

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie

**Vliv úbytku a fragmentace biotopů na intenzitu
predace ptačích hnízd v tropických oblastech**

Influence of habitat loss and fragmentation on intensity of nest
predation in the tropics



Martin Mikeš

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček Ph.D.

Září 2009

Poděkování

Rád bych poděkoval svému školiteli, RNDr. Ondřejovi Sedláčkovi Ph.D., za ochotné konzultace, pomoc při psaní mé práce a čas strávený nad její úpravou. Poděkování dále patří mé rodině a blízkým lidem, u kterých jsem našel pochopení a podporu.

Abstrakt

Fragmentace biotopů v tropických oblastech a především tropického deštného lesa za posledních několik desítek let dramaticky mění poměr původního jádrového biotopu k biotopu okrajovému. Z předchozích studií z temperátních oblastí vyplývá, že fragmentací a nárůstem okrajů může být negativně ovlivněna hnízdní úspěšnost ptáků. Hnízdní neúspěch je většinou řízen právě predací. Mým cílem bylo porovnat a interpretovat rozdíly v jednotlivých geografických oblastech a v různých metodických přístupech. Prací koncipovaných do tropických oblastí je velmi málo a navíc mají nekonzistentní metodické zpracování. Pro srovnání vlivu fragmentace na predaci ptačích hnízd v tropických oblastech jsem použil 21 prací, z toho 2 nepublikované. Celkem v nich bylo obsaženo 36 predačních experimentů. Rozložení predačních experimentů bylo následující: Austrálie 5 experimentů, Asie 8 experimentů, Afrika 9 experimentů, Jižní a Střední Amerika 14 experimentů. Pouze 8 studií z 36 dokumentovalo přímý vliv fragmentace na intenzitu predace ptačích hnízd. Jako hlavním prediktorem absence vlivu fragmentace na predaci hnízd je pravděpodobně okolní matrix (okolní biotop), která ve většině případů neobsahovala a ani nepřitahovala potencionální hnízdní predátory, kterými v tropech jsou především malí savci – hlodavci, případně hmyzožravci. Zdá se tedy, že v tropických oblastech predace ptačích hnízd není hlavním mechanismem vedoucím k lokálním extinkcím ptačích populací v malých fragmentech tropického lesa. Je proto velmi důležité v těchto oblastech nadále studovat a získávat informace, které pomohou lépe pochopit mechanismy řídicí úbytek ptáků ve fragmetnované tropickém lese.

Abstract

In the last few decades, the landscape fragmentation in tropic areas, in particular the tropical rain forest, dramatically changes the rate of original core biotope to the edge biotope. Previous studies focused on temperate areas showed that the biotope fragmentation and the edge effect could negatively affect the avian nest success. According to this works increased nest losses are mostly caused by predation. The aim of my work was to compare and discuss the differences in various geografic areas and using different metodical approaches. There is a very limited number of works focused on study of tropical areas and in addition using inconsistent methods. To compare the influence of the fragmentation effect on avian nests predation I summarized the results of 21 works 2 of which were not published yet. The works describe 36 predation experiments, 5 of which are from Australia, 8 from Asia, 9 from Africa and 14 from South and Central America. Just 8 of 36 studies showed the direct effect of area fragmentation on avian nests predation intensity. The main cause of the absence of fragmentation effect on nests predation is probably the surrounding biotope missing or not attracting the potential nest predators, small mammals – rodents, insectivores. It seems like the nest predation is not that important factor that causes local extinction of bird populations in small fragments of tropical forest. The further studies are needed for better understanding of mechanisms leading to the decrease of birds in fragmented tropical forest.

Obsah

Abstrakt.....	2
Abstract.....	3
Úvod.....	5
1 Vliv fragmentace na prostorovou strukturu biotopů.....	6
2. Vliv fragmentace na organismy.....	11
2. 1. Vliv úbytku a fragmentace biotopů na populace.....	11
2. 2. Okrajový efekt (edge effect).....	14
2. 3. Vliv fragmentace na predaci ptačích hnízd.....	15
3. Vliv fragmentace biotopů na intenzitu hnízdní predace v tropických oblastech.....	17
3. 1. Přehled prací a metodických přístupů.....	17
3. 2. Srovnání geografických oblastí.....	25
3.2.1. Afrika.....	25
3.2.2. Asie.....	27
3.2.3. Austrálie.....	28
3.2.4. Jižní a Střední Amerika.....	30
Závěr.....	31
Seznam použité literatury.....	35

Úvod

Tropické biotopy a především tropický deštný les ubývá každoročně zhruba o 15 milionů hektarů vlivem kácení, vypalování nebo jinými disturbancemi způsobenými člověkem (Whitmore, 1997) ex Laurance 1997, (Laurance et al., 2004). Přestože se jednotlivé odhady liší, všechny předpovídají, že tímto tempem zmizí primární deštný les do několika málo desítek let. Ten přitom patří k druhově nejbohatším biomům na Zemi. Jen menší část druhů je schopna se adaptovat na nové podmínky sekundárních biotopů a ohrožena je tak více než polovina všech druhů, které obývají naši planetu (Turner, 1996). Příčinou extinkcí je většinou úplná přeměna biotopů (např. lesa na zemědělskou půdu) (Turner, 1996), ale také jejich fragmentací. Ta snižuje populační hustoty některých druhů, jejich populace izoluje a zamezuje tak migraci a fungování metapopulační dynamiky (Lampila et al., 2005). Může rovněž zvyšovat mezidruhovou konkurenci a predáčnický tlak, například na semena rostlin, nebo ptačí hnízda (Gates and Gysel, 1978; Benitez-Malvido, 1998), Leopold 1933,).

Jednou ze skupin s vysokým stupněm ohrožení a zároveň nejvíce studovanou jsou právě ptáci (Fahrig, 2003). Reprodukční úspěch, který významnou měrou ovlivňuje stabilitu populací ptáků, je zásadně ovlivňován hnízdní predací (Gates & Gysel 1978, Martin 1992). Intenzita a vliv predáčnického tlaku na ptačí hnízda může být příčinou změn v chování a reprodukčních strategií u ptáků. Tento vliv je velmi dobře znatelný na tropických druhích, u kterých je predace hnízd obecně vyšší oproti druhům mírného pásu (Martin, 1996). A právě vysoká míra hnízdní predace v tropech je považována za jeden z nejvýznamnějších selekčních tlaků, jehož výsledkem je zmenšení nákladů na jednu snůšku (tedy především redukce počtu vajec) a rozložení úsilí do více reprodukčních pokusů v sezóně (Martin, 1996).

Fragmentace primárních biotopů může predáčnické poměry zásadně měnit. Děje se tak hlavně změnou složení a nárůstem početnosti hnízdních predátorů ve fragmentované krajině a to především na okrajích biotopů. Výsledkem může být vyšší míra predáčnického tlaku na ptačí

hnízda právě v okrajových biotopech. Efekt vyššího predančního rizika na okraji biotopu je dobře známý a popsán hlavně v temperátních oblastech (Soderstrom, 1999). V tropických oblastech, které jsou mnohonásobně hůře prozkoumané, byl u existujících studií prokázán řidčeji (Carlson and Hartman, 2001; Hanson et al., 2007) a jeho absence je častokrát nedůkladně interpretována. Cílem mojí bakalářské práce je proto shrnout a porovnat dosud publikované práce o vlivu úbytku a fragmentace biotopů na predaci ptačích hnízd v tropech. Srovnávací studie by se měla především týkat rozdílů v intenzitách predace mezi geografickými oblastmi, pokusím se interpretovat vliv různých typů okrajových biotopů a doby, kdy byla fragmentace započata. Dále se pokusím porovnat rozdíly v zastoupení skupin hnízdních predátorů v různých tropických oblastech a v neposlední řadě shrnout metodické přístupy a jejich možný vliv na výsledky jednotlivých studií.

1 Vliv fragmentace na prostorovou strukturu biotopů

Slovo fragmentace (z lat. *fragmentum*, zlomek) znamená dělení, tříštění, kouskování celku na menší kusy - fragmenty. V ekologii používaný pojem fragmentace biotopů, jak už z názvu vyplývá, popisuje rozdělování přírodních biotopů na menší od sebe méně či více izolované části. Společně se vzrůstající intenzitou fragmentace stoupá stupeň izolovanosti jednotlivých fragmentů a zároveň klesá poměr obvodu a plochy zbylých částí biotopu. Velikost poměru obvodu a plochy je ovlivněna dvěma prostorovými parametry (Zipkin et al., 2009). Prvním je rozloha, jejíž velikost roste s druhou, zatímco obvod s první mocninou. Například, čtverec o rozloze 1 km² (100 ha) má obvod 4 km, kdežto čtverec o rozloze 0,01 km² (1 ha) má obvod 400 m. Zmenší-li se tedy obsah plochy 100x, délka obvodu se sníží pouze 10x. Z toho vyplývá, že čím je plocha menší, tím klesá i poměr obvodu vůči obsahu (Obr. 1).

Druhým parametrem ovlivňujícím poměr obvodu a plochy je tvar fragmentu (Zanette and Jenkins, 2000). Čím je tvar pravidelnější, tím je tento poměr vyšší. Za nejpravidelnější tvar považujeme kruh, který při obsahu 1 ha má délku obvodu 350 metrů, zatímco čtverec 400 m a obdélník se shodným obsahem a poměrem stran 1:4 už 500 metrů (Obr. 1 a 2).

Tyto prostorové závislosti jsou důležité především proto, že na okraji biotopů panují specifické abiotické a biotické podmínky často zásadně odlišné od původního, fragmentací neovlivněného biotopu vnitřního (Faria et al., 2009). Těmito procesy pak vznikají tzv. okrajové biotopy, jejichž vlastnosti se do různé míry liší od vnitřních, neboli jádrových biotopů (Laurance et al., 2007).

Odlišnost abiotických podmínek a následně struktury okrajového biotopu od biotopu původního vzrůstá se stupněm divergence mezi sousedícími biotopy. Jinými slovy, záleží na charakteru nově vzniklého biotopu, kterým jsou fragmenty obkloповány (tzv. matrix) (Faria et al., 2009). Matrix je krajinná matrice, která reprezentuje plošně převládající, nejvíce zastoupený a zároveň prostorově nejpropojenější typ krajinné složky, který hraje dominantní roli ve fungování krajiny.

Abiotické podmínky ovlivňující v důsledku i strukturu a druhové složení vegetace okrajového biotopu jsou především teplota, vlhkost a síla větrných poryvů. Největší důraz při studiu fragmentace je dáván na původní lesní biotopy, ať už temperátní, boreální, či tropický deštný les. K fragmentaci těchto biotopů většinou dochází v důsledku přeměny na zemědělskou půdu - pole, louky, plantáže, pastviny (Laurance, 1997), ale i třeba i v důsledku zatopování údolí za účelem vybudování přehrad (Wong et al., 1998). Okraj lesního biotopu sousedící s obdělávanou půdou, vodní plochou, nebo urbanizovaným prostředím se vyznačuje menším zastíněním, vyšší teplotou, nižší humiditou a je vystaven silnějším větrným poryvům než jeho vnitřek (Chen et al., 1992). Tyto rozdílné podmínky

mezi dvěma přilehlými biotopy pravděpodobně vytváří teplotní a vlhkostní gradient, který je kolmý na jejich okraje (Murcia, 1995).

Tyto podmínky jsou ovšem v čase a prostoru velmi variabilní a nedá se jednoznačně tvrdit jak hluboko a v jaké síle do jádrového biotopu zasahují (Newmark, 2001). Hlavní úlohu ve změnách intenzit jejich působení hraje pokryvnost jednotlivých biotopů resp. rozdíl v pokryvnosti fragmentů a matrix. Důležitou roli zde hraje i orientace okraje, tedy na jakou světovou stranu je okraj natočen a také v jaké zeměpisné šířce a nadmořské výšce se okrajový biotop nachází (Murcia, 1995). Například, severní orientace okraje na severní polokouli může snižovat jednotlivé rozdíly v intenzitách abiotických podmínek mezi lesem a jeho okrajem (Matlack, 1993). Děje se tak v důsledku celodenního zastínění okraje jižně se rozkládajícím lesem, což způsobuje nižší rozdíly v teplotách a vlhkosti během dne mezi vnitřkem lesa a jeho okrajem. V tropech je změna abiotických podmínek také ovlivněna orientací okraje a délka denní expozice světlem a světelný úhel pod kterým světlo na okraj dopadá je během roku pravděpodobně variabilní (Murcia, 1995).

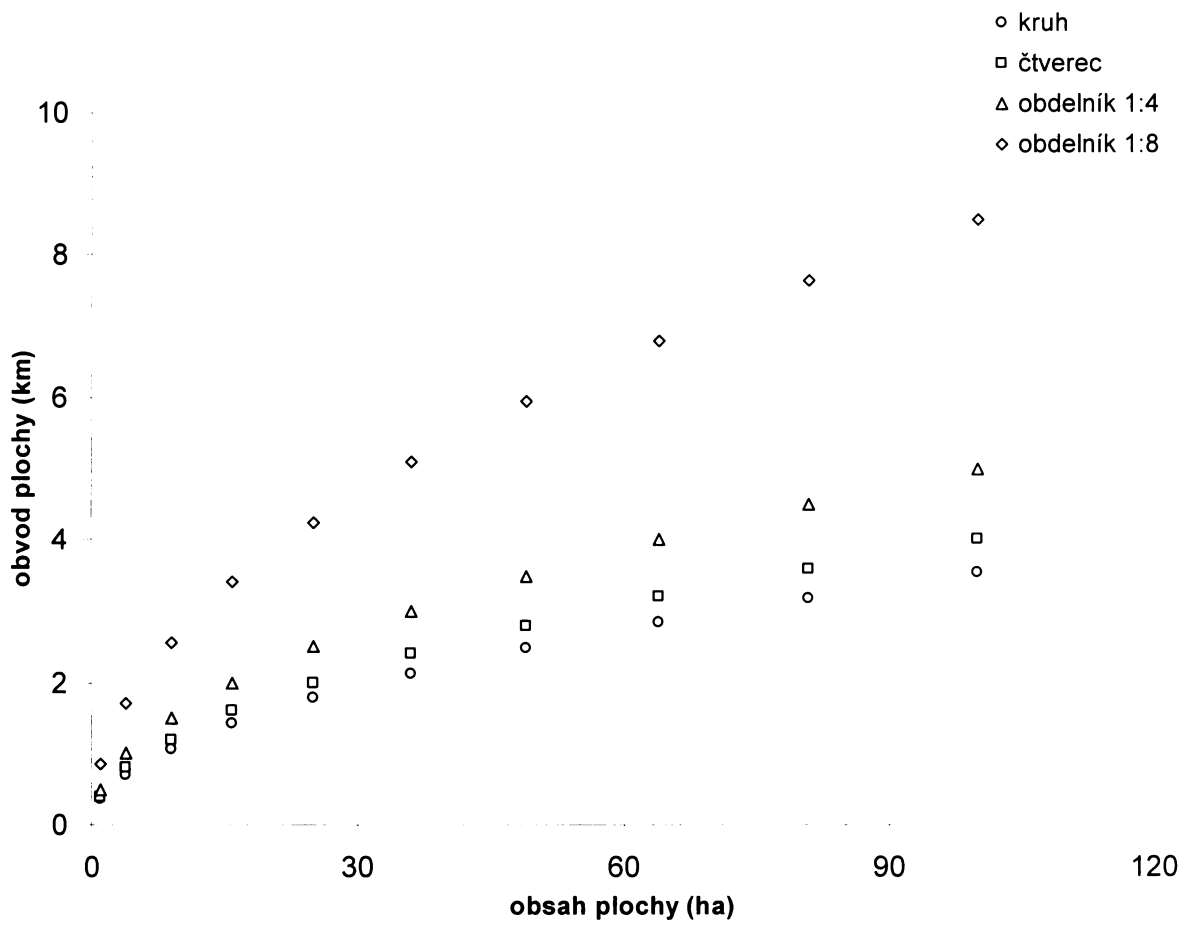
Změna v abiotických podmínkách na okraji biotopů přímo ovlivňuje jejich vegetační strukturu a druhové složení (Matlack, 1994; Laurance et al., 2007; Faria et al., 2009). Více světelné radiace na okraji lesa podporuje růst nové vegetace – pionýrských druhů, které mohou využít nezastíněného prostoru s dostatečnou vlhkostí (Chen et al., 1992). Tyto změny ve vegetační struktuře okrajových biotopů jsou patrné i za několik desetiletí po vytvoření okraje (Matlack, 1994). Dalším faktorem ovlivňující strukturu okrajů lesa je vítr, který hraje značnou roli ve vyšší mortalitě vysokých stromů. Ty mohou být nejprve stresováni nedostatkem vlhkosti, která je zde nízká v důsledku silného laterálního proudění na povrchu stromů a jejich listů a následně jsou lámány pod nápořem větru, který nad otevřenou krajinou nabírá rychlost a naráží velkou silou do odhalených stresovaných stromů (Laurance, 1997). Oheň, resp. vypalování polí lidmi může také značně podporovat mortalitu stromů na okraji

lesa. (Laurance et al., 2004). Míra mortality stromů se snižuje spolu se stářím okrajového habitatu, který později nabízí větší větrné zastínění, než při svém vzniku (Laurance et al., 2007).

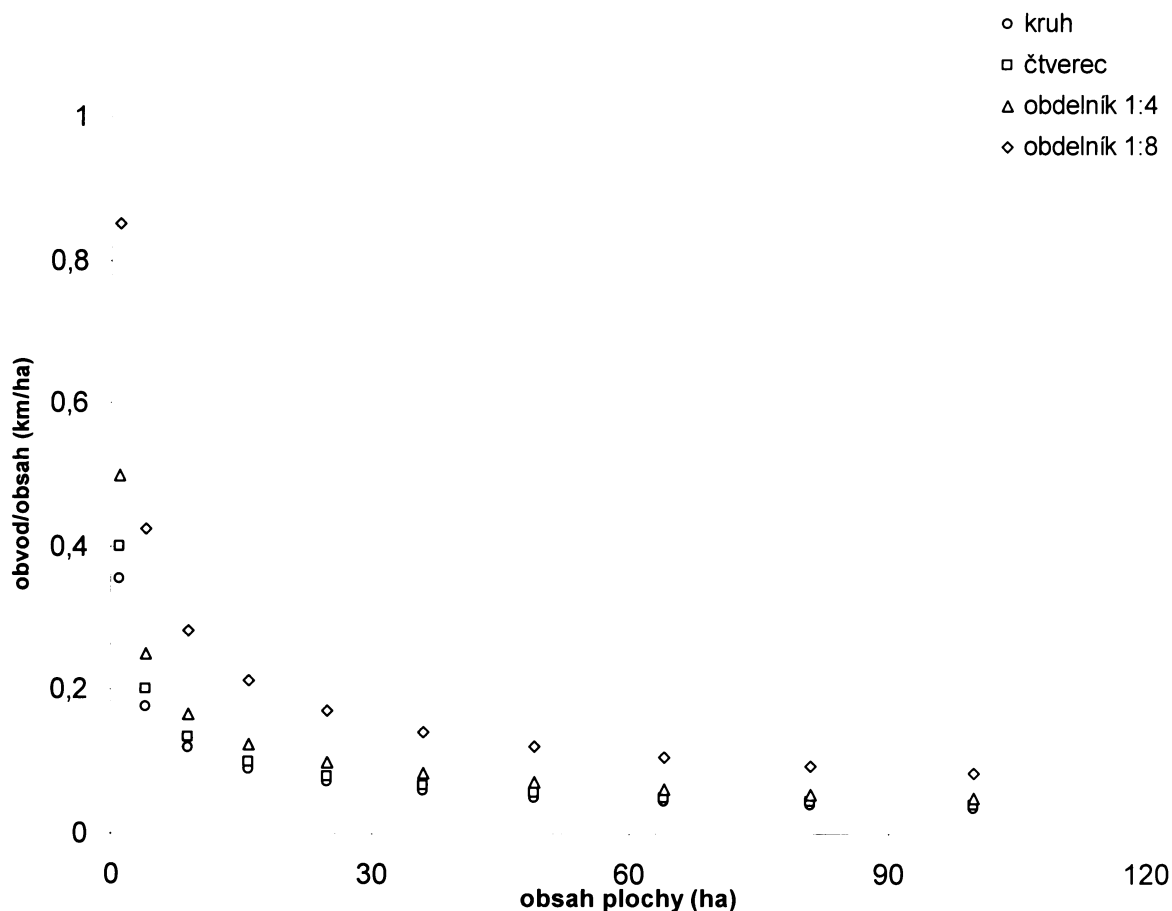
V typickém okrajovém biotopu tropického deštného lesa sousedícím se zemědělskou krajinou je velké množství mrtvých a spadlých stromů, vysoké zastoupení pionýrských druhů a lián, což ovlivňuje vertikální členění lesa. Okraj bývá většinou hustěji porostlý v nižších patrech (Faria et al., 2009). Tento efekt je do značné míry ovlivněn především sousedícím habitatem. Maximální bude v případě styku tropického deštného lesa s pastvinou, menší pak při okraji tropického lesa s banánovými, či jinými stromovými plantážemi (Faria et al., 2009). Mikroklimatické podmínky, které strukturu okrajového biotopu řídí, mohou být tedy úspěšně eliminovány větším zastíněním přilehlým habitatem (Matlack, 1993), (Faria et al., 2009).

Co se týče druhového zastoupení rostlin, některé druhy vykazují nižší hustoty, nebo na okraji zcela chybí. Jedná se především o rostliny s vyššími nároky na vlhkost a větší zastínění (Matlack, 1994). Naopak, druhy pionýrské, druhy s vyššími nároky na sluneční záření, ty které nevyžadují takovou vlhkost a v neposlední řadě druhy invazivní vykazují na okraji vyšší denzity než uvnitř lesa (Chen et al., 1992).

Rozdíly v intenzitách abiotických a následně biotických vlastností okrajových biotopů dávají vznik různým typům habitatů, které mohou zasahovat několik desítek a v určitých případech i stovek metrů směrem do jádrového biotopu (Chen et al., 1992; Matlack, 1993; Newmark, 2001; Laurance et al., 2007). Velikost původních biotopů se snižuje jak s jejich úbytkem a přeměnou na zemědělskou, či jinou krajinu, tak i s přeměnou jejich okrajových částí v důsledku odlišných mikroklimatických podmínek, které zde panují (Kupfer and Runkle, 2003). Tento fakt indikuje rozsáhlejší ztrátu jádrových biotopů, způsobenou jejich fragmentací, než by se na první pohled zdálo.



Obr. 1 Porovnání závislosti obsahu plochy na jejím obvodu u různých geometrických útvarů



Obr. 2 Porovnání závislosti poměru obvodu a obsahu na obsahu plochy u různých geometrických útvarů

2. Vliv fragmentace na organismy

2.1. Vliv úbytku a fragmentace biotopů na populace

Fragmentace a zmenšení celkové plochy biotopů vede typicky ke snížení druhového bohatství a početnosti druhů na toto prostředí vázaných (Turner, 1996). Existuje mnoho popsáných i dosud nepopsáných mechanismů, které se snaží tento efekt vysvětlit. Asi nejjednodušším a nejzákladnějším vysvětlením je vztah druhového bohatství a velikosti plochy (*species area relationship*) (Arrhenius, 1921; Macarthur and Wilson, 1963; Connor and McCoy, 1979). Tento vztah popisuje v logaritmicke-logaritmicke měřítku pozitivní lineární závislost počtu druhů na velikosti plochy. S rostoucí plochou roste i heterogenita prostředí a tedy i počet

ekologických nik, které mohou být obsazovány různými druhy. Čím je tato plocha větší, obsahuje s větší pravděpodobností více ekologických nik a následně i druhů.

Druhová rozmanitost však v reálných podmínkách není ovlivněna pouze velikostí plochy vhodných habitatů. Teorie ostrovní biogeografie (Macarthur and Wilson, 1963) popisuje jak vztah počtu druhů k rozloze ostrova (fragmentu), tak i k izolovanosti jednotlivých vhodných fragmentů biotopů. Čím je fragment menší a vzdálenější od jiného, biotopově podobného fragmentu, tím je menší pravděpodobnost jeho osídlení a naopak. Vzhledem k tomu, že většina druhů není schopná migrovat i na malé vzdálenosti, je tento faktor relevantní. Některé druhy ptáku, speciálně ty, které jsou vázané na lesní biotop, nejsou schopné překonávat pouze 100 metrů od sebe, pastvinou oddělené fragmenty lesa (Bierregaard et al., 1992).

S úbytkem přirozených biotopů a tedy i zdrojů může vzrůstat i mezi- a vnitrodruhová kompetice (Martin, 1996; Laurance, 1997). Za určitých okolností může dojít ke kompetičnímu vyloučení a následné lokální extinkci jednoho, či více druhů (Laurance, 1997).

Ve fragmentované krajině stoupá beta diverzita se zvyšující se heterogenitou prostředí, avšak rapidně klesá alfa diverzita většiny původních biotopů (Matlock and Edwards, 2006). Tento pokles je řízen již zmíněným úbytkem přirozených biotopů a jejich zvyšující se izolovaností, ale především demografickými změnami, které úbytek a fragmentaci biotopů doprovázejí (Lampila et al., 2005). Ty narušují populační dynamiku ve fragmentované krajině například vyšší mortalitou způsobenou predací (Keyser et al., 1998) či znemožněnou disperzí jedinců mezi fragmenty (Turner, 1996). Snížená míra propojenosti jednotlivých populací narušuje metapopulační dynamiku, což se mj. odráží i ve změnách v genetickém polymorfismu (Gerlach and Musolf, 2000).

Zamezení migrace mezi fragmenty není výsledkem jen jejich izolovanosti, ale také (ne)propustností některých okrajových biotopů (Fagan et al., 1999; Ries et al., 2004). Tato

propustnost je ovlivněna především okolní matrix, na které závisí jednak struktura okrajových habitatů, tak i vhodnost a tedy propustnost pro jednotlivé migrující druhy.

Charakter okolní matrix se zdá být nejlepším prediktorem intenzity působení fragmentace na druhovou rozmanitost, abundanci i zastoupení jednotlivých druhů. Populace druhů schopné využívat okolní matrix jsou ve fragmentované krajině stabilní, nebo dokonce více prosperují (Laurance, 1997; Zipkin et al., 2009). Naopak populace druhů, které jsou striktně vázané na původní lesní biotopy a zároveň druhy s typicky nízkou populační hustotou, jsou na fragmentaci nejnáchylnější. K takovýmto druhům patří typicky druhy tropických deštných lesů. Fragmentace původních biotopů dále snižuje jejich populační hustoty a znemožňuje migraci jedinců (Turner, 1996). Malé izolované populace jsou pak náchylnější na negativní vliv genetického driftu a inbreedingu, což dlouhodobě snižuje genetický polymorfismus a tedy životaschopnost a reprodukční zdatnost jedinců (Caughley, 1994). Tento sled událostí vedoucí až k lokálnímu vymírání populací nazýváme tzv. extinkčním vírem (Caughley 1994, (Brook et al., 2008).

Nejvíce náchylní k lokálním extinkcím v důsledku úbytku přirozených biotopů jsou velcí top predátoři (Turner, 1996), kteří mají velká teritoria, malé populační hustoty a potřebují dostatek potravy. Snižováním rozlohy a fragmentací jejich původních habitatů dochází většinou k fatálním demografickým výkyvům ať už nedostatkem potravy, nebo ještě menší abundanci, která tak zamezuje interakci mezi jedinci a tím i jejich reprodukci (Aleeho efekt). Následkem těchto kaskádovitých reakcí bývají lokální extinkce velkých top predátorů. Tím se prakticky úvolní jedna trofická úroveň a může být nahrazena menšími generalistickými predátory, kteří následně vytvářejí větší predační tlak například na ptačí hnízda, nebo semena rostlin (Turner, 1996).

2. 2. Okrajový efekt (*edge effect*)

Jak už bylo popsáno výše, nejdůležitějším jevem doprovázejícím fragmentaci je relativní nárůst okrajového typu habitatu (Laurance, 1997). Okraje vykazují odlišné vlastnosti oproti jádrovému biotopu. Těmto vlastnostem se souhrnně říká okrajový efekt (*edge effect*). První, kdo tento termín použil, byl Leopold (Leopold, 1933) a charakterizoval jej jako zvyšující se mezidruhovou kompetici v blízkosti okrajů biotopů. Dnes jej chápeme mnohem širším slova smyslu jako ekologický pojem, který zahrnuje změnu v druhovém složení a abundanci jednotlivých druhů a mění mezi- i vnitrodruhové interakce v okrajovém biotopu (Ries et al., 2004).

Dopad vlivu rozdílných mikroklimatických podmínek v přilehlých biotopech na vegetační strukturu na okraji fragmentů byl popsán výše. Vzhledem k tomu, že vegetace na okraji bývá komplexněji strukturovaná, především v nižších patrech (Faria et al., 2009), vytváří více, či méně nepropustné bariéry, které mohou značně ovlivnit migraci organismů mezi fragmenty. Například, mohou naprosto zamezit migraci organismů, nebo naopak usnadnit možnost invaze zavlečených druhů do původních, nenarušených biotopů (Laurance et al., 2007). Tok a migrace mezi jednotlivými habitaty není pro většinu organismů symetrická, většinou je pro organismy jednodušší migrovat mimo fragment do okolní matrix než naopak (Fagan et al., 1999). Tyto okolnosti většinou vedou k tomu, že v blízkosti okrajových biotopů je odlišné druhové složení rostlinných i živočišných společenstev oproti vnitřnímu, jádrovému biotopu (Kristan et al., 2003).

Silně fragmentovaný biotop (např. les) s velkým zastoupením okrajových biotopů obývá typicky více druhů ptáků, než biotopy nefragmentované (Zipkin et al., 2009). Okrajový biotop nabízí větší množství potravních zdrojů a především v podrostu hnízdicím ptákům více potencionálních míst k zahnízdění (vyšší hustota podrostu, větší množství větví, stonků apod.), než je průměr uvnitř biotopu (Chalfoun and Martin, 2009). Celkové složení tohoto

druhově bohatého společenstva je ovšem odlišné, přičemž druhy vázané na jádrový biotop (a tedy typicky druhy vzácnější) jsou zde zastoupené mnohem méně (Zipkin et al., 2009). Druhová diverzita a abundance ptáků ve fragmentované krajině může být ovlivněna intenzitou predace (Turner 1996).

2. 3. Vliv fragmentace na predaci ptačích hnízd

S fragmentací doprovázený úbytek přirozených biotopů a tedy i úbytek zdrojů potravy a prostoru pravděpodobně sám nemůže za narušení a snižování ptačích populací. Tím, co nejvíce zasahuje do demografických změn ve fragmentované krajině, je snížení reprodukční úspěšnosti, která je u ptáků nejvíce ovlivňována predací hnízd (Martin and Li, 1992; Laurance, 1995; Zarette and Jenkins, 2000). Změnu predaných poměrů v souvislosti s fragmentací biotopů poprvé prokázali Gates a Gysel (1978), když dokumentovali větší míru predace a parazitace ptačích hnízd v blízkosti okraje lesních biotopů.

Efekt vyššího predaného rizika ve fragmentované krajině a především na okraji biotopu je dobře dokumentovaný hlavně z temperátních oblastí (Söderström 1999). V tropech nebyl doposud vždy prokázán (Carlson and Hartman, 2001; Hanson et al., 2007) a jeho absence je častokrát nedůkladně interpretována.

Nejdůležitější faktorem, který mění míru predaného tlaku na ptačí hnízda ve fragmentované krajině je změna druhového složení, početnosti a prostorové aktivity predátorů (Marini et al., 1995). K tomu dochází z důvodu přeměny jejich původního prostředí na sekundární biotop doprovázený vznikem okrajových biotopů, které často vykazují odlišné vlastnosti ve vegetační struktuře a v prostorovém rozložení kořisti. Vyšší abundanci malých generalistických savců na okraji biotopů lze vysvětlit několika způsoby, nebo jejich kombinací. Malí generalističtí predátoři jsou schopni žít a využívat i přilehlý typ biotopu a je zjevné, že na hranicích dvou biotopů, které obývají a nabízí jim větší množství zdrojů

a potencionální potravy, budou mít větší populační hustoty (Laurance, 1995). Dále, savci často využívají transekty vegetačních pásů, jakým okrajový biotop bezpochyby je, k migracím a hledání potravy (Estrada et al., 1994; Pangau-Adam et al., 2006). Ve fragmentované krajině není příliš velké zastoupení velkých vrcholových predátorů. Tím dochází ke snížení predáčního tlaku na mezopredátory, kterými mohou být i potencionální hnízdní predátoři a ti v důsledku toho následně mohou zvyšovat populační hustoty (Crooks and Soule, 1999). Navíc, i když je vrcholový predátor přítomen, může vlivem predáčního tlaku odsunout menší mezopredátory z jádrového biotopu k okraji (Pangau-Adam et al., 2006). A konečně, zmíněná vyšší druhová diverzita a abundance avifauny v blízkosti okrajových biotopů může lákat predátory ptačích hnízd právě k okrajovým biotopům (Marini et al., 1995).

V temperátních oblastech jsou nejzastoupenějšími predátory krkavcovití ptáci, kteří predují hnízda především na okraji lesa se zemědělskou krajinou (Marini et al., 1995; Soderstrom, 1999; Chalfoun et al., 2002). Naproti tomu v tropech jsou hnízda pravděpodobně nejvíce predována malými savci (Hanson et al., 2007), ale i plazy (Pangau-Adam et al., 2006) a v menší míře ptáky (Hausmann et al., 2005). Toto složení společenstva predátorů může být v tropech navíc ovlivněno střídajícím se obdobím sucha a dešťů. Plazi budou více zastoupeni v období sucha, naopak savci zvyšují svou aktivitu v období dešťů (Chiarello et al., 2008). Hlavní úlohu v rozdílech v citlivosti organismů k okrajovému biotopu mezi tropy a temperátními oblastmi s ohledem na predaci a přežívání ptačích hnízd, hraje větší adaptace ptáků a jejich strategií na fragmentovanou krajinu v temperátních oblastech. Fragmentace krajiny je v temperátních oblastech dlouhodobým fenoménem. Je způsobená především obecně větší geomorfologickou heterogenitou. Probíhala zde vyšší fragmentace v důsledku střídání dob ledových a meziledových. A nakonec, v temperátních oblastech začala dříve fragmentace krajiny (hlavně lesa) způsobená lidskými disturbancemi (Báldi,

1996). Tím jsou ptáci, ale také jejich predátoři více adaptováni na fragmentovanou krajinu obsahující hodně okrajového biotopu v temperátních oblastech než v tropech. To může jednak zvyšovat druhovou diverzitu a abundanci ptáků na okraji biotopu, ale i predaci hnízd.

3. Vliv fragmentace biotopů na intenzitu hnízdní predace v tropických oblastech

3. 1. Přehled prací a metodických přístupů

Predace ptačích hnízd ovlivněná fragmentací v temperátních oblastech je poměrně dobře probádanou oblastí. Existuje mnoho desítek prací, které se touto problematikou zabývají. Naproti tomu, prací situovaných do tropů je velmi málo. První predační experiment provedl (Loiselle and Hoppes, 1983) v nížinném tropickém deštném lese v Panamě. Na africkém kontinentě se tak stalo až téměř o dvacet let později (Carlson and Hartman, 2001). Z celkového počtu 24 prací, které se přímo týkaly vlivu fragmentace a okrajového efektu na predaci ptačích hnízd v tropech, jsem vybral 21 studií, které dohromady obsahovaly celkem 36 predačních experimentů. Tyto práce byly publikované v rozmezí let 1983 – 2009 (Tab. 1).

Všechny experimenty byly provedeny v tropických, případně subtropických oblastech obsahujících tropické typy biotopů. Výzkum byl rozložen do všech 4 kontinentů, které tropický biom obsahují (Tab 1.). Nejvíce studií bylo situováno do Jižní a Střední Ameriky (14 experimentů), dále na Africký kontinent (9 experimentů, z toho 2 nepublikované), do Asie (8 experimentů) a nejméně experimentů bylo provedeno v Austrálii (5 experimentů). Lokalizace experimentů se také lišila nadmořskou výškou, v jakých byla hnízdní predace sledována. Nejčastěji se tak dělo v nížině (19 experimentů), dále pak v středních nadmořských výškách (10 experimentů) a nejméně v horských oblastech (7 experimentů). Většina studií testovala

intenzitu predáčního tlaku v různých vzdálenostech od okrajového biotopu (31 experimentů). Jádrovými biotopy, ve kterých se zjišťovala míra predace ptačích hnízd byly tropický deštný les (35 experimentů) a palmová oáza (1 experiment). V sousedícím biotopu a tedy i v typu okrajového biotopu se studie lišily více. Nejčastěji byl při experimentech testován vliv otevřeného biotopu - pastviny (např. Hausmann et al. 2005), pole (Pangau-Adam et al. 2006), travnaté plochy (Sodhi et al., 2003), pouště (Boukhriss et al., 2009), ale také uzavřených biotopů jako sekundární tropický les (Gibbs, 1991) a stromové plantáže (Young et al., 2008). Tyto a ostatní studie, které se nezabývaly okrajovým efektem, testovaly vliv velikosti a stupně disturbance jednotlivých fragmentů na míru predace ptačích hnízd.

Dále byly testovány rozdíly v predaci různých typů hnízd (uzavřené, otevřené, bez hnízda), které byly pokládány na zem, nebo do podrostu (1-3 m). V rámci jednotlivých experimentů byly rozdíly v umístění, nebo typu hnízda zaznamenány. Většinou byly zemní hnízda predována více než hnízda v podrostu (Pangau-Adam et al. 2006). A hnízda uzavřená byla predována méně než hnízda otevřená (Cooper & Francis 1998). Při porovnání jednotlivých studií jsem však nenalezl žádné zásadní rozdíly v míře predace dané typem nebo umístěním hnízda (Tab. 1).

Ve většině případů se experimenty zabývaly i složením potenciálních predátorů. Jejich druhové složení a abundance byla zjišťována pomocí mapovacích metod (přímé sčítání, pasti apod.). Častěji však bylo složení společenstva predátorů identifikováno přímo v průběhu predáčních experimentů na hnízdech. Dělo se tak nejčastěji pomocí plastelínových vajec, řidčeji pak s použitím fotoaparátů s čidlem na pohyb, či teplotu.

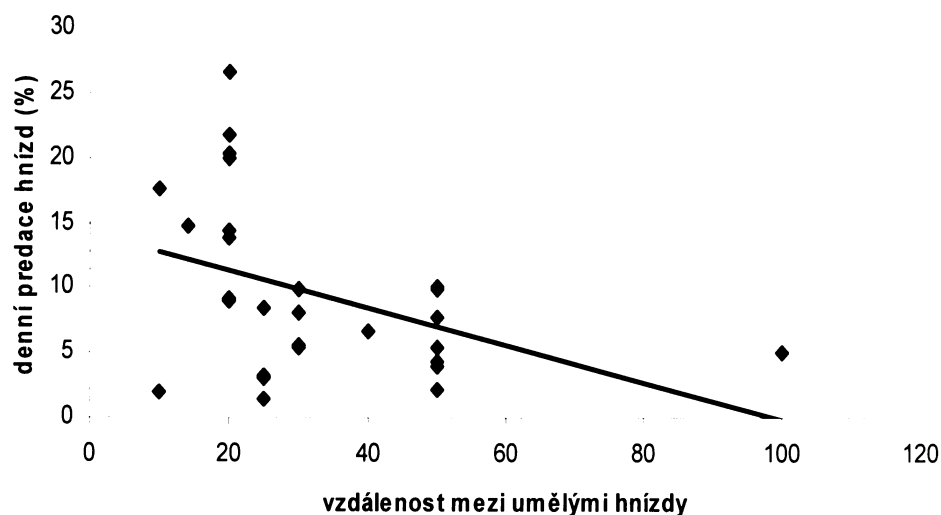
Ke stanovení míry predace bylo většinou použito umělých hnízd (36 experimentů), ale také hnízd přírodních (3 experimenty). Průměrná denní predace přírodních hnízd byla podstatně menší než u hnízd umělých. Je třeba mít na paměti, že stanovení míry predace pomocí umělých hnízd neodráží skutečnou míru predace, nýbrž relativní rozdíly při porovnání

různých typů umístění, sledovaných biotopů, různě velkých fragmentů či okraje oproti vnitřku fragmentu (Major and Kendal, 1996). Výhodou použití umělých hnízd je zcela jistě menší časová náročnost (odpadá časově velmi náročné hledání reálných hnízd) a standardizace podmínek experimentu (umístění, doba expozice atd.).

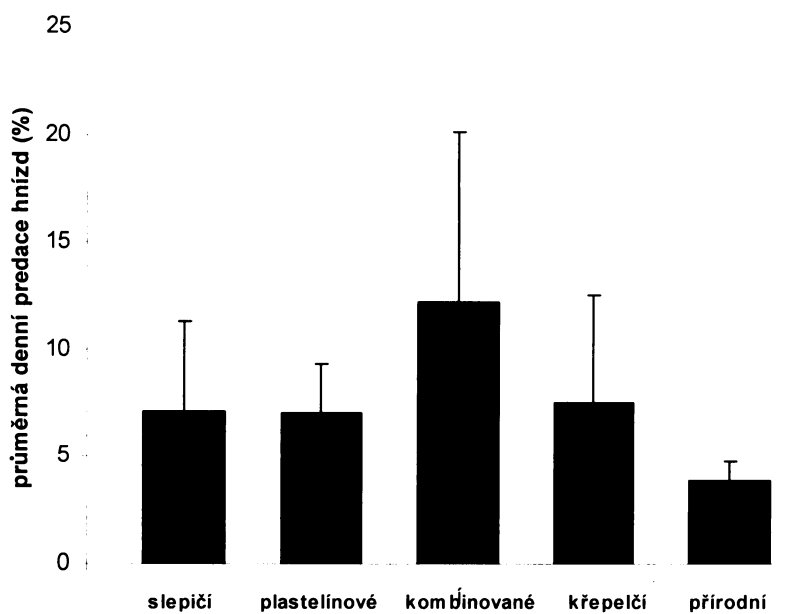
Při simulaci hnízd v prefačních experimentech bylo použito různých typů vajec. Zhruba v polovině experimentů byla ukládána do hnízda pouze čerstvá vejce - slepičí, křepelčí a v jednom případě zebříččí. V druhé polovině byla do hnízd vkládána čerstvá vejce společně s vejci plastelínovými, které sloužily k identifikaci predátorů. Pouze dvakrát bylo použito jenom plastelínových vajec a jednou vajec voskových. Plastelínová a vosková vejce jsou vhodná pro identifikaci savčích predátorů pomocí otisků zubů, v případě ptáků otisků zobáku (Nour et al., 1993). Různý typ a především velikost vajec může zásadně ovlivňovat výsledky jednotlivých výzkumů. Použití slepičích vajec jako návnady je nevhodné zejména tehdy, jsou-li hlavními predátory malí savci. Ti nejsou schopni prokousnout silnostěnnou skořápku slepičího vejce a míra celkového predačního tlaku tak může být silně podhodnocena (Haskell, 1995). Plastelínová vejce nemusí být příliš atraktivní právě pro savčí predátory, které se řídí zejména čichem (Githiru et al., 2005). Naopak některé práce dokumentují vyšší predaci hnízd obsahující pouze plastelínová vejce, právě savčími predátory (Thompson and Burhans, 2004). Tyto předpoklady se v menší míře projeví i v jednotlivých studiích v rozdílných intenzitách predace různých typů vajec (Obr. 3). Celkem nepřekvapivě byla nejnižší průměrná denní míra predace hnízd na přírodních hnízdech. Nejnižší denní míra predace přírodních hnízd byla nejspíše ovlivněna rodičovskou péčí – hlídáním hnízda, sezením na vejcích, ale také pravděpodobně větší krypsí přírodních hnízd oproti hnízdům umělým (Robinson et al., 2005). Vejce plastelínová a slepičí byla predována také méně než křepelčí, nebo křepelčí kombinované s plastelínovým.

Hnízda s vejci byla pokládána v liniích, do transektů, nebo studijních plotů. Jednotlivé experimenty se výrazně lišily ve vzdálenostech mezi jednotlivými hnízdy, které se pohybovaly od 14 až do 100 metrů. Vzhledem k vyšší aktivitě savčích predátorů v místech s vyšším denzitou kořisti (Marini 1995), je oprávněné se domnívat, že jednotlivá experimentální hnízda nepředstavují nezávislá opakování. Tento fakt může do značné míry ovlivnit celkové výsledky. Z Obr. 4, který znázorňuje vliv vzdálenosti experimentálních hnízd na denní míru predace vyplývá, že hnízda umístěná příliš blízko od sebe (do 20 m) podléhají predaci s větší pravděpodobností. To podle mého názoru dokládá hustotně závislou míru predace, která byla u ptačích hnízd několikrát prokázána v temperátních oblastech i v tropech (Lloyd, 2006).

Ideální predační experiment je prováděn na přírodních hnízdech, což je kolikrát nereálné, proto se používají hnízda umělá. Hnízda by měla být pokládána dostatečně daleko od sebe, aby nedocházelo ke zkreslení výsledků hustotně závislou predací. Rozumné je použití přírodních vajec, pro co největší autentičnost experimentu. Pro identifikaci predátora, pak fotoaparátů, nebo kamer. Pokud testujeme okrajový efekt, je dobré hnízda pokládat jak do vnitřního a okrajového biotopu, tak i do okolní matrix, pro lepší představu intenzity predačního tlaku v kontextu celé krajiny.



Obr. 3 Vzdálenost mezi jednotlivými hnízdy v predačních experimentech ovlivňuje míru denní predace hnízd. Zřejmě se zde projevuje hustotně závislá míra predace



Obr. 4 Závislost průměrné denní predaci ptačích hnízd na typu vajec.

Tab. 1 Seznam srovnávaných prací. Sloupce obsahují informace o jednotlivých studiích. 1. sloupec - zdroj zeterého bylo čerpáno, 2. světadíl, na kterém se experiment proveden, 3. lokalitu, kde byl experiment proveden, 4. nadmořskou výšku, 5. biom, 6. rok odkdy byl biotop fragmentován, 7. počet fragmentů, v kterých byl experiment proveden, 8. rozmezí velikostí fragmentů, 9. typ obklopující matrix, 10. počet vajec, které byly vkládány do hnízd, 11. typ vajec, 12. počet hnízd použitých v experimentu, 13. typ hnízda, 14. umístění hnízda, 15. minimální vzdálenost mezi hnízdy, 16. doba expozice hnízd v experimentu, 17. hlavní predátoři hnízd, 18. procento predovaných hnízd, 19. procento predovaných hnízd na den, 20. evidence okrajového efektu. Pakliže nebyla některá data uvedena je v poli – neuved., pokud daný efekt, nebo sutečnost netestovali, je uvedeno netest.

zdroj	světadíl	lokality	elevace (m.n.m.)	biom	frag. odkdy	poč. frag.	velikost frag. (v ha)	typ okraje	vajec na hnízdo	typ vajec	počet hnízd	typ hnízda	umístění hnízda	min. vzdálenost hnízd	doba exp.	predátoři	pred. %	pred. % na den	okraj. efekt ano/ne
Carson and Hartman 2001	Afrika	Tanzanie, Uzungwa Mts	horský (1400-)	dešt. les	1930	3	100	čajové plantáže	1	slepičí	150	otevřené	zem	50	8	střední a větší savci	35,5	4,4	ne
Hanson et al. 2007	Afrika	Tanzanie, Usumbara Mts	střední výšky (600-1400)	dešt. les	neued.	13	0,1-7688	otevřený, neueden typ	1+1, 2	slepičí/plast.	120	otevřené	podrost	30	7	malí savci	37,5	5,4	ne
Mikeš et al. nepub.	Afrika	Kamerun, Bamenda Highlands	horský (1400-)	dešt. les	1960	1	20000	pole, pastviny	1	zebríččí	200	otevřené	podrost	100	11	netest.	55,1	5	ne
Sediáček et al. nepub.	Afrika	Kamerun, Bamenda Highlands	horský (1400-)	dešt. les	1960	5	3,5-5,7	pastviny, pole, grassland	1+1	křepelčí vařené, voskové	45	otevřené	zem	??	??	hlodavci	53,3		ne
Maina and Jackson 2003	Afrika	Keňa, Kakamega forest	horský (1400-)	dešt. les	1960	6	neued.	zemědělská půda	2	plastelinové	186	otevřené	podrost	40	13	netest.	87,5	6,7	ano
Spanhove et al. 2009	Afrika	Keňa, Taita Hills	horský (1400-)	dešt. les	1960	6	2-133	zemědělská půda	2	přírodní	179	přírodní - uzavřené	zem	neued.	17	malí hlodavci	44	2,6	opačný okraj. efekt
Githiru et al. 2005	Afrika	Keňa, Taita Hills	horský (1400-)	dešt. les	1960	7	2-135	zemědělská půda	2	přírodní	12	přírodní - uzavřené	zem	neued.	15	malí savci	42,5	4,4	netest.
Githiru et al. 2006	Afrika	Keňa, Taita Hills	horský (1400-)	dešt. les	1960	12	2-135	zemědělská půda	2	plastelinové	80	uzavřené	zem	50	15	malí savci (rejsci hlodavci)	63,75	4,25	netest.
Boukhriss et al. 2008	Afrika	Tunisko, Kettana oasis	nižinný (0-600)	Palmy, ovocné stromy	neued.	1	464	poušť, urbanistická oblast	neued.	přírodní	375	přírodní	různé	neued.	neued.	malí savci, hadi, lidé	33	netest.	ne
Sodhi et al. 2002	Asie	Singapur, Indonésie, Singapur island	nižinný (0-600)	dešt. les, sek. les, woodland	1819	6	68-490	cesty, běžecské dráhy, železnice, přehrada	1+1	japonské křepelky, plast.	110	uzavřené	podrost	50	8	malí savci (rejsci, veverky)	62	7,75	ne
Sodhi et al. 2002	Asie	Singapur, Indonésie, Singapoureaan islands	nižinný (0-600)	dešt. les, sek. les, mangrovy	neued.	10	0,8-1026	oceán, křovi, grassland	1+1	japonské křepelky, plast.	100	uzavřené	podrost	30	9	malí savci	72	8	ne
Sodhi et al. 2002	Asie	Jáva, Linggaasri	nižinný (0-600)	dešt. les, sek. les, borovic. plantáže	neued.	1	25500	neued.	1+1	japonské křepelky, plast.	105	uzavřené	podrost	neued.	4	malí savci	9,5	2,4	netest.

Wong et al. 1998	Asie	Singapur, Pulau Ubin	nížinný	dešť. les, sek. les, kačuk. plantáže	neuvad.	8	2.5-1100	cesty, silnice, přehrada,	1+1	slépičí/plast.	328	otevřené	zem	50	8	savci	80,5	10,1	ne
Pangau-Adam et al. 2006	Asie	Indonésie, Palolo valley	střední výšky (600-1400)	dešť. les	neuvad.	1	neuvad.	zemědělská půda, sek. les, kávové plantáže	2	japonské křepečky	243	otevřené	zem	30	8	mali savci (hlodavci)	78,6	9,8	ne
Pangau-Adam et al. 2006	Asie	Indonésie, Palolo valley	střední výšky (600-1400)	dešť. les	neuvad.	1	neuvad.	zemědělská půda, sek. les, kávové plantáže	2	japonské křepečky	243	otevřené	podrost	30	8	stromoví savci	44,9	5,6	ano
Cooper & Francis 1998	Asie	Malajsie, Pasoh Forest Reserve	nížinný (0-600)	dešť. les	1950	1	2200	palmové plantáže	2	křepečiči	87	uzavřené	podrost	20	5	mali savci	44,8	9	ano
Seznam	Asie	Malajsie, Pasoh Forest Reserve	nížinný (0-600)	dešť. les	1950	1	2200	palmové plantáže	2	křepečiči	132	otevřené	podrost	20	5	ptáci, plazi	68,9	13,78	ano
Hausmann et al. 2005	Austrálie	Queensland, Atherton Tablelands	střední výšky (600-1400)	dešť. les	1880	neuvad.	1-600	pastviny	1+2	křepečiči/plast.	80	otevřené	zem	20	3	savci	80	26,6	ne
Hausmann et al. 2005	Austrálie	Queensland, Atherton Tablelands	střední výšky (600-1400)	dešť. les	1880	neuvad.	1-600	pastviny	1+2	křepečiči/plast.	80	otevřené	podrost	20	3	ptáci	61	20,3	ne
Hausmann et al. 2005	Austrálie	Queensland, Atherton Tablelands	střední výšky (600-1400)	dešť. les	1880	neuvad.	1-600	pastviny	1+2	křepečiči/plast.	80	uzavřené	zem	20	3	savci	65	21,7	ne
Hausmann et al. 2005	Austrálie	Queensland, Atherton Tablelands	střední výšky (600-1400)	dešť. les	1880	neuvad.	1-600	pastviny	1+2	křepečiči/plast.	80	uzavřené	podrost	20	3	ptáci	60	20	ne
Laurance et al. 1993	Austrálie	Queensland, Atherton Tablelands	střední výšky (600-1400)	dešť. les	1909	neuvad.	1-600	pastviny	1	malé slépičí	610	otevřené	zem	14	3	hlodavci	44,1	14,7	opačný okraj efekt
Young et al. 2008	Jižní a Střední Amerika	Kostarika, La Selva Biological Reserve	nížinný (0-600)	dešť. les	1980	4	10-40000	bananové plantáže	různé	přírodní	130	přírodní	různé	různé	15	netest.	68,5	4,6	ne
Estrada et al. 2002	Jižní a Střední Amerika	Mexiko, Los Tuxtlas	nížinný (0-600)	dešť. les	1960	9	10-250	pastviny	3		45	otevřené	zem	50	9	mali a středně velcí savci	88,4	9,8	ano

Estrada et al. 2002	Jižní a Střední Amerika	Mexiko, Los Tuxtlas	nižinný (0-600)	dešť. les	1960	9	10-250	pastviny	3	plastelinové	45	otevřené	zem	50	9	savci, ptáci	90,1	10	ano
Gibbs 1991	Jižní a Střední Amerika	Kostarika, La Selva Biological Reserve	nižinný (0-600)	dešť. les	1960	7	1,1-190	řeka, zemědělská půda	1	křepelčí	120	otevřené	zem	25	7	savci	20,8	3	ne
Gibbs 1991	Jižní a Střední Amerika	Kostarika, La Selva Biological Reserve	nižinný (0-600)	dešť. les	1960	7	1,1-190	řeka, zemědělská půda	1	křepelčí	120	otevřené	podrost	25	7	ptáci	10	1,4	ne
Gibbs 1991	Jižní a Střední Amerika	Kostarika, La Selva Biological Reserve	nižinný (0-600)	dešť. les	1960	7	1,1-190	sekundární les	1	křepelčí	147	otevřené	zem	50	7	savci	38,1	5,4	ano
Gibbs 1991	Jižní a Střední Amerika	Kostarika, La Selva Biological Reserve	nižinný (0-600)	dešť. les	1960	7	1,1-190	sekundární les	1	křepelčí	147	otevřené	podrost	50	7	ptáci	15	2,1	ne
Chiarello et al. 2008	Jižní a Střední Amerika	Brazílie, Reserva Natural Vale	nižinný (0-600)	dešť. les	neued.	1	21,787	patviny	3	slepíči/plast.	480	otevřené	zem	25	5	ptáci, savci	16,5	3,3	opačný okraj. efekt
Chiarello et al. 2008	Jižní a Střední Amerika	Brazílie, Reserva Natural Vale	nižinný (0-600)	dešť. les	neued.	1	21,787	pastviny	3	slepíči/plast.	480	otevřené	zem	25	5	savci	42,7	8,5	ne
Loiselle 1983	Jižní a Střední Amerika	Panama, Gámboa	nižinný (0-600)	dešť. les	neued.	neued.	neued.	neued.	2	křepelčí	101	otevřené, uzavřené	zem, podrost	10	2	savci, ptáci	4	2	netest.
Loiselle 1983	Jižní a Střední Amerika	Panama, Barro Colorado Island	nižinný (0-600)	dešť. les	1914	neued.	neued.	oceán, urbanistická oblast	2	křepelčí	51	otevřené, uzavřené	zem, podrost	10	2	savci, ptáci	35,3	17,6	netest.
Sieving 1992	Jižní a Střední Amerika	Panama, Barro Colorado Island	nižinný (0-600)	dešť. les	1914	neued.	neued.	oceán, urbanistická oblast	2	křepelčí	600	otevřené, uzavřené	zem/podrost	50	15	mali a středně velcí savci	60	4	netest.
Latta 1995	Jižní a Střední Amerika	Portoriko, Luquillo Experimental Forest	střední výšky (600-1400)	dešť. les	neued.	neued.	11500	neued.	2	japonské křepelky	57	otevřené, uzavřené	zem	20	6	netest.	86	14,3	ne
Latta 1995	Jižní a Střední Amerika	Portoriko, Luquillo Experimental Forest	střední výšky (600-1400)	dešť. les	1989	neued.	11500	neued.	2	japonské křepelky	57	otevřené, uzavřené	podrost	20	6	netest.	55	9,2	ne

3. 2. Srovnání geografických oblastí

3.2.1. Afrika

U všech experimentů provedených v Africe je nápadná relativně malá míra denní predace hnízd, která je dokonce nejnižší ze všech kontinentů (v průměru 4,8 %). Důvodem může být shodná vysoká nadmořská výška oblastí, kde byly tyto experimenty prováděny. Se zvyšující se nadmořskou výškou se pravděpodobně snižuje celková početnost predátorů, typicky plazů (Boyel, 2008) a tedy i predační tlak na hnízda. Bylo mimo jiné prokázáno, že vysoké procento tropických ptáků z tohoto důvodu migruje hnízdit právě do vyšších nadmořských výšek (Boyel 2008).

Z 9 experimentů, které se uskutečnily na africkém kontinentě, nebyla ani jednou prokázána zvýšená míra predace ptačích hnízd vlivem úbytku a fragmentace tropického lesa. Pouze v jednom případě byla zaznamenána vyšší míra predace vlivem okrajového efektu (Maina and Jackson, 2003). U tohoto experimentu byla ovšem prokázána větší míra predace hnízd v největším fragmentu tropického lesa, naopak v nejmenším byla predace nejnižší. Tento výsledek nekoresponduje s dosavadními poznatky, které se opírají o vzrůstající míru predace se zvyšujícím se stupněm fragmentace právě v důsledku nárůstu okrajů (Gates and Gysel 1978, Bataty and Báldi 2001). Autoři si to vysvětlují pravděpodobně nižšími populačními hustotami hnízdních predátorů ve více disturbovaném tropickém lese. Zde jsou populace potencionálních hnízdních predátorů regulovány ze strany člověka (lovem) nebo psy, kterých je v těchto urbanizovaných oblastech mnoho. Navíc předpokládají, že míra predace se nejprve s vyšším stupněm fragmentace zvyšuje, ale v silně fragmentované krajině opět klesá. U jedné studie byla dokonce zjištěna vyšší míra predace uvnitř lesa než na jeho okraji (Spanhove et al., 2009). Důvodů k absenci okrajového efektu i vlivu velikosti fragmentů na míru predace může být více.

Afrotropický les byl společně s lesy Latinské Ameriky kácen, vypalován, nebo jinak lidmi disturbován nejpozději ze všech kontinentů a to v masivnější míře až zhruba od poloviny 20. století (Burgess et al., 2007). Je možné, že potencionální hnízdni predátoři dosud nestihli zareagovat a patričným způsobem se adaptovat na nově vzniklé podmínky pastvin, polí či jinak zemědělsky využívaných otevřených biotopů a z podobného důvodu chybí i predátoři, kteří by specificky využívali k lovu potravy okrajové biotopy (Gibbs 1991, Laurance 1997).

Dalším důvodem může být regulace populačních hustot středně velkých predátorů ze strany člověka. Všechny provedené experimenty týkající se vlivu fragmentace na změnu predačního tlaku na ptačí hnízda byly v Africe provedeny spíše při okraji zóny tropického deštného lesa. Navíc se jedná ve valné většině o hory. V těchto oblastech jsou vysoké populační hustoty lidí a tlak ze strany člověka na lesní biotopy je extrémní. Jedním z průvodních jevů je i masivní lov středně velkých i malých savců. V některých případech je zmiňován i podstatný vliv domácích zvířat (koček a psů) na regulaci početnosti těchto potencionálních predátorů ptačích hnízd (Maina a Jackson 2003). Důsledkem může být stejná, nebo dokonce nižší míra predace v malých lesních fragmentech a rovněž absence okrajového efektu.

Dalším důvodem absence okrajového efektu může být dominantní úloha, kterou v predaci ptačích hnízd v Africe hrají malí savci. Diverzita ani abundance hlodavců a hmyzožravců se typicky s velikostí fragmentu i vzdáleností od okraje dramaticky nemění, nebo je dokonce při okrajích biotopů nižší (Nour et al., 1993). V důsledku toho, a to nejen v Africe, nemusí docházet ke zvyšování predačního tlaku na hnízda v důsledku okrajového efektu.

3.2.2. Asie

Průměrná denní predace ptačích hnízd v Asii byla zhruba dvakrát vyšší než v Africe (v průměru 8,3 %). Zde byl již několikrát prokázán negativní vliv fragmentace na predaci ptačích hnízd (např. Pangau-Adam et al. 2006, Sodhi et al. 2002). Tento vliv je nejčastěji vysvětlován vyšší mírou predace na okrajovém biotopu (např. Cooper a Francis 1998). Autoři přitom považují za podstatný faktor charakter biotopu, který obklopuje lesní fragmenty. Zdá se, že právě sousedící biotop zásadně ovlivňuje míru predančního rizika hnízd ve fragmentovaném tropickém deštném lese (Gibbs 1991). Vliv okrajového biotopu na predaci ptačích hnízd byl prokázán u tří ze sedmi experimentů, kterého testovaly. Bylo tomu tak vždy, když sousední matrix tvořil jiný typ uzavřeného typu biotopu – sekundární les, případně palmové plantáže. V tomto typu prostředí se zřejmě mohou vyskytovat vyšší populační hustoty potenciálních predátorů ptačích hnízd vázaných spíše na uzavřené typy biotopů. Predátoři zvyšují své abundance typicky v sekundárním lese z důvodu vyšší abundance potravních zdrojů než v jádrovém biotopu lesa (Leck, 1987). Navíc, někteří predátoři se typicky vyskytují na přechodu obou typů prostředí – primárního lesa a sekundárních biotopů (Gibbs 1991). Zdá se, že podstatnou roli predátorů na okraji zde přebírají ptáci, stejně jako v temperátních oblastech (Andrén, 1992). Ovšem jako hlavními predátory zde byli opět středně velcí a malí savci – hlodavci, rejsci, veverky. Predátoři pravděpodobně využívají vegetační pásy na okraji fragmentů tropického lesa obklopeného sekundárním lesem k migraci v krajině a k vyhledávání potravy, spíše než transkety vegetace na okraji lesa a pastviny (Gibbs 1991, Marini et. al 1995). Dále by se na vzniku okrajového efektu mohla podepisovat přítomnost vrcholového predátora, který typicky využívá jádrový biotop tropického lesa a predančním tlakem snižuje abundance potenciálních hnízdních predátorů, která naopak roste v blízkosti okraje tropického lesa, kde je projev přítomnosti vrcholového predátora slabší (Pangau-Adam et al. 2006).

Relativně vysokou predaci hnízd autoři zaznamenali i u ostatních experimentů, kde nebyl okrajový efekt prokázán. Ta se dá vysvětlit opět přílehlým biotopem, kterým byla většinou silně obydlená oblast, která nabízí jiné, ovšem rovněž hojně zastoupení potencionálních predátorů. Jsou jimi především ferálních populací domácích, nebo synantropně žijících živočichů – koček, psů, potkanů nebo krkavcovitých ptáků (Wong et al. 1998). Tito predátoři pravděpodobně hojně navštěvují přílehlý les a také se podílí na predaci ptačích hnízd (Wong et. al. 1997, Boukhriss et al. 2009). Naproti tomu, Maina & Jackson (2003) ve své práci připisují těmto ferálním a synantropně žijícím predátorů roli vrcholového predátora, který nejspíš reguluje početnosti potencionálních hnízdních predátorů. Ve skutečnosti se tyto druhy mohou živit, jak hnízdy tak i hnízdními predátory. Celkově vyšší míru predace hnízd v Asii lze vysvětlovat i tím, že experimenty byly prováděny především v nízkých až středních nadmořských výškách. Zde lze očekávat celkově vyšší denzitu ptačích hnízd proti vyšším nadmořským výškám a tedy i vyšší míru ztrát vlivem hustotně závislé predace (Lloyd 2003).

3.2.3. Austrálie

Na nejmenším kontinentu, kde byl studován vliv úbytku a fragmentace biotopů na predaci ptačích hnízd v tropických oblastech, byla denní predace hnízd nejvyšší (v průměru 21 %). Rozdíl v predaci ptačích hnízd v závislosti na vzdálenosti od okrajového biotopu, ovšem opačný oproti očekávání, byl prokázán pouze v jediném z 5 experimentů. Laurance (1993) v některých fragmentech svého experimentu evidoval vyšší predační riziko uvnitř jádrového biotopu oproti jeho okraji. Příčinu vyšší míry predace uvnitř tropického lesa našel autor v nerovnoměrné abundanci dominantního predátora tavních hnízd v rámci jednotlivých fragmentů lesa. Dominantním predátorem ptačích hnízd v této studii byla krysa *pestroocasá* (*Uromys caudimaculatus*), která se vyskytovala jak v primárním a sekundárním lese, tak

i v okolní matrix. Její abundance však rapidně stoupala s korunovým pokrytím a byla tedy víceméně vázaná na vnitřní typ biotopu. Z toho vyplývá, že vyšší predace ptačích hnízd uvnitř tropického lesa, než na okraji, byla způsobená větší abundancí krysy pestroocasé uvnitř jádrového biotopu (Laurance 1997). I přesto, že zde nebyl nalezen vztah mezi vyšší mírou predace hnízd v jednotlivých fragmentech a nárůstem okrajů, byla predace hnízd v malých fragmentech vyšší než ve fragmentech velkých. Tento fakt může být opět vysvětlen hypotézou „mesopredator release“, tedy nárůstu početnosti středně velkých predátorů vlivem absence velkých vrcholových predátorů (viz. výše).

Nejvyšší míru predace ptačích hnízd v Austrálii lze ovšem dát do souvislosti s metodickým provedením experimentů. Ve všech pokusech bylo použito velmi malých rozestupů mezi jednotlivými hnízdy (20 m) a mohl se tedy dle mého názoru projevit efekt hustotně závislé míry predace (Martin, 1988; Lloyd, 2006). Na druhou stranu v ostatních studiích z jiných kontinentů, kde byla metodika téměř totožná, nedosahovala míra predace hnízd takové výše (Cooper and Francis, 1998; Chiarello et al., 2008). Je možné, že se zde odráží větší zkušenost organismů především hnízdních predátorů se sekundárními podmínkami, které jim fragmentovaná krajina nabízí. Kácení, vypalování a jiné lidmi způsobené disturbance tropického deštného lesa v Austrálii probíhají již od konce 19. století (Kanowski et al., 2003). Ačkoliv rozdíl v počátku fragmentace na jednotlivých kontinentech je pouze několik desítek let, může i tak podle mého názoru hrát významnou roli v reakcích predátorů na nové podmínky. Ty s sebou často přináší zvýšenou mezidruhovou konkurenci, v teré s větší pravděpodobností vítězí dominantní generalistické druhy vázané spíše na otevřenější a přechodové biotopy (Laurance 1997). Dokáží tak lépe reagovat na nově vzniklé podmínky fragmentované krajiny a měnit sílu predačního tlaku. Otázkou ovšem zůstává jak dlouho tento proces trvá a zda rozdíl několika desítek let může hrát významnou roli.

3.2.4. Jižní a Střední Amerika

I na americkém kontinentě stejně jako v Africe byla průměrná míra predace hnízd relativně nízká (v průměru 6,8 %) a opět by se to dalo přisoudit relativně krátké době, v které dochází k rapidnímu úbytku biotopů a jejich následné fragmentaci. Ve více jak polovině případů, kde byl testován přímý vliv úbytku a fragmentace biotopu na predaci ptačích hnízd, byla zjištěna vyšší intenzita predace v menších fragmentech než ve fragmentech větších. Z toho téměř polovina studií prokázala vyšší predaci hnízd v okrajovém biotopu. V jednom případě (Gibbs 1991) pravděpodobně proto, že se jednalo o přechod primárního a sekundárního lesa. Sekundární les jako přilehlý biotop nabízí jak velké množství potravy, tak i vysokou možnost úkrytu pro potenciální hnízdní predátory. Navíc, zvýšenou abundancí predátorů právě při hranici těchto dvou biotopů lze dát do souvislosti s tím, že jim umožňuje přístup ke zdrojům, které nabízí oba rozdílné typy biotopu (Reis et al. 2004).

Ve dalších dvou experimentech, kdy byla zjištěna vyšší míra predace na okraji tropického lesa, tvořila okolní matrix pastvina (Estrada et al., 2002). Autoři zjistili v blízkosti okraje tropického lesa vyšší druhovou rozmanitost i abundanci ptačích druhů, které jsou považováni za významné hnízdní predátory. Tato skutečnost souhlasí s mnoha pracemi z temperátních oblastí. Konkrétně s těmi, které dokumentují vyšší predaci ptačích hnízd v blízkosti okrajového biotopu způsobenou ptačími predátory (Andrén, 1992).

Většina ostatních studií, a to provedených nejen v Jižní Americe, ovšem považuje za dominantní predátory ptačích hnízd malé savce (Estrada et al. 2002, Chiarello et al. 2008). Jejich rozšíření je často neměnné v různě velkých fragmentech i v závislosti na vzdálenosti od okraje (Nour et al. 1993). Proto v mnoha tropických oblastech nedochází k vyššímu predáčnímu riziku v blízkosti okrajových biotopů.

Tato hypotéza by podporovala výsledky dalších studií, které nepozorovaly rozdíl v intenzitě predace hnízd v závislosti na vzdálenosti od okraje lesa, právě tehdy když

hlavními predátory byli malí savci (např. Young et al. 2008). Na druhou stranu práce Estrada (2000) předpokládá, že míra predace ptačích hnízd se na okraji tropického lesa zvyšuje v důsledku preference okrajových vegetačních pásů malými savci. Důležitou roli zde tedy opět bude hrát složení původního společenstva potencionálních hnízdních predátorů a především jejich schopnost přizpůsobit se novým podmínkám (Laurance 1997).

Závěr

S dosavadních poznatků vyplývá, že predace ptačích hnízd je v tropech intenzivnější než v temperátních oblastech (Skutch, 1966; Martin, 1996; Robinson et al., 2000). V mé srovnávací studii jsem zjistil, že průměrná predace hnízd byla 61,3 %, zatímco v temperátu se pohybuje okolo 50 %. Vzhledem k tomu, že srovnání průměrné míry denní predace s použitím přírodních a umělých hnízd vykazuje celkem značný rozdíl (viz. Obr. 5), je možné usuzovat, že tyto predační experimenty neodráží reálnou míru predace hnízd v tropickém deštném lese.

Na rozdíl od predačních experimentů provedených v temperátních oblastech (Batáry a Báldi 2004), se v tropech nepodařilo ve většině případů prokázat zvýšenou míru predace ptačích hnízd ovlivněnou přeměnou a fragmentací původních biotopů. Pokud ano, tak bylo zřídka vyšší predační riziko ve fragmentovaném lese způsobeno vyšší predací hnízd v blízkosti okrajového biotopu (např. Young et al. 2008). Důležitou roli zde hrál typ matrix, která odklopovala jednotlivé fragmenty. Na charakteru matrix záviselo druhové složení potencionálních hnízdních predátorů. Ti jsou pravděpodobně více zastoupeni v uzavřených typech biotopů – sekundárním lese, palmových a jiných stromových plantážích. Naproti tomu v otevřeném typu matrix – pastvinách, polích je potencionálních hnízdních predátorů velmi málo. Většina ptačích druhů, ani hnízdních predátorů přitom v tropech výrazně nepreferuje okrajové biotopy (Newmark, 2001). To může být dáno všeobecně nižší mírou fragmentace

tropických biotopů v minulosti a tedy neschopností organismů adaptovat se na nově vzniklé podmínky fragmentované krajiny, resp. krátkou dobou, kterou na přizpůsobení se těmito podmínkám měli (Báldi 1996). Pokud se druhy preferující okrajové biotopy ve společenstvu vyskytují, dochází vlivem fragmentace k nárůstu jejich populací a naopak k poklesu druhové diverzity a abundancí druhů vázaných na jádrový biotop (Zipkin et al. 2009).

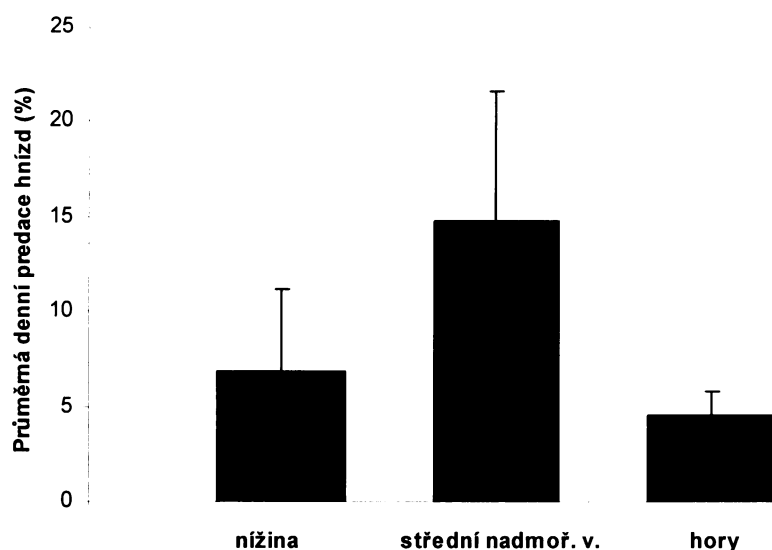
Kromě toho mají tropické druhy oproti druhům temperátním typicky větší teritoria a tedy i nižší populační hustoty (Terborgh et al., 1990). Je tomu tak především z důvodu relativního nedostatku potravních zdrojů (Martin 1996). Fakt, že tropičtí ptáci mají velká teritoria, mě přivedl na myšlenku, která se opírá o prostorově resp. hustotně závislou míru predace. Absence okrajového efektu, který by zvyšoval predaci ptačích hnízd v tropech může být způsobena právě nízkými populačními hustotami ptáků v blízkosti okrajového biotopu. Zdá se, že míra predacího rizika může řídit přírodní výběr směrem k co největší divergenci v umístění hnízda od ostatních. Jinými slovy, čím mají ptačí druhy podobněji umístěné hnízdo jako jiné druhy, tím jim hrozí vyšší predacího riziko (Martin 1996). Proto, ačkoli je tropických druhů ptáků řádově více, divergence v hnízdních strategiích vede prakticky k nízkým hnízdním hustotám. Jednotlivé hnízdní strategie tedy můžeme považovat za nezávislé a co se týče hustotní závislosti, hraje každá svou odlišnou roli. Pokud tedy opravdu platí hypotéza hustotně závislé hnízdní predace, mohla by mimo jiné vysvětlovat absenci okrajového efektu v tropických oblastech.

Právě i hustotně závislou mírou predace se snaží autoři některých prací vysvětlit intenzitu predacího tlaku na ptačí hnízda v různých nadmořských výškách (Blake a Loiselle 2000 nepub. data ex Boyle 2008). Tvrdí, že v nížinách je vyšší hustota hnízd než v horských oblastech a proto i predace hnízd je v nížinách vyšší. Tuto skutečnost lze lépe interpretovat i pomocí prací, které odhadují a měří druhové složení a abundanci potencionálních hnízdních predátorů v různých nadmořských výškách. Takovýchto studií je dosud velmi málo a jejich

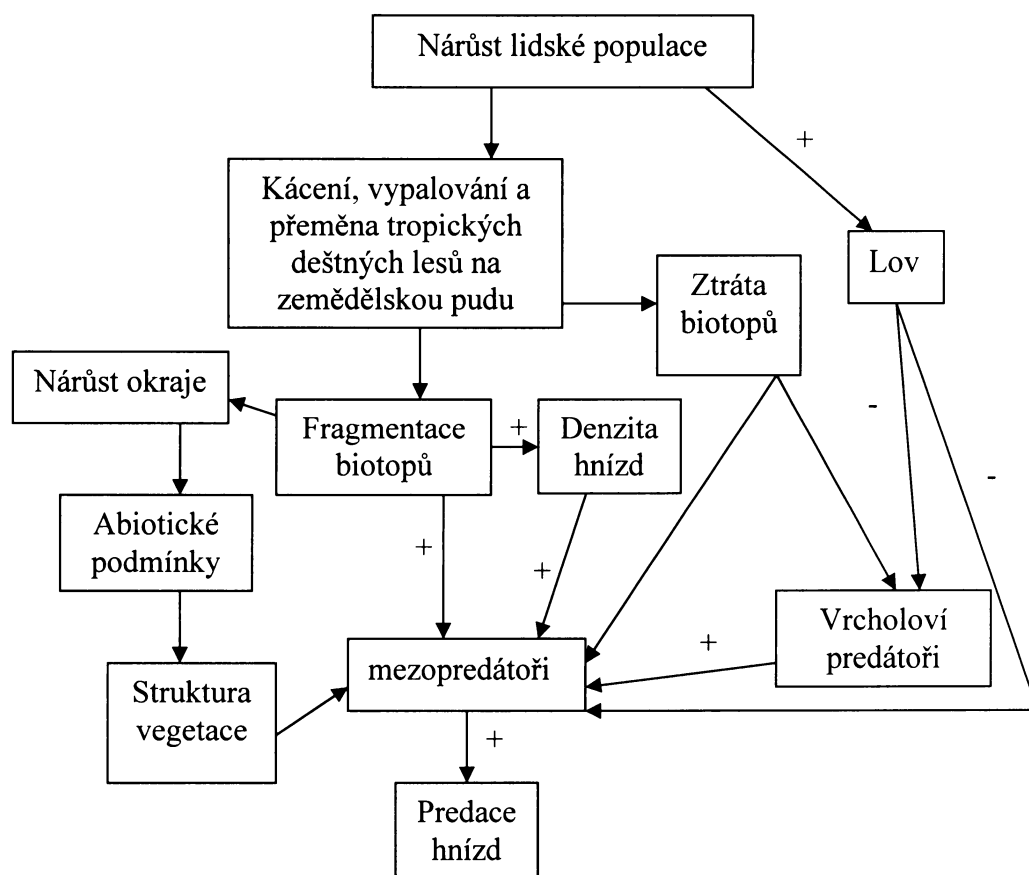
výsledky jsou nekonzistentní. Většinou se opírají o relativně vyšší druhovou diverzitu a abundanci plazů (především hadů) v nižších nadmořských výškách (Boyel 2008). Zdá se tedy, že různé druhové složení a abundance ptačích predátorů v odlišných nadmořských výškách může ovlivňovat míru predace ptačích hnízd (Boyle 2008). Bude ovšem zapotřebí v této oblasti dál bádát. V pracích, které jsem srovnával ve své analýze byla nejvyšší průměrná denní predace hnízd dokumentována ve středních nadmořských výškách, přičemž v nížinách a v horských oblastech se příliš nelišila (viz obr. 6).

Dalším faktorem vysvětlujícím absenci okrajového efektu je fakt, že hlavními predátory ptačích hnízd v tropech jsou středně velcí a malí savci, kteří si zachovávají téměř neměnnou druhovou diverzitu i abundanci v závislosti jak na velikosti fragmentu, tak i na vzdálenosti od okraje biotopu. Toto složení a rozložení potencionálních predátorů, může být ovlivněno jednak přítomností vrcholového predátora, který se typicky pohybuje v jádrovém biotopu a může tak menší predátory predaním tlakem odsouvat blíž k okraji, nebo může být nahrazen člověkem, který také může regulovat početnosti hnízdních predátorů.

Závěrem lze tedy říci, že intenzita predace hnízd a absence okrajového efektu v tropických oblastech je ovlivněna mnoha faktory, které se mohou navzájem podporovat, případně vylučovat (viz obr.7). Pro lepší pochopení těchto faktorů bude v budoucna potřeba věnovat větší pozornost predaci ptačích hnízd na všech kontinentech, obsahující tropické oblasti, v různých nadmořských výškách a v různých typech biotopů. Dále, testovat vliv odlišných typů matrix a více se zaměřit na prostorové rozložení potencionálních hnízdních predátorů.



Obr. 5 Srovnání průměrné denní predace hnízd v různých nadmořských výškách. Nejvyšší byla v středních nadmořských výškách. Ačkoli se nížinách a v horských oblastech průměrná míra denní predace moc nelišila, zdá se, že nejmenší byla v nejvyšších nadmořských výškách.



Obr. 6 Faktory ovlivňující míru predace ptačích hnízd. Šipy a znaménka znázorňují souvislost jednotlivých faktorů. Ty jsou předešlým ovlivněni záporně (-), nebo ho ovlivňují pozitivně (+)

Seznam použité literatury

- Andrén, H. (1992) *Corvid density and nest predation to forest fragmentation - a landscape. Ecology*, **73**, 794-804.
- Arrhenius, O. (1921) *Species and area. Journal of Ecology*, **9**, 95-99.
- Báldi, A. (1996) *Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities: three alternative hypotheses for the explanation of differences. Acta Zoologica*, **3**, 163-172.
- Benitez-Malvido, J. (1998) *Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. Conservation Biology*, **12**, 380-389.
- Bierregaard, R. O., Lovejoy, T. E., Kapos, V., Dossantos, A. A. & Hutchings, R. W. (1992) *THE BIOLOGICAL DYNAMICS OF TROPICAL RAIN-FOREST FRAGMENTS. Bioscience*, **42**, 859-866.
- Boukhriss, J., Selmi, S. & Nouira, S. (2009) *Bird nest predation in a southern Tunisian oasis habitat: No evidence of "edge effect". Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **35**, 174-181.
- Boyel (2008) *Can variation in risk of nest predation explain altitudinal migration in tropical birds? Behavioral Ecology*, **155**, 297-403.
- Brook, B. W., Sodhi, N. S. & Bradshaw, C. J. A. (2008) *Synergies among extinction drivers under global change. Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 453-460.
- Burgess, N. D., Balmford, A., Cordeiro, N. J., Fjeldsa, J., Kuper, W., Rahbek, C., Sanderson, E. W., Scharlemann, J. P. W., Sommer, J. H. & Williams, P. H. (2007) *Correlations among species distributions, human density and human infrastructure across the high biodiversity tropical mountains of Africa. Biological Conservation*, **134**, 164-177.
- Carlson, A. & Hartman, G. (2001) *Tropical forest fragmentation and nest predation - an experimental study in an Eastern Arc montane forest, Tanzania. Biodiversity and Conservation*, **10**, 1077-1085.
- Caughley, G. (1994) *DIRECTIONS IN CONSERVATION BIOLOGY. Journal of Animal Ecology*, **63**, 215-244.
- Connor, E. F. & McCoy, E. D. (1979) *STATISTICS AND BIOLOGY OF THE SPECIES-AREA RELATIONSHIP. American Naturalist*, **113**, 791-833.
- Cooper, D. S. & Francis, C. M. (1998) *Nest predation in a Malaysian lowland rain forest. Biological Conservation*, **85**, 199-202.
- Crooks, K. R. & Soule, M. E. (1999) *Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. Nature*, **400**, 563-566.
- Estrada, A., Coatesestrada, R. & Meritt, D. (1994) *NON-FLYING MAMMALS AND LANDSCAPE CHANGES IN THE TROPICAL RAIN-FOREST REGION OF LOS-TUXTLAS, MEXICO. Ecography*, **17**, 229-241.
- Estrada, A., Rivera, A. & Coates-Estrada, R. (2002) *Predation of artificial nests in a fragmented landscape in the tropical region of Los Tuxtlas, Mexico. Biological Conservation*, **106**, 199-209.
- Fagan, W. E., Cantrell, R. S. & Cosner, C. (1999) *How habitat edges change species interactions. American Naturalist*, **153**, 165-182.
- Fahrig, L. (2003) *Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **34**, 487-515.
- Faria, D., Mariano-Neto, E., Martini, A. M. Z., Ortiz, J. V., Montingelli, R., Rosso, S., Paciencia, M. L. B. & Baumgarten, J. (2009) *Forest structure in a mosaic of rainforest sites: The effect of fragmentation and recovery after clear cut. Forest Ecology and Management*, **257**, 2226-2234.

- Gates, J. E. & Gysel, L. W. (1978) *AVIAN NEST DISPERSION AND FLEDGING SUCCESS IN FIELD-FOREST ECOTONES*. *Ecology*, **59**, 871-883.
- Gerlach, G. & Musolf, K. (2000) *Fragmentation of landscape as a cause for genetic subdivision in bank voles*. *Conservation Biology*, **14**, 1066-1074.
- Gibbs, J. P. (1991) *AVIAN NEST PREDATION IN TROPICAL WET FOREST - AN EXPERIMENTAL-STUDY*. *Oikos*, **60**, 155-161.
- Githiru, M., Lens, L. & Cresswell, W. (2005) *Nest predation in a fragmented Afrotropical forest: evidence from natural and artificial nests*. *Biological Conservation*, **123**, 189-196.
- Hanson, T. R., Newmark, W. D. & Stanley, W. T. (2007) *Forest fragmentation and predation on artificial nests in the Usambara Mountains, Tanzania*. *African Journal of Ecology*, **45**, 499-507.
- Haskell, D. G. (1995) *A REEVALUATION OF THE EFFECTS OF FOREST FRAGMENTATION ON RATES OF BIRD-NEST PREDATION*. *Conservation Biology*, **9**, 1316-1318.
- Hausmann, F., Catterall, C. P. & Piper, S. D. (2005) *Effects of edge habitat and nest characteristics on depredation of artificial nests in fragmented Australian tropical rainforest*. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 2331-2345.
- Chalfoun, A. D. & Martin, T. E. (2009) *Habitat structure mediates predation risk for sedentary prey: experimental tests of alternative hypotheses*. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 497-503.
- Chalfoun, A. D., Thompson, F. R. & Ratnaswamy, M. J. (2002) *Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis*. *Conservation Biology*, **16**, 306-318.
- Chen, J. Q., Franklin, J. F. & Spies, T. A. (1992) *VEGETATION RESPONSES TO EDGE ENVIRONMENTS IN OLD-GROWTH DOUGLAS-FIR FORESTS*. *Ecological Applications*, **2**, 387-396.
- Chiarello, A. G., Srbek-Araujo, A. C., Del Duque, H. J. & Coelho, E. D. (2008) *Ground nest predation might not be higher along edges of Neotropical forest remnants surrounded by pastures: evidence from the Brazilian Atlantic forest*. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 3209-3221.
- Kanowski, J., Catterall, C. P., Wardell-Johnson, G. W., Proctor, H. & Reis, T. (2003) *Development of forest structure on cleared rainforest land in eastern Australia under different styles of reforestation*. *Forest Ecology and Management*, **183**, 265-280.
- Keyser, A. J., Hill, G. E. & Soehren, E. C. (1998) *Effects of forest fragment size, nest density, and proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds*. *Conservation Biology*, **12**, 986-994.
- Kristan, W. B., Lynam, A. J., Price, M. V. & Rotenberry, J. T. (2003) *Alternative causes of edge-abundance relationships in birds and small mammals of California coastal sage scrub*. *Ecography*, **26**, 29-44.
- Kupfer, J. A. & Runkle, J. R. (2003) *Edge-mediated effects on stand dynamic processes in forest interiors: a coupled field and simulation approach*. *Oikos*, **101**, 135-146.
- Lampila, P., Monkkonen, M. & Desrochers, A. (2005) *Demographic responses by birds to forest fragmentation*. *Conservation Biology*, **19**, 1537-1546.
- Laurance, W. F. (1995) *Responses of mammals to rainforest fragmentation in tropical Queensland: a review and synthesis*. *Symposium on the Mammals of the Wet Tropics, at the Annual Conference and General Meeting of the Australian-Mammal-Society* (ed^eds, pp. 603-612. C S I R O Publications, Townsville, Australia.
- Laurance, W. F. (1997) *Responses of mammals to rainforest fragmentation in tropical Queensland: a review and synthesis*. *Symposium on the Mammals of the Wet Tropics*,

- at the Annual Conference and General Meeting of the Australian-Mammal-Society (ed[^](eds, pp. 603-612. C S I R O Publications, Townsville, Australia.
- Laurance, W. F., Albernaz, A. K. M., Fearnside, P. M., Vasconcelos, H. L. & Ferreira, L. V. (2004) *Deforestation in Amazonia. Science*, **304**, 1109-1109.
- Laurance, W. F., Nasciento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ewers, R. M. & al., e. (2007) *Habitat Fragmentation, Variable Edge Effects, and the Landscape-divergence hypothesis. Plos One*.
- Leck, C. F. (1987) *HABITAT SELECTION IN MIGRANT BIRDS - SEDUCTIVE FRUITS. Trends in Ecology & Evolution*, **2**, 33-33.
- Leopold, A. (1933) *Game Management. New York: Charles Scirbner's Sons*.
- Lloyd, P. (2006) *Density-dependent nest predation: a field test. African Journal of Ecology*, **44**, 293-295.
- Loiselle, B. A. & Hoppes, W. G. (1983) *NEST PREDATION IN INSULAR AND MAINLAND LOWLAND RAINFOREST IN PANAMA. Condor*, **85**, 93-95.
- Macarthur, R. H. & Wilson, E. O. (1963) *EQUILIBRIUM-THEORY OF INSULAR ZOOGEOGRAPHY. Evolution*, **17**, 373-&.
- Maina, G. G. & Jackson, W. M. (2003) *Effects of fragmentation on artificial nest predation in a tropical forest in Kenya. Biological Conservation*, **111**, 161-169.
- Major, R. E. & Kendal, C. E. (1996) *The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: A review of methods and conclusions. Ibis*, **138**, 298-307.
- Marini, M. A., Robinson, S. K. & Heske, E. J. (1995) *EDGE EFFECTS ON NEST PREDATION IN THE SHAWNEE-NATIONAL-FOREST, SOUTHERN ILLINOIS. Biological Conservation*, **74**, 203-213.
- Martin, T. E. (1988) *ON THE ADVANTAGE OF BEING DIFFERENT - NEST PREDATION AND THE COEXISTENCE OF BIRD SPECIES. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **85**, 2196-2199.
- Martin, T. E. (1996) *Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? Journal of Avian Biology*, **27**, 263-272.
- Martin, T. E. & Li, P. J. (1992) *LIFE-HISTORY TRAITS OF OPEN-NESTING VS CAVITY-NESTING BIRDS. Ecology*, **73**, 579-592.
- Matlack, G. R. (1993) *MICROENVIRONMENT VARIATION WITHIN AND AMONG FOREST EDGE SITES IN THE EASTERN UNITED-STATES. Biological Conservation*, **66**, 185-194.
- Matlack, G. R. (1994) *VEGETATION DYNAMICS OF THE FOREST EDGE - TRENDS IN-SPACE AND SUCCESSIONAL TIME. Journal of Ecology*, **82**, 113-123.
- Matlock, R. B. & Edwards, P. J. (2006) *The influence of habitat variables on Bird Communities in Forest Remnants in Costa Rica. Biodiversity and Conservation*, **15**, 2987-3016.
- Murcia, C. (1995) *EDGE EFFECTS IN FRAGMENTED FORESTS - IMPLICATIONS FOR CONSERVATION. Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 58-62.
- Newmark, W. D. (2001) *Tanzanian forest edge microclimatic gradients: Dynamic patterns. Biotropica*, **33**, 2-11.
- Nour, N., Matthysen, E. & Dhondt, A. A. (1993) *ARTIFICIAL NEST PREDATION AND HABITAT FRAGMENTATION - DIFFERENT TRENDS IN BIRD AND MAMMAL PREDATORS. Ecology*, **16**, 111-116.
- Pangau-Adam, M. Z., Waltert, M. & Muhlenberg, M. (2006) *Nest predation risk on ground and shrub nests in forest margin areas of Sulawesi, Indonesia. Biodiversity and Conservation*, **15**, 4143-4158.

- Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J. & Sisk, T. D. (2004) *Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **35**, 491-522.
- Robinson, W. D., Robinson, T. R., Robinson, S. K. & Brawn, J. D. (2000) *Nesting success of understory forest birds in central Panama. Journal of Avian Biology*, **31**, 151-164.
- Robinson, W. D., Styrsky, J. N. & Brawn, J. D. (2005) *Are artificial bird nests effective surrogates for estimating predation on real bird nests? A test with tropical birds. Auk*, **122**, 843-852.
- Skutch, A. F. (1966) *A BREEDING BIRD CENSUS AND NESTING SUCCESS IN CENTRAL AMERICA. Ibis*, **108**, 1-&.
- Soderstrom, B. (1999) *Artificial nest predation rates in tropical and temperate forests: a review of the effects of edge and nest site. Ecography*, **22**, 455-463.
- Sodhi, N. S., Peh, K. S. H., Lee, T. M., Turner, I. M., Tan, H. T. W., Prawiradilaga, D. M. & Darjono (2003) *Artificial nest and seed predation experiments on tropical southeast Asian islands. Biodiversity and Conservation*, **12**, 2415-2433.
- Spanhove, T., Laehouck, V., Boets, P. & Lens, L. (2009) *Forest fragmentation relaxes natural nest predation in an Afromontane forest. Animal Conservation*, **12**, 267-275.
- Terborgh, J., Robinson, S. K., Parker, T. A., Munn, C. A. & Pierpont, N. (1990) *STRUCTURE AND ORGANIZATION OF AN AMAZONIAN FOREST BIRD COMMUNITY. Ecological Monographs*, **60**, 213-238.
- Thompson, F. R. & Burhans, D. E. (2004) *Differences in predators of artificial and real songbird nests: Evidence of bias in artificial nest studies. Conservation Biology*, **18**, 373-380.
- Turner, I. M. (1996) *Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. Journal of Applied Ecology*, **33**, 200-209.
- Whitmore, T. C. (1997) *Rainforest disturbance, disappearance and species loss. In "Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities". University of Chicago Press: Chicago, Illionis*, 3-13.
- Wong, T. C. M., Sodhi, N. S. & Turner, I. M. (1998) *Artificial nest and seed predation experiments in tropical lowland rainforest remnants of Singapore. Biological Conservation*, **85**, 97-104.
- Young, B. E., Sherry, T. W., Sigel, B. J. & Woltmann, S. (2008) *Nesting success of Costa Rican lowland rain forest birds in response to edge and isolation effects. Biotropica*, **40**, 615-622.
- Young, N. D. (1996) *An analysis of the causes of genetic isolation in two Pacific Coast iris hybrid zones. Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, **74**, 2006-2013.
- Zanette, L. & Jenkins, B. (2000) *Nesting success and nest predators in forest fragments: A study using real and artificial nests. Auk*, **117**, 445-454.
- Zipkin, E. F., Dewan, A. & Royle, J. A. (2009) *Impacts of forest fragmentation on species richness: a hierarchical approach to community modelling. Journal of Applied Ecology*, **46**, 815-822.