

Sezonnost tropického deštného lesa z ptačí perspektivy

Tropické prostředí by podle tradičních představ mělo být relativně stálé, a to jak v dlouhodobém měřítku, tak během roku. To se týká především abiotických podmínek, kdy v průběhu roku nepozorujeme významné kolísání teplot a délky dne. Můžeme proto předpokládat, že stálé prostředí nabízí živočichům celoročně dostatečné množství zdrojů, hlavně potravy. V učebnicích ekologie i vědeckých článcích se tedy často opakuje, že zatímco v našich zeměpisných šířkách je reprodukce organismů omezoována periodicky se opakujícími nepříznivými podmínkami prostředí, v tropech, a platí to zejména pro tropický deštný les, podobnou sezonnost v rozmnožování nepozorujeme. Jenže pokud začneme hledat vědecky podložené důkazy, zjistíme, že v podstatě neexistují. Ani pro tak nápadnou a hojně studovanou skupinu, jakou představují ptáci. I malé dítě ví, že u nás je nejvíce uslyšíme na jaře. Jenže kdy a jak intenzivně zpívají v tropickém deštném lese? O tom kupodivu nemáme mnoho údajů. V naší studii, která je součástí širšího projektu zaměřeného na výzkum ptačích společenstev podél výškového gradientu na Kamerunské hoře ve středozápadní Africe, jsme se pokusili odpovědět na otázky typu: Jsou podmínky v tropickém deštném lese během roku opravdu stálé? Jak na případné změny prostředí reagují ptáci svou hnízdní a zpěvní aktivitou? Liší se v těchto reakcích jednotlivé druhy nebo skupiny druhů, a proč? Mění se průběh zpěvní aktivity ptačích společenstev mezi nížinným a horským lesem?

O stálosti tropického prostředí

Při obecném porovnávání tropů s naší zeměpisnou šířkou jsou oblasti kolem rovníku opravdu prostředím relativně stálým. Nedochozí zde ke střídání ročních období, jak to známe ze střední Evropy, přesto se některé podmínky v průběhu roku výrazně mění. Zatímco v mírném pásu jde zejména o výkyvy teplot (a o délku dne) a množství srážek je během roku spíše stálé, v tropech je tomu přesně naopak – průměrná teplota zůstává společně s délkou dne po celý rok poměrně neměnná,

ovšem v mnoha oblastech výrazně kolísá množství srážek. V nejjednodušším případě se střídají velmi odlišná období dešťů a sucha.

Náš výzkum probíhal v tropickém deštném lese v jihozápadním Kamerunu, podél výškového gradientu Kamerunské hory (Mongu ma Ndemí). Tato aktivní sopka se nachází na atlantském pobřeží v jihozápadní části Kamerunu a jde o nejvyšší horu (4 095 m n. m.) pásu Kamerunských hor (neboli Kamerunské linie) i celé středozápadní Afriky. Zároveň je jedním z nejdeš-

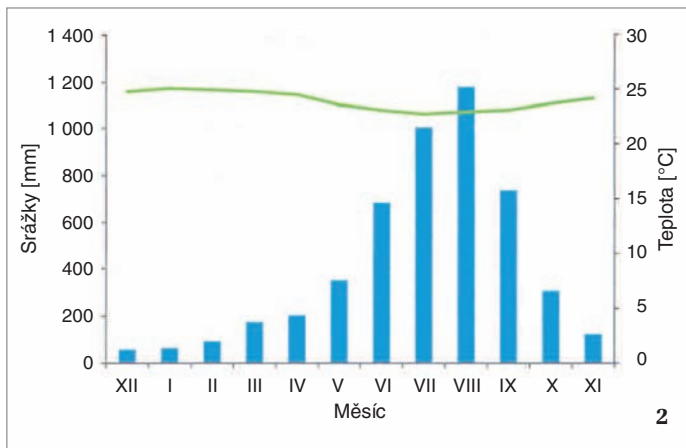
tivějších míst světa – celkový roční úhrn srážek dosahuje až 12 m! Pás hor se táhne od vulkánů na ostrovech v Guinejském zálivu do vnitrozemí podél nigerijsko-kamerunských hranic a představuje významné centrum – „horké místo“ biodiverzity (hotspot) a domov mnoha endemických druhů rostlin i živočichů (např. Živa 2004, 1: 42–44 a 2: 89–92 nebo 2011, 1: 40–42; 2012, 4: 213–215). Všech 28 endemických druhů ptáků Kamerunských hor je přítom vázáno na horské mlžné lesy (obr. 1). Nejsilnější deště a nejvyšší úhrn srážek zde připadá na dobu mezi červnem a zářím s vrcholem v srpnu, avšak celkově období dešťů začíná pozvolna už na konci března a končí v říjnu. Období sucha pak lze vymezit od listopadu do března (obr. 2). Podle dlouhodobých dat z nejbližší meteorologické stanice se průměrná měsíční teplota pohybuje mezi 20 a 25 °C, kdežto rozdíl v množství srážek nejsuššího a nejdeštivějšího měsíce činil i 1 100 mm (viz Fraser 1998). Přítom v České republice byl podle údajů Českého hydrometeorologického ústavu ve stejném sledovaném úseku největší rozdíl průměrných měsíčních srážek mezi měsíci pouhých 46 mm.

Takto rozdílný přísun srážkové vody v průběhu roku v tropickém pásu může ovlivňovat jak biochemické cykly, tak produktivitu celého ekosystému a aktivitu organismů. Odlišné rozložení srážek také dalo vzniknout různým typům tropických biotů, od polopouští, přes travnaté, křovinaté a stromové savany, přechodové řídké lesy, tropické opadavé lesy až po tropické deštné lesy. Není přítom důležité jen celkové množství srážek, ale již zmíněné rozložení během roku, počet deštivých dnů a načasování příchodu dešťů, které ovlivňuje např. opad listů nebo kvetení. Obecně v sušších oblastech tropů narůstá počet kvetoucích stromů na přelomu období sucha a dešťů. Různé studie uvádějí, že většina druhů má plody během dešťů nebo těsně před vrcholem tohoto období (např. David a kol. 2012). S rostoucím množstvím srážek je také spojen nárůst početnosti hmyzu a jiných bezobratlých živočichů. Platí to ale zejména pro druhy žijící v opadu, naopak druhy létající ve vzduchu nebo pohybující se po vegetaci mohou být prudkými dešti omezovány (Hilt a kol. 2007). Jenže podobné studie se zakládají na datech z několika málo míst planety, především Jižní Ameriky, a vůbec nemusejí platit obecně. V našem případě se pohybujeme v prostředí celkově velmi vlhkém a předchozí výzkumy vegetace a ptáků (byť sporadické) naznačují, že rostliny i živočichové aktivují především na začátku období sucha, kdy je vláhy tak akorát (např. Serle 1981 nebo Cable a Cheek 1998).

Sezonalita hnízdění tropických ptáků

V našich zeměpisných šířkách mohou ptáci hnízdit pouze během určitého krátkého období, jelikož rozmnožování je pro ně náročné na energii. V této době se dvoří partnerovi, hájí svá teritoria, stavějí hnízda a v neposlední řadě je třeba zajistit potravu pro sebe i mláďata. Ptáci se tedy snaží načasovat hnízdění tak, aby měli dostatek potravy, což jim zajišťuje maxi-





1 Horský deštný les Kamerunských hor hostí mnoho endemických druhů, včetně 28 ptačích. Foto O. Sedláček

2 Průměrné měsíční teploty (linie) a množství srážek (sloupce) na úpatí Kamerunské hory. Upraveno podle: P. J. Fraser a kol. (1998), použitá data pocházejí z meteorologické stanice Mokundange.

3 Lesknáček žlutobřichý (*Dyaphorophya concreta*, dříve *Platysteira concreta*) z afrotropické čeledi Platysteiridae. Její příslušníci loví hmyz ve vzduchu, podobně jako naši lejsci (Muscicapidae), a proto mají plochý zobák opatřený při okrajích dlouhými vibrisami (pera v koutcích zobáku). Foto O. Sedláček

4 Horní hranice lesa na Kamerunské hoře ve výšce zhruba 2 300 m n. m. je díky sopečné aktivitě velmi ostrá. Foto O. Sedláček



mální úspěšnost reprodukce a největší pravděpodobnost úspěšného odchování mláďat. Pro většinu druhů toto vhodné období představuje jaro nebo časně léto, lze ale najít i výjimky. Např. křivka obecná (*Loxia curvirostra*) může hnízdit také v zimě, kdy jsou hojná semena jehličnanů, kterými se živí.

Naproti tomu mezi ornitology dlouho převládá názor, že v prostředí tropických lesů ptáci nejsou environmentálními podmínkami, včetně nabídky potravy, nijak zásadně omezovali, a proto mohou hnízdit prakticky v kteroukoli roční dobu. Až v posledních letech se objevují studie naznačující, že i tropičtí ptáci mají určitým způsobem definované hnízdní období (např. Wikelski a kol. 2000 nebo Stouffer a kol. 2013; Vesmír 2006, 8: 462–472). Tyto práce ovšem postihují reprodukční ekologii jen několika druhů, oblastí nebo typů prostředí. Z Afriky máme podobných dat zatím zoufalý nedostatek.

Kamerunská hora díky neporušenému gradientu lesa od pobřeží až po jeho horní hranici ve výšce okolo 2 300 m n. m. (obr. 4) kromě samotného studia sezonality umožnila prozkoumat, jestli a jakým způsobem se liší hnízdní a zpěvní aktivita ptačích společenstev v různých nadmořských výškách. Ke studiu jsme zvolili tři výškové tábory – v nížinném lese (350 m n. m.), submontánním (1 100 m n. m.) a horském lese (2 200 m n. m.). Se stoupající nadmořskou výškou uvnitř lesa přibývá vegetace v podrostu, otevírá se a snižuje korunové patro a ubývá srážek. Zároveň klesá druhové bohatství ptáků

a jednotlivá společenstva se výrazně liší druhovým složením.

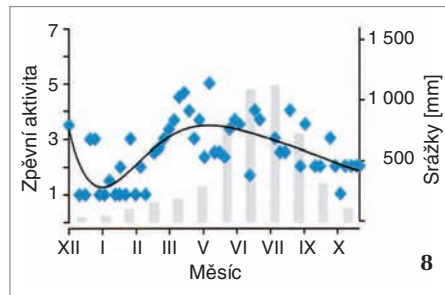
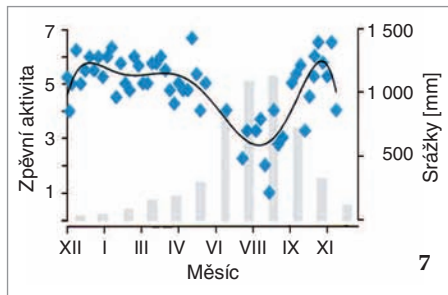
Hnízdní aktivitu ptáků jsme určovali ve třech obdobích – na přelomu sucha a deště, během vrcholu deště a na přelomu deště a sucha. Vzhledem k obtížnosti hledání ptačích hnízd v tropickém lese jsme ji nestanovovali pomocí běžných metod – tedy přímých pozorování hnízdění nebo krmění mláďat. Hnízdní aktivitu jsme odhadovali pomocí tří nepřímých ukazatelů u jedinců odchycených do nárazových sítí – výskytu hnízdních nažin (lysin na bříše, které vznikají během inkubace vajec), výskytu spermií (tvořících se u samců pouze v období rozmnožování) a poměru odchycených mláďat v populaci. Zjistili jsme, že nejvíce druhů hnízdí na začátku období sucha, a to poměrně konzistentně ve všech nadmořských výškách. Tento výsledek již naznačil, že se námi studované prostředí může lišit od jinde zkoumaných a obecně sušších oblastí tropů – jako kdyby ptáci čekali, až konečně ustanou dlouhotrvající a vydatné deště.

Nejzajímavější výsledek však ukázal až bližší pohled na hnízdní aktivitu jednotlivých druhů, které se liší potravní ekologií. Na začátku období sucha vykazovaly celkově vysokou hnízdní aktivitu druhy, jejichž významnou složku potravy tvoří bezobratlí, především hmyz. To se týkalo pouze skupin, které hmyz loví ve vzduchu (obr. 3) nebo v listovní stromů (obr. 7). Naproti tomu druhy, které chytají bezobratlé v nižších patrech pralesa a zejména na zemi, měly nejvyšší hnízdní aktivitu ve vrcholném období deště. Přímé důkazy

nemáme, ale tento výsledek naznačuje, že hnízdní aktivita jednotlivých taxonomických nebo ekologických skupin ptáků kopíruje množství a dostupnost hlavních složek potravy. Na příkladu hmyzožravých ptáků usuzujeme, že ve vrcholném období deště je obtížné získat hmyz lezoucí nebo létající ve vyšších patrech pralesa, zatímco na zemi se ho nachází spolu s jinými bezobratlými dostatek.

Sezonalita zpěvní aktivity

Mezi ornitology stále převládá názor, že zpěvní aktivita ptáků je spojena s hnízdním téměř výhradně u ptačích obyvatel mírného pásu. Tropické druhy naproti tomu zřejmě zpívají po celý rok a nelze tak na základě zpěvní aktivity rozlišit jednotlivé fáze jejich reprodukčního cyklu. Další obecný předpoklad říká, že v mírném pásu jsou zpěvy výsadou samců, kteří tak brání svá teritoria, dávají najevo vlastní kvalitu a lákají samičku. U tropických druhů není obrana teritorií v mnoha případech pouze samčí záležitostí, samice někdy brání teritoria dokonce mnohem agresivněji než jejich protějšky (Morton a Derrickson 1996). Někdy se zpěvy samic a samic doplňují a vytvářejí tzv. duetové zpěvy. Takové se opravdu mohou v tropech ozývat celý rok. Jak ale dokládají některé novější studie (např. Chiver a kol. 2015), i zde se v období před stavbou hnízda ozývají spíše samotní samci, a to mnohem častěji než v jiných částech roku, trend je tedy stejný jako u druhů mírného pásu. Kromě své kvality tím potenciálním partnerkám oznamují, že nastala vhodná



5 Ťuhýkovec žlutoprský (*Laniarius atrofasciatus*) představuje druh ozývající se hlasitými duety. Na trylek samce odpovídá samice okamžitě krátkým skřekem. Foto D. Hořák

6 Drozdík horský (*Cossypha isabellae*) patří k druhům, jejichž vrchol hnízdní aktivity spadá do období dešťů. Foto D. Hořák

7 Ťuhýkovec žlutoprský je rovněž typickým zástupcem druhů lovicích hmyz v listovní stromů a reagujících na stoupající množství srážek během roku poklesem zpěvní aktivity.

8 Zpěvní aktivita (měřená jako počet pětiminutových záznamů za den, v nichž se druh ozýval) timálie světlehrdlé (*Illadopsis rufipennis*), která loví bezobratlé především na zemi, stoupá s přibývajícím srážkami. Orig. T. Zenklová (obr. 7 a 8)

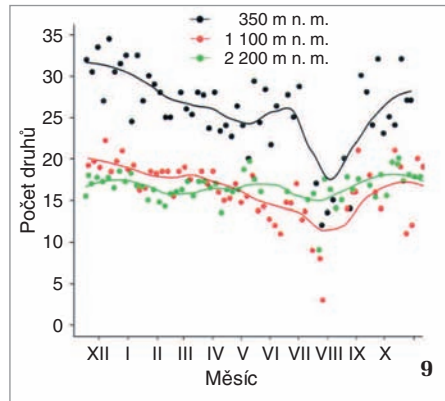
9 Průměrný počet druhů (na jedno nahrávací zařízení) zaznamenaných během roku v nížinném (350 m n. m.), submontánním (1 100 m n. m.) a horském lese (2 200 m n. m.) na Kamerunské hoře. Orig. M. Ferenc

doba k hnízdění, a snaží se v rámci páru synchronizovat reprodukční cyklus. Dosud však neexistuje jediná studie, která by v tropech sledovala sezonalitu zpěvu na úrovni celého společenstva. Důvodem je mimo jiné obtížnost získání podobných ročních dat.

Až rozvoj techniky a nových metodických přístupů poprvé umožnil do hlasové aktivity ptáků v tropech hlouběji proniknout. V našem případě šlo o automatická nahrávací zařízení, která lze umístit do pralesa a naprogramovat, aby zaznamenala zvuky v průběhu celého roku. Poté už nezbyvá než se započkat na nepřehledné množství nahrávek a přitom umět rozpoznávat mnoho desítek druhů ptáků podle jejich hlasových projevů. V první fázi nás zajímalo, zda zpěvní aktivita jednotlivých druhů během roku kolísá a zda její vrchol koresponduje s obdobím hlavní hnízdní aktivity příslušné potravní guildy (skupiny druhů s podobným typem potravy a způsobem lovu) ptačího společenstva, stanovené na základě odchycených jedinců. U většiny druhů se tento předpoklad potvrdil. Např. ťuhýkovec žlutoprský (*Laniarius atrofasciatus*, obr. 5), endemický druh kamerunských horských lesů, který se živí sběrem hmyzu z listů, zpíval mnohem méně během dešťů a se snižujícím se množstvím srážek jeho zpěvní aktivita opět výrazně vzrostla (obr. 7). Přesně naopak tomu bylo u druhů, jež se sice také živí hmyzem, ale sbírají ho na zemi. Tyto druhy, jako např. v nížině se vyskytující timálie světlehrdlá (*Illadopsis rufipennis*) nebo endemický drozdík horský (*Cossypha isabellae*, obr. 6), se mnohem častěji ozývaly právě s příchodem dešťů (obr. 8; Zenklová 2016).

Zpěvní aktivita celého společenstva

Hlavní otázkou projektu bylo, jestli se během roku výrazněji mění zpěvní aktivita celého společenstva, případně zda se liší



v různých nadmořských výškách. Nebylo překvapením, že se nejvíce druhů hlasově projevovalo v nížině (350 m n. m.), počty druhů ve větších nadmořských výškách (1 100 m a 2 200 m) byly však srovnatelné (obr. 9). Nejvyšší míru sezonality v počtu ozývajících se druhů vykazovalo ptačí společenstvo nížinného pralesa. Nejvíce druhů zpívalo začátkem období sucha (listopad až leden), poté aktivita postupně klesala s přibývajícím srážkami. Tento pozvolný trend byl následován prudkým propadem hlasových projevů ve vrcholném období dešťů (červenec až září). A to přesto, že jsme vyhodnocovali pouze nahrávky z části dne, kdy nepršelo. S dozníváním dešťů (zhruba od konce září) lze opět sledovat prudký nárůst počtu zpívajících druhů. Ve středních nadmořských výškách jsme odhalili podobný, avšak mírnější průběh sezonality ve zpěvní aktivitě. V případě horského lesa se pro nás překvapivě počet zpívajících druhů během roku příliš neměnil, chyběl i prudký propad v období vrcholných dešťů. Výsledky naznačují, že především v nižších polohách zpěvní aktivita zásadně souvisí s množstvím srážek v daném období a že vydatné deště limitují zpěv velké části ptačího společenstva.

Ukázali jsme tedy, že i v tropickém deštěném lese se střídají období nabízející různé možnosti pro hnízdící ptáky. Zdaleka nejde o tak stabilní prostředí, jak se obecně předpokládá, a i díky našim výsledkům postupně získává trhliny představa, že všechny druhy i jedinci zde hnízdí po většinu roku. Různé skupiny ptáků, zejména ty se sdíleným typem potravy, dokážou načasovat hnízdění do období s dostatkem potravy a příznivějšího počasí pro inkubaci a péči o mláďata. Výzkum zpěvní aktivity, která se ukazuje jako dobrý indikátor hnízdění i u tropických druhů ptáků, tak může otevřít cestu k dalším otázkám studia nesmírně diverzifikované ekologie a životních strategií.

Výzkum byl podpořen Grantovou agenturou Univerzity Karlovy v Praze (projekt č. 1282214) a Grantovou agenturou ČR (č. P505-11-1617).

Použitá a doporučená literatura uvedena na webové stránce Živy.

Kolektiv spoluautorů: Jana Vokurková, Francis Njie Motombi, Michal Ferenc, Tomáš Albrecht, David Hořák a Ondřej Sedláček