

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologie



Bc. Karolína Mudrová

Struktura ptačích společenstev na výškovém gradientu Kamerunské hory

Bird assemblage structure on elevational gradient of Mt. Cameroon

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček, PhD.

Praha 2013

Prohlášení:

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

V Praze, 15. 8. 2013

Karolína Mudrová

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat především svému školiteli Ondřeji Sedláčkovi za trpělivost, cenné rady a pomoc při zpracování této práce a Mišovi Ferencovi za velkou pomoc se statistikou. Další dík patří všem ostatním spolupracovníkům, kteří mi při práci přispěli svou radou a pomocí.

Obsah

Abstrakt	4
Abstract	5
1. Úvod	6
1.1 Gradient zeměpisné šířky	6
1.2 Gradienty nadmořské výšky	7
1.3 Cíle práce	9
2. Materiál a metodika	11
2.1 Studované území	11
2.2 Kompilace dat	14
2.3 Úprava a analýza dat	18
3. Výsledky	21
3.1 Druhové bohatství	21
3.2 Druhový obrat	24
3.3 Výškové rozpětí výskytu druhů	25
3.4 Výškové rozšíření a vlastnosti druhů	29
4. Diskuze	36
4.1 Výškové rozšíření a diverzita	36
4.2 Potravní strategie a hmotnost	41
5. Závěr	45
Seznam použité literatury	46

Abstrakt

Oblíbeným nástrojem pro studium patrnosti diverzity jsou gradienty nadmořské výšky, které zachycují procesy ovlivňující distribuci druhů podél rychle se měnících podmínek, přitom však na poměrně malé škále. Cílem této práce bylo zejména sestavení uceleného checklistu ptáků na elevačním gradientu kontinuálního deštného lesa na Kamerunské hoře (300 – 2300 m n. m.) a analýzy průběhu druhové diverzity, druhového obratu a souvislosti výškového výskytu druhů s velikostí areálu, hmotností a typem potravní strategie. Průběh druhové diverzity na výškovém gradientu Kamerunské hory ukazuje na lineárně klesající trend s drobnými odchylkami naznačujícími plató hodnot v nadmořských výškách 600 – 1000 m n. m. Ve spodních nadmořských výškách pak dochází k rychlému druhovému obratu (*species turnover*), ve vyšších nadmořských výškách nad 1200 m n. m. je odlišnost společenstev dána spíše postupným úbytkem druhů (*nestedness*). Zjistila jsem, že výškové rozpětí výskytu druhů roste s nadmořskou výškou, což odpovídá predikci dle elevačního Rapoportova pravidla. Druhy hnízdící ve vyšších nadmořských výškách mají spíše menší areály, vázané na izolované ostrovy horských deštných lesů. Počet insektivorních druhů rychle klesá s nadmořskou výškou, zastoupení nektarivorních druhů ve společenstvu je spíše konstantní a počet granivorních druhů ve vyšších nadmořských výškách mírně roste. Výšková rozpětí výskytu jednotlivých potravních strategií se mezi sebou výrazně neliší. Ani platnost Bergmannova pravidla jsem pro ptačí společenstva na Kamerunské hoře nepotvrdila.

Klíčová slova: výškový gradient, patrnosti diverzity, druhový obrat, výškové rozpětí výskytu, Kamerunská hora

Abstract

Altitudinal gradients represent useful tool for investigating diversity patterns and processes affecting species richness and turnover along steep gradient of conditions at relatively small scale. The aim of my study was to compile a complete checklist of birds for elevational gradient of Mt. Cameroon rainforests (300 – 2300 m a.s.l.) and to analyse distribution of species diversity, species turnover, elevational ranges and relationships between elevational distribution of species and their range size, body weight or diet type. Species richness on the elevational gradient of Mt. Cameroon decline monotonically with some plateau at 600 – 1000 m a.s.l. Changes of community composition along the gradient are caused mainly by species turnover at low elevations, which contrast to pattern above 1200 m a.s.l. where the betadiversity is influenced mainly by continual species loss (nestedness). Species elevational ranges increase with increasing elevation, which is in agreement with elevational Rapoport's rule. Species breeding at higher elevations have smaller geographical ranges, restricted to isolated islands of montane rainforests. Numbers of insectivorous species are rapidly decreasing with increasing elevation, proportion of nectarivorous species is rather invariable and number of granivorous species slightly increases towards higher elevations. Elevational ranges are not different between diet groups. Bergmann's rule for bird species of Mt. Cameroon was not confirmed.

Key words: altitudinal gradient, diversity patterns, species turnover, elevational range, Mt. Cameroon

1. Úvod

Jedním z hlavních zájmů ekologie je dnes zejména snaha o pochopení základních principů uspořádání druhové bohatosti na Zemi a odhalení faktorů, které se na rozložení diverzity podílí (García-López a kol. 2012). Lepší pochopení těchto zákonitostí může do budoucna přispět i k ochraně životního prostředí a zachování biodiverzity. V tomto ohledu je velmi vhodné zaměřit pozornost na dva základní gradienty druhové diverzity – latitudinální a altitudinální. Oba gradienty mají své výhody a základní patrnosti, které u nich pozorujeme, jsou si často podobné (Rahbek 1995) a kombinace znalostí o obou těchto gradientech nám může odhalit mnoho nových zákonů v distribuci světové diverzity i její historii.

1.1 Gradient zeměpisné šířky

Pokud chceme sledovat distribuci druhů v globálním měřítku, je vhodné se zaměřit na vztah druhové diverzity a zeměpisné šířky. Tzv. latitudinální gradient diverzity ukazuje, že s rostoucí zeměpisnou šířkou klesá počet druhů. Tedy že počet druhů přibývá směrem od pólů k rovníku. Jedná se o obecnou patrnost, která je stejná od rovníku k oběma pólům a neliší se ani mezi terestrickými a mořskými ekosystémy (Hillebrand 2004). I přes obecnou platnost patrnosti latitudinálního gradientu diverzity není vysvětlení tohoto trendu zcela objasněno. Existují tři základní skupiny vysvětlení pro rozložení diverzity v latitudinálním gradientu. Jedná se zaprvé o ekologická vysvětlení, která se zaměřují na koexistenci druhů a jejich vzájemné působení na rozložení diverzity (Mittelbach a kol. 2007). Dosud ale není zcela objasněno, jakým způsobem se interakce mezi organismy liší mezi zeměpisnými šířkami a zda mohou tyto interakce vést k větší diversifikaci. Dalšími vysvětleními jsou evoluční vysvětlení zaměřující se na míru diversifikace a historická vysvětlení, která sledují zejména historii rozvoje tropického prostředí jako prostředí s velkou mírou diverzity (Mittelbach a kol. 2007). Velká míra diverzity v tropech může poměrně dobře souviset s jejich historií. Jedná se o evolučně „staré“ prostředí, kde se druhy mohly vyvíjet i během globálního zalednění a tato časová výhoda mohla vést k tomu, že se v tropech stihlo vyvinout více druhů než dále od rovníku (Stephens a Wiens 2003). Dále existuje hypotéza, že všechny druhy se původně vyvinuly v tropech a jen některé z nich se dokázaly rozšířit do temperátních oblastí (Farrell a kol. 1992) a že vysoké teploty v tropech podporují větší rychlost evoluce organismů (Rohde

1992). To by také vysvětlovalo, proč směrem k pólům druhů ubývá. Na rozložení diverzity podél latitudinálního gradientu může mít ale vliv také velikost plochy. Větší plochy by měly mít vyšší míru speciace a nižší míru extinkce (Terborgh 1973, Chown a Gaston 2000). Tyto rozdíly mohou způsobovat odlišnosti mezi latitudami, jelikož velikost plochy obecně od rovníku k pólům klesá. Mnoho jevů spojených s patrností diverzity ale samotná rozloha biomů či jednotlivých biotopů nevysvětlí.

1.2 Gradienty nadmořské výšky

Pro podrobnější vhled do problematiky patrností diverzity je ale dobré srovnání velkého měřítka latitudinálních gradientů s měřítkem lokálním. Velmi dobrým nástrojem k takovému srovnání jsou výškové gradienty, které ukazují velké množství různých patrností podél výškového gradientu daného území. Výškové gradienty nám mohou odkrýt důležitost mnoha faktorů působících na jednotlivé druhy v různých nadmořských výškách. Zároveň studium latitudinálních gradientů je vzhledem k velkému měřítku poněkud limitující a patrnosti jsou zde globálního charakteru. Naopak výškových gradientů můžeme nalézt velké množství a tak nám mohou poskytovat mnohem ucelenější informace o jednotlivých patrnostech a faktorech, které stojí za jejich tvorbou (McCain 2007). Stejně jako u latitudinálního gradientu, také v případě nadmořské výšky si můžeme všimnout postupného kontinuálního úbytku druhů. Úbytek druhů s rostoucí nadmořskou výškou byl dříve považován za základní patrnost ve výškových gradientech (Rahbek 1995). Vysvětlení pro kontinuální úbytek druhů podél altitudinálního gradientu je několik. Počet druhů může ubývat na základě poklesu teploty ve vyšších nadmořských výškách, vlivem snižování produktivity prostředí směrem k vrcholu, nebo jednoduše v důsledku zmenšování areálů, podobně jako u zeměpisných šířek. Tyto skutečnosti by odrážely situaci v gradientu zeměpisných šířek, ale pokud se podíváme na výškové gradienty blíže, zjistíme, že tato patrnost není zdaleka jediná. Můžeme najít velké množství hor, které se liší svými vlastnostmi – rozložením srážek a produktivity, vegetačním porostem, teplotou i sezonalitou. Vzhledem k rozdílnosti prostředí, ve kterých se výškové gradienty pozorují, není překvapující, že kontinuální úbytek druhů není jedinou patrností, kterou na těchto gradientech můžeme nalézt. McCain (2009) rozlišuje čtyři základní trendy průběhu druhové bohatosti. Kromě kontinuálního úbytku počtu druhů s altitudou můžeme pozorovat plató podobných hodnot v nižších nadmořských výškách a dále kontinuální úbytek směrem k vrcholu (*low-elevation plateau*). Dále často vidíme unimodální rozložení druhové

diverzity podél výškového gradientu (*mid-elevation peak*). V takovém případě je nejvíce druhů ve středních nadmořských výškách. Dalším typem je krátké plató hodnot v malých nadmořských výškách následované vrcholem hodnot ve středních altitudách. Pro některé výškové gradienty byl ale pozorován také kontinuální růst počtu druhů s rostoucí nadmořskou výškou, například u malých savců na australské hoře Mt. Lewis (Bateman a kol. 2010).

Faktory, které mohou ovlivňovat rozložení diverzity na výškových gradientech, můžeme shrnout do čtyř základních skupin. Jsou to klimatické faktory, prostorové faktory, evoluční historie a biotické procesy (Gaston 2000, McCain 2007). Mezi prostorové faktory se řadí například vztah mezi plochou a počtem druhů (*species-area relationship*, SAR; Terborgh 1973). Podle tohoto vztahu platí, že na výškových gradientech hor se nachází více druhů u báze hory, která má celkově větší obvod a tedy i větší plochu a méně druhů je pak směrem k vrcholu hory, který má obvod menší (Rahbek 1997). Dalším prostorovým faktorem je tzv. *mid-domain effect*, podle kterého tvoří báze a vrchol hory přirozené hranice, které způsobují větší koncentraci druhů směrem do středu výškového gradientu, kde dochází k překryvu výškových rozšíření druhů a vzniká zde vrchol hodnot druhové diverzity. Mezi klimatické faktory patří různé abiotické faktory, zejména teplota, množství srážek. Tyto faktory souvisí s celkovou produktivitou prostředí a je proto nutné na ně nahlížet spíše jako na celek a posuzovat vztah počtu druhů vůči kombinaci těchto faktorů. Nejvýraznější z těchto faktorů je teplota. Počet druhů obecně klesá s klesající teplotou a to platí také na gradientu nadmořských výšek, kde nejčastěji dochází ke kontinuálnímu poklesu teplot s rostoucí nadmořskou výškou. Často ale rozložení diverzity mnohem lépe vysvětluje kombinace teploty a množství srážek (McCain 2009).

Patrnosti druhové diverzity podél výškových gradientů jsou studovány na mnoha skupinách organismů po celém světě. Například Rahbek (1995) ve své studii shromáždil data z celkem 97 studií o průběhu diverzity na výškových gradientech. Z těchto studií vybral 163 různých záznamů o výškových gradientech, z nichž bylo 68 zaměřeno na bezobratlé, 53 na obratlovce (z toho 36 bylo zacíleno na ptáky) a 42 na rostliny. Dále McCain (2009) již shrnula celkem 150 publikovaných studií o elevačních gradientech, zaměřených pouze na ptáky (např. Goodman a kol. 2000, Kattan a Franco 2004). Počet studií zabývajících se výškovými gradienty tedy rychle roste. Základní principy stojící za objevenými patrnostmi však dosud nejsou zcela objasněny. Nejčastěji studované jsou tropické oblasti. Díky jejich vysoké diverzitě, dlouhé historii a rozmanitým klimatickým podmínkám jsou pro studium výškových gradientů velmi vhodné. Úpatí studovaných hor jsou však často narušena lidskou činností.

Zejména v tropech, kde se často jedná o velmi produktivní prostředí pro vznik různých plantáží a lidských osídlení. Tropické hory, jejichž báze jsou nenarušené lidskou disturbancí, jsou pak velmi vzácné a často je jejich výzkum limitován nedostatkem dat a ztíženými podmínkami jejich sběru. Mnoho dat o elevačních gradientech je tak omezeno jen na nenarušenou část gradientu bez spodních nadmořských výšek (Rahbek 1995).

Obecně jsou studovány různé skupiny organismů, jak jsem již zmínila výše. Velmi vhodnou skupinou pro studium diverzity jsou ale ptáci. Díky jejich druhové rozmanitosti, viditelnosti a poměrně dobré dosažitelnosti v různých částech světa se jedná o již celkem dobře zmapovanou skupinu a existuje velké množství dat pro srovnání a testování různých zájmových hypotéz (Rahbek 1997).

1.3 Cíle práce

Cílem práce je zejména vytvořit ucelený checklist ptačích druhů pro gradient kontinuálního deštného lesa na Kamerunské hoře se soupisem jejich elevačního rozšíření a rozpětí výskytu. Dále pak analyzovat distribuci druhové bohatosti podél elevačního gradientu, druhový obrat, rozložení potravních strategií a souvislost geografického areálu a tělesné hmotnosti druhů s jejich výškovým výskytem.

Ve své práci jsem se konkrétně zaměřila na ověření následujících predikcí:

1. Závislost druhové bohatosti ptáků na nadmořské výšce bude vykazovat lineárně klesající trend, nebo plató hodnot v malých nadmořských výškách, což odpovídá představě patrnosti druhové diverzity pro hory s vysokým přísunem srážek (McCain 2009).

2. Druhová obměna společenstev nebude kontinuální, ale bude rychlejší v místech hranic jednotlivých vegetačních zón lesa. Na obměně ptačích společenstev podél elevačního gradientu se kromě postupného úbytku (*nestedness*) bude podílet nahrazování druhů (*species turnover*) nížinných za druhy horské (Romdal a Rahbek 2009).

3. Nejvíce druhů bude mít střední výškové rozpětí výskytu, druhů s velmi širokým (široká ekologická valence) nebo naopak úzkým rozpětím výskytu (biotopoví specialisté) bude méně.

4. Výšková rozpětí druhů se budou zvětšovat směrem s rostoucí nadmořskou výškou – elevační Rapoportovo pravidlo (McCain a Knight 2013).

5. Nejužší rozpětí výškového výskytu budou mít druhy nektarivorní s užším zaměřením na daný typ potravy, nejširší pak druhy insektivorní a granivorní (Kissling a kol. 2012).

6. Typ potravní strategie se bude odrážet v patrnosti úbytku druhů podél výškového gradientu. Předpokládáme, že vrchol diverzity insektivorů bude kopírovat obecný trend v druhové diverzitě, hlavní rozšíření frugivorů a nektarivorů bude posunuto níže a u granivorů bude posunuto výše (Terborgh 1977, Kissling a kol. 2012).

7. Druhy s větším geografickým areálem budou obývat spíše nižší nadmořské výšky, než horské druhy s menšími areály.

8. Hmotnost ptačích druhů se bude zvyšovat s rostoucí nadmořskou výškou, v souvislosti s Bergmannovým pravidlem (Blackburn a Ruggiero 2001).

2. Materiál a metodika

2.1 Studované území

Tato práce se zaměřuje na studování výškového gradientu prostředí na Kamerunské hoře, která je součástí pásma více méně izolovaných hor nacházejících se na velké části území Kamerunu v západní Africe. Kamerunské hory, pokračující v Guinejském zálivu řetězcem ostrovů, vznikly sopečnou činností a díky jejich historii vytvořily velké množství oddělených vrcholů, které se do značné míry chovají jako izolované ostrovy diverzity (Graham a kol. 2005). Izolace horských deštných lesů a zároveň jejich klimatická stabilita umožnila vznik různorodých refugií a tak vedla k evoluci mnoha endemických druhů (DeKlerk a kol. 2002, Fjedså a kol. 2012). Jen ptačích endemitů hostí Kamerunské hory 28 (Fishpool a Evans 2001). Pohoří se táhne od Guinejského zálivu severovýchodním směrem do afrického vnitrozemí, proto se úpatí jednotlivých hor zvedají z různorodých biotopů od nížinného tropického lesa až po travnatou savanu. Jednotlivé vrcholy Kamerunských hor se značně liší svou výškou, mírou zalesnění, množstvím srážek a tedy i konfigurací vegetačních pásem. Právě díky takovým rozdílům v kombinaci s jejich společnou historií jsou Kamerunské hory velmi vhodným prostředím pro zkoumání patrnosti diverzity.

Kamerunská hora je nejvyšší hora západní Afriky (4096 m n. m.). Podobně jako celé pohoří vznikla sopečnou činností a první vulkanická činnost se datuje do období svrchní křídy. Kamerunská hora je stále aktivním vulkánem s poslední erupcí zaznamenanou v roce 2000. Jedná se o horu s velkým přísunem srážek. Období dešťů trvá přibližně od poloviny června do poloviny října, ale deště jsou zde hojné po celý rok. Roční přísun srážek v nejvlhčím místě u jihozápadního pobřeží (Debundsha) je cca 10000 až 12000 mm, naopak Buea leží ve srážkovém stínu s ročním přísunem srážek okolo 2000 mm. Množství srážek klesá s nadmořskou výškou a na horní hranici lesa spadne ročně zhruba 2000 mm (Maley a Brenac 1998). Mimo srážky ale hora neposkytuje v podstatě žádné jiné vodní zdroje. Od zbytku Kamerunských hor je hora izolovaná asi 120 km nížiny a její jihozápadní úpatí se zvedá přímo z moře. Díky tomu a také díky své velké rozloze a zasazení do prostředí tropických deštných lesů poskytuje dobré podmínky pro výzkum distribuce různých organismů podél poměrně dlouhého gradientu tropického lesa, který se postupně mění z nížinného až na tropický horský les. Díky své izolovanosti poskytla Kamerunská hora dobré

podmínky pro vývoj endemických druhů. Najdeme zde dva druhy ptáků vyskytujících se pouze na této hoře: frankolín kamerunský (*Francolinus camerunensis*) a kruhoočko kamerunské (*Speirops melanocephalus*).

Kamerunská hora pokrývá gradient různých typů prostředí od hladiny moře až k vrcholu ve výšce 4096 m n. m. Je jedinou vysokou africkou horou, která vyrůstá z nížinných deštných lesů, východoafrické hory leží v oblasti savan. Pokrývá tak kontinuální gradient deštných lesů od nížinných po horské. Úpatí hory z jižní a jihozápadní (pobřežní) strany je osídleno a přibližně do 300 - 400 m n. m. zde nacházíme četné plantáže, kvůli kterým je nížinný les na mnoha místech silně fragmentován. Osídlení pokračuje přibližně do 1000 m n. m., zejména na jižním svahu okolo města Buea a v těchto nadmořských výškách je častá fragmentace lesa žárovým zemědělstvím. Dále do vyšších nadmořských výšek je ale les spíše zapojený a postupně se mění z nížinného deštného lesa na afro-montánní a jeho horní hranice je okolo 2300 m n. m. Dále nad hranicí lesa jsou tropické horské louky a četné stopy po vulkanické činnosti s častými požáry okolo vrcholu.

Vegetační pásma (upraveno dle Hall 1973, Thomas a kol. 1986, Maley a Brenac 1998, Cable a Cheek 1998 a Proctor a kol. 2007):

Plantáže a fragmentované lesy: 0 – 350 m

Tato zóna je silně zasažena činností člověka. Na J a JZ svahu dosahuje mnohem výše, až do nadmořské výšky kolem 1200 m. původní vegetací jsou převážně litorální atlantské nížinné lesy.

Nížinné deštné lesy: 350 – 800 m

Les je převážně zapojený, s nejvyššími stromy dosahujícími 45 m. Porost epifytů není hustý a je tvořen zejména orchidejemi a kapradinami, mnohem běžnější jsou zde liány. Podrost je nepřilíš hustý s menším podílem kapradin než ve středních elevacích (Obr. 1 v Příloze 3). Tento typ nížinného lesa se vyskytuje pouze na Z a J straně Kamerunské hory, dále kolem města Buea byl ve velké míře vykácen.

Submontánní les: 800 – 1700 m

Les tvořený nižšími korunami okolo 10-15 m a samostatnými stromy, které dosahují výšky 35 m. Stromy jsou hustě porostlé zejména mechy, lišejníky a kapradinami (Obr. 2 v Příloze 3). Podrost není hustý a na některých místech, zejména na jihozápadním svahu, se tvoří mozaikovitě prostředí střídající les a malé otevřené palouky s hustým podrostem vzniklé a udržované do značné míry činností pralesních slonů (Obr. 3 v Příloze 3).

Afromontánní les: 1800 – cca 2300 m

Pod hranicí lesa je vegetace tvořena převážně staršími stromy s rozvolněnými korunami výšky okolo 10-15 m a hustým podrostem tvořeným vysokými bylinami a keři dosahujícími výšky okolo 2-3 m (Obr. 4 v Příloze 3). Na jižní straně svahu se často nachází les s izolovanějšími stromy, vyššími korunami (25-30 m) a četnějším porostem epifytů. Na horní hranici lesa jsou pozorovatelné četné známky požárů, které pravděpodobně svým působením udržují les v nižších nadmořských výškách než by dovolovaly ostatní podmínky. Nad touto hranicí pokračují traviny a pozůstatky sopečné činnosti v různé míře po obvodu hory.

Horské grasslandy: 2300 – 4096 m

V nadmořské výšce 2300 m přechází horský les v horské grasslandy (Obr. 5 v Příloze 3). Jsou to horské traviny s fragmenty lesní vegetace (Obr. 6 v Příloze 3) podléhající časté disturbanci vlivem požárů, s odhaleným kamenným podložím a starými lávovými proudy.

2.2 Kompilace dat

Tato práce je založena na kompilaci a zpracování dat o výškovém rozšíření ptáků na Kamerunské hoře z publikovaných i nepublikovaných zdrojů. Základem pro kompilaci dat o výškovém rozšíření jednotlivých druhů byl souhrnný seznam ptáků Kamerunské hory (Bayly a Motombe 2004), který obsahuje všechny doposud zaznamenané druhy na studované lokalitě. Hlavními zdroji byly zejména checklisty a zápisy terénních výprav z oblasti Kamerunských hor. Charakteristika těch nejdůležitějších je uvedena níže. Z velké části se jednalo o starší výpravy britských a německých badatelů z 19. – 20. století. Tyto zdroje obsahují záznamy druhů pro jednotlivé nadmořské výšky – včetně odchytů nebo zástřelů pro účely muzejních sbírek. Ze všech dostupných zdrojů jsem vypsala údaje o výškovém výskytu a spodním a horním limitu rozšíření. Jednotlivé zdroje jsou různě obsáhlé. V některých z nich jsou uvedeny údaje jen pro několik sledovaných druhů, jiné obsahují údaje k většině ptačího společenstva. Záznamy o výškovém rozšíření jednotlivých druhů udává Příloha 1. V následujícím přehledu podávám stručnou charakteristiku jednotlivých zdrojů.

Bayly & Motombe (2004)

- Kompletní souhrnný seznam (*checklist*) všech ptáků Kamerunské hory vytvořený z terénního pozorování autorů i kompilace starších publikovaných i nepublikovaných studií.
- Terénní výzkum cílený na základní popis ptačích společenstev Kamerunské hory pro potřeby inventarizace fauny navrhovaného Národního parku Mt. Cameroon.
- Výzkum probíhal v různých nadmořských výškách od 300 do 2400 m n. m. Konkrétně byl výzkum prováděn na lokalitách v nadmořské výšce 2300 m (Mann's Spring), 1850 m (Hut 1, Guinness Trail), 1200 m (Tamba Farmbush), 1000 m (Mt. Etindé, Camp 3), 700 m (Bakingili, Drink Garri Camp), 350 m (Njonji Lake), 275-500 m (Etomé) a dále v nížině ve 2 m n. m. (Mile 6 Lagoon), v 50-200 m n. m. (Batoke Farmland), v 10-300 m n. m. (Lava Flow) a v 0-10 m n. m. (Etisah Beach).
- Bodové sčítání ptáků, systematické procházení okolí táborů a zaznamenávání druhů a odchytů do nárazových sítí.
- Výzkum probíhal od 20. února do 11. dubna 2004.

Stuart (1986)

- Studie anglických badatelů z let 1983-1984 zaměřená na shromáždění údajů o distribuci, početnosti a typických biotopech převážně horských druhů ptáků Kamerunské hory a některých dalších vrcholů Kamerunských hor (Mt. Kupé, Mt. Oku, Mt. Manenguba a další). Obsahuje rovněž údaje o některých nížinných druzích ptáků a dále byli pozorováni savci (zejména netopýři a drobní savci) a plazi.
- Pozorování založené na podrobné inventarizaci všech biotopů (pomalé procházení) doplněné o odchvy do nárazových sítí. Obsahuje podrobnější údaje o relativních početnostech jednotlivých druhů (v kategoriích 1-5).
- Výzkum probíhal od listopadu 1983 do dubna 1984.
- Obsahuje velmi podrobné údaje o nadmořských výškách a tabulku abundancí pro některé (převážně horské) druhy.
- Obsahuje literární souhrn o výškovém výskytu horských druhů včetně údajů o altitudinálních migracích.

Serle (1964)

- Studie zaměřená na upřesnění spodních hranic výskytu některých horských druhů Kamerunské hory, zejména v okolí lokality Saxenhof.
- Vlastní pozorování a sběr vzorků i srovnání s daty jiných autorů.
- Obsahuje velké množství upřesňujících údajů o spodním výskytu druhů.

Serle (1950, 1954, 1965)

- Tři studie britského autora zabývající se dokumentací ptačích druhů Britského Kamerunu pro taxonomické účely.
- Autor pobýval v Kamerunu nejdříve v letech 1947 – 1948, převážně v oblasti Kumby a Bamendy. Z tohoto období je první autorova studie, která také obsahuje údaje z návštěvy Kamerunské hory v listopadu 1941 a údaje o kolekci balk Charlese G. Younga sesbírané taktéž na Kamerunské hoře.

- Druhá studie je z okolí Kumby z období od července 1949 do srpna 1951. Autor sbíral údaje také na Mt. Kupé a v Rumpi Hills.
- Třetí studie je z let 1955 - 1957 a zaměřuje se na upřesnění informací o výskytu, biotopu a taxonomickém zařazení méně známých druhů a forem ptáků Kamerunu.
- Jedná se o pozorování druhů a zejména zástřely pro účely sbírek a taxonomické klasifikace.
- Autor za dobu pobytu v Kamerunu nasbíral přes 4000 balků, mezi nimi 39 nových ptačích druhů či forem. Práce tak obsahují mnoho údajů o nadmořských výškách a konkrétních počtech jedinců.

Birds of Africa (1986 – 2004)

- Monografie o sedmi svazcích shrnující dosavadní znalosti o rozšíření a biologii ptáků Afriky
- Záznamy pocházející převážně ze sekundárních zdrojů.
- Velké množství údajů o nadmořské výšce, většinou ale pro celou oblast Kamerunu bez specifikace místa. Použitelné jsou údaje pro druhy s těžištěm výskytu v Kamerunských horách, u nichž je udána nadmořská výška jejich výskytu přímo na Kamerunské hoře.

Young (1946)

- Práce shrnující vlastní pozorování autora, který pobýval na plantáži v Missellele v nížině pod jižním svahem Kamerunské hory v letech 1943-1944. V prosinci 1943 podnikl výpravu k vrcholu, při níž pozoroval ptáky ve vyšších nadmořských výškách.
- Práce je založena na pozorování jednotlivých druhů v různém prostředí a nadmořských výškách.
- Obsahuje poměrně velké množství údajů o nadmořských výškách a jejich limitech nebo o jednotlivých pozorováních. Zejména se však jedná o jednoho z mála autorů, který se věnoval pozorování během období dešťů, i když ne přímo na svazích hory.

Reichenow (1890, 1892, 1894, 1896)

- Čtyři publikace shromažďující údaje několika autorů i vlastní pozorování autora.
- Pozorování a zástřely různých autorů.
- Práce nejsou obsáhlé a ani jedna neposkytuje větší množství údajů o nadmořských výškách, přesto je uvedeno několik pozorování v určitých nadmořských výškách převážně v okolí sídel a do 1500 m n. m.

Boulton a Rand (1952)

- Studie čerpající z dat expedice Muzea přírodních věd v Chicagu do západní Afriky.
- Sběr exponátů pro účely muzejních sbírek.
- Expedice probíhala od června do července 1934.
- Podrobné údaje o limitech výskytu a jednotlivých pozorování, o typech biotopu a reprodukci sebraných vzorků.

Eisentraut (1973)

- Kompilace pozorování německých badatelů na Kamerunské hoře a ostrově Fernando Poo.
- Data byla získávána převážně zástřely a pozorováním.
- Obsáhlá práce s mnoha cennými údaji o počtu jedinců a jejich charakteristice. U některých druhů jsou ale uvedeny pouze sekundární citace a přibližná specifikace prostředí, ve kterém se nachází, bez udání nadmořské výšky.

Bannerman (1915)

- Kompilace pozorování anglického důstojníka Boyda F. Alexandera při expedicích v Africe.
- Převážně sekundární citace.
- Práce obsahuje pouze několik údajů o přesném výskytu ptačích druhů v různých nadmořských výškách.

Sedláček, Hořák a kol. nepubl. údaje

- Současný výzkum týmu ornitologů PřF UK v Praze zaměřený na studium funkční diverzity ptáků podél výškového gradientu lesa na Kamerunské hoře
- 11 lokalit v různých nadmořských výškách (350 m, 500m, 650 m, 900m, 1100 m, 1300 m, 1550 m, 1700m, 1850 m, 2050 m, 2250 m)
- Data sbírána během období sucha (listopad-prosinec, březen) v letech 2010-2012
- Na šesti lokalitách (350 m, 650 m, 1100 m, 1550 m, 1850 m, 2250 m) standardizovaný průzkum ptačích společenstev založený na bodovém transektu (16 bodů na lokalitu, 3 kontroly), odchycích do nárazových sítí (3 dny po sobě do 200 m) a kontinuálním pozorování a záznamu všech ptačích druhů (checklist pro lokalitu)
- Na dalších pěti lokalitách (500m, 900m, 1300 m, 1700m, 2050) pouze soupis druhů založený na třídním kontinuálním pozorování

Pro analýzy funkčních znaků jednotlivých ptačích druhů byla použita databáze pro ptáky sub-saharské Afriky, kterou vytvořil Roman Džamba během svojí diplomové práce. Z této databáze jsem využila údaje o hmotnosti a o typu potravní strategie. Údaje o velikostech areálů jednotlivých druhů jsem čerpala z internetové databáze BirdLife International (2013).

2.3 Úprava a analýza dat

Přestože Kamerunská hora pokrývá gradient nadmořských výšek od 0 m n. m. do 4096 m n. m., souvislý lesní porost se vyskytuje jen na cca polovině gradientu. Protože se moje práce zaměřuje na ptačí společenstva kontinuálního gradientu tropického deštného lesa, pro analýzy jsem použila pouze rozmezí nadmořských výšek 300 m – 2300 m n. m. V nadmořských výškách pod 300 m je primární nížinný tropický les nahrazen plantážemi palmy olejné, drobnými farmami a sekundárním lesem. Ptačí společenstva jsou zde značně ovlivněna antropogenními změnami prostředí a rozšíření jednotlivých druhů proto není přirozené. Horní limit výškového rozšíření druhů 2300 m n. m. použitý pro analýzy byl dán horní hranicí lesa.

Ta je velmi ostrá a osciluje kolem této nadmořské výšky, zřídka kdy vystupuje v nesouvislých fragmentech o 50-100 m výše (Stuart a kol. 1984, Obr. 5 a 6 v Příloze 3).

Na Kamerunské hoře bylo dosud zaznamenáno celkem 374 druhů ptáků (Bayly a Motombe 2004). Z dalších analýz jsem vyloučila všechny nelesní druhy vázané na vodní prostředí (27 druhů) nebo na otevřené prostředí savan a travin včetně horských grasslandů (13 druhů) a palearktické (18 druhů) a vnitroafrické migranty (1 druh), kteří na Kamerunské hoře neobývají lesní prostředí. Dále jsem vyloučila druhy vázané na mangrove a galeriové lesy podél řek (5 druhů). Takové druhy se vyskytují na Kamerunské hoře pouze vzácně při jejím úpatí pod 300 m n. m. (viz výškové omezení dat). Poslední skupinou vyloučených druhů jsou druhy, pro které nemáme žádné nebo jen nedostatečné údaje o výškovém rozpětí výskytu na Kamerunské hoře (30 druhů). Jedná se o vzácné druhy většinou s nejasnou vazbou na lesní prostředí (např. kukačky). Celkem jsem tedy vyloučila 94 druhů (Příloha 2) a analýzy jsou založené na datech pro 280 ptačích druhů.

Pro každý druh jsem na základě všech zkompileovaných dat stanovila maximální spodní a horní limit výskytu. Z těchto dvou mezních hodnot jsem vypočítala výškový rozptyl výskytu (*elevational range*), tedy rozsah nadmořských výšek, které druh obývá od spodního do horního limitu rozšíření. Pro altitudinální migranty jsem stanovila dva spodní limity – jeden včetně období migrace, druhý pouze pro období hnízdění. Bez výjimky se jednalo o druhy s horským typem rozšíření, které během období dešťů táhnou do nižších nadmořských výšek (viz. Stuart a kol. 1986). Dále jsem pro některé typy analýz stanovila střední hodnotu výškového výskytu (*midpoint*) – tedy hodnotu nadmořské výšky, která se nachází ve středu rozsahu mezi spodním a horním limitem rozšíření.

Pro každý ptačí druh jsem určila typ potravní strategie (potravní guildu) podle převažující potravy. Stanovila jsem následující kategorie potravních strategií: druhy granivorní (živící se semeny), nektarivorní (živící se nektarem), frugivorní (druhy živící se plody), druhy karnivorní (živící se obratlovci) a druhy živící se bezobratlými (pro zjednodušení používám termín insektivorní). Protože byl identifikován pouze jeden omnivorní druh, byla tato potravní strategie z analýz vyloučena.

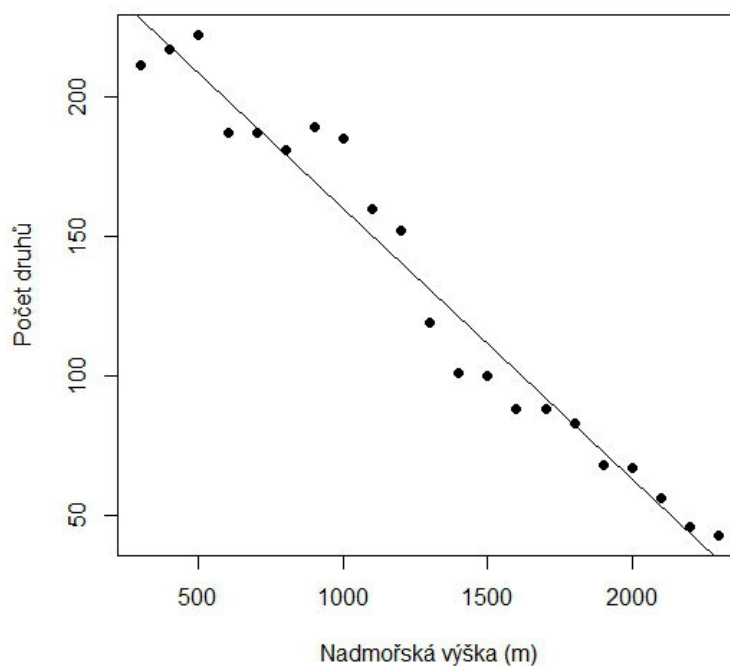
K vyhodnocení dat byl použit program R 2.14.0 (the R Foundation for Statistical Computing <http://www.r-project.org>). K testování závislosti počtu druhů na nadmořské výšce jsem použila regresní modely. Pro testování rozdílnosti sklonů regresních přímek pro pěvce a nepěvce jsem použila analýzu ANCOVA. Pro testování vlivu nadmořské výšky na průměrné

výškové rozpětí výskytu druhů a dále pro testování souvislosti výškového výskytu (*midpoint*) druhů a velikosti jejich geografického areálu jsem použila regresní modely a na základě rozdělení reziduálů jsem se rozhodovala o použití složitějších modelů s kvadratickým členem. Vztah výškového rozpětí výskytu ptačích druhů a jejich horního limitu rozšíření byl testován pomocí korelace. Rozdíly ve výškovém rozpětí výskytu pro jednotlivé potravní strategie jsem testovala pomocí ANOVA. Při analýzách souvislosti výškového výskytu s velikostí areálu a hmotností bylo nutné nejprve provést logaritmickou transformaci daných proměnných. Druhový obrat ptačích společenstev jsem stanovovala pomocí Sørensenova indexu odlišnosti s rozkladem na faktory odpovědné za rozdílnost společenstev – počet druhů ve společenstvu (*nestedness*) a skutečnou druhovou obměnu (*species turnover*) (Baselga 2010).

3. Výsledky

3.1 Druhové bohatství

Pro kontinuální gradient deštných pralesů Kamerunské hory (300 – 2300 m n. m.) jsme získali relevantní data pro celkem 280 ptačích druhů, z toho 176 pěvců a 104 nepěvců (Příloha 1). Počet ptačích druhů s rostoucí nadmořskou výškou výrazně klesá (Obrázek 1), přičemž tento úbytek velmi dobře vystihuje lineární model ($b = - 0,097$; $R^2_{adj} = 0,96$; $p < 0,001$). Nejvyšší počet druhů na sledovaném úseku gradientu byl zjištěn v nadmořské výšce 500 m s celkovým počtem 222 druhů. Nejméně druhů (43) se nachází v nejvyšší sledované nadmořské výšce 2300 m.

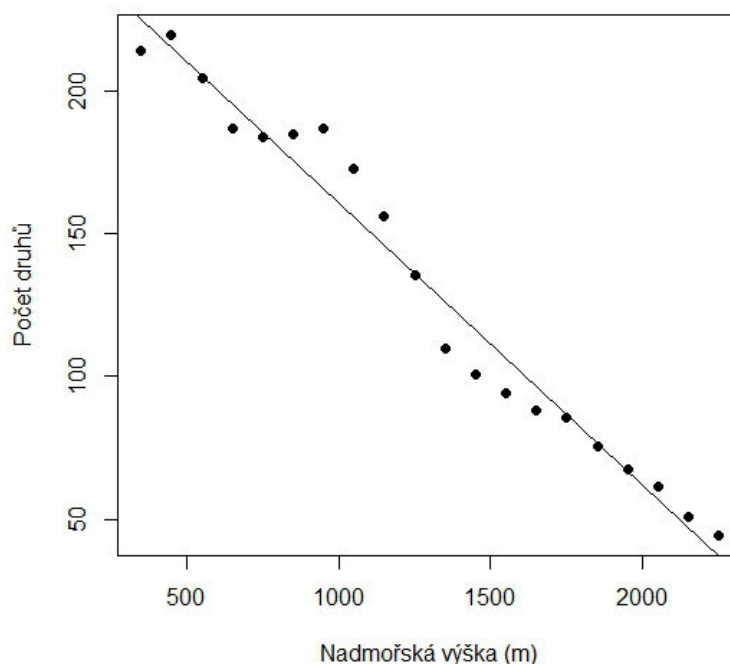


Obr. 1: Altitudinální trend druhové bohatosti ptáků podél kontinuálního gradientu deštných lesů (300 – 2300 m) na Kamerunské hoře ($b = - 0,097$; $R^2_{adj} = 0,96$; $p < 0,001$).

Data pro druhovou bohatost získaná součtem prezencí jednotlivých druhů v nadmořských výškách odstupňovaných po 100 výškových metrech naznačují v nižších nadmořských výškách jemné odchylky od jinak zcela zřetelné lineární závislosti. Druhové

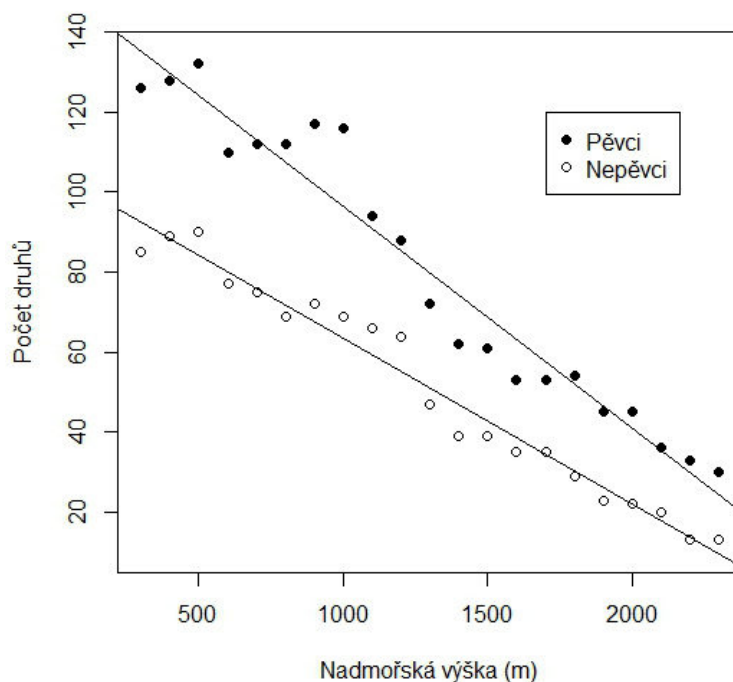
bohatství mírně stoupá mezi 300 – 500 m n. m., potom dochází k prudšímu poklesu následovanému spíše vyrovnaným počtem druhů až do nadmořské výšky 1000 m n. m. Poměrně prudký úbytek druhů lze pozorovat v nadmořských výškách mezi 1000 a 1400 m n. m., pak se snižování druhové bohatosti zmírňuje.

Výraznější propady v druhové bohatosti mezi sousedními nadmořskými výškami mohou být způsobeny artefakty danými povahou dat. Proto jsem vypočetla průměrný počet druhů vždy pro dvě sousední nadmořské výšky. Výsledek nijak nezměnil základní trend, lineární model vysvětluje 97% variability ($b = -0,099$; $R^2_{adj} = 0,97$; $p < 0,001$). Tento konzervativnější postup k hodnocení dat ukazuje poněkud kontinuálnější trend v úbytku druhů podél rostoucí nadmořské výšky a potvrzuje existenci plató v nadmořských výškách 600 - 1000 m n. m. i následný prudší propad druhové bohatosti do výšky 1500 m n. m. (Obr. 2).



Obr. 2: Altitudinální trend druhové bohatosti ptáků podél kontinuálního gradientu deštných lesů (300 – 2300 m n. m.) na Kamerunské hoře, založený na průměrném počtu druhů mezi sousedními nadmořskými výškami ($b = -0,099$; $R^2_{adj} = 0,97$; $p < 0,001$).

Trendy zobrazené zvláště pro pěvce a nepěvce vykazují celkově podobný průběh v poklesu počtu druhů s přibývajícím nadmořskou výškou jako v případě celkového ptačího společenstva (Obr. 3). Pro obě skupiny pokles druhů s nadmořskou výškou dobře vysvětluje lineární model (nepěvci: $b = -0,041$; $R^2_{adj} = 0,97$; $p < 0,001$; pěvci: $b = -0,055$; $R^2_{adj} = 0,94$; $p < 0,001$). Maximum počtu druhů pro obě skupiny najdeme v 500 m n. m., kde se nachází 132 druhů pěvců a 90 druhů nepěvců. Nejméně druhů je v obou případech v nejvyšší nadmořské výšce (30 druhů pěvců a 13 druhů nepěvců). V případě nepěvců je ovšem pokles postupnější, bez výrazného plató mezi 600 – 1000 m n. m. (Obr. 3). Pokles druhové bohatosti je zároveň strmější u pěvců, což indikuje signifikantní interakce mezi elevací a příslušností k pěvcům, resp. nepěvcům (ANCOVA: $t = -4,052$; $p < 0,001$).

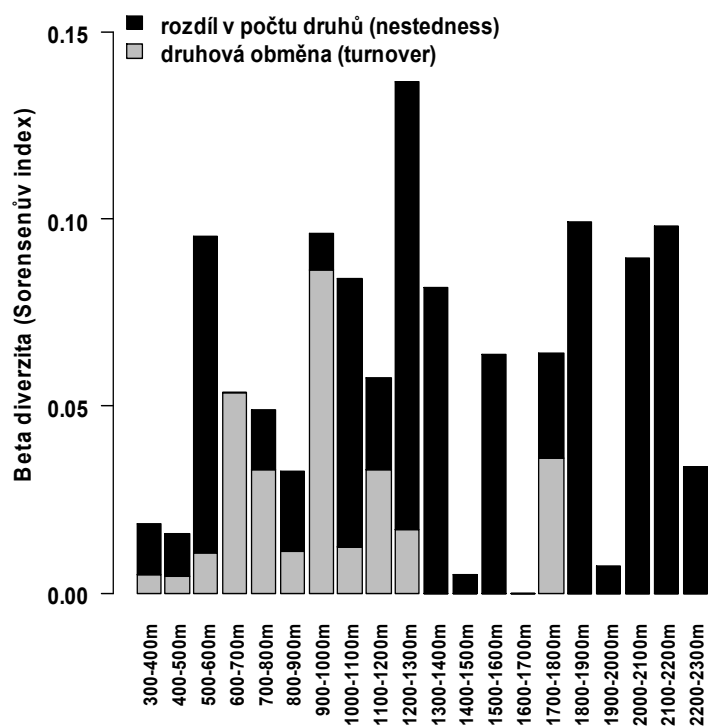


Obr. 3: Srovnání průběhu altitudinálního trendu druhové bohatosti nepěvců ($b = -0,041$; $R^2_{adj} = 0,97$; $p < 0,001$) a pěvců ($b = -0,055$; $R^2_{adj} = 0,94$; $p < 0,001$) podél kontinuálního gradientu deštných lesů (300 – 2300 m n. m.) na Kamerunské hoře.

3.2 Druhový obrat

Druhový obrat (betadiverzita) ptačích společenstev podél výškového gradientu na Kamerunské hoře není konstantní. Obr. 4 ukazuje hlavní body, ve kterých dochází k rychlejší obměně složení ptačích společenstev se stoupající nadmořskou výškou. Z jednotlivých hodnot Sørensenova indexu odlišnosti společenstev je patrné, že k výraznějším obměnám dochází v nadmořských výškách mezi 500-600 m, 900-1100 m, 1200-1400 m, 1700-1900 m a 2000-2200 m n. m.

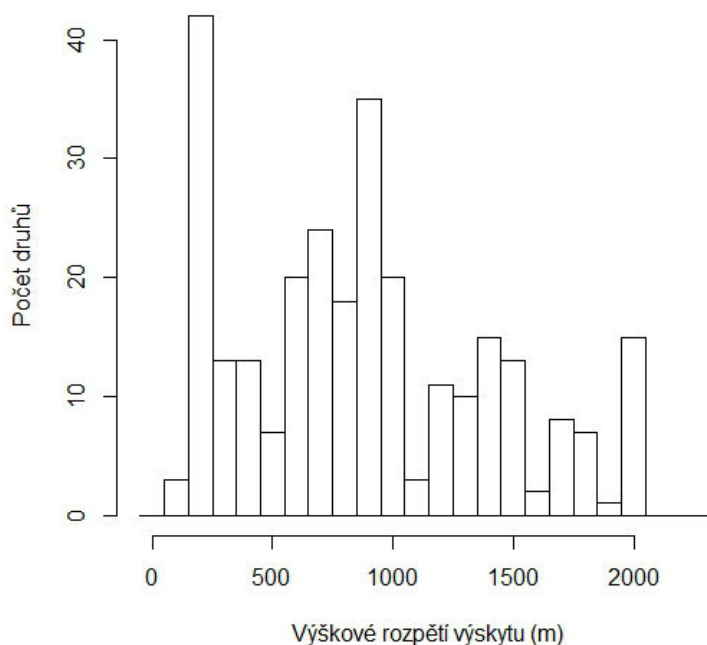
Rozklad Sørensenova indexu odlišnosti na jednotlivé složky ukazuje, že v první polovině gradientu, zhruba do 1200 m n. m. se na obměně společenstev významnou měrou podílí skutečný druhový obrat (*species turnover*), zatímco ve vyšších nadmořských výškách se na odlišnosti druhů vyšší měrou podílí počet druhů ve společenstvu, tedy postupný úbytek druhů (*nestedness*) s přibývajícím nadmořskou výškou.



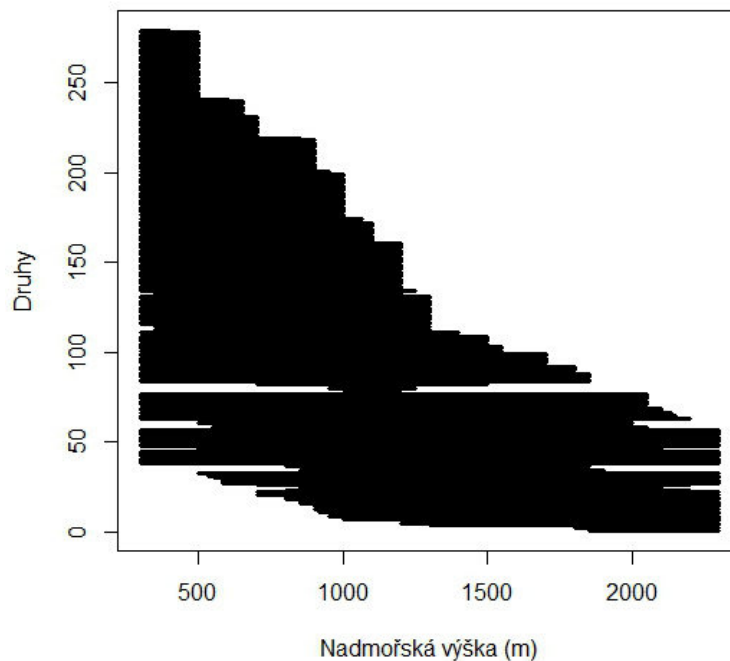
Obr. 4: Druhový obrat ptačích společenstev podél kontinuálního gradientu deštných lesů (300 – 2300 m n. m.) na Kamerunské hoře. Sørensenův index odlišnosti s rozkladem faktorů odpovědných za druhový obrat – počet druhů ve společenstvu (*nestedness*) a skutečná druhová obměna (*species turnover*).

3.3 Výškové rozpětí výskytu druhů

Rozložení hodnot výškových rozpětí výskytu ptačích druhů vázaných na deštné lesy Kamerunské hory ukazuje, že velké množství druhů má střední elevační rozpětí (Obr. 5). Výjimku tvoří 43 druhů, které mají úzké rozpětí výškového výskytu pouze 200 m. Jedná se většinou o druhy nížinné s výskytem v nadmořských výškách 300 – 500 m n. m. v našem rozsahu sledovaných nadmořských výšek (Obr. 6). Patnáct druhů se vyskytuje po celém sledovaném gradientu, mají tedy výškový rozsah výskytu 2000 m.

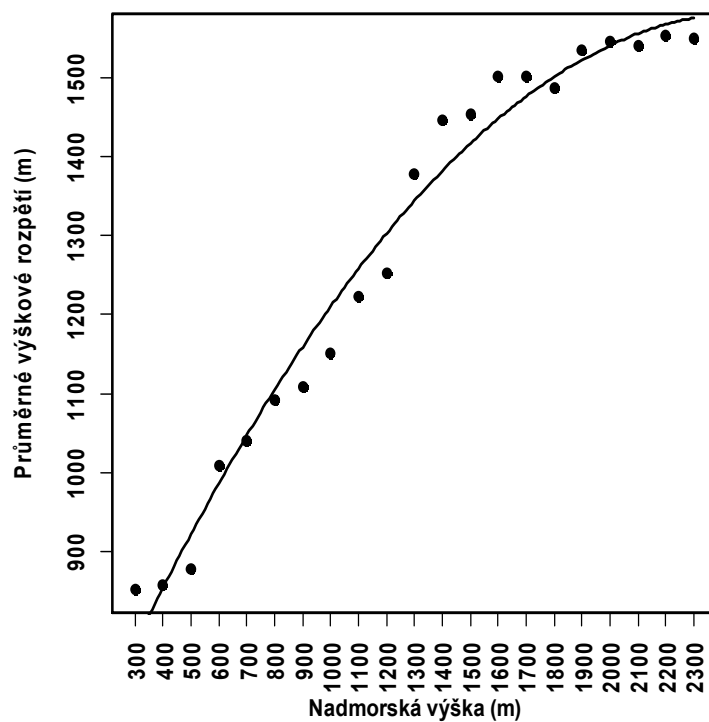


Obr. 5: Frekvenční histogram výškových rozpětí výskytu (*elevational ranges*) ptačích druhů podél výškového gradientu deštných lesů na Kamerunské hoře.

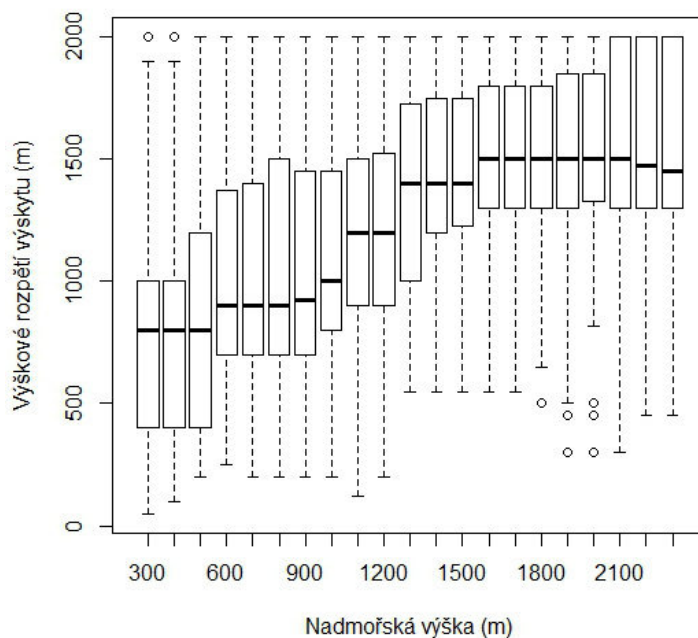


Obr. 6: Rozšíření jednotlivých ptačích druhů podél výškového gradientu deštných lesů na Kamerunské hoře. Druhy jsou řazeny dle střední hodnoty výškového rozšíření (*midpoint*).

Průměrné výškové rozpětí výskytu ptačích druhů se zřetelně a plynule zvětšuje směrem do vyšších nadmořských výšek (Obr. 7 a 8), přičemž tato závislost je kvadratická ($R^2_{adj} = 0,98$; $p < 0,001$). Ptačí společenstva ve vyšších nadmořských výškách jsou tak v průměru tvořena více druhy, které mají vyšší rozpětí výškového výskytu. Společenstva vyskytující se zhruba od 1600 m n. m. výše mají průměrný rozsah výškového výskytu druhů okolo 1500 m a ten se již do vyšších nadmořských výšek dramaticky nemění. Celkový rozsah hodnot rozpětí výškového výskytu pro jednotlivá ptačí společenstva ukazuje, že variabilita hodnot se podél výškového gradientu nijak nemění a ve všech nadmořských výškách se vyskytují druhy s úzkým i maximálním rozpětím výškového výskytu (Obr. 8).

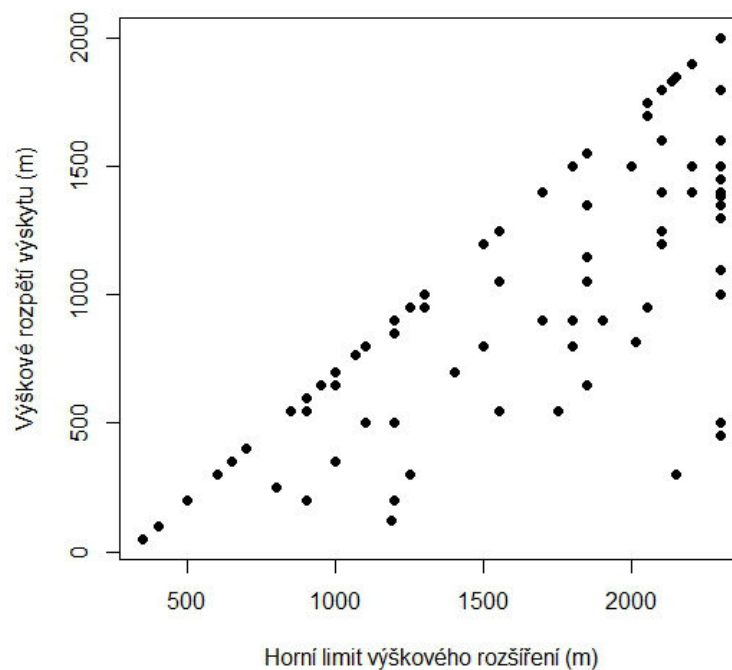


Obr. 7: Vztah průměrného výškového rozpětí výskytu (*elevational ranges*) ptačích druhů a nadmořské výšky na Kamerunské hoře ($R^2_{adj} = 0,98$; $p < 0,001$).

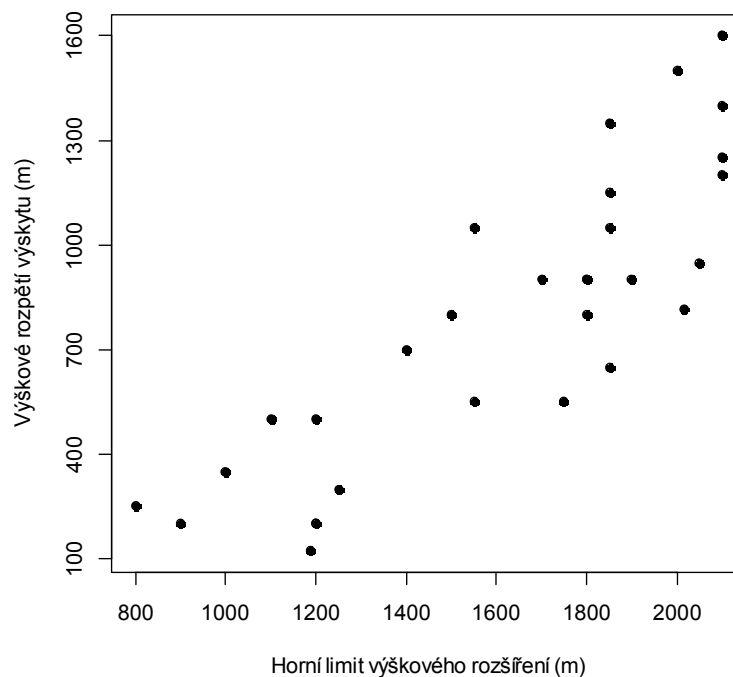


Obr. 8: Výškové rozpětí výskytu (*elevational range*) ptačích druhů podél výškového gradientu deštných lesů na Kamerunské hoře. Hodnoty zobrazují průměry, mezikvartilové rozpětí a celkový rozsah hodnot.

Druhy s vyšším horním limitem výškového rozšíření mají ovšem průkazně větší výškové rozpětí výskytu ($r = 0,88$; $t = 31,018$; $p < 0,001$; Obr. 9). Můj datový soubor je omezen na primární prales v rozmezí nadmořských výšek 300 – 2300 m n. m. To znamená, že zvláště nížinné druhy mohou mít ve skutečnosti větší rozpětí výškového rozšíření směrem do nižších nadmořských výšek. Totéž platí pro druhy horské, které jsou shora omezeny horní hranicí rozšíření lesa. Proto jsem všechny tyto druhy v další analýze vyloučila a testovala zmíněný vztah pouze pro druhy, jejichž výškový rozsah výskytu neovlivňují tato geometrická omezení. Vztah vyšel opět průkazný ($r = 0,80$; $t = 7,540$; $p < 0,001$; Obr. 10), tedy druhy s vyšším horním limitem výškového rozšíření mají prokazatelně větší výškové rozpětí výskytu.



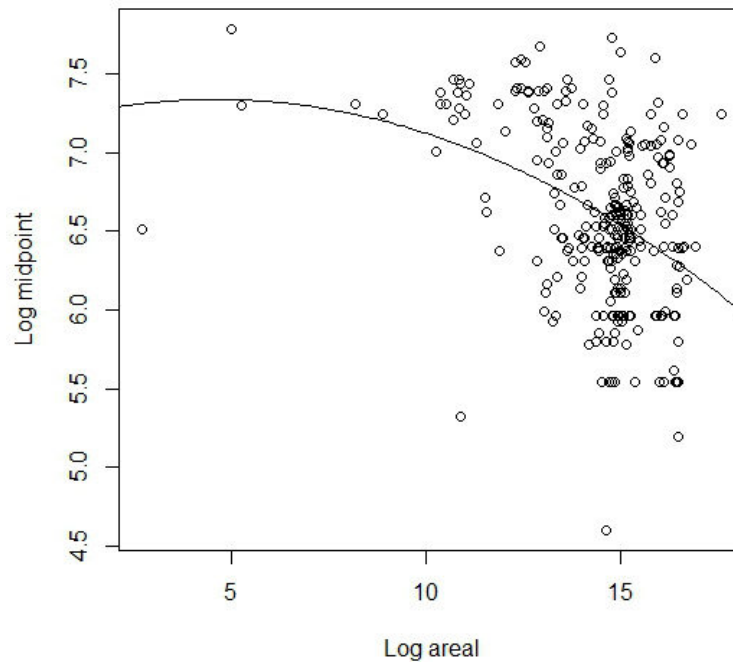
Obr. 9: Vztah výškového rozpětí výskytu ptačích druhů a jejich horního limitu rozšíření na Kamerunské hoře ($r = 0,88$; $t = 31,018$; $p < 0,001$).



Obr. 10: Vztah výškového rozpětí výskytu ptačích druhů a jejich horního limitu rozšíření na Kamerunské hoře ($r = 0,80$; $t = 7,540$; $p < 0,001$). Vyloučeny byly všechny druhy, jejichž výškový výskyt je zespodu (300 m n. m.) a/nebo shora (2300 m n. m.) omezen výskytem lesa.

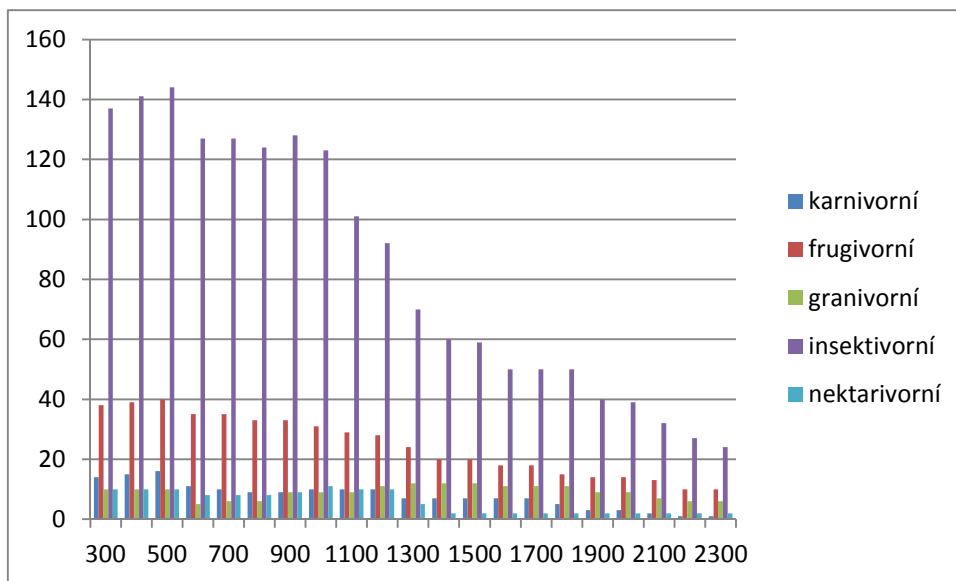
3.4 Výškové rozšíření a vlastnosti druhů

Druhy vyskytující se na svazích Kamerunské hory se liší ve velikosti geografických areálů, od druhů rozšířených ve velké části subsaharské Afriky až po mikroendemity s areálem omezeným pouze na Kamerunskou horu. Analýza závislosti výškového výskytu a velikosti areálu ukázala signifikantní závislost, druhy vyskytující se ve vyšších nadmořských výškách mají spíše menší geografické areály ($R^2_{adj} = 0,15$; $p < 0,001$; Obr. 11).

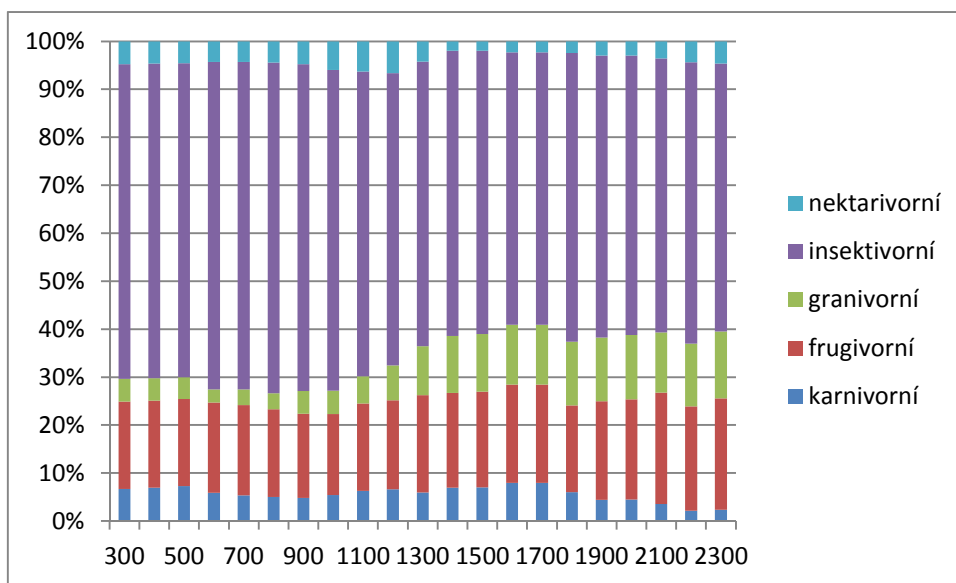


Obr. 11: Souvislost výškového výskytu (*midpoint*) a velikosti geografického areálu ptačích druhů vyskytujících se na Kamerunské hoře. Data jsou v logaritmickém měřítku a závislost je kvadratická ($R^2_{adj} = 0,15$; $p < 0,001$).

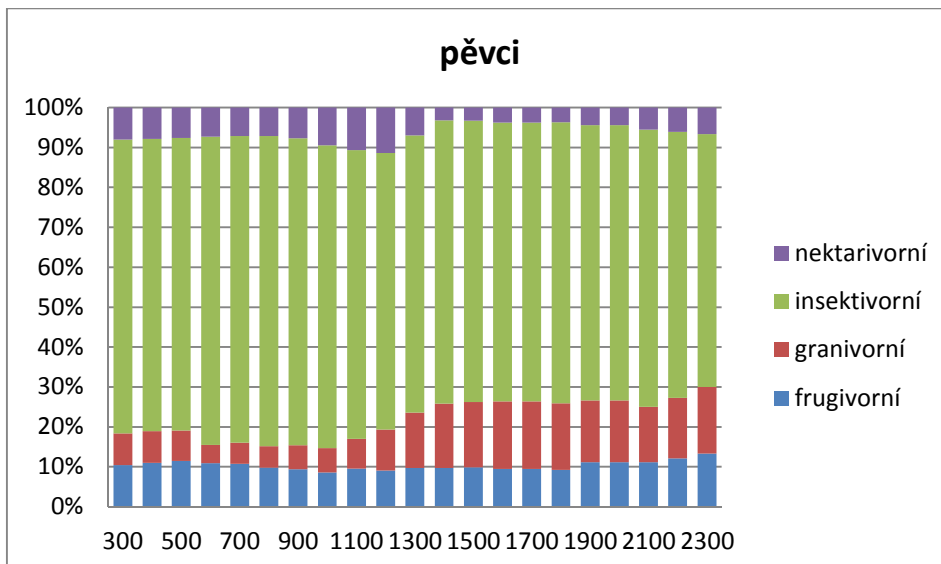
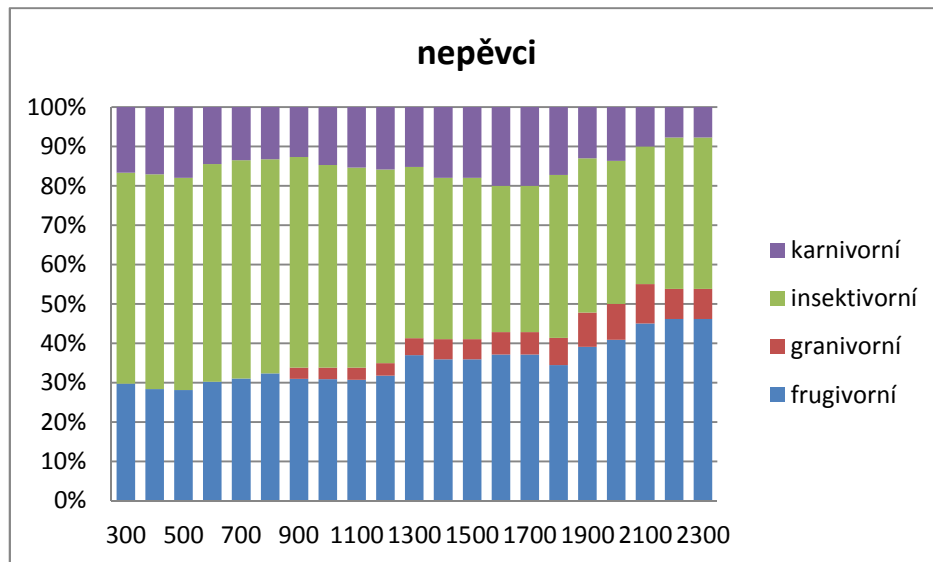
Nejvíce druhů ptáků se živí bezobratlými živočichy, následované frugivory; v každé nadmořské výšce jsou zastoupeny všechny strategie. V souladu s altitudinálním trendem v druhové bohatosti na Kamerunské hoře klesá s rostoucí nadmořskou výškou počet zástupců všech potravních strategií s výjimkou granivorů, kterých je nejvíce ve středních nadmořských výškách (Obr. 12). Procentuální zastoupení jednotlivých potravních strategií v ptačích společenstvech různých nadmořských výšek prozrazuje, že podíl granivorních a frugivorních ptáků mírně narůstá směrem do vyšších nadmořských výšek na úkor druhů živících se bezobratlými a obratlovci (Obr. 13). Zastoupení nektarivorních druhů je obecně malé a výrazně se s nadmořskou výškou nemění. Tyto trendy jsou více patrné u nepěvců (Obr. 14).



Obr. 12: Altitudinální trend v počtu zástupců jednotlivých potravních strategií ptáků podél kontinuálního gradientu deštných lesů (300 – 2300 m n. m.) na Kamerunské hoře.

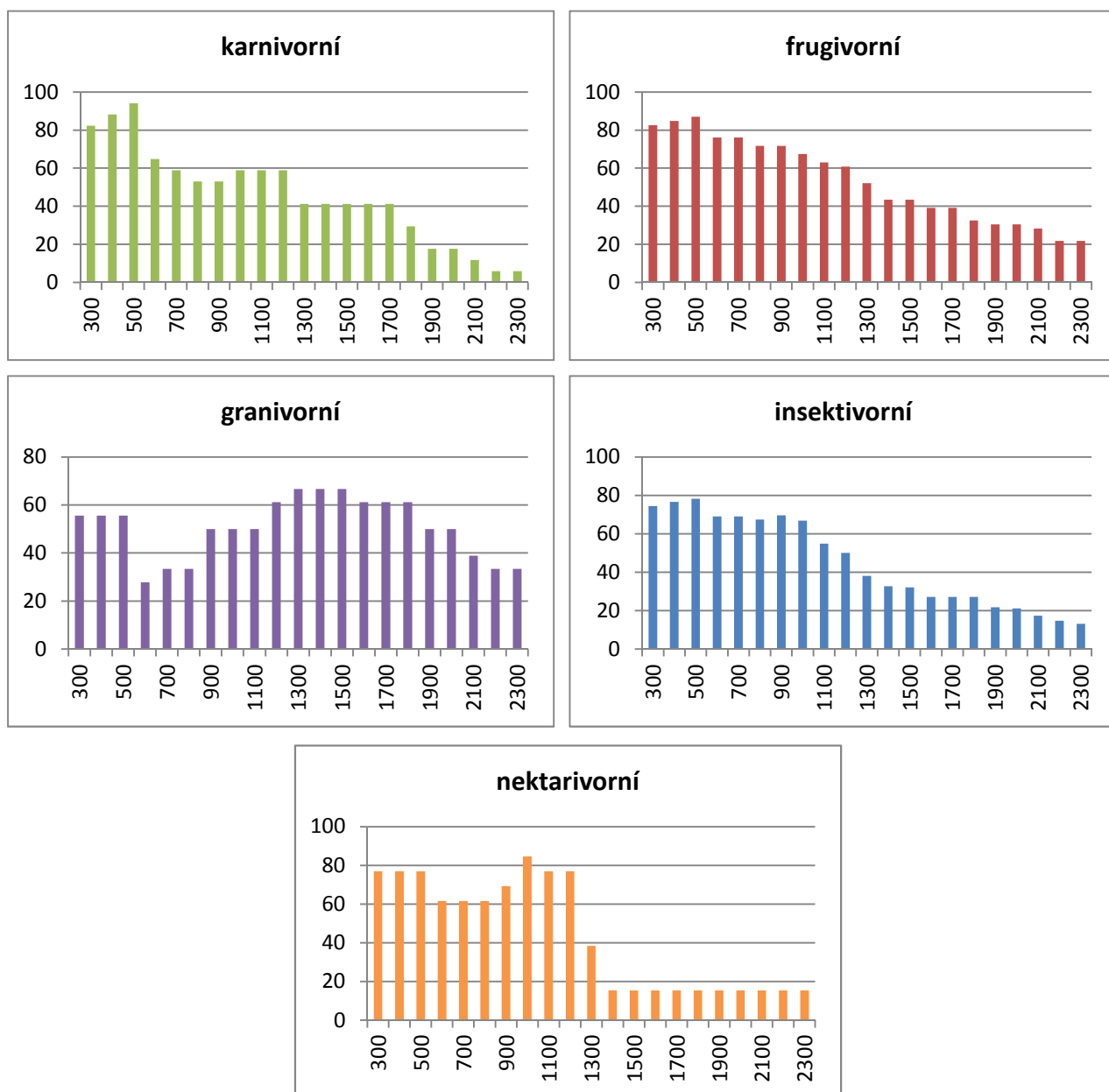


Obr. 13: Procentuální zastoupení jednotlivých potravních strategií v různých nadmořských výškách podél kontinuálního gradientu deštných lesů (300 – 2300 m n. m.) na Kamerunské hoře.



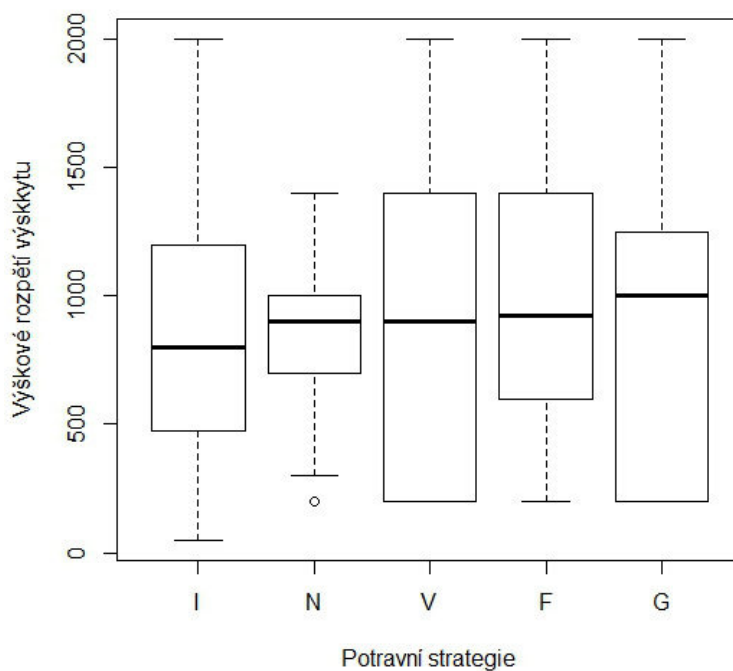
Obr. 14: Procentuální zastoupení jednotlivých potravních strategií v různých nadmořských výškách podél kontinuálního gradientu deštných lesů (300 – 2300 m n. m.) na Kamerunské hoře pro pěvce a nepěvce.

V dalším kroku jsem pro jednotlivé potravní strategie vyjádřila procentuální zastoupení druhů z celkového počtu druhů dané potravní strategie na Kamerunské hoře. Analýza ukazuje, že zatímco u frugivorů, insektivorů a karnivorů se největší podíl druhů vyskytuje v nižších nadmořských výškách a postupně klesá, druhy nektarivorní a granivorní mají nejvyšší zastoupení krom nižších nadmořských výšek do 500 m i ve středních výškách v rozmezí 900 – 1200 m n. m. v případě nektarivorů a 1200 – 1800 m n. m. v případě granivorů (Obr. 15). Druhové zastoupení nektarivorů z celkového počtu druhů pak prudce klesá nad 1300 m n. m.



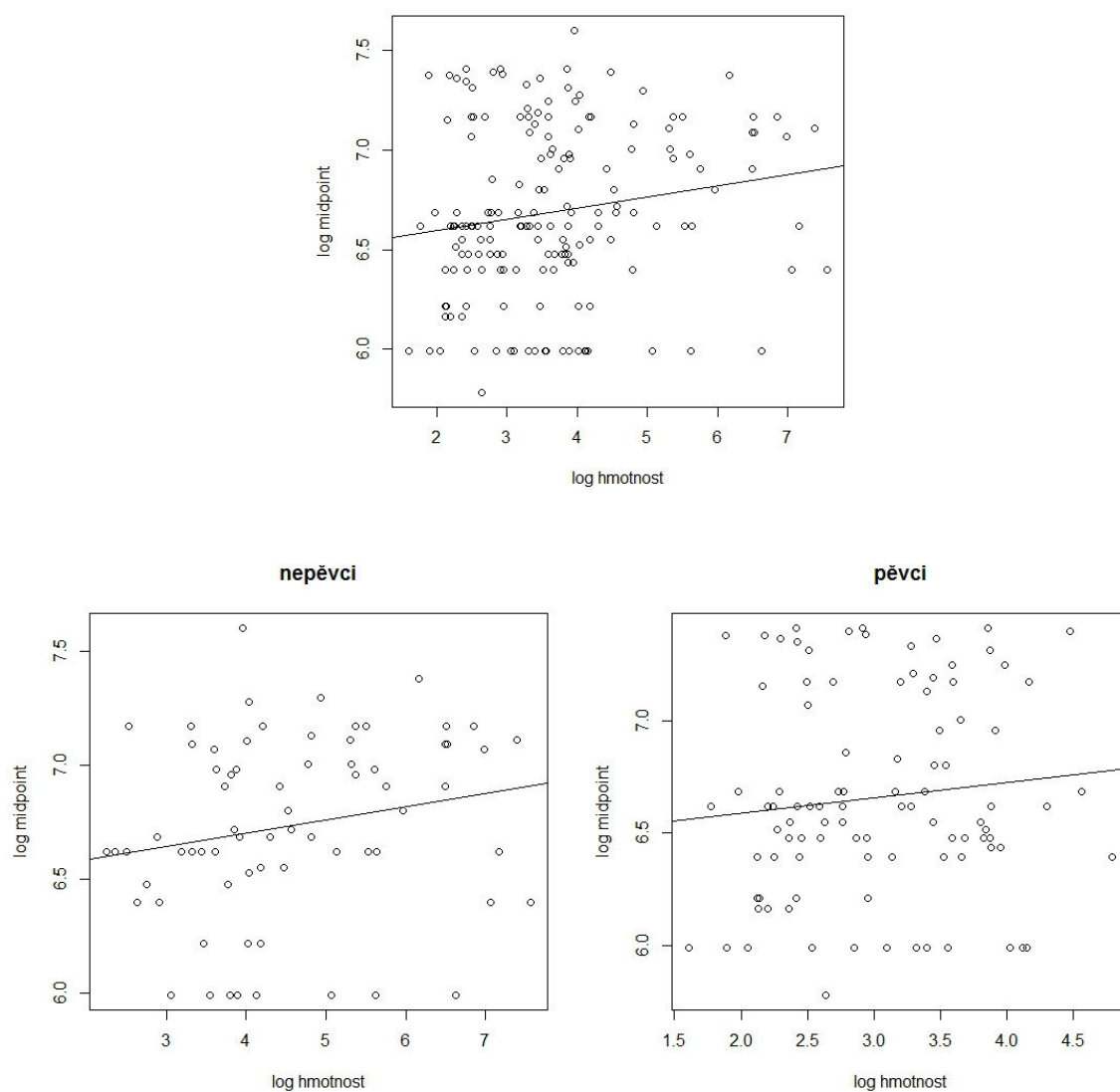
Obr. 15: Procentuální zastoupení druhů jednotlivých potravních strategií v různých nadmořských výškách podél kontinuálního gradientu deštných lesů (300 – 2300 m n. m.) na Kamerunské hoře.

Výškové rozpětí výskytu se pro jednotlivé potravní strategie statisticky významně neliší (ANOVA: $F = 1,159$; $p = 0,33$); Obr. 16), v průměru se pro všechny strategie pohybuje okolo 800 – 900 m s poměrně velkou variabilitou. Lze vysledovat pouze patrnost ukazující, že nektarivorní druhy mají vzájemně nejpodobnější výškové rozpětí výskytu.



Obr. 16: Porovnání výškového rozpětí výskytu pro jednotlivé potravní strategie ptáků vyskytujících se na Kamerunské hoře (ANOVA: $F = 1,159$; $p = 0,33$).

Dále jsem testovala souvislost hmotnosti ptačích druhů s jejich výškovým výskytem (*midpoint*). Analýza ukázala náznaky slabého trendu zvyšující se hmotnosti s nadmořskou výškou ($b = 0,056$; $R^2_{adj} = 0,02$; $p < 0,01$; Obr. 17), neprůkazný rovněž pokud sledujeme zvlášť nepěvce ($p = 0,101$) a pěvce ($p = 0,287$).



Obr. 17. Souvislost výškového výskytu a hmotnosti ptačích druhů na Kamerunské hoře. Lineární model s logaritmickou transformací. Horní graf ukazuje souvislost hmotnosti a výškového výskytu pro celé společenstvo ($b = 0,056$; $R^2_{adj} = 0,02$; $p < 0,01$), spodní grafy pak zvlášť pro nepěvce ($p = 0,101$) a pěvce ($p = 0,287$).

4. Diskuse

4.1 Výškové rozšíření a diverzita

V diplomové práci jsem se zaměřila na analýzu distribuce ptačích společenstev na výškovém gradientu kontinuálního deštného lesa na Kamerunské hoře. Z výsledků je patrné, že počet druhů klesá se zvyšující se nadmořskou výškou. Průběh závislosti je lineární a i přes existenci drobných odchylek od lineárního trendu je tato závislost velmi silná. Podle globální analýzy McCain (2009), která shrnuje altitudinální trendy ptačí diverzity pro celkem 150 hor, je pro humidní hory typickým trendem právě lineární úbytek druhů s rostoucí nadmořskou výškou. Vlhkými horami jsou myšleny takové, u nichž srážky dosahují maxima při bázi nebo v nižších nadmořských výškách a jejich množství s nadmořskou výškou klesá. V těchto podmínkách vlhkých hor najdeme rovněž průběh diverzity v podobě plató hodnot v malých nadmořských výškách (*low-elevation plateau*) následovaný kontinuálním úbytkem (McCain 2009). Naopak většina trendů s vrcholem hodnot druhového bohatství ve středních nadmořských výškách (*mid-elevation peak*) pochází ze suchých hor s malým množstvím srážek, především při jejich bázi. Kamerunská hora se svým vysokým přísunem srážek a jejich víceméně postupným úbytkem od báze (10-12 tis. mm) do vyšších nadmořských výšek (zhruba 2 tis. mm ve 2300 m n. m.) řadí mezi typické humidní hory (Cable a Cheek 1998). Lineární úbytek druhů s rostoucí nadmořskou výškou, který jsem odhalila v mé analýze pro Kamerunskou horu, tak potvrzuje hlavní trendy shrnuté v globální analýze dosud studovaných patrností v altitudinální diverzitě ptáků (McCain 2009).

Většina studií sledujících elevační gradient humidních hor však pochází z oblastí Jižní Ameriky (Andy) a ostrovů Indonésie a Oceánie. Pro Afriku jsou dosud k dispozici data pouze z šesti hor oblasti savan východoafrické Keni a Tanzánie (Dehn a Christiansen 1998, Cordeiro 1994, Prigogine 1980, Romdal a Rahbek 2003, Romdal 1998, a data kompilovaná McCain 2009). Altitudinální průběh diverzity na pěti aridních horách vykazuje vrchol hodnot druhového bohatství ve středních nadmořských výškách (Dehn a Christiansen 1998, Cordeiro 1994, Romdal 1998) nebo plató hodnot v malých nadmořských výškách s následným vrcholem ve středních elevacích (Romdal a Rahbek 2003). Pouze jedna studie se zabývala diverzitou ptáků na gradientu humidní hory (Prigogine 1980) a potvrdila lineární úbytek druhů s rostoucí nadmořskou výškou. Moje výsledky jako první shrnují průběh diverzity na

humidní hoře v západní Africe a přináší tak další cenná data pro srovnání většího množství gradientů v oblasti Afriky i celého světa.

Jak jsem již zmínila výše, lineární trend úbytku druhů s rostoucí nadmořskou výškou není na elevačním gradientu Kamerunské hory zcela čistý. Největší počet druhů se nenachází na začátku gradientu (300 m n. m.), ale v 500 m n. m. a mezi 600 – 1000 m n. m. se tvoří náznak plató podobných hodnot. Tyto odhalené patrnosti však mohou být dány povahou mých dat. Odchyly od čistě lineárního úbytku druhů s nadmořskou výškou jsou ovšem patrné také v trendu, který počítá s průměry sousedních elevací. Tento konzervativnější přístup k analýze dat vyhlazuje celkový trend, ale přesto zachovává celkem výrazný náznak plató hodnot. Ve studii McCain (2009) je jako „low-elevation plateau“ označováno plató podobných hodnot, které začíná na bázi hory a přesahuje 300 výškových metrů. Plató hodnot na Kamerunské hoře ale začíná ve vyšších nadmořských výškách a celkový trend zůstává lineární. Možná je ale tento posun hodnot způsoben nahlížením na jinou část gradientu, než je obvyklé. Úpatí Kamerunské hory se zvedá přímo z moře, zatímco báze jiných hor často začínají o několik stovek metrů výše (např. v podstatě všechny východoafrické hory). Je tedy možné, že plató hodnot se objevuje v podobných nadmořských výškách, nehledě na to, o jakou část sledovaného gradientu se jedná. K otestování takové úvahy by ovšem bylo nutné provést důkladnější metaanalýzu publikovaných dat.

Pro pochopení rozložení diverzity je třeba znát hlavní faktory stojící za distribucí druhů. Podle McCain (2009) má na distribuci druhů velký vliv teplota a vlhkost, respektive jejich vzájemná interakce. Kombinace srážek a teploty dobře a jednotně vysvětluje základní patrnosti diverzity na humidních i aridních horách. Zatímco nejteplejší a zároveň nejvlhčí oblasti na vlhkých horách jsou v nízkých nadmořských výškách, na horách suchých je vrchol těchto hodnot posunut výše. Teplota a dostupnost vody pak může limitovat druhy buď přímo fyziologicky, nebo nepřímo přes dostupnost zdrojů (Hawkins a kol. 2003). Adaptace na méně příznivé podmínky jsou všeobecně náročné a tak je jen omezený počet druhů obývajících vyšší nadmořské výšky s nízkými teplotami a nižší dostupností vody. Teplota a dostupnost vody navíc neovlivňují jen ptáky, ale i ostatní organismy, jejichž počet může být na tyto faktory vázán ještě těsněji – zejména vezmeme-li v úvahu rostliny, hmyz a drobné obratlovce. Tyto skupiny organismů tvoří hlavní složky potravy ptáků a jejich celkově nižší abundance a diverzita v méně příznivých podmínkách, či větší sezonalita v jejich dostupnosti, mohou být důležitým limitem pro výskyt ptáků (Terborgh 1977). Existuje tedy mnoho vysvětlení pro lineární úbytek druhů s nadmořskou výškou. Pro objasnění tvorby plató hodnot v malých

nadmořských výškách je ale potřeba nahlížet na důležité faktory ještě podrobněji a doplnit data zejména o dostupnosti vody a produktivitě v jednotlivých elevacích (McCain 2009). Je třeba ovšem zmínit, že skutečné mechanismy, tedy kombinace abiotických podmínek a biotických interakcí stojící za rozložením druhové diverzity podél altitudinálních gradientů jsou dosud spíše neznámé.

Trend druhové diverzity podél altitudinálního gradientu je podobný také pokud sledujeme zvláště nepěvce a pěvce. Trend pro pěvce se svým průběhem v podstatě neliší od základního trendu. Počet nepěvců klesá s nadmořskou výškou rovněž lineárně, ale pomaleji, než je tomu u pěvců, a nenacházíme ani výraznější náznak plató hodnot mezi 600 – 1000 m n. m. Je zřejmé, že hlavní trend je tažen pěvci, protože jsou početnější. Lze jen spekulovat, co stojí za pomalejším úbytkem druhového bohatství nepěvců. Je možné, že větší tělesná hmotnost nepěvců spolu s potravními strategiemi jako je frugivorie a granivorie umožňuje relativně většímu počtu druhů obývat střední a vyšší nadmořské výšky.

Druhový obrat ukazuje pět hlavních bodů výraznějších obměn ptačích společenstev. K největším změnám dochází mezi nadmořskými výškami 500-600 m, 900 – 1100 m, 1200-1400 m, 1700 – 1900 m a 2000 – 2200 m n. m. Zároveň moje výsledky ukazují, že zatímco ve vyšších nadmořských výškách stojí za rozdílností společenstev skutečný druhový obrat (*species turnover*), za odlišností ptačích společenstev zhruba nad 1200 m n. m. stojí spíše úbytek druhů (*nestedness*). Nadmořská výška 500 m představuje horní limit rozšíření pro velkou část nížinných druhů a objevuje se již několik druhů horských. V 900 – 1100 m n. m. končí výskyt dalších nížinných druhů a druhů nížinného lesa s přesahem do lesa submontánního. V těchto elevacích také začíná výskyt většiny horských druhů. Ve vyšších nadmořských výškách již dochází spíše k postupnému poklesu počtu druhů. V nadmořských výškách 1700 – 1900 m pravděpodobně končí společenstva submontánního lesa. Některé druhy však dosahují svým rozšířením několik set metrů pod hranici lesa a ze společenstev mizí až okolo 2000 – 2200 m n. Romdal a Rahbek (2009) studovali druhový obrat na elevačním gradientu hor v Tanzanii. Na studovaném gradientu určili jednu hlavní hranici mezi společenstvy v nadmořské výšce 1200 m n. m., kde se obměňují nížinné a horské druhy. Patrnost průběhu diverzity ale také ukazovala široké maximum počtu druhů ve středních nadmořských výškách. Autoři tuto patrnost připisují zejména překryvu nížinných a horských druhů a také většímu počtu druhů, které se vyskytují pouze ve středních nadmořských výškách. Oproti této studii ukazují moje výsledky poněkud odlišný průběh diverzity. Na Kamerunské hoře ubývají druhy rychleji, než na gradientu hor ve výšce zmíněné studii a

nevyskytuje se zde mnoho druhů vázaných svým rozpětím na střední nadmořské výšky, kde také nedochází k tvorbě vrcholu hodnot. Mezi 1200 – 1300 m n. m. dochází k poměrně rychlé obměně druhů. Romdal a Rahbek (2009) ale v této hranici pozorují strmý druhový obrat mezi společenstvy nížinných a horských druhů. Podle mých výsledků k takovému obratu na Kamerunské hoře nedochází a v 1200 m n. m. pouze končí velká část druhů, které se vyskytují po celé polovině sledovaného gradientu – od 300 do 1200 m n. m. Autoři výše zmíněné studie na sledovaném gradientu definovali ještě další jemnější hranice, na kterých dochází k rychlému druhovému obratu. Podobné hranice jsou patrné i z mých výsledků. Často ale neodpovídají přesně zonaci lesa a za jejich tvorbou musí stát ještě další faktory. Například rychlá obměna druhů mezi 500 – 600 m n. m. neodpovídá žádné hranici vegetačních zón. Jak jsem již zmiňovala výše, v nadmořské výšce 500 m končí podstatná část nížinných druhů. Nížinný les ale pokrývá nadmořské výšky 350 – 800 m n. m. a tak za rychlým úbytkem nížinných druhů stojí zřejmě jiný faktor než změna vegetace. Další nejasná hranice je mezi 900 – 1100 m n. m., kde začínají přibývat některé horské druhy. Spodní hranice submontánního lesa leží v 800 m n. m. a les dále pokračuje až do 1700 m n. m. Rychlý úbytek druhů mezi 1700 – 1800 m n. m. a 2000 – 2200 m n. m. už ale můžeme hranicí vegetačních zón vysvětlit poměrně dobře. V 1700 m n. m. končí submontánní les a začíná les afromontánní. Horní hranice lesa je udávána v 2300 m n. m. Je možné, že ptačí druhy vnímají hranice vegetace poněkud jinak, než je vidíme my. Jejich výskyt tedy nemusí vegetační zóny kopírovat zcela přesně. Drobné odchylky od stanovených vegetačních zón mohou být ale také způsobeny metodikou. Moje výsledky shrnují výskyty ptačích druhů v rámci celé Kamerunské hory. Vegetační zonace je komplexnější a po obvodu hory hranice zón různě kolísají. Data jsou navíc sebrána z velkého počtu zdrojů a zahrnují také vzácná pozorování druhů. Mohou tak být zahrnuty také nadmořské výšky, ve kterých byl druh zaznamenán, je ale velmi vzácný, nebo se zde většinu roku nevyskytuje vůbec. Tyto skutečnosti a povaha mých dat mohou být zodpovědné za to, že se spíše smývají rychlejší druhové obraty, které mohou být patrnější při studiu jednoho kontinuálního transektu protínajícího vegetační zóny.

Pokud se podíváme na výškové rozpětí výskytu, vidíme, že velký počet druhů má střední hodnoty výškového rozpětí okolo 700 – 1000 m. To by naznačovalo, že bude docházet k překryvu druhů ve středních nadmořských výškách a bude se zde tvořit vrchol hodnot druhové bohatosti. V celkovém trendu diverzity ale, jak bylo zmíněno výše, zvýšený počet druhů ve středních altitudách nepozorujeme a trend je spíše lineární. Velká část druhů, které se vyskytují v nižších nadmořských výškách, jsou druhy nížinné nebo druhy, které se

vyskytují v rámci nížinného a části submontánního lesa, kde jejich rozšíření končí. Dále pozorujeme velké množství druhů s velmi malým výškovým rozpětím výskytu (200 m) v rámci sledovaného gradientu. Jedná se z naprosté většiny o druhy nížinné, jejichž rozšíření končí okolo 500 m n. m. Tyto druhy pak způsobují vrchol hodnot diverzity v nadmořských výškách 300 – 500 m n. m. Oříznutí krajních nadmořských výšek gradientu může v tomto případě mírně ovlivňovat výsledné hodnoty. Nížinné druhy s výškovým rozpětím 200 m by na celém gradientu mohly mít rozpětí o něco větší. Jelikož mnou sledovaná část gradientu začíná ve 300 m n. m., jednalo by se o nárůst výškového rozpětí nejvýše o 300 m. Výsledné analýzy by se potom pravděpodobně mírně lišily, základní trendy by ale tato hodnota neměla výrazně narušit. Obecně platí, že většina druhů má spíše střední výšková rozpětí výskytu a prodloužení rozpětí u nížinných druhů by hodnoty jejich výškového rozpětí směřovalo blíže k těmto středním hodnotám.

Dále jsem tedy zjišťovala, jak jsou po elevačním gradientu rozložena jednotlivá výšková rozpětí výskytu. Závislost velikosti výškového rozpětí výskytu druhu a nadmořské výšky například shrnuje elevační Rapoportovo pravidlo, které predikuje zvětšující se výškové rozpětí výskytu s rostoucí nadmořskou výškou. Rapoportovo pravidlo bylo nejprve stanoveno pro latitudinální gradient diverzity, Stevens (1992) ale potvrdil jeho platnost také pro gradienty nadmořské výšky. McCain a Knight (2013) testovali platnost Rapoportova pravidla pro elevační gradienty podrobněji na různých taxonomických skupinách. Tito autoři se zjištěním Stevense (1992) příliš neshodují a nepřikládají Rapoportovu pravidlu nijak velký význam v souvislosti s výškovými gradienty. Ze všech studií, které porovnávali, se potvrdila platnost Rapoportova pravidla pouze u 26 %, což považují za nedostačující k tvrzení, že se jedná o globální platnost pro většinu výškových gradientů. Podle mých výsledků ale mají ptačí druhy Kamerunské hory na gradientu kontinuálního deštného lesa průměrně větší výškové rozpětí výskytu se zvyšující se nadmořskou výškou. Pokud se dále podíváme na výškové rozpětí výskytu podrobněji pro všechny druhy, vidíme, že se ve všech nadmořských výškách vyskytují druhy s malým i s velkým rozpětím a se zvyšující se nadmořskou výškou se celková struktura příliš nemění. Na gradientu deštného lesa tedy mají ptačí společenstva celkově různorodá výšková rozpětí výskytu, i když průměrně jejich rozpětí rostou s rostoucí nadmořskou výškou. Další trend, který vyšel v mých analýzách, ukazuje větší výškové rozpětí výskytu u druhů s vyšším horním limitem výskytu. Tento trend také spíše poukazuje na platnost Rapoportova pravidla. Celkově se tak potvrzuje platnost Rapoportova pravidla pro výškový gradient Kamerunské hory. Možná odlišnost od výše zmíněné studie může být dána

tím, že McCain a Knight (2013) shrnuli Rapoportovo pravidlo obecně pro všechny obratlovce. Sami autoři diskutují, zda nemůže být platnost pravidla ovlivněna zacílením na určitou taxonomickou skupinu. Proto shrnuli ještě studie sledující například bezobratlé a rostliny. Také tyto studie ale mají různé výsledky a u žádné ze skupin výsledky nemluví pro obecnou platnost Rapoportova pravidla pro výškové gradienty. Pouze u stromů Rapoportovo pravidlo platilo v 83 % případů. Jelikož moje výsledky platnost Rapoportova pravidla pro gradienty nadmořských výšek podporují, je možné, že se jedná o obecně platnou platnost a pro její potvrzení jen dosud nebyl sesbíráán dostatek dat.

Moje výsledky tedy celkově ukazují, že s rostoucí nadmořskou výškou se zvětšují výšková rozpětí ptačích druhů na Kamerunské hoře. V malých nadmořských výškách najdeme nížinná společenstva s kratším výškovým rozpětím výskytu a rychlejší druhovou obměnou. Směrem k vrcholu hory jsou ale nížinné druhy postupně nahrazovány horskými specialisty s dobrým přizpůsobením na podmínky afromontánního lesa. Těchto druhů je poměrně malé množství, ale jejich zástupci jsou ve svém prostředí hojní (Reif a kol. 2006). Domnívám se, že druhy, které jsou takto adaptované na horské podmínky, si potom mohou dovolit obývat větší výšková rozpětí a více typů biotopů.

Na Kamerunské hoře se vyskytují ptačí druhy s širokým rozpětím velikostí areálů, od druhů s velkým areálem (*Hirundo rustica*, *Apus affinis*, *Pycnonotus barbatus*) až po mikroendemy, kteří se vyskytují pouze na Kamerunské hoře (*Francolinus camerunensis*, *Speirops melanocephalus*). Druhy, které obývají větší nadmořské výšky Kamerunské hory, mají prokazatelně menší geografické areály. Druhy s většími areály jsou tedy převážně druhy nížinné, jejichž rozšíření není vázáno na horské prostředí a mohou se pohybovat na širokém pásu nížin. Druhy s malým areálem jsou ale často druhy žijící v horském lese a nížina je pro ně bariérou, která neumožňuje tak rozsáhlou schopnost osidlovat nové prostředí. Jednotlivá afromontánní prostředí jsou v rámci Afriky značně izolovaná a celková rozloha horského mlžného lesa je mnohem menší v porovnání s nížinnými typy lesů (Stuart 1986).

4.2 Potravní strategie a hmotnost

V další fázi analýz jsem sledovala souvislost potravní strategie s výškovým výskytem ptačích druhů na výškovém gradientu kontinuálního deštného lesa na Kamerunské hoře. Druhy jsem

rozdělila na insektivorní, karnivorní, granivorní, frugivorní a nektarivorní. Největší počet druhů ptáků se na Kamerunské hoře živí bezobratlými živočichy. Insektivorní potravní strategie je obecně nejrozšířenější (Terborgh 1977) a není tak příliš zarážející její převaha na sledovaném gradientu Kamerunské hory. Počet insektivorů pak sleduje obecný trend lineárního úbytku s rostoucí nadmořskou výškou. Počty karnivorních, frugivorních a nektarivorních druhů také s nadmořskou výškou klesají. Počet druhů s těmito potravními strategiemi je ale obecně nižší a tak jejich čísla ubývají s rostoucí nadmořskou výškou pomaleji. U granivorních druhů dochází dokonce k mírnému nárůstu počtu ve středních nadmořských výškách. Také Terborgh (1977) ve své studii mimo jiné popsal trendy v diverzitě jednotlivých potravních strategií na výškovém gradientu v Andách. Potvrdil poměrně strmý úbytek počtu insektivorních druhů s rostoucí nadmořskou výškou. Frugivorní druhy pak ubývaly pomaleji a u nektarivorních druhů autor nepozoroval žádný trend v rámci výškového gradientu. Úbytek insektivorních druhů s nadmořskou výškou autor vysvětluje zejména rychlým poklesem počtu bezobratlých, pro které jsou vysoké nadmořské výšky méně příznivé zejména vlivem nízkých teplot, a také více homogenním prostředím ve vyšších altitudách. Mírnější úbytek počtu frugivorů pak autor vysvětluje větší sezonalitou tvorby plodů v nížině a přítomností většího množství savců v nižších nadmořských výškách, kteří zde plody hojně konzumují. Moje výsledky shodně ukazují pomalejší úbytek frugivorních druhů podél gradientu nadmořské výšky.

Počet granivorních druhů, je ale na Kamerunské hoře mnohem stabilnější s mírně zvýšenými hodnotami ve středních nadmořských výškách. Terborgh (1977) zahrnul granivorní druhy mezi druhy frugivorní a míru jejich diverzity pak sledoval společně pro obě skupiny. Proto nemohu říci, zda patnosti v diverzitě granivorů nebyly podobné, jako pozoruji na Kamerunské hoře. Granivorní druhy jsou obecně vázané na otevřenější typy biotopů s bohatší bylinnou vegetací (Pineda-Diez de Bonilla a kol. 2012). V případě Kamerunské hory se otevřené plochy vzniklé hlavně činností slonů objevují od středních nadmořských výšek, zhruba 1000 m n. m. (Cable a Cheek 1998). Submontánní a montánní les se rovněž vyznačuje otevřenější strukturou korunového patra a bohatším podrostem. To může vysvětlovat zvýšený výskyt této potravní strategie ve středních a vyšších nadmořských výškách. Jedná se rovněž o strategii poměrně běžnou (na rozdíl od obligátní frugivorie či nektarivorie) v temperátní zóně (Kissling a kol. 2012). Proto lze předpokládat, že ani ve vyšších nadmořských výškách tropických oblastí nejsou granivorní druhy potravně či fyziologicky limitováni. U granivorů je v procentuálním zastoupení patrný nárůst této potravní strategie s rostoucí nadmořskou

výškou a to také zvláště u nepěvců a pěvců. Vypadá to, že v celkovém společenstvu se ve vyšších nadmořských výškách zvyšuje poměr granivorů na úkor insektivorních druhů, kteří svým výrazným poklesem pravděpodobně uvolňují granivorům ekologický prostor. U nepěvců pak také výrazně posiluje zastoupení frugivorních druhů, které je u pěvců i v procentuálním vyjádření spíše konstantní.

Počet nektarivorních druhů, které bez výjimky zastupují strdimilové (Nectariniidae) je významně vyšší v první polovině gradientu než přibližně od 1300 m n. m. výše, což je dobře patrné také z vyjádření procentuálního počtu nektarivorních druhů v jednotlivých nadmořských výškách z jejich celkového počtu ve všech altitudách. Celkově je ale zastoupení této potravní strategie ve společenstvu konstantní. U této potravní strategie jsem potvrdila nejmenší rozptyl ve výškovém rozpětí výskytu, který může souviset s celkovou podobností a úzkým vymezením jejich potravní specializace. To může také poukazovat na důsledek taxonomické příbuznosti této skupiny a specializaci na různé typy rostlin omezených na danou nadmořskou výšku. Zatímco v nížině je více druhů, což zřejmě souvisí s variabilitou různých zdrojů, střední (*Cinnyris ursulae*) a vyšší nadmořské výšky (*C. reichenowi* a *Cyanomitra oritis*) mají své specialisty. Ti pak mohou ve vyšších nadmořských výškách představovat jediné zástupce dané potravní strategie, dosahují ale vysokých abundancí (Reif a kol. 2006). Srovnání výškového výskytu nektarivorů se studií Terborgha (1977) je problematické. Terborgh (1977) zaznamenal konstantní počty nektarivorů po celém gradientu, jihoameričtí kolibříci však představují mnohem specializovanější i diverzifikovanější skupinu nektarivorů než jsou afričtí strdimilové (Fleming a Muchhala 2008). Patnosti diverzity podél výškového gradientu se tedy mezi oběma taxonomickými skupinami mohou výrazně lišit. Generalizace mých výsledků pro altitudinální gradienty Starého světa pak není možná z důvodu absence relevantních studií.

Nakonec jsem chtěla testovat souvislost hmotnosti s výškovým výskytem druhu (*midpoint*). Podle Bergmannova pravidla by se měla hmotnost endotermních živočichů zvyšovat směrem od rovníku k pólům – pravděpodobně vlivem poklesu teploty. Platnost Bergmannova pravidla není dostatečně podložena a různé studie se ve svých výsledcích liší (Blackburn a Ruggiero 2001). Také dosud není jasné, zda tato patnost platí spíše vnitrodruhově nebo mezidruhově. Blackburn a Ruggiero (2001) však testovali platnost Bergmannova pravidla jak pro latitudinální gradienty, tak i pro gradienty nadmořské výšky. Podle autorů je prokazatelná závislost mezi hmotností a výškovým výskytem druhů (*midpoint*) a také mezi hmotností a horní hranicí výskytu. Ve zmíněné studii autoři sledovali

pěvce v Andách v jižní Americe. Moje výsledky pro Kamerunskou horu ale průkaznou závislost mezi hmotností a nadmořskou výškou neukázaly. Ani ověření souvislosti nadmořské výšky a hmotnosti zvláště u nepěvců a pěvců nepřineslo žádné průkazné hodnoty. Ze všech grafů je však patrný mírný trend zvyšování hmotnosti s výškovým výskytem druhů. I přes celkovou neprůkaznost trendu je možné, že po podrobnějších analýzách, které nebyly součástí této práce, bychom mohli Bergmannovo pravidlo potvrdit i na výškovém gradientu deštného lesa na Kamerunské hoře. Autoři výše zmíněné studie například analyzovali zvláště endemické druhy a druhy s širším rozšířením. V dalších krocích se tedy můžeme zaměřit na podrobnější rozdělení druhů a testovat souvislost hmotnosti a nadmořské výšky u příbuzných druhů nebo v rámci jednoho druhu.

5. Závěr

Pro tuto práci jsem vytvořila ucelený checklist ptačích druhů pro Kamerunskou horu se záznamy o výskytu v jednotlivých nadmořských výškách. Analýzy druhové diverzity pro tyto druhy ukázaly výrazný lineární úbytek počtu druhů s nadmořskou výškou a druhový obrat ukazuje nejdůležitější body obměny druhů. Ve spodních nadmořských výškách dochází k rychlému druhovému obratu (*species turnover*) – rozšíření nížinných druhů končí a začínají naopak přibývat druhy podhorské a horské. Ve vyšších nadmořských výškách je změna složení společenstev tvořena spíše postupným úbytkem druhů (*nestedness*). Ukazuje se, že výškové rozpětí druhů souvisí s nadmořskou výškou a moje výsledky tak prokazují platnost Rapoportova pravidla na gradientu kontinuálního deštného lesa na Kamerunské hoře. V malých nadmořských výškách tak najdeme velké množství nížinných druhů s menším výškovým rozpětím výskytu a rychlou druhovou obměnou. Ve vysokých nadmořských výškách se pak vyskytují spíše horští specialisté schopní využívat širší škálu podmínek většího rozpětí nadmořských výšek. Velikosti areálů pak klesají s rostoucí nadmořskou výškou, což ukazuje na relativní izolovanost horských společenstev vázaných na menší plochy území.

Při analýze potravních strategií jsem zjistila, že nejvýraznější trend vykazuje potravní strategie insektivorní, která s rostoucí nadmořskou výškou rychle klesá. Poměrně konstantní jsou pak počty nektarivorních druhů a počet granivorů s nadmořskou výškou mírně stoupá. Procentuální zastoupení potravních strategií ve společenstvech různých nadmořských výšek ukazuje postupné nahrazování insektivorní potravní strategie zejména granivory. Výšková rozpětí výskytu jednotlivých potravních strategií pak s nadmořskou výškou nesouvisí.

Platnost Bergmannova pravidla pro gradient nadmořské výšky se na Kamerunské hoře nepotvrdila.

I když moje práce přináší cenné údaje o rozložení diverzity a souvislosti některých vlastností s výškovým výskytem ptačích druhů, hlavní faktory stojící za nejdůležitějšími patrnostmi zůstávají nejasné a k jejich odhalení je třeba podrobnějších analýz. Určitý vhled do problematiky by přineslo studium gradientu abundancí pro jednotlivé druhy a analýza ekofyziologie jedinců rozložených podél těchto strmých gradientů.

Seznam použité literatury:

- BANNERMANN, D. A. (1915):** Report on the birds collected by the late Mr. Boyd Alexander (Rifle Brigade) during his last expedition to Africa – Part IV. The birds of Cameroon Mountain. *Ibis*, 57 (3): 473-526.
- BASELGA, A. (2010):** Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134-143.
- BATEMAN, B. L., KUTT, A. S., VANDERDUYS, E. P. A KEMP, J. E. (2010):** Small-mammal species richness and abundance along a tropical altitudinal gradient: an Australian example. *Journal of Tropical Ecology*, 26 (3): 139-149.
- BAYLY, N. A MOTOMBE, F. N. (2004):** Final report of an ornithological survey of Mount Cameroon. *Wildlife Conservation Society*
- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2013):** IUCN Red List for birds. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 02/06/2013.
- BLACKBURN, T. M. A RUGGIERO, A. (2001):** Latitude, elevation and body mass variation in Andean passerine birds. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 245-259.
- BOULTON, R. A RAND, A. L. (1952):** A collection of birds from Mount Cameroon. *Fieldiana*, 34 (5): 35-64.
- CABLE, S. A CHEEK, M. R. (1998):** The plants of Mount Cameroon: a conservation checklist. *Royal Botanic Gardens, Kew, UK*
- CHOWN, S. L. A GASTON, K. J. (2000):** Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15 (8): 311-315.
- CORDEIRO, N. J. (1994):** Forest birds on Mt Kilimanjaro, Tanzania. *Scopus*, 17: 65-112.
- DE KLERK, H. M., CROWE, T. M., FJELDSÅ, J. A BURGESS, N. D. (2002):** Biogeographical patterns of endemic terrestrial Afrotropical birds. *Diversity and Distributions*, 8: 147-162.
- DEHN, M. A CHRISTIANSEN, L. (1998):** Altitudinal distribution of bird species along a transect of montane forest in the Rwenzori Mountains National Park, Uganda. *Masters of Science Thesis, Zoological Museum, University of Copenhagen, Copenhagen.*
- EISENTRAUT, M. (1973):** Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. *Bonner Zoologische Monographien*, 3.
- FARRELL, B. D., MITTER, CH. A FUTUYMA, D. J. (1992):** Diversification at the insect-plant interface. *BioScience*, 42 (1): 34-42.
- FISHPOOL, L. D. C. A EVANS, M. I. (2001):** Important bird areas in Africa and associated islands: priority sites for conservation. *BirdLife Conservation series no 11. Pisces Publications and BirdLife International, Newbury and Cambridge, UK.*
- FJELDSÅ, J., BOWIE, R. C. K. A RAHBEK, C. (2012):** The Role of Mountain Ranges in the Diversification of Birds. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43: 249–65.
- FLEMING, T. H. A MUCHHALA, N. (2008):** Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, 35: 764-780.
- FRY, CH., KEITH, S., A KOL. (EDS.) (1982-2004).** The Birds of Africa. Vol. 1. - 7. *London, UK: Christopher Helm.*
- GARCÍA-LÓPEZ, A., MICÓ, E. A GALANTE, E. (2012):** From lowlands to highlands: searching for elevational patterns of species richness and distribution of scarab beetles in Costa Rica. *Diversity and Distributions*, 18: 543-553.
- GASTON, K. J. (2000):** Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405 (6783): 220-227.

- GOODMAN, S. M., HAWKINS, A. F. A. A RAZAFIMAHAIMODISON, J. C. (2000):** Birds of the Parc National de Marojejy, Madagascar: with reference to elevational distribution. *Fieldiana Zoology (New Series)*, 97: 175-200.
- GRAHAM, C. H., SMITH, T. B. A LANGUY, M. (2005):** Current and historical factors influencing patterns of species richness and turnover of birds in the Gulf of Guinea highlands. *Journal of Biogeography* 32: 1371–1384.
- HAWKINS, B. A., FIELD, R., CORNELL, H. V., CURRIE, D. J., GUÉGAN, J.-F., KAUFMAN, D. M., KERR, J. T., MITTELBACH, G. G., OBERDORFF, T., O'BRIEN, E. M., PORTER, E. E. A TURNER, J. R. G. (2003):** Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84 (12): 3105-3117.
- HILLEBRAND, H. (2004):** On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163 (2): 192-210.
- KATTAN, G. H. A FRANCO, P. (2004):** Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effect. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 451-458.
- KISSLING W. D., SEKERCIOGLU, C. H. A JETZ, W. (2012):** Bird dietary guild richness across latitudes, environments and biogeographic regions. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 328-340.
- MALEY, J. A BRENAC, P. (1998):** Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28 000 years BP. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99: 157-187.
- MCCAIN, CH. M. (2007):** Area and mammalian elevational diversity. *Ecology*, 88 (1): 76-86.
- MCCAIN, CH. M. (2009):** Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 346-360.
- MCCAIN, CH. M. A KNIGHT, K. B. (2013):** Elevational Rapoport's rule is not pervasive on mountains. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 750-759.
- MITTELBACH, G. G., SCHEMSKE, D. W., CORNELL, H. V., ALLEN, A. P., BROWN, J. M., BUSH, M. B., HARRISON, S. P., HURLBERT, A. H., KNOWLTON, N., LESSIOS, H. A., MCCAIN, CH. M., MCCUNE, A. R., MCDADE, L. A., MCPEEK, M. A., NEAR, T. J., PRICE, T. D., RICKLEFS, R. E., ROY, K., SAX, D. F., SCHLUTER, D., SOBEL, J. M. A TURELLI, M. (2007):** Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10: 315-331.
- PINEDA-DIEZ DE BONILLA, E., LEÓN-CORTÉS, J. L. A RANGEL-SALAZAR, J. L. (2012):** Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a human-modified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 28 (4): 369-376.
- PRIGOGINE, A. (1980):** The altitudinal distribution of the avifauna in Itombwe forest (Zaire). *Proceedings of the IV Pan-African Ornithological Congress*, 196-184.
- PROCTOR, J., EDWARDS, I. D., PAYTON, R. W. A NAGY, L. (2007):** Zonation of forest vegetation and soils of Mount Cameroon, West Africa. *Plant Ecology*, 192: 251-269.
- RAHBEK, C. (1995):** The elevational gradient of species richness – a uniform pattern? *Ecography*, 18: 200-205.
- RAHBEK, C. (1997):** The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *The American Naturalist*, 149 (5): 875-902.
- REICHENOW, A. (1890):** Die Vögel von Kamerun. *Journal für Ornithologie*, 38 (1): 103-128.
- REICHENOW, A. (1892):** Zur Vogelfauna von Kamerun. Erster Nachtrag. *Journal für Ornithologie*, 40 (2): 177-195.
- REICHENOW, A. (1894):** Zur Vogelfauna von Kamerun. Zweiter Nachtrag. *Journal für Ornithologie*, 42 (1): 29-43.

- REICHENOW, A. (1896):** Zur Vogelfauna von Kamerun. Dritter Nachtrag. *Journal für Ornithologie*, 44 (1): 1-66.
- REIF, J., HOŘÁK, D., SEDLÁČEK, O., RIEGERT, J., PEŠATA, M., HRÁZSKÝ, Z., JANEČEK, Š. A STORCH, D. (2006):** Unusual abundance-range size relationship in an Afromontane bird community: the effect of geographical isolation? *Journal of Biogeography*, 33: 1959-1968.
- ROHDE, K. (1992):** Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65 (3): 514-527.
- ROMDAL, T. S. (1998):** Species diversity and distribution of forest birds on elevational gradients in the Eastern Arc Mountains, Tanzania. *Master of Science Thesis, Zoological Museum, University of Copenhagen, Copenhagen.*
- ROMDAL, T. S. A RAHBEK, C. (2003):** Determinants of species distribution along spatial gradients of differing scale: classical similarities and important differences. *Ph.D. Thesis, Zoological Museum, Faculty of Science, University of Copenhagen, Copenhagen.*
- ROMDAL, T. S. A RAHBEK, C. (2009):** Elevational zonation of afrotropical forest bird communities along a homogeneous forest gradient. *Journal of Biogeography*, 36: 327-336.
- SERLE, W. (1950):** A contribution to the ornithology of the British Cameroons. *Ibis*, 92 (4): 602-638.
- SERLE, W. (1954):** A second contribution to the ornithology of the British Cameroons. *Ibis*, 96 (1): 47-80.
- SERLE, W. (1964):** The lower altitudinal limit of the montane forest birds of the Cameroon Mountain, West Africa. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 84 (5): 87-91.
- SERLE, W. (1965):** A third contribution to the ornithology of the British Cameroons. *Ibis*, 107 (1): 60-94.
- STEPHENS, P. R. A WIENS, J. J. (2003):** Ecological diversification and phylogeny of emydid turtles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 79: 577-610.
- STEVENS, G. C. (1992):** The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140 (6): 893-911.
- STUART, S. N. (1986):** Conservation of Cameroon montane forests. *International Council for Bird Preservation, Cambridge, UK.*
- TERBORGH, J. (1973):** On the notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist*, 107 (956): 481-501.
- TERBORGH, J. (1977):** Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58 (5): 1007-1019.
- YOUNG, CH. G. (1946):** Notes on some birds of the Cameroon Mountain district. *Ibis*, 88 (3): 348-382.