

# Savana

## ANEB POPIS JEDNOHO CHAOSU

**Savana je nejrozsáhlejší biom Afriky. Převažuje všude v oblastech středně vlhkých, sezónních a teplých. Pouze v místech vysloveně deštivých ji nahrazují lesy, v těch úplně suchých naopak pouště a polopouště. Studené polohy hor a vrchovin pak porůstají monotónní travnaté porosty, které za savany nepovažujeme. Savany se totiž vyznačují soužitím travin, keřů a stromů (rámeček 1), aniž by některý z těchto typů vegetace převažoval. Jak se koexistence travin, keřů a stromů udržuje?**

text **DAVID STORCH**, snímky **PETR POKORNÝ**<sup>1</sup>

**NA SAVANOVOU OTÁZKU**, proč savana nezaroste lesem nebo naopak travinami, učebnicová poučka odpovídá, že stromy nepřevládnou, poněvadž klima je příliš suché a sezónní. Jenže to je jaksi nedostatečné. V savaně tu a tam stromy nebo keře přece jen jsou, takže to zas tak hrozná prostředí pro růst dřevin není; a když jich tam přežije pár, proč ne víc? Některé hypotézy vycházejí z představy rovnovážné koexistence (tvrdí, že v daném klimatu jiná kombinace vegetace není stabilní), jiné naopak tvrdí, že savana je jakýsi přechodný typ prostředí mezi stepí a lesem a udržuje se jen tím, že vnější zásahy neustále vychylují vegetaci od těchto dvou rovnovážných stavů. Tato dichotomie je ale poněkud umělá. Otázka, zda je savana něco stabilního a trvalého, nebo naopak proměnlivého a nepředpověditelného, je překvapivě složitá.

### OBRAZ HARMONIE A PROMĚNLIVOSTI

Když pobýváme v africké savaně, těžko se zbavíme pocitu, že přes všechnu exotičnost jde o prostředí překvapivě známé, povědomé a předvídatelné. Je přehledné, ale přesto plné drobných úkrytů, na rozdíl třeba od velehor nebo pouští má většina struktur měřítko blízké člověku a vše se tu děje v přirozených a ustálených rytmech. Ráno křičí ptáci a začínají aktivovat zvířata, travou se procházejí stádečka antilop i větší stáda zeber, pakoňů a buvolů, občas nosorožec, stádo slonů či tlupa opic; všechna tato zvířata se pasou a dávají pozor, zda je neohrožuje nějaká šelma. V poledne se vše ztišuje a zklidňuje, lví smečky polehávají ve stínu akácií. Savana znovu ožívá

těsně před západem slunce. Z úkrytů vylézají zvláštní noční tvorové jako dlouhonoží, tiší a elegantní noháči, ze stromu na strom skáčou maličké okaté komby, ušatí psi sluchem vyhledávají pod zemí termity, hrabáči rozhrabávají termitiště a hyeny a šakali se vydávají na lov a lup a svádějí s jinými šelmami půtky o kořist. Takhle to jde den za dnem, rok za rokem, a na obrovském prostoru; podobný rytmus a podobné vztahy mezi týmiž obyvateli savany se opakují všude od Jižního Súdánu po okolí Pretorie. A podobně vypadala savana před několika miliony let, jakkoli se její rozloha v průběhu klimatických cyklů měnila. Pocit harmonie, stálosti a přírodního pořádku sice může zčásti plynout z toho, že savana je původní domovské prostředí druhu *Homo sapiens*, ale přesto nelze pomínout, že je ekologicky pozoruhodně homogenní a stálá.

Jenže savana je zároveň překvapivě nepředvídatelná a proměnlivá. Cestujeme-li savanou, ocitáme se každou chvílí - a bez zjevných příčin - v trochu jiném prostředí. Chvíli jedeme hustými trnitými křovinami, které najednou řidnou a mění se v široširou holou pláň s pár akáciemi, po pár hodinách vjíždíme do něčeho, co nejvíc ze všeho připomíná zpustlý sad nebo dokonce řídký a smutný les, abychom následně skončili v monotónním jednodruhovém porostu mopanových keřů (*Colophospermum mopane*; viz obr. 5), táhnoucím se od obzoru k obzoru. Část té proměnlivosti dává dobrý smysl - galeriové lesy rostou podél řek, suché trnité křoviny na písčích - ale část jako by neměla žádnou logiku. Navíc se nelze zbavit pocitu,

1) Článek a snímky vznikly na společných cestách Davida Storch a Petra pokorného Afrikou.



1. KALAHARI je aridní savana, v době dešťů je ale hustě zarostlá vegetací.

že mnoho porostů působí nějak nepořádně - ožrané či polámané stromy, vegetace, která se vzpamatovává z nějaké pohromy anebo jí právě podstupuje. Proměnlivost v prostoru je totiž provázána také proměnlivostí v čase. Nejenže se střídají období sucha a dešťů, ale některý rok přijdou deště třeba i o měsíc později anebo také nikdy. A občas hoří.

Kontrast mezi uniformitou savany v jejím každodenním „provozu“ a velkou

proměnlivostí v čase a prostoru ukazuje, že existence savany jakožto svébytného prostředí opravdu není triviální a že k jejímu vysvětlení nestačí jen malé množství srážek a pravidelná sezonalita. Savana se jeví v určitém smyslu (a v určitých prostorových a časových měřítkách) sice pořád stejná, ale zároveň každá její část jako by byla v trvalém přechodu někam jinam. Jak je něco takového možné?

### VĚČNÁ POUŤ

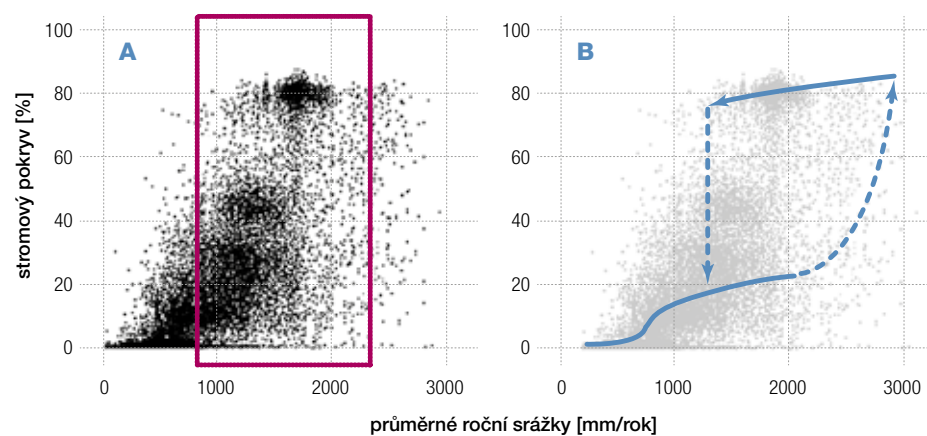
Vraťme se k *savanové otázce*. Ptáme-li se, proč savana nezaroste lesem, implicitně předpokládáme, že by jaksi lesem zarůst měla. Tento předpoklad je kupodivu zcela na místě. Na souši totiž les představuje ultimátní prostředí, které by za ideálních podmínek mělo převládnout úplně všude. Všechny rostliny totiž soutěží o světlo a prostor a vyhrávají ty, které přerostou a zastíní ty ostatní. A dřeviny jsou v tomto ohledu úspěšnější než byliny včetně trav, poněvadž svá podpůrná pletiva, díky kterým se nad ty ostatní dostanou, vytvářejí z mrtvých buněk, do jejichž výživy tedy nemusí investovat energii - metaforicky se říká, že strom šplhá ke světlu po své vlastní mrtvole. Trvá sice dlouho, než stromy vyrostou, ale nakonec jim v tom nikdo nezabrání.

Jenže být stromem má také nevýhody a v některých prostředích se tato dlouhá cesta za světlem moc nedaří. Jedním z důvodů může být právě sucho (rámeček 2). Je celkem jasné, že některé oblasti savan skutečně udržuje

pouze nedostatek vláhy (popřípadě „sucho po velkou část roku“, tedy výrazná sezonalita), a žádné další vysvětlení nepotřebujeme. To se týká třeba „pouště“ Kalahari, která ve skutečnosti není žádnou pouští. Je zarostlá poměrně

## 1. Savana a křoviny – trocha terminologie

Savana v úzkém smyslu je jeden ze základních biomů, přičemž biomy jsou hlavní typy prostředí na Zemi, charakteristické určitým fungováním a vyskytující se v určitém klimatu. V tomto úzkém pojetí je savana biom výlučně tropický nebo maximálně subtropický, vyskytující se v suchém a sezónním klimatu, ale ne tak suchém, aby se zde společně nemohly vyskytovat trávy, keře i stromy. Právě savany jsou tedy jen v Africe, Jižní Americe a v Austrálii. Jenže pojem „savana“ se čím dál víc používá v obecnějším smyslu, jako charakteristika určité fyziognomie vegetace, pro kterou je typická právě jemnozrná mozaika trav a keřů, eventuálně s rozptýlenými stromy. Savany v tomto širším smyslu tedy máme i v Evropě nebo v Severní Americe, jakkoli v těchto oblastech představují spíše přechodný typ prostředí, tedy vlastně určité stadium sukcese (u nás jsou pěkné savany třeba v bývalých nebo i současných vojenských prostorech, jako jsou Milovice v Polabí nebo Hradiště v Doupovských horách). Někdo by mohl namítat, že se tím původní pojem nepatříčně rozšiřuje, poněvadž „pravé“ savany fungují jinak, jsou závislé na suchu a na požárech, nikdy tam nemrzne ap. Jenže něco podobného by se dalo říci i o pojmu „les“ - tropický deštný les také funguje úplně jinak než jehličnatá tajga a obojímu říkáme les. To na druhou stranu neznamena, že rozšířený pojem savany můžeme použít na jakékoli křoví - některé typy křovin jsou tak husté a zapojené, že žádnou mozaiku s travou netvoří. Přesto spousta věcí, co v tomto textu píšeme o savanách, platí i o křovinách obecně - ne náhodou jsem si druhou část titulu vypůjčil z názvu kandidátské práce Jiřího Sádla, která se zabývala křovinnou vegetací u nás a dokládala, že podobně jako pravé savany si i naše křoviny generují vlastní disturbanční dynamiku, tedy samy podporují nestálost, a tím se (dočasně) udržují.



**2. A) Vztah mezi množstvím srážek a pokryvností dřevinné vegetace v africké savaně. Je zřejmé, že když je vláhly málo, pokryvnost dřevinné vegetace nikdy nepřesáhne určitou mez. Nicméně při srážkách nad přibližně 700–800 mm za rok už může pokryvnost dřevinné vegetace dosahovat 80 %, což už odpovídá lesu – jenže ve skutečnosti může být pokryvnost při těchto hodnotách srážek (červený obdélník) vcelku jakákoli; někde maximální, jinde se může blížit nule. Je to tím, že bezlesou savanu udržují disturbance (lokální narušení vegetačního pokryvu), hlavně požáry. B) Proto v savaně existuje několik alternativních stavů vegetace, které však nepřecházejí jeden v druhý plynule, ale skokem: Když přibývá srážek, pořád se udržuje relativně malý vegetační pokryv vlivem požárů (plná čára dole), a až při relativně velkých srážkách už požáry nestačí a savana zaroste dřevinami (čárkovaně). Ty tam ovšem mohou přetrvat i při mnohem nižších srážkách, poněvadž stromy a keře mezi sebe hořlavou trávu jen tak nepustí (plná čára nahoře) – ledaže je sucho už tak velké (nebo prostě přijde jedna dlouhá suchá sezona), že část stromů zahyne anebo přece jen shoří, a celý systém se zase přesmykne do travnaté savany (čárkovaná šipka vlevo). Jenže k tomuto přesmyku dochází při mnohem nižších hodnotách srážek, než tomu bylo při přesmyku od savany k zapojenému lesu – a právě tomuto jevu, kdy cesta tam je nutně jiná než cesta zpět, říkáme hystereze (modifikováno podle [11] a [6]).**

bujnou vegetací a v době dešťů kypí životem, jen je celá na písku. A vláhla v písku nestačí pro růst stromů. Stromy zde najdeme jen ve vádích a terénních depresích, a ani tady nemohou růst příliš blízko u sebe, poněvadž by se vzájemně připravovaly o vodu. Za těchto okolností mezi nimi mohou růst nejen keřky, ale občas i tráva, která tolik vody nepotřebuje, a hlavně využívá vodu jen ve svrchní vrstvě substrátu. Vskutku: jedna z teorií savanové koexistence stromů, keřů a trav říká, že trávy mohou růst mezi stromy, poněvadž stromy v suchém prostředí potřebují obrovský prostor, z něhož čerpají tu trochu dostupné vody, ale který plně nevyužijí [9]. Jiná teorie k tomu dodává, že stromy a trávy si rozdělily ekologické niky – trávy využívají vodu při povrchu a stromy v hloubce – a celkový (nebo aspoň sezonní) nedostatek vody způsobuje, že jí nikdy není v dané vrstvě tolik, aby jeden typ vegetace převážil [13].

Jenže to určitě není celý příběh. Většina savan totiž roste v klimatu, kde je srážek v principu dost na to, aby tam potenciálně les růst mohl [8]. Poznáme to podle toho, že na mnoha jiných místech s podobnou nabídkou vody les pohodlně roste. To je docela zvláštní – ve stejných klimatických podmínkách je někde les a někde savana, na základě abiotického

prostředí to však nelze předpovědět. Jako by savana k lesu směřovala a někdy tam i došla, ale většinou spíš ne. Dnes docela dobře víme, že hlavním důvodem jsou požáry. Na základě frekvence požárů lze nejlépe předpovědět, zda na daném místě bude dlouhodobě převažovat savana či les [8]. Požáry ale nejsou vnější a nezávislý faktor. Pro šíření požárů je klíčová tráva – ta se v savaně postupně hromadí, kvůli sezonnosti usychá, a je tak náchylná k hoření. Jakmile oheň vzplane, rychle se rozšíří po obrovské ploše a vezme s sebou i stromy. Ty se na rozdíl od trávy vzpamatovávají dlouho,

a než místo stihne zarůst lesem, přijde nový požár (rámeček 3).

Máme tu tedy vlastně docela pozoruhodnou situaci. Travnatá savana pomalu zarůstá dřevinami, ale právě přítomnost trav způsobuje, že nikdy nezarooste. Působí tu pozitivní zpětná vazba – čím víc je v savaně trávy, tím častěji hoří, a tím lépe se udržuje bez stromů. Růst stromů, který by mohl podmínky zvrátit, je příliš pomalý na to, aby vše zarostlo dřív, než nastane další požár. Jako by si trávy požáry samy pěstovaly – sice jim trochu vadí, ale pomáhají jim v konkurenci vůči stromům (text

## 2. Proč stromům vadí sucho

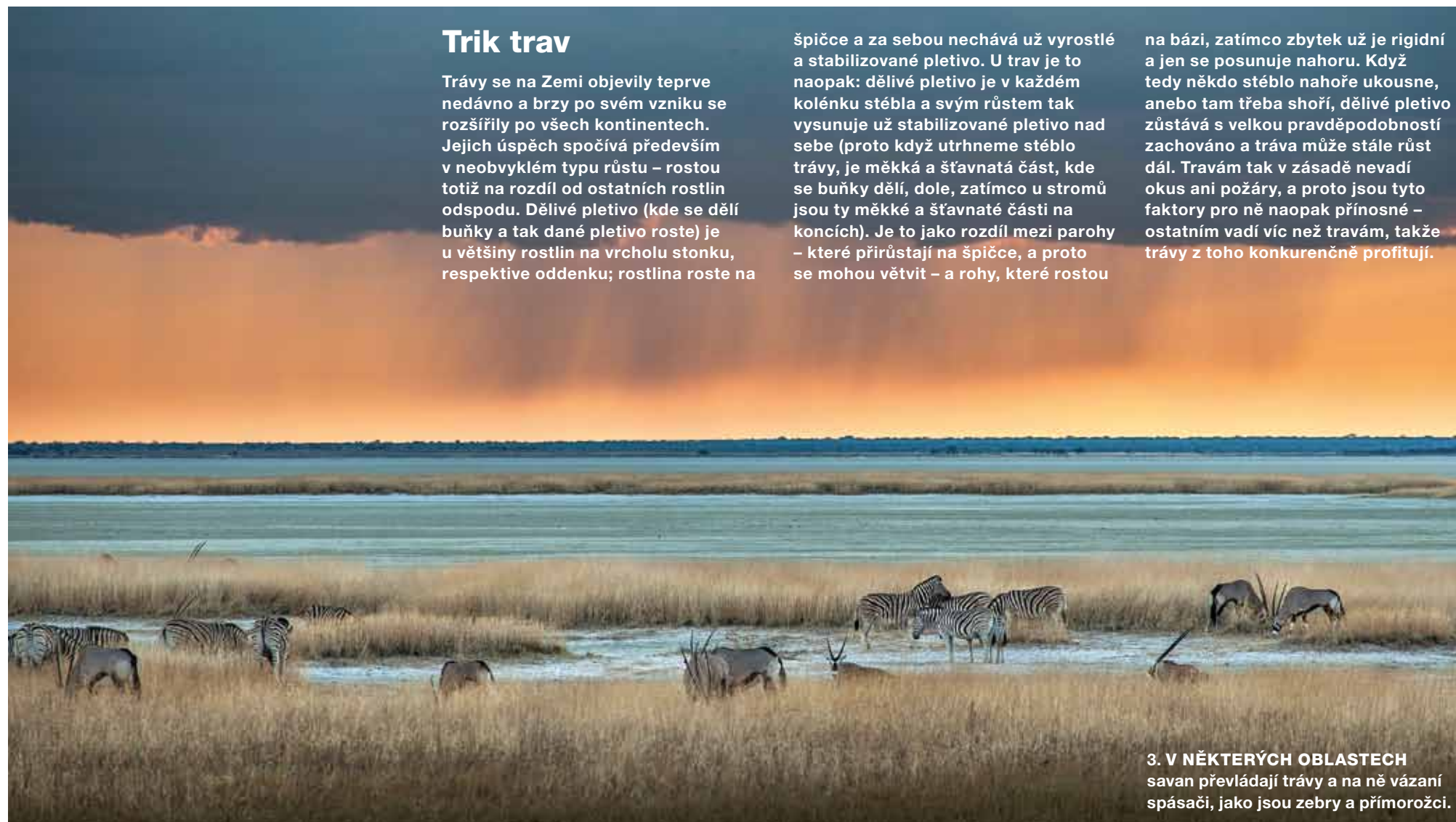
Stromy sice díky své výšce vítězí nad ostatními typy rostlin, ale něčím za to musí zaplatit. Musí být totiž schopné dopravit vodu až nahoru do listů, a to není jen tak. Nemají žádná čerpadla, voda stoupá vodivými pletivy díky kombinaci několika fyzikálních jevů, jako je odpařování z povrchu listů (transpirace), kapilární vztlínání a adheze vodních molekul. Klíčové je udržení kontinuity vodního sloupce ve vodivých pletivech – když se sloupec poruší, tah daný transpirací přestane působit na vodu ve spodních částech pletiva a ta se tak nahoru nedostane. To se v suchu může stát velmi snadno. Navíc stromy čelí problému všech velkých organismů – i když je velikost výhodou, na začátku života jsou všichni malí a dlouho tedy trvá, než tuto výhodu mohou využít. Do té doby se může stát leccos, zvláště v sezonním čili občas dost nepříznivém prostředí. Ne že by tento problém neměly stromy i v lesích, koneckonců jen velmi malá část semenáčků dospěje ve velký strom. Jenže v lese je poblíž vždycky někdo, komu se to podaří, zatímco v sezonním prostředí se to občas nemusí podařit nikomu.

## Trik trav

Trávy se na Zemi objevily teprve nedávno a brzy po svém vzniku se rozšířily po všech kontinentech. Jejich úspěch spočívá především v neobvyklém typu růstu – rostou totiž na rozdíl od ostatních rostlin odspodu. Dělivé pletivo (kde se dělí buňky a tak dané pletivo roste) je u většiny rostlin na vrcholu stonku, respektive oddenku; rostlina roste na

špičce a za sebou nechává už vyrostlé a stabilizované pletivo. U trav je to naopak: dělivé pletivo je v každém kolénku stébla a svým růstem tak vysunuje už stabilizované pletivo nad sebe (proto když utrhneme stéblo trávy, je měkká a šťavnatá část, kde se buňky dělí, dole, zatímco u stromů jsou ty měkké a šťavnaté části na koncích). Je to jako rozdíl mezi parohy – které přirůstají na špičce, a proto se mohou větvit – a rohy, které rostou

na bázi, zatímco zbytek už je rigidní a jen se posunuje nahoru. Když tedy někdo stéblo nahoře ukousne, anebo tam třeba shoří, dělivé pletivo zůstává s velkou pravděpodobností zachováno a tráva může stále růst dál. Travám tak v zásadě nevadí okus ani požáry, a proto jsou tyto faktory pro ně naopak přínosné – ostatním vadí víc než travám, takže trávy z toho konkurenčně profitují.



**3. V NĚKTERÝCH OBLASTECH savan převládají trávy a na ně vázaní spásací, jako jsou zebry a přimorožci.**



**4. LEVHART je velmi obratný lovec, ale žije samotářsky, a tak musí svou kořist ukrývat před ostatními šelmami.**

v obrázku nahoře). Suchá tráva už spíš jen utlačuje své vlastní potomky, takže z hlediska reprodukce jí oheň neškodí, pokud jej přežijí podzemní oddenky. Savana se tedy udržuje tím, že někde spěje, ale svou vnitřní dynamikou zároveň zabraňuje, aby do svého cíle dospěla. Stejně jako většina suchozemských

prostředí směřuje k lesu, sama sebe ale konstituuje tím, že tuto cestu nikdy nedokončí.

**ALTERNATIVY A HYSTEREZE** Pozitivní zpětná vazba (v tomto případě mezi travou a požáry) ale znamená, že systém je v jistém ohledu nestabilní. Když je sucho,

trávy podporují požáry a požáry podporují trávy, takže se celá dynamika může zrychlovat a nakonec i překloupat k travnatým pláním bez jediného stromu. To se občas skutečně stane. Příkladem je planina Serengeti, ačkoli není jisté, zda v tom nemá prsty člověk (což se ostatně týká dynamiky mnoha prostředí, o nichž jsme si mysleli, že jsou čistě přírodní). Naopak když je srážek dostatek, může se stát, že požár prostě nepříjde (jeho vznik je totiž náhodná, byť dosti pravděpodobná událost) a savana lesem přece jen nakonec zaroste. V takovém místě se savana jen těžko obnoví, poněvadž požáry se lesem bez trávy šíří jen těžko, i když je nízký a řídký. Travnatá savana sama sebe udržuje požáry, a les sám sebe udržuje tím, že brání požárům. Tyto dva alternativní stabilní stavy [2] se mohou přesmyknout jeden v druhý, ale jde to ztuhla. Přechody proto navíc nejsou symetrické (obr. 2). Když stoupá množství srážek, stoupá pravděpodobnost, že savana nakonec lesem zaroste, nicméně vlivem neustálých požárů se to nejspíš stane, až když prší opravdu hodně. Ovšem když je počátečním stavem les, snižování množství srážek moc nevedí, poněvadž požáry bez trávy nemají šanci. Až když už je opravdu sucho, stromům se přestává dařit a šanci dostávají trávy, a tudíž i požáry [6].

V podobných případech mluvíme o hysterezi - situaci, kdy cesta od jednoho stavu k druhému je jiná než cesta zpátky, protože každý ze stavů má schopnost se udržet v poměrně široké škále podmínek a přesmykne se, jen když už jsou podmínky hodně daleko od optima. Obrovské oblasti Afriky jsou tedy porostlé společenstvy, která představují alternativní stavy vegetace, jež se občas překlápí do odlišného stavu. Jde přitom o náhodný proces, jakkoli pravděpodobnost překlápění závisí na množství srážek a jejich sezonalitě. Proto není překvapivé, že pozorujeme mozaiku různých porostů, která jen volně souvisí s geologickými a půdními poměry. Stromový pokryv má výrazně multimodální rozdělení - buď v dané oblasti nerostou vůbec žádné stromy, nebo stromy pokrývají 20-40 % plochy (tento stav nazýváme pravou savanou), nebo jsou na víc než 80 % plochy, takže už působí jako normální les. Skoro nikde naopak nenajdeme typ porostu, kde by stromy pokrývaly kolem 60 % plochy [11]. Taková situace je totiž nestabilní a přehoupne se buď k lesu (když zrovna náhodou nehořelo a byl čas k zarůstání), nebo ke klasické savaně.

Přítomnost různých typů savan tedy závisí na množství srážek a charakteru substrátu (například jak dobře vodu propouští nebo zadržuje), ale hlavně na vnitřní dynamice samotné vegetace, která zpětnými vazbami buď podporuje, nebo naopak omezuje požáry. Nezapomněli jsme ale přitom na další, velmi živou a aktivní součást savan, totiž na zvířata?

## ROLE ZVÍŘAT

Učebnicová poučka zní, že velcí býložravci udržují savanu proti zarůstání lesem tím, že ji spásají. Takto jednoduše to zcela jistě neplatí hned ze dvou důvodů. Zaprvé, muselo by se to týkat jen okusovačů (*browsers*), kteří se živí výhonky a listům dřevin. Mezi ně patří mnoho druhů antilop, žirafa, nosorožec dvourohý (černý) a především slon. Ti všichni skutečně dokážou stromům a keřům škodit, ale - a to je druhý problém - skoro nikdy ne tolik, aby zamezili zarůstání. Okousané stromy a keře mají jistě méně semen, občas i uhynou, ale dokud nejsou zlikvidovány úplně, těžko někdo proces postupného zarůstání zastaví. Jediné zvíře, jež samo dokáže efektivně udržovat bezlesí, je slon, který je schopen keře vytrhávat ze země a stromy kácet. Jenže dokáže to spíš jen lokálně, v místech, kde jich je hodně (většinou poblíž vody). A nezáleží na tom, zda jde o savanu nebo o opravdový les. Sloni dokážou udržovat bezlesí i v řádném deštném pralese, který se tak změní na obrovské paseky zarostlé bylinnou vegetací (pravda, až několik metrů vysokou). Čili sloni bez problémů doslova udělají paseku, ale nezabrání zarůstání celé savany.

Navíc spásací (*grazers*) působí v opačném směru. Tím, že spásají trávu, brání vytvoření dostatečného množství hořlavé stařiny,



**5. HYENA SKVRNITÁ** je nejhojnější velká šelma savan. Je větší než ostatní hyeny a na rozdíl od nich loví i velké kopytníky. Listy v popředí patří mopanu (*Colophospermum mopane*).



**6. NOSOROŽEC tuonosý (bílý)** je druhý největší suchozemský obratlovec. Na rozdíl od ostatních nosorožců je typickým spásáčem (grazer).



**7. SLONI** (zde v deltě řeky Okavango) jsou jediní býložravci, kteří sami dokážou dlouhodobě udržovat bezlesí a zásadně měnit krajinu savan.

## 3. Požárová dynamika

Požárová dynamika není typická jen pro savanu; ve skutečnosti jen málo biotů není ovlivňováno požáry (konkrétně tundra, deštný les a les mírného pásu). Biomy se ale liší podle toho, zda lépe hoří přízemní vrstva vegetace, jako je tomu u savan a stepí, nebo naopak vyšší patra, jako u severovýchodních jehličnatých lesů, tedy tajgy [3]. Když hoří lépe stromy, jsou požáry pravidelnější, protože hoří až vzrostlé lesy a nějakou dobu trvá, než zase naroste. Naopak nejméně pravidelné jsou požáry vegetace tvrdolistých dřevin mediteránního typu (kromě okolí Středozemního moře se vyskytuje v Kalifornii, Chile, Kapské oblasti jižní Afriky a v jižní Austrálii), kde dobře hoří jak přízemní vrstva, tak nadzemní vrstva keřová, a navíc může jedna chytout od druhé. Požáry vždy postihují jen některá zrna krajinné mozaiky, a tím zpětně k vytváření a udržování této mozaiky přispívají.

takže požáry přinejmenším oddalují, a dřeviny získávají čas zregenerovat a postupně savanu zarůstat. Zebrý, pakoně, buvoli, nosorožci tuonosí (bílí), v okolí řek hroší - ti všichni spásáním trávy spíše podporují zarůstání savany dřevinami. Jenže na druhou stranu oni trávu potřebují, takže když to přeženou a savana skutečně díky jejich činnosti zaroste, prostě se přestěhují jinam, tráva zregeneruje, postupně pod keři a stromy vytvoří velké množství hořlavé biomasy a nakonec přijde kýchýný požár. Po požáru se savana rychle zazelená travou, spásací se vrátí a celý cyklus může začít nanovo [1].

Zvířata sama savanu tedy sice neudržují, ale dokážou ji výrazně ovlivňovat, a to dokonce v obou směrech: směrem k travinám bez dřevin i směrem k lesu. Kromě toho není pochyb, že působí jako zcela zásadní selekční faktor. V některých aridnějších savanách, jako je třeba Kalahari, je naprostá většina dřevin trnitých. Je přitom zřejmé, že se tím brání okusu - netrnité stromy a keře by zde prostě nepřežily (podobnou situaci známe třeba i z Balkánů a Středomoří). Ve vlhčích a úživnějších oblastech možná okus tolik nevádí, poněvadž dřeviny dokážou rychle zregenerovat, ale v suchém prostředí na neúživném písku nelze ztracenou biomasu tak snadno nahradit, proto je potřeba zajistit, aby se pokud možno neztrácela. Nepomůže to úplně - stačí pozorovat žirafu, jak obřím jazykem vybírá lístečky mezi lesem sedmicentimetrových trnů akácií. Převaha trnitosti v suchých oblastech ale naznačuje, jak důležitým faktorem herbivorie je.

Vztahy mezi herbivory (býložravci), travou a dřevinami zároveň mohou modulovat predátory. Ukázalo se, že v oblastech, kde jsou hojné velké šelmy, je vegetace méně trnitá, protože je tam méně býložravců [4]. Nemusí to být způsobeno přímým efektem predace na početnost populací, ale spíše tím, že herbivoři si vybírají, kde se budou pást, a přítomnost predátorů je dobrým důvodem jít jinam. Sama intenzita predace je ovlivňována tím, jak moc je savana

zarostlá. V otevřené savaně je pro velké predátory těžší se schovat, takže úspěch při lovu velkých býložravců je nižší a musí si proto přilepšovat i menšími zvířaty. Poněkud paradoxně tak malá zvířata (menší druhy antilop) mají v otevřené savaně větší úmrtnost vlivem predace než v savaně zarostlé [5]. Obecně nicméně platí, že čím větší zvíře, tím menší pravděpodobnost, že ho někdo uloví - a když překročí práh několika set kilogramů (buvol, žirafa, hroch, nosorožci, slon), jen velmi zřídka padne dospělé zvíře za obětí predátorům [10]. I tehdy však predátoři ovlivňují pohyby a přítomnost herbivorů v různých typech prostředí - velcí herbivoři totiž mají malá mláďata, na něž musí dávat pozor, aby nepadla za obětí šelmám. A to znovu ovlivňuje podobu vegetace.

## Literatura...

- [1] Belsky A. J.: Spatial and temporal landscape patterns in arid and semi-arid African savannas. In: *Mosaic Landscapes and Ecological Processes* (eds. Hansson L., Fahrig L., Merriam G.), Springer, Dordrecht, Germany 1995, 31-56.
- [2] Bowman D. M. J. S., Perry G. L. W., Marston J. B.: Feedbacks and landscape-level vegetation dynamics. *Trends in Ecology and Evolution* 30, 255-260, 2015.
- [3] Casagrandi R., Rinaldi S.: A minimal model for forest fire regimes. *American Naturalist* 153, 527-539, 1999.
- [4] Ford A. T. et al.: Large carnivores make savanna tree communities less thorny. *Science* 346, 346-349, 2014.
- [5] Hopcraft J. G. C., Olff H., Sinclair A. R. E.: Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 119-128, 2010.
- [6] Hirota M., Holmgren M., Van Nes E. H., Scheffer M.: Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science* 334, 232-235, 2011.
- [7] Palomares F., Caro T. M.: Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153, 492-508, 1999.
- [8] Sankaran M. et al.: Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438, 846-849, 2005.
- [9] Scholes R. J., Archer S. R.: Tree-grass interactions in savannas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28, 517-544, 1997.
- [10] Sinclair A. R. E., Mduma S., Brashares J. S.: Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature* 425, 288-290, 2003.
- [11] Staver A. C., Archibald S., Levin S. A.: The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science* 334, 230-232, 2011.
- [12] Sternberg L. D.-S. L.: Savanna-forest hysteresis in the tropics. *Global Ecology and Biogeography* 10, 369-378, 2001.
- [13] Walter H.: *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh, UK 1971.

2) Článek vznikl na základě jedné z kapitol knihy *Afrika zevnitř*, která právě vychází v nakladatelství Academia



Na pozadí jednoduché dynamiky vegetace, spočívající ve střídání hořlavých travin a méně hořlavých (ale k ohni o to citlivějších) keřů a stromů, se nám tedy ukazuje složitější a zajímavější obrázek. Požáry sice savanu dlouhodobě udržují, ale samy jsou ovlivňovány množstvím trávy, které závisí na srážkách, jejich sezonalitě a taky na pastvě herbivorů. Přítomnost a množství býložravců jsou zase ovlivněny predátory, jejichž efektivita ovšem sama závisí na zapojenosti vegetace, nemluvě o tom, že silně interagují i mezi sebou (velcí predátoři žerou nejen herbivory, ale i menší predátory, mimo jiné proto, aby se zbavili konkurentů [7]). A dokonce ani klima není nějaký vnější nezávislý faktor, poněvadž množství srážek je pozitivně ovlivňováno tím, kolik je v dané oblasti stromů [12]. Před očima nám tak vystává složitá časoprostorová mozaika, kde jednotlivé složky se vzájemně netriviálně a spleťte ovlivňují. Na každém místě se dočasně a dost nepředvídatelně ustávají jiné poměry příslušných složek, ale přesto je celkový obrázek docela harmonický a v jistém smyslu stálý.

## POUČENÍ ZE SAVANY

Savana je stabilní pro svou nestálost a dynamická díky své schopnosti udržovat všechny procesy v určitých mezích. Udržuje se neustálými kolapsy, díky kterým je věčně mladá, proměnlivá, nepředvídatelná i předvídatelná zároveň. Sucho, respektive sezonnost sucha a srážek je pro existenci savany klíčová, ale ne proto, že by tyto faktory samy o sobě bránily změně savany v jiné prostředí, nýbrž proto, že způsobují lokální nestabilitu, která savanu obnovuje. Všichni obyvatelé savany jsou na zdánlivě chaotickou dynamiku po milionech let přizpůsobení a sami k ní přispívají. Nefungují tu jednoduché dichotomie, pomocí nichž jsme si zvykli nahlížet na svět - dynamika savany není v klasickém smyslu rovnovážná, poněvadž savana se pořád bortí. To ale neznamená, že není stabilní. Stabilitu dosahuje právě tím, že generuje své vlastní neustálé pády. Neplatí ani klasická dichotomie procesů řízených odspodu (*bottom-up*) a shora (*top-down*), poněvadž všechny vlivy - substrátu, vody, sezonnosti, a na druhé straně predace a požárů - se kombinují a vzájemně podmiňují. Ale přes tuto komplexní provázanost nejde o úplný chaos; v savaně lze jako v hubdě rozlišit základní linku, která se pořád opakuje (provázaná dynamika trav, požárů a dřevin), a kolem ní nejrůznější variace a modifikace způsobené zvířaty a jemnými rozdíly v typu substrátu, přičemž do všeho vstupují s různou frekvencí a v různém rozsahu náhodné vlivy (nenadálá období sucha, záplavy nebo lidské zásahy). Je to živý a neustále se proměňující celek, který ale dodržuje své základní motivy a z chaosu dává vyvstat řádu, který dodnes obdivujeme. 2 ●