová bohatost signifikantně klesla a toto bylo vysvětleno přibývajícím pokryvností křovin (z 24 % na 44 %) a extinkce druhů byla signifikantně spjata hlavně s úbytkem travnatého pokryvu (z 63 % na 34 %) (Sirami & Monadjem 2012).

A opět na závěr podkapitoly zařadím odpovědi skupin ptáků s různými potravními specializacemi na různé determinanty prostředí. Při porovnávání ptačích společenství v původním porostu *Acacia karoo* a zavlečeným druhem *Prosopis* byly nalezeny velké rozdíly v počtech ptáků a družích ptáků v různých potravních guildách. V porostech se zavlečeným druhem *Prosopis* úplně chyběli dravci, frugivorní ptáci se objevovali zřídka a insektivorů bylo o polovinu méně. Žádné velké rozdíly nebyly zaznamenány mezi omnivory a nektarivory (Dean et al. 2002). V oblasti Western Cape Province v Jihoafrické republice v porostech invazivní akácie z Austrálie byly nízké počty nektarivorů, frugivorů a dravců, naopak zde byly vyšší počty omnivorů (Rogers & Chown 2014). Co se týče vlivu disturbancí na různé potravní guildy, tak se liší oblast od oblasti. V jihoafrickém Fynbosu mělo zvýšení frekvence ohňů negativní dopad na místní endemické nektarivory. Naopak se zde zvyšoval počet

granivorních druhů (Chalmandrier et al. 2013). Na východoafrické savaně se na vypalovaných místech objevovaly signifikantně vyšší počty sokolovitých ptáků, pravděpodobně kvůli lepší dostupnosti potravy, která nemá tolik příležitostí k úkrytu. Nebyly zde zaznamenány žádné rozdíly mezi insektivory a granivory na vypálených a nevypálených místech (O'Reilly et al. 2006). Ve studii z Krugerova národního parku byl zaznamenán negativní efekt silnějších požárů na společenstva granivorů a ptáků, kteří se živí na zemi, kteří vyžadují prostředí s dostatečným pokryvem travní vegetace, která na místech silnějších požárů byla hodně redukována (Mills 2004). Další disturbance v podobě velkých herbivorů měla negativní vliv na granivorní a insektivorní druhy. Velcí herbivoři měli negativní dopad na diverzitu pozemních členovců a na korunové patro stromů, takže tím zredukovali potravní příležitosti (Ogada et al. 2008). Studie z jižní Etiopie porovnávala počty ptáků z různých potravních guild mezi tropickým lesem a agroekosystémem. Granivoři a nektarivoři byli početnější v zemědělské krajině. Insektivori, frugivoři a omnivoři byli stejně početní v obou prostředích (Gove et al. 2013). Sukcese keřů může mít také signifikantní vliv na složení potravních guild ve společenstvech ptáků. Zvyšováním pokryvnosti keřů byli negativně ovlivněni granivoři a naopak pozitivně ovlivněni insektivori (Sirami et al. 2009). Ve studii z Kalahari hustě křovinatému prostředí dominovali menší insektivori, ptáci vytvářející hnízda ve tvaru hrnku či koule a ptáci s barvou peří vyšších světelných délek (oranžová, červená a žlutá). Granivoři, ptáci hnízdící na zemi, insektivori lovíci hmyz z kůry a ptáci lovíci svou kořist útokem z výšky na zem byli negativně ovlivněni hustší křovinatou vegetací. V dutinách hnízdící ptáci, dravci, frugivoři a ptáci lovíci svou kořist na zemi z bydla byli negativně ovlivněni ztrátou vysokých stromů (Seymour & Dean 2010). Další studie se věnují determinantům určujícím početností dravců. Je to zejména proto, že dravci jsou hodně citliví na změnu prostředí a na tlak, který na ně vytváří člověk svou zvyšující se populací a územními nároky. Je to také skupina nejvíce ohrožená lovem. Ve studii z Pobřeží Slonoviny se porovnávala ptačí společenstva z let 1968 - 1972 a 1996 v chráněné rezervaci a jejím okolí. Všech 6 velkých druhů lesních dravců a nemigrujících savanových orlů zmizelo už v polovině 80. let 20. století. Ze zbývajících 12 druhů hnízdících dravců 4 zvýšily své početnosti a 4 je snížily. Všech 14 druhů nehnízdících migrantů zůstalo na stejných početních stavech a nebo je dokonce zvýšily. Distribuci dravců nejvíce ovlivňovali 3 faktory. Zaprvé snižující se počet srážek, což mělo za následek změnu druhového složení místního společenstva a invazi nových druhů migrantů i místních ptáků. Tím došlo k redukcí počtu vhodné potravy pro místní dravce. Druhým faktorem bylo odlesňování, rozvoj zemědělství a tlak lovu v okolí rezervace, což vedlo k fragmentizaci a degradaci vhodného habitatu pro život. To vedlo k extinkci

velkých druhů dravců (ale i k rozvoji jiných druhů ptáků). Třetím faktorem byla modifikace habitatu uvnitř rezervace ve formě zvýšení pokrývnosti stromů, invaze hustých křovin do rezervace a nelegální vysazování palmových plantáží (Thiollay 1998). Podobná studie ze sousední Burkiny Faso ukázala razantní úbytek dravců a velkých druhů ptáků mimo chráněná území. Většina z těchto druhů se dokonce vyskytovala už jen v rezervacích. A důvodem tohoto úbytku byla opět degradace a fragmentace habitatu a lov (Thiollay 2006). Obdobná studie z Botswany přišla se stejnými výsledky. Byl zde zaznamenán rapidní úbytek dravých ptáků do 15 km od rezervace, tento úbytek byl ještě vyšší v období sucha. Ovšem různé skupiny dravců reagovali jinak. Počty velkých savanových orlů byly 50 km od rezervace už jen na méně než 10 % počtu ve středu rezervace a jejich počty na periferii rezervace (asi 30 km od středu) byly již o 40% nižší než ve středu rezervace, což naznačuje silný okrajový efekt působící na populace velkých dravců uvnitř rezervací. Migrující dravci byli mnohem méně senzitivní na změny prostředí mimo chráněná území. I přesto, že orel stepní a orel wahlbergův by podle očekávání kvůli své velikosti měli patřit do skupiny citlivější na změnu prostředí, tak se jejich stavy mimo rezervaci nijak výrazně neměnily. Je to pravděpodobně dáno tím, že jsou oba habitatově větší generalisté než místní druhy orlů a také tím, že se zde nerozmnožují. Počty mrchožroutů byly nejvyšší na okrajích rezervace, s výjimkou supy bělohlavého, který reagoval na prostředí stejně jako velcí orli. Ten je, zdá se, úplně nejcitlivější druhem dravce na změnu prostředí. V oblasti vzdálenější než 15 km od rezervace se téměř nevyskytoval. Úbytek dravých ptáků mimo rezervace je pravděpodobně způsoben strukturálními změnami ve vegetaci, které jsou způsobeny nadměrným spásáním dobytka. Tyto změny vedou ke ztrátě biodiverzity a biomasy mimo rezervaci, a tím pádem i ke ztrátě potencionální kořisti pro orly a jiné velké dravé ptáky. Populace mrchožroutů jsou nejvyšší na okrajích rezervace pravděpodobně kvůli tomu, že jsou schopni se krmit i na mršinách dobytka v době sucha. I přes velký pokles v populacích dravců mimo rezervace je situace v Botswaně (k roku 1995) zdaleka nejlepší z jihoafrických zemí, ve kterých se velcí draví ptáci mimo rezervace vůbec nevyskytují. Relativně dobrá situace v této oblasti je dána hlavně nízkou hustotou lidské populace, která je navíc soustředěná v úrodnějších regionech země (Herremans & Herremans-Tonnoeyr 2000).

Hlavním determinantem výskytu ptáků savanových a křovinatých biotopů je struktura vegetace, zvláště důležitá je struktura v korunách stromů a ve výšce do 2 metrů. Existují ovšem typy prostředí, kde je důležitější druhová skladba rostlinstva nebo přítomnost alespoň několika vysokých stromů nebo keřů. Dalšími determinanty výskytu těchto druhů ptáků jsou

mechanismy, které mění právě strukturu vegetace. Mezi tyto mechanismy se řadí režim ohňů, okus velkými herbivory, přetvorba krajiny člověkem na zemědělskou nebo nadměrná sukcese keřů a houštin.

Druhy travnatých plání

Společenstva ptáků travnatých plání jsou svými ekologickými nároky velice podobná společenstvům ptáků otevřené travnaté savany. Hlavní rozdíl mezi nimi je, že společenstva ptáků travnatých plání negativně reagují na přítomnost vysokých stromů a keřů (Laube et al. 2007). Ideálním prostředím pro tyto ptáky je naprosto otevřená krajina bez vysokých stromů a keřů.

Také pro tato společenstva ptáků je hlavním determinantem jejich výskytu heterogenita ve struktuře vegetace (Gottschalk et al. 2007; Reynolds & Symes 2013). Ta je v tomto prostředí zejména ve formě různě vysokých travnatých porostů. Na pláních Serengeti v Tanzanii byla na travnatých pláních zaznamenána rozdílná společenstva obývající nízké travnaté porosty a střední až vysoké travnaté porosty. Vyšší denzita ptáků byla zaznamenána ve středních až vysokých travnatých porostech a to 3,36 ptáků na hektar, denzita ptáků obývajících nízké travnaté porosty byla 1,47 ptáků na hektar (Gottschalk et al. 2007).

Společenstva ptáků travnatých plání jsou ohrožena zejména ztrátou přirozeného prostředí hlavně v podobě sukcese keřovitého porostu či stromů (Watkinson & Ormerod 2001; Reynolds & Symes 2013; Allan et al. 1997; Lipsey & Hockey 2010). Studie z Jihoafrické republiky zkoumala vliv sukcese invazního ostružiníku na společenstva ptáků travnatých plání. Zkoumaly se 4 typy prostředí: netransformované travnaté pláně, vypálené plochy, plochy s invazním ostružiníkem a travnaté pláně po odstranění ostružiníku. Přítomnost invazního ostružiníku negativně ovlivnila heterogenitu prostředí a tím i diverzitu ptačích druhů. Ovšem plochy po odstranění ostružiníku prokázaly rychlé zotavení a měly stejnou diverzitu ptáků jako netransformované travnaté pláně (Reynolds & Symes 2013). Další možnou příčinou ztráty habitatu travnatých plání je zalesňování. V Mpumalanga Province v Jihoafrické republice korespondují oblasti s největší diverzitou druhů ptáků travnatých plání s oblastmi právě zalesňovanými či vhodnými pro potencionální zalesnění. Přitom zalesňování má velmi negativní efekt na diverzitu druhů ptáků travnatých plání a i přeměna malé plochy

ve stromovou plantáž je velmi nebezpečná pro tato společenstva. Místní společenstva travnatých plání obsahují 90 druhů ptáků, 25 z nich je předmětem ochrany a 10 druhů je celosvětově ohrožených. Při zalesnění byť jen malé plochy plání je původní společenstvo travnatých plání nahrazeno společenstvem lesních a savanových ptáků o počtu 65 druhů. Při porovnání druhů negativně a pozitivně ovlivněných zalesňováním se ukázalo, že společenstva travnatých plání mají mnohem větší druhovou diverzitu a jsou bohatší na endemické a ohrožené druhy než společenstva stromových plantáží (Allan et al. 1997). Stejná situace je v sousední provincii Kwazulu Natal. Oblasti vhodné pro zalesnění se shodují s oblastmi s největším počtem endemitů a ohrožených druhů. Aby splňovali mezinárodní ekologické standarty, tak pěstitelé mezi stromovými plantážemi nechávají sítě koridorů, aby propojili zbývající vhodné habitaty. Studie z Jihoafrické republiky zkoumala hodnotu těchto koridorů pro zachování společenstev ptáků travnatých plání. V celé oblasti koridorů, stromových plantáží a okolních travnatých plání se vyskytovali 3 skupiny ptáků, specialisté travnatých plání, habitatoví generalisté a netravnaté druhy. Travnatí specialisté byli omezeni na místa pravidelně vypalovaná a na velké přilehlé otevřené plochy nebo na rozlehlé travnaté koridory. Nenašly se žádné důkazy o důležitosti fyzického propojení otevřených habitatů pro ptáky v této oblasti. Namísto toho se zdá, že vytvoření tzv. ekologických sítí v tomto rozsahu je pro travnaté specialisty značně nevyhovující prostředí (Lipsey & Hockey 2010).

Na závěr bych zmínil, že se pravděpodobně společenstva ptáků travnatých plání výrazně liší od jiných společenstev ptáků v zastoupení různých potravních guild. V národním parku Omo v Etiopii zkoumali ptačí společenstva během období sucha. Nalezeno bylo 45 druhů ptáků travnatých plání a z toho 75 % insektivorů, ostatní potravní guildy byly zastoupeny minimálně (Takeishi 1983).

Nejdůležitějším determinantem výskytu ptáků travnatých plání je struktura vegetace a neporušené přirozené prostředí. Zdá se, že tyto druhy ptáků jsou obzvláště citlivé na ničení a fragmentaci přirozeného habitatu, a značná část těchto území je v ohrožení ze strany člověka. Jen velmi malá část takového vhodného prostředí je dnes na území Afriky součástí chráněných rezervací a je nezbytně nutné rozšířit plochy rezervací pro zachování druhové diverzity ptáků travnatých plání. Dále je nutný další výzkum týkající se těchto společenství ptáků, protože o nich zatím víme jen velmi málo.

Elevační gradient (altitudinální gradient)

Změny společenstev ptáků s měnící se nadmořskou výškou se projevují v horských oblastech Afriky. Studie z pohoří Udzungwa v Tanzanii našla nížinná a horská společenstva ptáků měnící se na hranici 1200 metrů nad mořem. Většina druhů ptáků v této oblasti se dá jasně přiřadit do jedné z těchto skupin ptáků. Data dále naznačují přítomnost dalších potencionálních sekundárních hranic, ačkoliv tyto hranice byly více individuální pro konkrétní druhy než pro celá společenstva. Jsou zde 2 možná vysvětlení tohoto jevu. První možné je, že v minulosti byly oddělené fragmenty nížinného a horského lesa a vyvíjely se odděleně. Druhé vysvětlení spočívá v adaptacích na různé mikroklimatické podmínky a na vzniklé pozitivní vazby k druhům stejných elevačních výšek a negativní vazby k druhům jiných výšek (Romdal & Rahbek 2009). Další studie z deštného lesa Malagasy na východě Madagaskaru našla velký úbytek ptačích druhů nad hranicí 1300 metrů nad mořem. A nejvyšší druhová diverzita byla v rozmezí 800 - 1200 metrů nad mořem, což naznačuje že je zde podobný výškový gradient rozšíření ptáků jako v horách v Tanzanii (Hawkins 1999).

Největším ohrožením pro horská společenstva ptáků v Africe je fragmentace lesa a následné rozšiřování savany do vyšších nadmořských výšek. I přesto, že se jedná o lesní druhy ptáků, tak vykazují snášenlivost k těmto změnám v prostředí. Možné vysvětlení je, že jsou buď ekologicky flexibilnější než například savanové druhy, které se šíří z rozmachem savanové vegetace (ale jsou méně tolerantní k subideálnímu habitatu, který neobývají), ale spíše je to dáno tím, že už vlastně nemají kam ustupovat před ztrátou svého přirozeného prostředí a musí žít v subideálním prostředí a je možné, že je populace těchto ptáků budou nadále klesat (Reif et al. 2007; Hořák et al. 2009).

Závěr

U velkoškálových determinantů byly v pracích zabývajících se africkými ptáky nalezeny důkazy na podporu energetické hypotézy a také na podporu teorie o mid-domain efektu. Byly nalezeny také důkazy o vlivu různých klimatických proměnných na druhovou diverzitu ptáků, jako například vliv sezonality a množství srážek, průměrná teplota a primární produktivita rostlin.

Hlavním determinantem ptačí druhové diverzity a abundance na lokální úrovni pro všechna společenstva ptáků byla heterogenita ve struktuře vegetace. Ovšem dále společenstva lesních ptáků, ptáků savan a křovinatých biotopů a ptáků otevřených travnatých plání reagovala na různé další determinanty odlišně.

Lesní druhy ptáků signifikantně reagovaly na uzavřenost stromové koruny, při jejím porušení klesal počet druhů lesních ptáků. Dále jsou také ovlivněni druhovým složením lesního porostu, výškou korunového patra a dostatečným počtem vhodných míst k hnízdění. Velmi negativně jsou ovlivněni kácením lesa a jeho přeměnou na zemědělskou krajinu, ale při zanechání dostatečně velkých fragmentů původního lesa obklopených vhodnou krajinou lze předejít ztrátě velkého množství druhů. Nejohroženější jsou lesní ptáci v oblasti deštného pralesa Upper Guinea. Tato oblast je ohrožena fragmentizací a úplnou ztrátou pralesa. Nachází se v nejhustěji obydlené části Afriky.

Nejvyšší počty druhů savan a křovinatých biotopů se vyskytovaly na lokalitách se střední mírou heterogenity struktury vegetace. Taková krajina je zhruba ze 40 % zarostlá keři a vysokými stromy a z 60 % trávou. Důležitými determinanty diverzity ptáků savan jsou disturbance ve formě ohňů a spásání velkými herbivory. Při narušení těchto disturbancí vlivem člověka dochází k nepřiměřené sukcesi keřového patra a to následně snižuje druhovou diverzitu. Společenstva savanových druhů ptáků jsou spíše pozitivně ovlivněna přetvorbou krajiny na zemědělskou, dokáží z toho těžit a rozšiřují své areály výskytu na úkor společenstev lesních druhů. V některých oblastech se jeví jako důležitější druhové složení vegetace než její struktura, ale jedná se spíše o výjimky a speciální typy prostředí.

Společenstva ptáků otevřených travnatých plání také ovlivňuje struktura vegetace, zde se to projevuje ve formě různé výšky trávy, a jsou naopak negativně ovlivněny přítomností keřů a stromů. Nejvíce jsou tato společenstva ohrožena zalesňováním jejich původního životního prostředí, dále také sukcesí keřů a přeměnou travnatých plání na zemědělskou krajinu.

Pro lepší pochopení problematiky lokálních determinantů ptačí druhové diverzity je nutné lépe prozkoumat vztahy mezi ptáky otevřených travnatých plání, o kterých toho na Africkém kontinentu víme jen velmi málo a jejich biotop patří mezi nejméně chráněné a nejvíce ohrožené na kontinentu. Další nedostatek informací je z oblasti střední Afriky, hlavně pak Konžského deštného pralesa. Nachází se zde největší souvislá plocha tropického deštného lesa na Africkém kontinentu, přesto z této oblasti nejsou prakticky žádné články o ptačí druhové diverzitě.

Co se týče elevačního gradientu, v několika studiích byla pozorována hranice kolem 1250 metrů nad mořem, při které se mění společenstva ptáků z nížinných na horské. Ovšem i zde je potřeba dalších studií z více míst, aby se prokázalo, že tato hranice skutečně platí na celém kontinentu.

Seznam literatury

pozn.: zdroje označené * jsou sekundárně citované

- Allan, D., Harrison, J., Navarro, R., van Wilgen, B., & Thompson, M. (1997). The impact of commercial afforestation on bird populations in Mpumalanga Province, South Africa—insights from bird-atlas data. *Biological Conservation*, 3207(96), 173–185.
- Beier, P., Drielen, M. Van, & Kankam, B. (2002). Avifaunal collapse in West African forest fragments. *Conservation Biology*, 16(4), 1097–1111.
- Böhning-Gaese, K. (1997). Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, 24, 49–60.
- Bonn, A., Storch, D., & Gaston, K. J. (2004). Structure of the species--energy relationship. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271(1549), 1685–91.
- Borghesio, L. (2008). Effects of human subsistence activities on forest birds in northern Kenya. *Conservation Biology : The Journal of the Society for Conservation Biology*, 22(2), 384–94.
- Colwell, R., & Lees, D. (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 70–76.
- Currie, D. (1991). Energy and large-scale patterns of animal-and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137(1), 27–49.
- Dami, F., Mwansat, G., & Manu, S. (2013). The effects of forest fragmentation on species richness on the Obudu Plateau, south-eastern Nigeria. *African Journal of Ecology*, 51, 32–36.
- Dean, W. R. J., Milton, S., & Jeltsch, F. (1999). Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. *Journal of Arid Environments*, 41, 61–78.
- Dean, W. R. J., Anderson, M. D., Milton, S. J., & Anderson, T. a. (2002). Avian assemblages in native Acacia and alien Prosopis drainage line woodland in the Kalahari, South Africa. *Journal of Arid Environments*, 51(1), 1–19.
- Dranzoa, C. (2001). Breeding birds in the tropical rain forests of Kibale National Park, Uganda. *African Journal of Ecology*, 39, 74–82.
- Fairbanks, D. H. ., Reyers, B., & van Jaarsveld, A. S. (2001). Species and environment representation: selecting reserves for the retention of avian diversity in KwaZulu-Natal, South Africa. *Biological Conservation*, 98(3), 365–379.
- Farwig, N., Sajita, N., & Böhning-Gaese, K. (2008). Conservation value of forest plantations for bird communities in western Kenya. *Forest Ecology and Management*, 255(11), 3885–3892.

- Foody, G. M. (2004). Spatial nonstationarity and scale-dependency in the relationship between species richness and environmental determinants for the sub-Saharan endemic avifauna. *Global Ecology and Biogeography*, 13(4), 315–320.
- Fox, S., & Hockey, P. (2007). Impacts of a South African coastal golf estate on shrubland bird communities. *South African Journal of Science*, 103, 27–34.
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Gottschalk, T., Ekschmitt, K., & Bairlein, F. (2007). Relationships between vegetation and bird community composition in grasslands of the Serengeti. *African Journal of Ecology*, 45, 557–565.
- Gove, A. D., Hylander, K., Nemomissa, S., Shimelis, A., & Enkossa, W. (2013). Structurally complex farms support high avian functional diversity in tropical montane Ethiopia. *Journal of Tropical Ecology*, 29(02), 87–97.
- Gregory, N. C., Sensenig, R. L., & Wilcove, D. S. (2010). Effects of controlled fire and livestock grazing on bird communities in East African savannas. *Conservation Biology*, 24(6), 1606–1616.
- Hawkins, A. (1999). Altitudinal and latitudinal distribution of east Malagasy forest bird communities. *Journal of Biogeography*, 26(3), 447–458.
- Hawkins, B., Field, R., Cornell, H., Currie, D., Guégan, J.-F., Kaufman, D., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Obersdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E., Turner, J. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84(12), 3105–3117.
- Herremans, M. (1998). Conservation status of birds in Botswana in relation to land use. *Biological Conservation*, 86(2), 139–160.
- Herremans, M., & Herremans-Tonnoeyr, D. (2000). Land use and the conservation status of raptors in Botswana. *Biological Conservation*, 94, 31–41.
- Holbech, L. H. (2009). The conservation importance of luxuriant tree plantations for lower storey forest birds in south-west Ghana. *Bird Conservation International*, 19(03), 287–308.
- Hořák, D., Sedláček, O., Reif, J., Riegert, J., & Pešata, M. (2009). When savannah encroaches on the forest: thresholds in bird–habitat associations in the Bamenda Highlands, Cameroon. *African Journal of Ecology*, 48, 822–827.
- Hudson, A., & Bouwman, H. (2007). Different land - use types affect bird communities in the Kalahari, South Africa. *African Journal of Ecology*, 45, 423–430.
- Chalmandrier, L., Midgley, G. F., Barnard, P., & Sirami, C. (2013). Effects of time since fire on birds in a plant diversity hotspot. *Acta Oecologica*, 49, 99–106.

- Jetz, W., & Rahbek, C. (2001). Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10), 5661–5666.
- Jetz, W., & Rahbek, C. (2002). Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science (New York, N.Y.)*, 297(5586), 1548–1551.
- Kissling, W. D., Rahbek, C., & Böhning-Gaese, K. (2007). Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings of The Royal Society B*, 274(1611), 799–808.
- Kofron, C. P., & Chapman, a. (1995). Deforestation and bird species composition in Liberia, West Africa. *Tropical Zoology*, 8(2), 239–256.
- Laube, I., Breitbach, N., & Böhning-Gaese, K. (2007). Avian diversity in a Kenyan agroecosystem: effects of habitat structure and proximity to forest. *Journal of Ornithology*, 149(2), 181–191.
- Lens, L., Dongen, S. Van, Norris, K., Githiru, M., & Matthysen, E. (2002). Avian persistence in fragmented rainforest. *Science*, 298(November), 1236–1238.
- Lipsey, M. K., & Hockey, P. a. R. (2010). Do ecological networks in South African commercial forests benefit grassland birds? A case study of a pine plantation in KwaZulu-Natal. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137(1-2), 133–142.
- Manu, S., Peach, W., & Cresswell, W. (2007). The effects of edge, fragment size and degree of isolation on avian species richness in highly fragmented forest in West Africa. *Ibis*, 149, 287–297.
- Mills, M. (2004). Bird community responses to savanna fires: should managers be concerned? *South African Journal of Wildlife Research*, 34(1), 1–11.
- Neuschulz, E. L., Botzat, A., & Farwig, N. (2011). Effects of forest modification on bird community composition and seed removal in a heterogeneous landscape in South Africa. *Oikos*, 120(9), 1371–1379.
- Newmark, W. (1991). Tropical forest fragmentation and the local extinction of understory birds in the eastern Usambara Mountains, Tanzania. *Conservation Biology*, 5(1), 67–78.
- O'Reilly, L., Ogada, D., Palmer, T., & Keesing, F. (2006). Effects of fire on bird diversity and abundance in an East African savanna. *African Journal of Ecology*, 44, 165–170.
- Ogada, D. L., Gadd, M. E., Ostfeld, R. S., Young, T. P., & Keesing, F. (2008). Impacts of large herbivorous mammals on bird diversity and abundance in an African savanna. *Oecologia*, 156(2), 387–397.
- Oindo, B., de By, R., & Skidmore, A. (2000). Interannual variability of NDVI and bird species diversity in Kenya. *International Journal of Applied Earth ...*, 2(3-4), 172–180.

- Oindo, B., de By, R., & Skidmore, A. (2001). Environmental factors influencing bird species diversity in Kenya. *African Journal of Ecology*, 31, 295–302.
- Owino, A., Amutete, G., Mulwa, R., & Oyugi, J. (2008). Forest patch structures and bird species composition of a lowland riverine coastal forest in Kenya. *Tropical Conservation Science*, 1(3), 242–264.
- Owiunji, I., & Plumptre, A. (1998). Bird communities in logged and unlogged compartments in Budongo Forest, Uganda. *Forest Ecology and Management*, 108, 115–126.
- Péron, G., & Crochet, P.-A. (2009). Edge effect and structure of mixed-species bird flocks in an Afrotropical lowland forest. *Journal of Ornithology*, 150(3), 585–599.
- Peters, M. K., Likare, S., & Kraemer, M. (2008). Effects of habitat fragmentation and degradation on flocks of African ant-following birds. *Ecological Applications*, 18(4), 847–858.
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8(2), 224–239.
- Reif, J., Sedláček, O., Hořák, D., Riegert, J., Pešata, M., Hrázský, Z., & Janeček, Š. (2007). Habitat preferences of birds in a montane forest mosaic in the Bamenda Highlands, Cameroon. *Ostrich*, 78(1), 31–36.
- Reynolds, C., & Symes, C. (2013). Grassland bird response to vegetation structural heterogeneity and clearing of invasive bramble. *African Zoology*, 48(2), 228–239.
- Rogers, A. M., & Chown, S. L. (2014). Novel ecosystems support substantial avian assemblages: the case of invasive alien Acacia thickets. *Diversity and Distributions*, 20(1), 34–45.
- Romdal, T., & Rahbek, C. (2009). Elevational zonation of afrotropical forest bird communities along a homogeneous forest gradient. *Journal of Biogeography*, 36(2), 327–336.
- Sekercioglu, C. (2002). Effects of forestry practices on vegetation structure and bird community of Kibale National Park, Uganda. *Biological Conservation*, 107, 229–240.
- Seymour, C. L., & Dean, W. R. J. (2010). The influence of changes in habitat structure on the species composition of bird assemblages in the southern Kalahari. *Austral Ecology*, 35(5), 581–592.
- Sirami, C., & Monadjem, A. (2012). Changes in bird communities in Swaziland savannas between 1998 and 2008 owing to shrub encroachment. *Diversity and Distributions*, 18(4), 390–400.
- Sirami, C., Seymour, C., Midgley, G., & Barnard, P. (2009). The impact of shrub encroachment on savanna bird diversity from local to regional scale. *Diversity and Distributions*, 15(6), 948–957.

- Skowno, A., & Bond, W. (2003). Bird community composition in an actively managed savanna reserve, importance of vegetation structure and vegetation composition. *Biodiversity & Conservation*, *12*, 2279–2294.
- Söderström, B., Kiema, S., & Reid, R. S. (2003). Intensified agricultural land-use and bird conservation in Burkina Faso. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *99*(1-3), 113–124.
- Söderström, B., & Reid, R. S. (2010). Abandoned pastoral settlements provide concentrations of resources for savanna birds. *Acta Oecologica*, *36*(2), 184–190.
- Štorch, D., Evans, K. L., & Gaston, K. J. (2005). The species-area-energy relationship. *Ecology Letters*, *8*(5), 487–492.
- Takeishi, M. (1983). Avifauna of the Omo National Park, Ethiopia, in the Dry Season. *African Study Monographs*, *4*, 91–106.
- Thiollay, J. (1998). Long-term dynamics of a tropical savanna bird community. *Biodiversity & Conservation*, *7*, 1291–1312.
- Thiollay, J.-M. (2006). Large Bird Declines with Increasing Human Pressure in Savanna Woodlands (Burkina Faso). *Biodiversity and Conservation*, *15*(7), 2085–2108.
- Turner, I. (1996). Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, *33*, 200–209.
- Van Rensburg, B. J., Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2002). Species richness, environmental correlates, and spatial scale: a test using South African birds. *The American Naturalist*, *159*(5), 566–577.
- Vergara, P. M., & Hahn, I. (2009). Linking edge effects and patch size effects: Importance of matrix nest predators. *Ecological Modelling*, *220*(9-10), 1189–1196.
- Waltert, M., Bobo, K., Sainge, N., Fermon, H., & Muhlenberg, M. (2005). From forest to farmland: habitat effects on Afrotropical forest bird diversity. *Ecological Applications*, *15*(4), 1351–1366.
- Watkinson, A. R., & Ormerod, S. J. (2001). Grasslands, grazing and biodiversity: editors' introduction. *Journal of Applied Ecology*, *38*, 233–237.
- Watson, J. E. M., Whittaker, R. J., & Dawson, T. P. (2004). Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest-dependent birds in tropical coastal forests of southeastern Madagascar. *Biological Conservation*, *120*(3), 311–327.
- Wethered, R., & Lawes, M. (2005). Nestedness of bird assemblages in fragmented Afromontane forest: the effect of plantation forestry in the matrix. *Biological Conservation*, *123*(1), 125–137.
- Wethered, R., & Lawes, M. J. (2003). Matrix effects on bird assemblages in fragmented Afromontane forests in South Africa. *Biological Conservation*, *114*(3), 327–340.

Wiafe, E., Dakwa, K., & Yeboah, S. (2010). Assemblages of avian communities in forest elephant (*Loxodonta cyclotis*) range in Ghana. *Pachyderm*, 48, 41–47.

* Williamson, M. H. (1988). Relationship of species number to area, distance and other variables. *Analytical Biogeography* 91–115.

Zurita, G. a., Rey, N., Varela, D. M., Villagra, M., & Bellocq, M. I. (2006). Conversion of the Atlantic Forest into native and exotic tree plantations: Effects on bird communities from the local and regional perspectives. *Forest Ecology and Management*, 235(1-3), 164–173.